

И.К.Лопатин

ЗООГЕОГРАФИЯ



2-е издание,
переработанное и дополненное

Допущено Министерством
народного образования БССР
в качестве учебника
для студентов биологических
специальностей университетов

МИНСК
«ВЫШЭЙШАЯ ШКОЛА»,
1989

ББК 28.68я73

Л77

УДК 591.9(075.8)

Рецензент кафедра биогеографии Московского государственного
университета им. М. В. Ломоносова

Л 1805040900—150
М304(03)—89 12—89

ISBN 5-339-00144-X

© Издательство «Вышэйшая школа», 1989,
с изменениями

ОТ АВТОРА

Настоящий учебник написан на базе учебного пособия «Основы зоогеографии», вышедшего в 1980 г. За этот относительно короткий отрезок времени произошли существенные изменения во взглядах на некоторые проблемы науки, получили дальнейшее развитие определенные тенденции в биогеографии, более четко обозначилась связь ее с практическими задачами охраны природы, ресурсоведения, медицины, охотничьего и сельского хозяйства. Появились новые сводки и учебники по биогеографии и традиционного, и новаторского характера. К последним в первую очередь нужно отнести труд московской школы биогеографов во главе с А. Г. Вороновым.

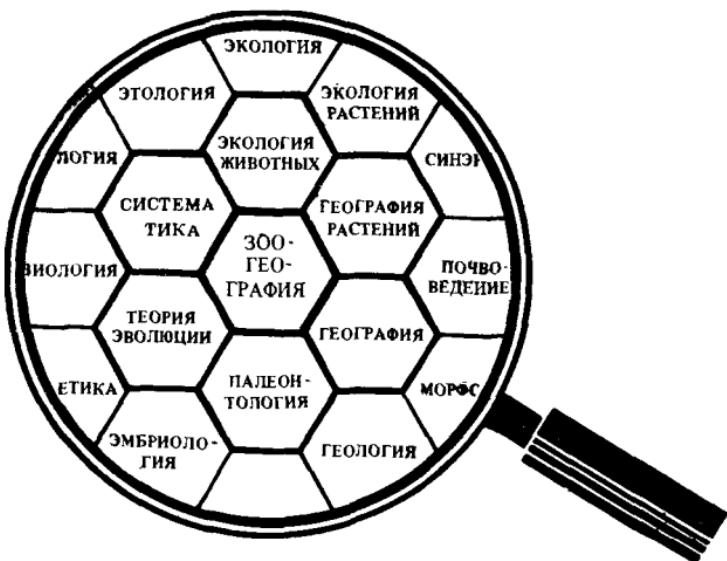
Учебное пособие «Основы зоогеографии» получило хорошую оценку со стороны не только студенческой, но и научной общественности. Тираж его разошелся очень быстро. В опубликованных на это пособие рецензиях, а также в ряде личных сообщений автору были высказаны пожелания, в частности академика АН СССР М. С. Гилярова, члена-корреспондента АН СССР А. В. Яблокова, академика АН БССР Л. М. Сущени, заслуженного деятеля науки РСФСР доктора биологических наук О. Л. Крыжановского. Большинство из них автором были приняты и учтены при подготовке учебника, не говоря уже о том, что некоторые разделы коренным образом изменены.

Полностью переработаны две основные части — хорология и учение о фауне. В первую из них включены разделы, касающиеся типологии ареалов и новых методов картирования. При этом были использованы материалы собственных исследований автора, посвященных географическому распространению горных видов

животных и происхождению дизъюнктивных ареалов последних. В главе о расселении приводятся данные о миграциях животных и дается их толкование с позиций зоогеографии. Написаны новые разделы «Типы фауногенеза», «Фаунистические элементы и комплексы», «Сравнительный анализ фаун» и главы «Островные фауны», «Образование и эволюция основных материковых фаун», «Зоогеографическое районирование континентальных водоемов». Однако расширение объема должно иметь свой предел, чтобы избежать «синдрома динозавра» и оставить учебник удобным для пользования. Автор надеется, что это ему в определенной мере удалось.

Коллективу кафедры биогеографии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, особенно Н. Н. Дроздову, рецензировавшему рукопись, автор приносит глубокую благодарность.

Введение



КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О БИОГЕОГРАФИИ

Изучением живой оболочки нашей планеты — биосферы занимаются многие науки, и это вполне юнятно. Ведь от глубокого познания структуры и функций биосфера зависит разумное использование ее ресурсов, необходимы для благополучия и самого существования человечества. Поскольку биосфера объединяет живые организмы и среду их обитания она в первую очередь изучается фундаментальными биологическими науками — ботаникой, зоологией, микробиологией. Вместе с тем наблюдается тесный контакт наук о Земле, а зачастую осуществляется комплексный подход при решении ряда проблем. Так, изучение давно подмеченной неоднородности биосфера, обусловленной прежде всего климатическими и географическими факторами, потребовало объединения усилий биологов и географов. В результате возникла наука биогеография, задачей которой является изучение местных особенностей биосферы в разных районах земного шара. Одно из определений биогеографии принадлежит советскому ученому А. Г. Воронову (1963): «Биогеография — наука о растительном покрове и животном населении различных частей земного шара».

Неотъемлемую часть биогеографии составляет зоогеография — наука, изучающая распространение животных на земном шаре и устанавливающая общие закономерности этого распространения. Основным объектом зоогеографии служит фауна, иначе говоря, исторически сложившаяся совокупность видов животных, населяющих какую-нибудь область (будь то целый материк, остров или любой географический район) и входящих во все ее биогеоценозы. Кроме того, зоогеография изучает и ареалы, т. е. области распространения отдельных видов, родов или других систематических групп животных. Зоогеография, как считает советский зоогеограф О. Л. Крыжановский (1976), — прежде всего каузальное изучение ареалов и фаунистических комплексов, и поэтому она представляет важную отрасль современной зоологии.

Общеизвестно, что животный мир гундры резко отличается от животного мира широколиственного леса, пустыни населяют одни виды, а тайгу другие, наконец, в океане мы встречаем совершенно особые формы, не живущие на суше. Это объясняется разными условиями среды обитания, в первую очередь климата и растительности. Однако есть ряд отличий в характере фаун, объ-

яснить которые только особенностями среды обитания нельзя. К примеру, области влажных тропических лесов Южной Америки, Африки и Азии с одинаковым климатом и очень сходным типом растительного покрова населяют разные фауны. Один из крупных зоогеографов Ф. Дарлингтон (1966) отмечает: «Млекопитающие одинаково обладают кусты в Южной Африке, в Южной Америке и в Австралии, но и млекопитающие и кусты в каждом из этих мест разные, причем экология не может объяснить этих различий». Причины их кроются в истории формирования фаун названных материков: длительное развитие фаун в условиях изоляции приводит к появлению коренных различий между ними. Если же между двумя участками земного шара существует связь и возможен обмен животными, на громадном протяжении возникает сходная фауна. Отсюда следует вывод, что распространение животных на земном шаре можно объяснить, учитывая не только ныне действующие условия среды, но и условия прошлых эпох, т. е. историю земной коры. По словам одного из основоположников отечественной зоогеографии акад. М. А. Мензбира, понять современное распределение фаун на земном шаре — значит нарисовать картину распределения животных во времени и в пространстве.

Итак, зоогеография исследует распределение видов и других систематических единиц (родов, семейств и т. д.) по земному шару, изучает распространение фаунистических комплексов, а также процессы расселения и вымирания животных, иначе говоря, процессы расширения и сокращения их ареалов.

ОСНОВНЫЕ РАЗДЕЛЫ ЗООГЕОГРАФИИ

Зоогеографию принято делить на *регистрационную* (описательную), *сравнительную* и *каузальную* (причинную). Приступая к изучению любого фаунистического комплекса, первоначально регистрируют, по возможности, все виды, входящие в него. Затем видовую структуру фауны одного района сравнивают с таковой соседних и более отдаленных фаун. Это дает возможность выяснить место, занимаемое той или иной фауной в ряду других, ее характерные особенности, «собственные черты», т. е. степень оригинальности. В дальнейшем это позволяет судить о возрасте фауны, а также о ее былых и современных связях с другими фаунаами. Однако регистрация и даже сравнение не самоцель, а путь к выяснению причин, определяющих состав и характер фауны. Поэтому подразделения зоогеографии правильнее было бы рассматривать как этапы исследования.

Причины заселения участка территории или акватории земного шара тем или иным фаунистическим комплексом можно свести к факторам среды, действующим в настоящее время. Это могут быть условия климата, характер поверхности или тип растительности, с которыми взаимодействуют животные организмы. Так

как подобные взаимодействия изучает экология, соответствующий раздел каузальной зоогеографии, рассматривающий влияние среды на распространение современных животных, называется *экологической зоогеографией*.

Выше уже указывалось, что не все особенности географического распространения животных объясняются влиянием современных условий. Фаунистические комплексы развиваются во времени, и тот раздел каузальной зоогеографии, который пытается объяснить современное распространение животных причинами, действовавшими в прошлом, называется *исторической*, или *генетической*, зоогеографией. К числу таких причин относятся бывшие материковые соединения, изменения климата и растительного покрова в минувшие геологические эпохи и т. д.

Все разделы зоогеографии представляют собой единое целое и отличаются только подходом к толкованию фактического материала, предоставляемого описательной и сравнительной зоогеографией.

Направления зоогеографических исследований весьма разнообразны. Основными из них являются следующие: *ареалография* — учение о типах ареалов, их структуре и происхождении; *фаунистика* — исследование видового состава фаун в сравнительном аспекте; *географическая зоология* — изучение распространения отдельных систематических единиц (например, змей, грызунов, дневных бабочек и т. п.); *экологическая и историческая зоогеография* (говорилось выше); *геозоология*, изучающая весь комплекс животных (зооту) в ландшафте или ландшафтной зоне. Последнее направление широко применяет количественный учет как метод исследования и дает основу для разнообразных практических мероприятий. Геозоологию в равной мере можно отнести и к зоологии, и к географии, именно к ландшафтovedению.

СВЯЗИ ЗООГЕОГРАФИИ С ДРУГИМИ НАУКАМИ

Для выполнения задач, стоящих перед различными направлениями, зоогеография пользуется собственными методами исследования, применяя вместе с тем достижения и методы смежных наук. Число этих наук велико. Прежде всего это зоология, а также ряд наук о Земле.

Зоогеография теснейшим образом связана с зоологической систематикой. Еще в 1936 г. советский ученый В. Г. Гептер писал, что без систематики нет и зоогеографии. Перед тем как приступить к зоогеографическим построениям, нужно точно выяснить систематическую принадлежность исходного материала, отнести его к определенным видам. Нужно освоить группу животных, установить взаимоотношения между подразделениями этой группы и степень примитивности или эволюционной продвинутости каждого из ее членов. Важно учесть наличие подвидов, или

географических рас, которые имеют собственные ареалы и замещают друг друга в соседних участках видового ареала. Согласно современным понятиям о видообразовании, для того чтобы появилась самостоятельная форма, требуется географическая изоляция. Чем дольше форма пребывает в изолированном от других родственных форм состоянии, тем резче ее отличия и тем больше вероятность приобретения ею статуса вида.

Изучение микроэволюционных процессов дает неоценимый материал для понимания зоогеографических тенденций. Поэтому зоогеография *использует идеи и данные теории эволюции*. В свою очередь результаты исследований зоогеографии очень полезны для систематики и эволюционного учения. Напомним, что в так называемый стандарт вида, кроме морфологического, физиологического, генетического и других критериев, входит зоогеографический. Ареал вида — такой же признак, как форма, окраска, размеры или набор хромосом.

Очевидна связь зоогеографии с *палеозоологией*. Ископаемые дают самую лучшую основу для выяснения истории распространения животных. Без палеонтологического материала в большинстве случаев нельзя обосновать ни одну теорию расселения из центров происхождения тех или иных форм.

Зоогеография настолько тесно связана с *географией растений* (фитогеографией), что их нужно рассматривать, как уже говорилось, в качестве частей единой науки. Распределение животных и растений обусловливается одними и теми же факторами, а их эволюция подчиняется одним и тем же законам. Больше того, эволюция растений и животных во многих случаях проходила сопряженно, к примеру у цветковых растений и их опылителей — насекомых. Поскольку методы обеих наук практически однотипны, то и получаемые результаты используются как зоогеографами, так и фитогеографами. Однако фитогеография, имеющая более длительную историю развития, оказывается пока более полезной зоогеографу, чем наоборот.

Достижения экологии за последние десятилетия столь значительны, что без учета ее данных о животных невозможно обойтись. Достаточно напомнить, что экологическая зоогеография объясняет современное распространение животных на основе фактов приспособления их к среде обитания и воздействия окружающей среды на животный организм.

Обширный комплекс наук о Земле (*климатология, ландшафтovedение, геология*), а также их разделы, изучающие прошлое нашей планеты (*палеогеография, историческая геология, палеоклиматология*), в той или иной степени используются зоогеографией. Не зная геологического прошлого страны, нельзя объяснить современное распространение животных, особенно тех групп, ареалы которых размещены на разных материках. Без изучения климатов прошлого, особенно периодов, предшествовавших современной эпохе, трудно установить причины сохранения в совре-

менных условиях ряда видов, экологические требования которых находятся как бы в противоречии с современной обстановкой, например, холодолюбивых видов в Центральной Европе или влаголюбивых форм в среднеазиатских пустынях.

К части зоогеографии нужно отметить, что, широко используя данные многих наук, она в свою очередь дополняет их. В палеографических реконструкциях зоогеография дает такие факты и доказательства, которых иногда достаточно, чтобы восстановить былые очертания материков и океанов, определить время отделения островов от континентов и т. п. Здесь достаточно напомнить работу советского исследователя Г. У. Линдберга «Четвертичный период в свете биогеографических данных» (1955), где автор пользовался данными зоогеографии для восстановления событий ледникового периода и внес большой вклад в развитие палеогеографии.

Несомненно, прогресс как зоогеографии, так и перечисленных наук зависит от их взаимной связи и обмена фактами и идеями.

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ЗООГЕОГРАФИИ

Теоретико-познавательные аспекты зоогеографии заключаются в том, что она, во-первых, дает представление о современном распространении животных на планете; во-вторых, вскрывает причины различий между фаунами разных частей земного шара и, в-третьих, указывает на те закономерности, которые регулируют или регулировали в прошлом расселение животных из центров их происхождения. Одновременно зоогеография освещает географическую точку зрения на процесс эволюции животных.

Вполне правомерно говорить и о практическом значении зоогеографических работ, особенно сегодня, когда человек с его технологическими средствами воздействия на биосферу выходит на один уровень с природными силами, изменяющими облик нашей планеты. Развитие средств и путей сообщения приводит к тому, что антропический фактор становится мощной силой в расселении животных. Напомним в этой связи историю расселения колорадского жука в Европе, европейских видов животных в Новой Зеландии и Австралии, малярийного комара в Бразилии, не знавшей малярии до завоза этого комара из Африки.

Использование природных ресурсов, в том числе ресурсов животного мира, интенсивно расширяется. При этом человек меняет соотношение видов в фаунах и численность особей многих животных. Одни виды становятся редкими в силу их истребления, другие исчезают, потому что были каким-то образом связаны с первыми, третьи, наоборот, выигрывают от таких перемен и численно возрастают. Меняются и целые фауны.

Откликаясь на запросы народного хозяйства, зоогеография призвана прогнозировать все возможные в животном мире перемены, чтобы предупредить исчезновение редких видов и прежде

всего ценных. Велико ресурсоведческое значение зоогеографии особенно для пушного и морского промыслов, оценки охотничьих территорий, для медицины.

Важна роль животных и как индикаторов изменений окружающей среды, обусловленных, в частности, ее загрязнением.

Одной из центральных проблем современной зоогеографии следует считать изучение всевозможных причин и путей изменения фауны — от природных до антропических. В связи с этим зоогеография ставит перед собой следующие задачи.

1. Изучение ареалов — областей земного шара, населенных популяциями определенных видов.

2. Выявление причин, определяющих характер географического распространения животных организмов.

3. Изучение закономерностей формирования фаун под влиянием природных и антропических факторов.

4. Прогнозирование изменений животного мира в обозримом будущем для предотвращения обеднения его видового состава или сдвига последнего в нежелательную для человека сторону.

В настоящее время зоогеография, объединяясь со многими естественными науками, успешно решает эти задачи.

ОЧЕРК РАЗВИТИЯ ЗООГЕОГРАФИИ

Зоогеография как наука в строгом смысле слова является детищем XIX в. Становление и развитие ее обусловлено накоплением фактов прежде всего в области биологии и географии и попытками разобраться в их причинах.

Крупный биолог и зоогеограф М. А. Мензбир первым в отечественной литературе (1882) предложил выделить четыре этапа развития зоогеографии, отражавшие отношение ученых к вопросам о происхождении и развитии органического мира Земли. Его периодизация по существу относилась к истории биологии в целом. Мензбир различал периоды, связанные: 1) со слепой верой в истину библейской догмы о сотворении мира, 2) с господством теории катастроф, 3) с отказом от теории катастроф и распространением принципа актуализма, 4) с победой дарвиновского учения об эволюции.

Американские биогеографы, в частности Л. Стюарт (1957), выделяют в истории зоогеографии три периода.

Первый из них связан с работами К. Линнея, заложившего основы систематики животных. Протяженность периода — почти столетие. Для него характерны описания распределения на Земле различных групп животного царства. К этому же периоду относились и первые попытки районирования, т. е. выделения зоогеографических областей.

Второй период начался с появлением учения Ч. Дарвина об эволюции животных и растений путем естественного отбора. В это время зоогеографы, продолжая изучение и описание гео-

графического распространения животных, уже пытаются объяснить возникновение характерных сочетаний видов (фаун), основываясь на эволюционной теории.

Наконец, третий период, начавшийся в XX в. и продолжающийся в настоящее время, характеризуется прежде всего «экологизацией» зоогеографии, т. е. изучением среды обитания животных и учетом взаимодействий между организмом и средой. К этому же периоду относится и влияние на биогеографию генетических принципов, предложенных Г. Менделем.

Уточнение истории зоогеографии и ее периодизации принадлежит советским биогеографам А. Г. Воронову (1963) и Г. В. Наумову (1969), которые придерживались точки зрения Мензбира.

Но прежде чем рассматривать каждый из периодов развития зоогеографии, обратимся к ее предыстории.

Первые сведения о жизни животных появились еще до нашей эры. В памятниках Древнего Египта, Ассирии и Вавилона, Индии и Китая встречаются упоминания отдельных животных, описания их внешнего вида, образа жизни и условий обитания. Главное внимание тогда, естественно, уделялось практическим знаниям, необходимым для ведения хозяйства и врачевания.

В трудах Аристотеля (384—322 гг. до н. э.) было описано около 500 видов животных и предложена первая их классификация. Согласно этой классификации, животные делились на бескровных и кровеносных (беспозвоночных и позвоночных в теперешнем понимании). Особый интерес вызывают высказывания Аристотеля о медленных изменениях географической среды, поднятия отдельных участков суши при опускании других. В современных взглядах на вековые колебания земной поверхности и связанные с ними климатические изменения можно найти аналогию. Более важным является метод, которым пользовался Аристотель. Он описывал явления, а затем искал причины, их вызывающие. Впоследствии, особенно в средние века, учение Аристотеля было канонизировано и воспринималось без критики в течение почти 2 тысячелетий.

Развитие географии, связанное с именем Эратосфена (275—194 гг. до н. э.) и особенно Страбона (63 г. до н. э.—20 г. н. э.), потребовало описания животных и растений, характеризующих определенный участок земной поверхности.

Эпоха Римской империи оставила нам многотомный труд Кая Плиния (23—79 гг. н. э.) «Естественная история». Два тома ее посвящены живым организмам. Нового, впрочем, у Плиния оказалось мало. В большинстве это были сведения, почерпнутые из работ Аристотеля, с добавлением фантастических известий о несуществующих организмах.

Установление господства христианской церкви и падение Римской империи в V в. н. э. привело к упадку наук и забвению наследства античных ученых. Наступила эпоха средневековья со свойственным для нее отрицанием реалистического мышления, абсолютной верой в библию и евангелие и свирепым гонением на всякие попытки поставить под сомнение религиозные догмы. В развитии европейской науки средневековье было мертвым периодом. Лишь на Востоке арабы, позаимствовав многие знания у разоренной ими античной цивилизации и став ее преемниками, вносили в науку и свои собственные наблюдения. Большой интерес представляют труды таджикского ученого Абу-Али Ибн-Сины (980—1037 гг.), собравшего в своем «Каноне» практически все естественнонаучные знания того времени. В наши дни «Канон» Ибн-Сины (Авиценны в европейской транскрипции) переведен на русский язык. В нем обнаружена масса ценных сведений о животных Средней Азии.

В эпоху Возрождения (XIII—XVI вв.) произошел культурный переворот во всех областях жизни и деятельности людей, чему в немалой степени способствовало стремление ряда стран к расширению рынков. В этот период пробуж-

дася интерес к географическим трудам прошлого. Итальянец Марко Поло, совершивший путешествие в Монгольское ханство через территорию современной Средней Азии, оставил в наследие описание тех народов и стран, которые ему довелось посетить за 24 года странствий (1271—1295). В книге Марко Поло также содержится немало достоверных сведений о природе и животных Азии.

Необходимо отметить и русских землепроходцев. Им мы обязаны первыми знаниями о животном мире Сибири, главным образом о пушных зверях. Сейчас мы судим о былом распространении соболя по «отпискам» так называемых служилых людей. Первые сведения о фауне Байкала, в частности о нерпе, доставил Василий Власьев, а Савва Есипов привел целый список сибирских животных, куда входили олень, лось, козел, лисица, соболь, росомаха, бобр и др. После проникновения первооткрывателей на северо-восток Сибири были обнаружены моржовые лежбища. В 1665 г. Юрий Селиверстов описал миграцию кеты в реке Анадырь, причем подметил, что идущая из моря на нерест кета погибает в верховых реки, а Владимир Атласов связал питание соболя, лисицы и выдры с обилием кеты в реках. Это были настоящие фаунистические заметки. Пробывший 15 лет в Сибири (1661—1676) Юрий Крижанич написал «Историю Сибири», где дал характеристику трем зонам ее («трем климатам») — тундры, тайги и степей, описав климат, растительность и животный мир каждой из них. Это была первая биogeографическая работа по Сибири.

XVII в. для естественных наук был эпохой главным образом описательной. Естествоиспытатели собирали фактический материал, коллекционировали его и классифицировали, совершенствовали методы исследований. Однако попыток систематизировать данные о географическом распространении животных почти не было.

В 1605 г. Виртген произвел анализ фауны Британских островов и европейского континента, сделав правильный вывод о тождестве животных Англии и Северной и Западной Европы. Сходство, как считал Виртген, объясняется недавней связью этих континентов, датируя ее временем «после потопа». Это вполне научное суждение, исключая, конечно, факт «потопа», в который верил тогда не только Виртген.

Подобную работу в 1690 г. провел английский капитан Симпсон. Он исследовал Фолклендские острова и сравнил распространенных там лисиц с южноамериканскими. Они оказались сходными. Симпсон делает аналогичный предыдущему вывод — Фолклендские (Мальвинские) острова соединялись некогда с Южной Америкой. Но оба вывода остались в то время практически незамеченными. Даже еще в XVIII в. факты географического распространения организмов объяснялись нелепыми и наивными допущениями, порожденными слепой верой в незыблемость религиозной догмы о сотворении мира.

Начало XVIII в. ознаменовалось трудами нескольких научных экспедиций. Особое место среди них занимает вторая камчатская экспедиция (1733—1743) Витуса Беринга. Ее участник Г. Стеллер исследовал фауну и флору Сибири. Он, в частности, открыл и описал морскую корову, млекопитающее семейства дюгоневых, которая обитала на мелководьях у Командорских островов. С. П. Крашенинников, также участвовавший в этой экспедиции, дал характеристику природы Камчатки, прежде всего ее животного населения.

Натуралист И. Гмелин, член Петербургской Академии Наук, в 1733—1743 гг. исследовал области к востоку от Байкала и бассейн Лены. Он первым обратил внимание на то, что Западная и Восточная части Сибири отличаются одна от другой, и границу между ними провел по Енисею. «От Енисея на восток,— писал он,— земля другой вид получила. Оказывались звери, нигде еще не известные, как, например, кабарги».

В первый период развития зоогеографии, охватывающий вторую половину XVIII в., появились труды многочисленных исследователей-натуралистов. Они были обобщены работами знаменитого шведского ученого Карла Линнея (1707—1778) — основа-

теля научной систематики растений и животных. Как известно, Линней предложил бинарную номенклатуру видов, уточнил само понятие «вид», выделил в классификации животных высший класс — млекопитающих и отнес к нему человека. В развитии биологии Линней сыграл выдающуюся роль. Однако об уровне современной Линнею науки мы можем судить хотя бы по его объяснению распространения животных и растений на земном шаре. Будучи приверженцем библейской доктрины о сотворении мира в раю, расположенному в междуречье Тигра и Евфрата, и в то же время зная образ жизни и потребности столь различных животных, как, скажем, белый медведь и газель, Линней не нашел ничего лучшего, как предложить гипотезу о том, что местом творения была высокая гора на острове, расположенным в тропиках. У подножья горы, согласно Линнею, были сотворены тропические виды животных, выше, соответственно изменению климата в верхних поясах гор, — виды умеренной зоны, еще выше — полярные и т. д. Когда остров соединился с материком, все виды расселились в «своей» уже широтной климатической зоне Земли. Пожалуй, зря крупный ботаник А. Декандоль много позже заявил, что создать подобную гипотезу можно только в состоянии умственного расстройства. Просто таков был уровень современной Линнею науки. Несмотря на то, что во времена Линнея были известны палеонтологические находки, доказывавшие гораздо большую, чем допускала библия, давность существования органического мира Земли, потребовалось много времени, чтобы география и биология смогли освободиться от религиозных заблуждений.

Одним из первых ощутимый удар по библейскому учению о сотворении мира нанес М. В. Ломоносов. Он высказал идею исторического развития Земли, распространив ее как на земную кору, так и на органический мир планеты. К примеру, он считал, что обнаружение ископаемых морских моллюсков на вершинах гор служит доказательством того, что в этих районах когда-то располагались морские бассейны, и кто в этом сомневается, «имеет весьма скучное понятие о величестве и древности света».*

В этот период развития зоогеографии появились фаунистические описания крупных районов земного шара, что породило вопрос о причинах различия фаун. Была также сделана попытка создать научную систему классификации и дать определение понятию «вид». Передовые ученые того времени высказывали предположения, что изменения животного мира Земли шли параллельно геологическим изменениям. Это был период накопления материалов, позволивших высказать гипотезу не только о смене фаун, но и об эволюции видов. Однако этого оказалось недостаточно, чтобы разрушить церковные доктрины о сотворении Земли, животных и растений, причем отдельными актами творения.

* Ломоносов М. В. Соч. М.; Л., 1954. С. 577.

Второй период в развитии зоогеографии датируется концом XVIII — первой половиной XIX в. Его обычно называют периодом господства теории катастроф. Ф. Энгельс в «Диалектике природы» писал о нем так: «В 1755 г. появилась «Всеобщая естественная история и теория неба» Канта. Вопрос о первом толчке был устранен; Земля и вся солнечная система предстали как нечто ставшее во времени <...> Возникла геология и обнаружила не только наличие образовавшихся друг после друга и расположенных друг над другом геологических слоев, но и сохранившиеся в этих слоях раковины и скелеты вымерших животных, стволы, листья и плоды не существующих уже больше растений. Надо было решиться признать, что историю во времени имеет не только Земля, взятая в общем и целом, но и ее теперешняя поверхность и живущие на ней растения и животные. Признавали это сначала довольно-таки неохотно».*

Совсем отрицать изменения растительности и животного мира Земли при обилии имевшихся палеонтологических фактов было уже невозможно. С другой стороны, библейская догма об актах творения еще сохраняла силу. В связи с этим возникла компромиссная теория катастроф. Смысл ее заключался в том, что творец создает органический мир каждой геологической эпохи заново, специальным актом творения, этот органический мир существует сравнительно недолго, а затем гибнет в результате грандиозной мировой катастрофы, после чего наступает новый акт творения.

Один из блестящих представителей науки конца XVIII в. Жорж Бюффон (1707—1788), автор многотомной «Естественной истории», признавал быстрые изменения поверхности Земли, зависимость распределения животных и растений от размещения морей и суши, значение горных хребтов и больших водных пространств как преград к расселению животных, высказал ряд важных биogeографических положений, и в то же время он, отстаивая точку зрения теории катастроф, утверждал существование семи геологических эпох, которые разделялись гигантскими катастрофами, уничтожавшими органический мир предыдущей эпохи. Правда, Бюффон отрицал полное уничтожение видов, допускал выживание части их и последующее пополнение за счет вновь образованных. Однако это только попытка примирить библейские сказания с данными геологии и палеонтологии.

В законченном виде теория катастроф была сформулирована в начале XIX в. Жоржем Кювье (1769—1832), а в наиболее крайней форме представлена в работах его ученика д'Орбиньи. Кювье был выдающимся систематиком, сравнительным анатомом и палеонтологом. Он впервые разработал принцип корреляции частей организма — основу закона соподчинения органов и функций. Но во взглядах на изменение лика Земли и ее органического мира

* Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 350—352.

Кювье стоял на реакционных позициях. «Теория Кювье о претерпеваемых Землей революциях была революционна на словах и реакционна на деле. На место одного акта божественного творения она ставила целый ряд повторных актов творения и делала из чуда существенный рычаг природы», — писал Ф. Энгельс.*

Следует отметить, что в первом периоде развития зоогеографии трудами Ж. Бюффона, Е. Циммермана и П. С. Палласа было заложено направление, которое потом назовут фаунистическим или региональным. В 1777 г. немецкий ученый Е. Циммерман опубликовал книгу «Specimen zoologiae geographicæ», где основательно изложил сведения о миграциях животных и ввел термины «зоогеография» и «географическая зоология». Первая, по Циммерману, изучает различные части земного шара с точки зрения их животного населения, а вторая занимается установлением причин распространения животных. Задачами зоогеографии Циммерман считал объяснение современного и прошлого распространения животных, определение центров расселения. В отличие от Линнея он полагал, что каждый вид имеет свой центр творения. По сути, Циммермана мы вправе считать основателем зоогеографии как науки.

Огромный вклад в развитие зоогеографии внес российский академик П. С. Паллас (1741—1811). Он вместе со своими учениками совершил ряд путешествий и собрал огромный фактический материал по фауне и флоре востока европейской части России, а также Сибири и других территорий. Большое внимание Паллас уделял особенностям обитания и распределения животных. Он является одним из первых биогеографов, применявших экологические методы исследования.

На этот же период приходятся и первые попытки установления естественных фаунистических областей, предпринятые И. Миндингом (1829), А. Вагнером (1844) и др. Миндинг установил относительный характер линейных границ фаунистических областей и ввел термины «автохтоны» и «мигранты», дал их определение. Вагнер довольно удачно выделил основные фаунистические области. Известное зоогеографическое деление суши П. Склэтера во многом базируется на его картах.

Итогом зоогеографических исследований данного периода явился труд Л. Шмарды (1853) «Географическое распространение животных». Это была сводка всех известных тогда фактов распределения фауны. Шмарда заложил фундамент экологического направления в зоогеографии, поскольку полагал, что распределение животных обусловливают факторы среды — свет, температура, пища и т. п. По теоретическим взглядам он был катастрофистом и не признавал идеи эволюции даже тогда, когда вышли основные работы Дарвина.

* Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т 20. С. 352.

К началу третьего периода (середина XIX в.) ученые стали отказываться от теории катастроф. Во многих работах уже появляются более или менее откровенные мысли о постепенной эволюции облика Земли. В 1832 г. увидела свет книга английского геолога Ч. Лайеля (1797—1875) «Основы геологии». Она нанесла серьезный удар по теории катастроф и вместе с тем подготовила почву Дарвину для разработки научной теории эволюции. Лайель доказал, что для изменения поверхности земного шара вовсе не требуется гигантских катастроф или иного вмешательства высшей силы. Аргументом были следующие рассуждения. Если мы повсеместно можем наблюдать такие явления, как образование оврагов, размытие береговой линии, разрушение каменных пород под действием солнца, воды, ветра и т. п., то, принимая во внимание возраст нашей планеты, мы должны допустить, что эти постепенные, незаметные процессы за тысячи и миллионы лет могут привести к появлению иных форм рельефа, смене суши морем и т. д. «Настоящее есть ключ к пониманию прошедшего», — вот убеждение Лайеля. Изучения процессов, протекающих на Земле в настоящее время, достаточно для суждения о тех же процессах и условиях среды прошлых геологических эпох. Поэтому причинами резких изменений в составе ископаемых фаун, которые объяснялись губительными катастрофами, Лайель считал вековые колебания суши и моря и вызванные ими переселения животных. Он утверждал, что фауны прошлых периодов генетически связаны друг с другом. Эта точка зрения получила наименование принципа актуализма. Для религиозной догмы о происхождении Земли и живых организмов места в ней не оставалось. К чести Лайеля нужно отметить, что он, хоть и не сразу, стал убежденным сторонником Дарвина.

Справедливости ради следует сказать, что идеи подобного рода возникали и до Лайеля. Так, еще в 1822 г. русский академик К. М. Бэр в докладе «Как развивалась жизнь на Земле» выдвинул гипотезу о постепенном развитии природы от низших ее проявлений до человека. Бэр утверждал, что история животного мира древнее истории человечества, а история Земли древнее, чем история животного мира. Позже, в 1834 г., с эволюцией животных Бэр уже связывает их географическое распространение.

Из работ, где нашел воплощение принцип актуализма, нужно назвать книгу английского биогеографа Э. Форбса «О связи между распределением существующей фауны и флоры Британских островов и геологическими изменениями в эпоху дилuvия» (1846). Этот труд замечателен по ряду причин. Прежде всего Форбс на много десятилетий опередил развитие биогеографии, применив почти современные методы исследования. Для выяснения генезиса фаун он рекомендовал изучать геологические данные, начиная от современных и переходя к предшествующим эпохам, а не наоборот, как это делали до него. Далее Форбс доказал, что в видовом составе организмов, населяющих Британию,

можно распознать следы пяти типичных флор и фаун различной древности, которые последовательно сменяли друг друга, начиная от миоцена. Появление ряда видов растений и животных он объяснял бывшими материковыми связями Британии с Францией, Испанией и Скандинавией. Форбс был одним из первых биогеографов, исследовавших фауну и флору окружающих Британию морей.

Наиболее блестящим представителем биогеографии данного периода был швейцарский ботаник Альфонс Декандоль. Хотя главная работа Декандоля «Ботаническая география» (1855) и не касается проблем зоогеографии, методология его представляет огромный интерес как для ботаников, так и для зоологов. Опираясь на методику Форбса, Декандоль изучал распределение и распространение растений, учитывая условия окружающей среды, и предложил новый метод исследования. Он считал, что к помощи геологических данных нужно обращаться только тогда, когда современные физические условия не дают ответа для истолкования тех или иных явлений. Декандоль указал на необходимость тщательного изучения видовых ареалов — основного и надежного материала для установления регионов флоры. Он не отрицал и необходимость учета исторических данных, но требовал осторожности в их использовании. Результаты своих наблюдений Декандоль опубликовал в «Географии растений» (1855) — самом выдающемся произведении додарвиновского периода развития биогеографии.

К четвертому периоду (60-е годы XIX в.) появились талантливые прогрессивные ученые и биогеография подошла к научному объяснению причин распространения организмов. Тем не менее представление о непрерывности эволюционного процесса, о происхождении современных фаун от давно исчезнувших для подавляющего большинства ученых первой половины XIX в. оставалось чуждым, несмотря на то, что оно было вполне убедительно аргументировано Ламарком в «Философии природы» (1809). Предвидя это, сам Ламарк писал: «Каких бы трудов ни стоило открытие новых истин при изучении природы, еще большие затруднения стоят на пути их признания».*

Но мало было признавать историческое развитие организмов, нужно было объяснить, каким образом происходит процесс эволюции. «Потребовалась не только сила гения Дарвина и спокойное сознание истинности нового учения со стороны Уоллеса, но и почва, подготовленная к принятию идеи об эволюции мира, чтобы эта идея стала общим достоянием», — писал много лет спустя русский зоогеограф М. А. Мензбир (1882).

После выхода в свет гениального труда Дарвина «Происхождение видов» (1859) стало ясно, что только эволюционное учение дает возможность понять причины, обусловившие современное

* Ламарк Ж. Философия зоологии. М.; Л., 1935—37. Т. 1—2.

распространение животных и растений, поскольку, как было установлено, организмы в такой же степени подвержены медленным и постоянным изменениям, как и физико-географические условия, в которых они находятся. Из этого следует, что изменение видов тесно связано с изменением среды их обитания.

Новые идеи привели к бурному развитию биологических наук, в том числе и биогеографии, факты которой были использованы Дарвином в качестве доказательств эволюции.

Изучая характер распространения животных на островах, расположенных вблизи Южной Америки, Дарвин пришел к выводу, что его можно объяснить лишь изменением видов во времени. Это вытекает из того, что разница между видами, населяющими острова, тем больше, чем значительнее и длительнее их географическое разъединение. Дарвин внес большой вклад в развитие биогеографии, он четко показал роль географических препятствий для формирования эндемичных видов и своеобразных фаун. Примером последних является фауна Галапагосских островов. Дарвин доказал возможность заселения территорий организмами за счет случайных заносов — ветром, морскими течениями, перелетными птицами и другими способами. Дарвин также подтвердил и четко сформулировал закон о едином центре происхождения каждого вида. Разрывы между частями ареала одного вида он объяснял вымиранием его представителей в промежуточных районах.

Так Дарвин «впервые поставил биологию на вполне научную почву, установив изменяемость видов и преемственность между ними».* Кроме того, следует отметить, что лишь после Дарвина стало возможным развитие направления, которое изучает эволюцию фаун и называется исторической (генетической) зоогеографией.

Историческая зоогеография получила мощное развитие в трудах К. Рютимейера и А. Уоллеса.

Рютимейер в 1867 г. опубликовал работу «О происхождении животного мира», где на основании палеонтологических данных и фактов современного распространения животных сделал попытку выделить на Земле фаунистические слои различной древности. Наиболее древней он считал фауну Мирового океана — колыбели жизни, утверждая, что от нее произошли обитатели пресных вод и суши. Из сухопутных фаун к самой древней он относил австралийскую с ее однопроходными и сумчатыми, являющимися потомками мезозойской фауны. К более молодым Рютимейер причислял африканскую и индийскую фауны (третичный возраст), а к самой молодой — мало изменившуюся ледниковую фауну Северной Америки и севера Старого Света.

Знаменитый сподвижник Дарвина Уоллес, самостоятельно пришедший к идеи естественного отбора как главного фактора

* Ленин В. И. Полн. собр. соч. Т. 1. С. 139.

эволюции организмов, в 1876 г. опубликовал двухтомный труд «Географическое распространение животных». В этой книге был обобщен огромный зоогеографический материал, в том числе и данные палеонтологии о прошлом распространении видов. Уоллес использовал метод, предложенный Декандолем, т. е. тщательно изучил ареалы видов и более высоких таксономических единиц (родов, семейств) и, кроме того, учел историю происхождения фаун различных частей Земли. За год до выхода в свет работы Уоллеса П. Склэттер статистическим методом установил естественные зоогеографические области Земли. В отличие от бессистемного выделения мелких зоологических областей он обосновал существование небольшого количества крупных областей, характеризовавшихся эколого-фаунистической общностью. Видоизменяя зоогеографические области Склэттера, Уоллес выделил 6 основных фаунистических: Палеарктическую, Эфиопскую, Восточную (Индо-Малайскую), Австралийскую, Неотропическую и Неарктическую. Каждая из них членилась на несколько подобластей. Так, в состав Палеарктической области, по Уоллесу, входят Североевропейская, Средиземноморская, Сибирская и Маньчжурская подобласти.

Уоллеса считают основоположником исторической зоогеографии, хотя по справедливости эту часть он должен делить с Рюти-майером. Следует отметить, что Уоллес мало внимания уделял экологическим факторам, воздействующим на распространение организмов.

Основоположником экологической зоогеографии по праву надлежит считать нашего соотечественника Н. А. Северцова (1827—1885). Еще в додарвиновские времена вышла в свет его монография «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855). Северцов, применив оригинальный метод, установил связь между особенностями фауны и теми физико-географическими условиями (климат, почва и т. п.), в которых живет и развивается эта фауна. Распространение и миграции животных объяснялись им исключительно на основе экологических факторов современности. В следующей крупной работе «Вертикальное и горизонтальное распространение туркестанских животных» (1873) Северцов обобщил материалы своих среднеазиатских экспедиций и пришел к выводу, что нынешнее распространение животных объясняется не современными, а давно прошедшими географическими и физическими условиями, которые открывает геология. Северцов выделил группировки животных по районам их первоначального возникновения и распространения: среднеазиатские, евросибирские, южноазиатские и т. д. Так в труде Н. А. Северцова объединилось экологическое и историческое направление в зоогеографии. На экологических принципах построено зоогеографическое районирование Палеарктики (1877), где за основу приняты ландшафтные зоны тундры, тайги, переходной, пустынной и прибрежной зон.

И Уоллеса, и Северцова можно считать основателями эволюционной зоогеографии. Идеи Северцова оставили глубокий след в развитии науки не только у нас в стране, но и за рубежом.

Северцовское направление развивали его ученик М. А. Мензбир и П. П. Сушкин.

Мензбир (1855—1935) разработал зоогеографический метод, нашедший применение в исследованиях многих советских ученых. Он вкратце сводится к следующему. Зоогеограф должен начинать с изучения видового состава, переходя от настоящего к прошлому. При районировании следует руководствоваться наличием или отсутствием видов, типичных для областей. Выделенные по фаунам зоогеографические единицы должны иметь разное значение, так как фауны разных стран весьма отличаются друг от друга. На основе принципов зоогеографического районирования Мензбир выделил следующие зоогеографические единицы: область, подобласть, провинция, округ, участок, местоположение. При выделении областей он принимал во внимание богатство фауны и ее историческое прошлое. Прочие более мелкие единицы выделял на основании современного состояния фауны, поскольку они в основном большинстве одинакового возраста и в их развитии огромную роль играет различие стадий. Разница в составе фаун устанавливалась при сравнении центров единицы, а не переходных полос.

Академик П. П. Сушкин (1868—1928), гармонично объединяя экологическое и историческое направления в зоогеографии, разработал картину эволюции фаун Сибири и Центральной Азии. Он предложил гипотезу о былом существовании мощного центра формирования сухопутной фауны, располагавшегося на северо-востоке Азии. Этот центр Сушкин вслед за А. Ф. Миддендорфом назвал Берингией. Гипотетическая Берингия (или Берингида), согласно Сушкину, соединяла северо-восток Азии и северо-запад Северной Америки. Этим он и объяснял большое сходство фаун севера данных материков.

Гипотеза Сушкина была в дальнейшем разработана Б. К. Штегманом. Работа Штегмана «Основы орнитологического разделения палеарктической области», появившаяся в 1938 г., замечательна попыткой разрешить трудности детального зоогеографического районирования суши путем проведения линейных границ. В качестве основных структур зоогеографии он рассматривал не региональные единицы, границы между которыми проводились относительно произвольно и статично, а изменяющиеся во времени и пространстве существующие или антагонистические «типы фаун». При этом области взаимопроникновения двух фаун он обозначал на картах отдельными мазками соответствующих цветов. Почти одновременно с подобным предложением выступил зоогеограф В. Рейниг, который под «типом фауны» (или «кругом фауны», по терминологии многих зарубежных зоогеографов) подразумевал комплекс видов, принадлежащих к одному

общему центру распространения. Точка зрения Штегмана в настоящее время находит массу сторонников, хотя первоначально она была встречена скептически.

Северцовское направление успешно развивал крупный энтомолог А. П. Семенов-Тян-Шанский. Ему принадлежит основательно разработанная схема зоогеографических подразделений Палеарктики вплоть до провинций.

Наш современник академик Л. С. Берг продолжил и развил намеченное Северцовым ландшафтное расчленение Палеарктики, установив, что ландшафты населены определенными комплексами животных и растений. Кроме того, Л. С. Берг на основе распространения пресноводных рыб первым произвел районирование Палеарктики. Им объяснен ряд зоогеографических парадоксов. К примеру, он выдвинул учение о биполярности, развивая его в биogeографическом и палеогеографическом направлениях. Известно, что ареалы ряда морских животных располагаются в умеренных широтах северного и южного полушарий с перерывом в тропиках. Такую разобщенность Берг объяснял событиями, происходившими в истории Земли, в частности изменениями климата во время ледникового периода (см. «Фаунистическое расчленение лitorали»). Это учение изложено в статье «Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха» (1920). Ему аналогично и учение об амфибoreальности, т. е., говоря словами Берга, о нахождении тех или иных видов и родов «на западе или на востоке умеренных широт и отсутствии посередине». Причина подобного распространения кроется также в палеогеографических условиях прошлых геологических эпох.

Интересные зоогеографические проблемы решались Бергом при объяснении фаунистических загадок Каспия и Байкала. Вполне современно звучат высказывания Л. С. Берга о необходимости различать два принципа районирования моря: зонально-географическое и собственно зоогеографическое. В первом случае основой является зона, во втором — иерархические единицы: области, подобласти, провинции, которые выделяются по степени сходства (видового, родового и т. д.) их фауны.

Как видно из приведенного краткого очерка развития зоогеографических взглядов, во второй половине XIX в. и в первые десятилетия XX в. в науке преобладающее значение получило историческое направление. Наряду с этим первая половина XX в. ознаменовалась усилением связи биогеографии с экологией. Учет экологических факторов с целью объяснения закономерностей распространения видов в какой-то степени был характерен для многих работ и в прошлом. Это было особенно типично для России с ее громадными пространствами и сочетанием разнообразнейших условий среды. Впоследствии необходимость связи биогеографии с экологией диктовалась практическими соображениями. Исследование географического распространения видов показывало, что внутри ареала существуют формы со своеобраз-

ными местными особенностями, зависящими от сочетаний факторов географической обстановки. В связи с этим в биогеографию постоянно вторгалась экология, и в результате тесных взаимоотношений двух наук появились экологическая зоо- и фитогеография. Примером слияния зоогеографических идей с экологическими может служить книга А. Н. Формозова «Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР» (1946). Тесное переплетение двух наук приводит к тому, что отдельные зоогеографы, как, впрочем, и геоботаники, не видят разницы между экологией и биогеографией. Такое положение весьма характерно для американской биогеографии, хотя необоснованность его давно подмечена самими американскими учеными. Так, еще в 1957 г. ботаник А. Кюхлер отмечал, что американцы часто ошибочно приравнивают экологию к географии растений, а крупнейший зоогеограф Ф. Дарлингтон в монографии «Zoogeography» (переведена на русский в 1966 г.) прямо заявил: «Я не собираюсь умалять значение экологии, а хочу только напомнить, что это не зоогеография».

Другая крайность заключается в стремлении географов превратить биогеографию в часть ландшафтования, т. е. сделать ее обслуживающим разделом физической географии. Пограничное положение зоогеографии и фитогеографии на стыке биологических и географических наук бесспорно. Однако объект исследования — виды животных и растений — заставляет отнести зоогеографию к биологическим наукам. Для характеристики ландшафта нужно знать не столько видовой состав, т. е. фауну, сколько типичное для него животное население. Обычно это многочисленные, широко распространенные, так называемые фоновые или ландшафтные виды. Они и служат объектом изучения геозоологии.

В XX в. в результате обобщения огромного фаунистического материала появляются сводные монографические работы и ряд учебных руководств. Упомянем наиболее важные из них. Экологическое направление отражено в таких трудах, как «Основы экологической зоогеографии» Ф. Даля (1921—1923), «Зоогеография на экологической основе» Р. Гессе (1924), «Экологическая география животных» Р. Гессе, В. Элли и К. Шмидта (1951), зоогеографии Мирового океана была посвящена работа С. Экмана (1935) «Зоогеография моря». Особое значение для развития зоогеографии в СССР и подготовки специалистов-зоогеографов имело крупное руководство «Общая зоогеография» В. Г. Гептнера (1936). Большую ценность в нем представляет раздел, посвященный расселению животных и учению об ареале. Все последующие работы советских зоогеографов испытали на себе влияние этого труда, который и за прошедшее сорокалетие не утратил своего значения. В выходивших впоследствии руководствах — «География животных» Н. А. Бобринского, Л. А. Зенкевича, Я. А. Бирштейна (1946), «Зоогеография» И. И. Пузанова (1938), «География

фия животных» Н. А. Бобринского (1951) и ряд других — центр тяжести изложения переносился то на экологическую, то на историческую часть.

Ф. Дарлингтон (1957) на основе предложенных им методов и принципов описал характер распространения и вероятный ход расселения всех классов позвоночных животных, как водных, так и наземных. Большое внимание в ней уделяется закономерностям островного и материкового распространения животных. Дарлингтон является противником гипотез и теорий, часто упоминаемых в исторической зоогеографии (например, теории перемещения материков и т. п.). Он считает, что незначительные изменения в очертаниях материков вместе с более широкими, чем это обычно признается, возможностями расселения сухопутных животных через морские преграды вполне объясняют современную картину распространения основных групп животных на земном шаре. Несмотря на большой схематизм изложения, эта книга оказалась очень полезной в качестве справочника.

В 1967 г. была издана большая работа Г. Делаттина «Очерк зоогеографии» на немецком языке. Общих вопросов, таких, как теория ареала или экологические основы зоогеографии, автор касается лишь попутно. Главное внимание он уделяет морской, пресноводной и сухопутной фаунам. Вместе с тем Делаттин убедительно обосновал раздел, посвященный фаунистическим элементам и их значению для выяснения истории фаун.

До недавнего времени мировая зоогеографическая литература не имела ни учебников, ни методических указаний по зоологическому картографированию. Большинство зоогеографических работ довольствовалось давно известными методами картирования ареалов животных. Однако практическая сторона изучения распространения животных, особенно таких, как охотничье-промышленные звери и птицы, вредители сельского и лесного хозяйства, переносчики и хранители инфекционных заболеваний человека, требует создания специальных карт зоологического содержания.

Методические трудности зоологического картографирования вытекают из специфики самих животных (подвижность, скрытый образ жизни, способность выбирать и создавать среду обитания, сезонные и годичные колебания численности и др.). Тем не менее необходимость создания различного рода зоологических карт территорий, где проводятся крупные хозяйствственные мероприятия — освоение целинных земель, мелиорация ландшафтов, прокладка магистралей, размещение новых населенных пунктов, — очевидна.

В связи с этим следует отметить книгу Н. В. Тупиковой «Зоологическое картографирование» (1969). Она состоит из двух частей. В первой рассматривается методика составления зоологических карт (масштаб карты, создание ее географической основы, регистрация материала, методы отображения объектов на картах и т. д.). Вторая часть посвящается обзору основных типов

зоологических карт: ареалов и изменений их границ, населения отдельных видов, биотопической приуроченности животных, фаунистических комплексов и животного населения. Карттирование животного населения особенно важно как для геобиологических целей, так и для проведения региональных зоогеографических работ. В общем в книге методически обосновывается целое направление в науке — зоогеографическое картографирование.

Современный этап развития зоогеографии характеризуется созданием нескольких ее направлений. Часть из них лежит в русле классической науки, другие же являются принципиально новыми. Прежде всего заслуживают внимания попытки обоснования и развития комплексной науки — биогеографии. Наиболее последовательную позицию в этом вопросе занимает школа биогеографов Московского государственного университета, возглавляемая профессором А. Г. Вороновым. В подготовленных ими учебниках для студентов географических специальностей излагаются общие проблемы биогеографии и развернутые характеристики биомов земного шара. А. Г. Воронов определяет биогеографию как науку о географическом распространении и размещении сообществ организмов и их компонентов. Основной задачей этой науки является установление географической специфики причинных связей между средой обитания в целом и ее факторами, с одной стороны, и сообществами и их компонентами — с другой, из чего вытекает теснейшая взаимозависимость биогеографии, экологии и биоценологии, а также известное перекрывание всех трех наук. Особенность биогеографии как самостоятельной комплексной науки проявляется в ее способности решать такие проблемы, как география продукции и массы живого вещества планеты, причины современного распространения сообществ организмов, географические особенности биотических отношений и, конечно же, антропические влияния на биомы и биоты в разных географических условиях.

Наряду с направлением московской биогеографической школы продолжает развиваться классическое фауно-генетическое направление. В последние десятилетия большой вклад в развитие этого направления внесли О. Л. Крыжановский и Я. И. Старобогатов. О. Л. Крыжановский (1965) детально проанализировал наземную фауну и ее генезис такого интересного и сложного региона СССР, как Средняя Азия, и предложил схему зоогеографического районирования данной части суши. Я. И. Старобогатов (1970) разработал принципы и методы зоогеографического районирования применительно к пресноводным животным и уточнил ряд общих закономерностей распространения фауны внутренних водоемов.

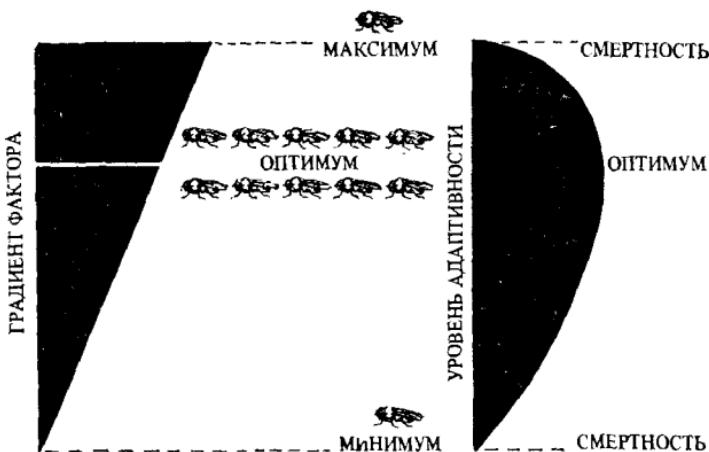
Особое направление, выделившееся еще в 60-е годы, — островная биогеография — заложено в работах Престона (1962) и Мак-Артура и Уилсона (1967). Они предложили новые подходы к изучению динамики островных фаун и обратили внимание на связи

между числом видов и площадью острова, на соотношения процессов колонизации и вымирания (оборот видов), а также на фаунистический коллапс. Значение этого направления было оценено самим Престоном, однако практическое развитие оно получило только в последнее время, главным образом в охране природы. Идея Престона заключается в том, что в эпоху антропического преобразования естественных ландшафтов остатки их, часто в виде заповедных территорий, становятся изолятами — островами в море сельскохозяйственных или урбанизированных территорий. Поэтому к ним приложимы положения, свойственные настоящим островным популяциям организмов. В частности, можно решить вопрос о «минимальной динамичной площади» заповедника, которая обеспечит охрану видов, а также создать резерваты, состоящие из множества отдельных участков, своеобразных «архипелагов», совокупная фауна которых, как показали наблюдения, богаче, чем на единой большой площади.

В исторической зоогеографии выделилось направление, получившее название викиантной зоогеографии. Она рассматривает распространение географически изолированных таксонов как результат действия преграды, разделившей ранее единый ареал предкового таксона. Частным случаем викиантной зоогеографии является «мобилистская зоогеография», базирующаяся на представлениях о континентальном дрейфе. Ее сторонники пытаются согласовать схему филогенетического ветвления (кладограмму) с последовательностью расхождения фрагментов единого мезозойского континента Пангеи. Материал для суждения о хронологии геологических событий дает современная геофизика.

Многие вопросы и проблемы зоогеографии до настоящего времени остаются дискуссионными и оживленно обсуждаются на зоогеографических конференциях, которые регулярно проводятся в нашей стране. Последняя из них прошла в 1985 г. в Ленинграде, где особенно ярко было продемонстрировано все разнообразие направлений и школ, существующих в СССР. Это позволяет судить о том большом интересе, который вызывают зоогеографические проблемы, а также сделать вывод, что зоогеография из классической описательной науки переросла в науку остро проблемную, решающую практические задачи рационального использования животного мира.

Экологические основы зоогеографии



БИОСФЕРА

Наша планета имеет несколько различных по плотности оболочек, окружающих ее ядро. Выделяют твердую оболочку — литосферу, водную — гидросферу, воздушную оболочку — атмосферу. Особую важность для человека представляет биосфера — живая оболочка Земли со всей совокупностью населяющих ее организмов. В пределы биосферы входит верхняя часть литосферы (кора выветривания) до глубины 30—60, редко до 200 м, вся гидросфера и нижний слой атмосферы до высоты 10—15 км (тропосфера). Кора выветривания и вся гидросфера постоянно заселены организмами, в тропосфере же животные и растения пребывают временно, поскольку здесь нет условий для такого важного процесса, как размножение.

За миллиарды лет существования живых организмов под их влиянием значительно изменились горные породы, вода и атмосфера. Современный газовый состав атмосферы образовался за счет деятельности растений и животных. Кислород воздуха является продуктом фотосинтеза зеленых растений, углекислый газ поступает в атмосферу благодаря дыханию живых организмов.* Водные организмы влияют на солевой режим гидросферы, поскольку способны накапливать различные соединения, растворенные в воде. Погибая, они попадают в состав морских отложений. К примеру, все отложения, начиная с кембрийских, содержат раковинки корненожек, раковинки фораминифер включаются в слои осадочных пород типа известняков, мела и т. п.

Кора выветривания также подвергается преобразованию, особенно ее верхний слой — почва. Ведущим фактором процесса почвообразования является биологический, т. е. деятельность живых организмов. За их счет создается органическое и часть минерального вещества почвы. Многие химические процессы в биосфере не обходятся без живых организмов. Академик В. И. Вернадский, создатель учения о биосфере, утверждал, что на Земле нет химической силы, более постоянно действующей и более могущественной по своим конечным результатам, чем все живые организмы в целом. Объясняется это не только совокупной массой и интенсивностью обмена веществ, происходящего в организ-

* Определенное количество углекислого газа имеет техногенное происхождение — выброс промышленных предприятий.

макс, но и их огромной потенциальной скоростью размножения. Например, согласно подсчетам, обычная инфузория при беспрепятственном размножении за 5 лет может дать такое количество органического вещества, которое в 104 раза превысит объем Земли. Наиболее медленно размножающееся животное — индийский слон — за 3—3,5 тыс. лет может дать столько потомства, что оно покроет планету сплошным слоем. Конечно, в природе этого не бывает из-за короткого срока жизни большинства видов и гибели множества особей, не достигших взрослого состояния и не размножившихся. Вместе с тем по сравнению с толщиной других оболочек планеты живая оболочка наиболее тонка.

Теоретически пределы ее (рис. 1) ограничиваются амплитудой примерно от 10 тыс. м ниже (океанические впадины) до 10 тыс. м выше дневной поверхности. Верхняя граница биосферы определяется интенсивностью ультрафиолетового излучения, однако выше 5 км организмы встречаются редко. Нижняя граница ее в океане определяется его ложем, так как и на дне самых глубоких океанических впадин существует жизнь. В толщу земной коры организмы далеко проникнуть не могут *в силу твердости каменных пород, но и на глубине в 4 км, на поверхности нефтеносного слоя, встречаются анаэробные бактерии. Практически же, если отбросить исключения, на суше жизнь сосредоточена в слое толщиной не более 60 м, а в океане в той или иной форме она обнаруживается на всех глубинах.

Живые организмы занимают все пригодные для существования участки планеты. Даже поверхности ледниковых щитов, центральные районы жарких пустынь и горячие источники населены растениями и животными. На льду обитают микроорганизмы, водоросли и низшие насекомые — ногохвостки. Пауки, клещи и насекомые обнаружены на снегу в Гималаях на высоте 7 тыс. м.

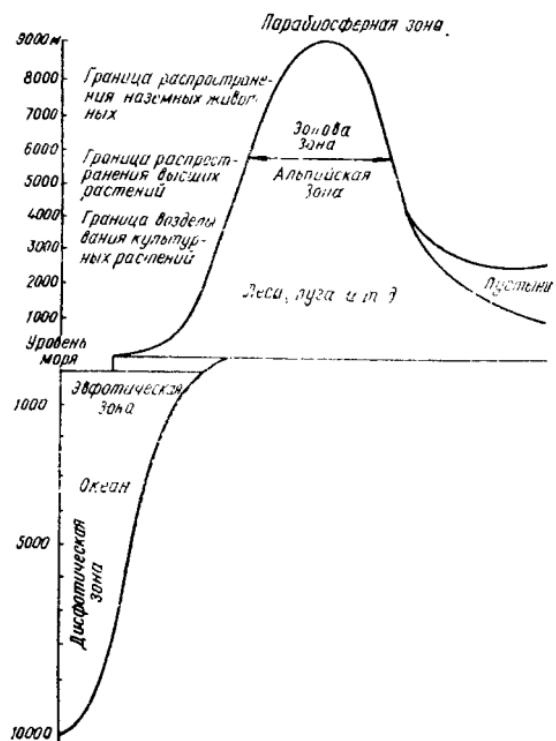


Рис. 1. Пределы биосферы (по Хатчинсону, из В. А. Радкевича, 1977).

* Исключение представляют пещеры.

В безжизненных на первый взгляд местах пустынь Аравии и Южной Африки существуют бедные видами сообщества животных. По-настоящему лишены жизни лишь кратеры действующих вулканов и участки морей с чрезмерно высоким содержанием солей (Мертвое море) или отравленные сероводородом (придонные слои Черного моря).

Как уже говорилось, наибольшей плотностью обладает живой покров у самой поверхности Земли. Здесь и происходят основные взаимодействия живой и неживой природы. Эту тонкую пленку часто называют биогеоценотическим покровом, ландшафтной оболочкой или биогеосферой.

Биогеосфера не однородна. Наименьшим ее подразделением является биогеоценоз,* т. е. совокупность живых компонентов наиболее однородного участка. Термин «биогеоценоз» предложен академиком В. Н. Сукачевым и определяется им как «совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою общую специфику взаимодействия этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутреннее противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии». Все организмы биогеоценоза составляют биоценоз данного участка, или биотопа. Таким образом, биогеоценоз состоит из 2 компонентов — биоценоза и биотопа.

Через биосферу проходит поток энергии, первичным источником которой является Солнце. Каждый живой организм получает солнечную энергию в прямом или трансформированном виде и затем ее частично выделяет во внешнюю среду, а оставшуюся передает другим организмам. Прямое использование солнечной энергии доступно лишь зеленым растениям — автотрофам. Автотрофы через фотосинтез также используют часть энергии из неорганических веществ (вода, углекислый газ, минеральные соли) и образуют органические — углеводы, белки, жиры, витамины и др. Последние представляют собой единственный источник энергии и веществ для гетеротрофов (животные, грибы). Гетеротрофы могут быть растительноядными (фитофагами), потребителями отмерших остатков (сапрофагами), хищниками или паразитами (зоофагами) и в то же время сами служат пищей для других животных. На этой основе в биогеоценозах формируются пищевые цепи и сети. Однако роль животных в биосфере не сводится к простой утилизации пищи. Она более многообразна. Животные прямо и косвенно влияют на продуктивность среды и биологиче-

* В современной экологической литературе, особенно зарубежной, часто употребляется эквивалентный биогеоценозу термин «экосистема».

ский круговорот, кроме того, они активно преобразуют среду своего обитания. Таким образом, все организмы в биосфере связаны между собой потоком энергии и круговоротом веществ.

ФАКТОРЫ СРЕДЫ. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОЛЕРАНТНОСТЬ ЖИВОТНЫХ

В биосфере не существует организмов, абсолютно независимых от своего окружения. В среде обитания животные подвергаются комплексному воздействию разнообразнейших экологических факторов. Эти факторы влияют прежде всего на их географическое распространение, обусловливают миграции и устранение отдельных видов из тех или иных биотопов; изменяя плодовитость и смертность, они определяют плотность популяций. Наконец, факторы среды обеспечивают выработку приспособлений к ним — адаптивные модификации в виде спячки, диапаузы, фотoperиодические реакции и т. п.

Экологические факторы принято делить на абиотические, биотические и антропические. В категорию *абиотических* входят климатические (свет, температура и влажность воздуха, осадки, ветер) и эдафические (физические и химические свойства почвы) факторы. Под *биотическими* факторами подразумевается взаимодействие и взаимовлияние живых организмов. *Антропические* факторы — это сумма влияний, исходящих от человека.

Факторы среды изменчивы. Примером могут служить колебания температуры воздуха в течение суток и года или изменения ее при перемещении от экватора к полюсам. Нормальное существование животных наблюдается только при тех изменениях экологического фактора, которые располагаются в пределах их минимального и максимального значения. Эти значения представляют собой границы толерантности (пределы выносливости) относительно данного фактора, его экологический диапазон (рис. 2).

Между минимумом и максимумом, ограничивающими возможность существования животного, находится относительно узкая зона оптимума, наиболее благоприятная для него. Между зоной оптимума и границей, определяющей возможность существования вида, лежит зона пессимума, где организм оказывается в плохих условиях. Зона пессимума, как и зона оптимума, устанавливается по плотности популяций вида, т. е. по числу особей, приходящихся на единицу площади. Конечно, в зоне оптимума вид будет представлен более плотными популяциями.

По аналогии с валентностью в химии экологи ввели понятие «экологическая валентность». Экологическая валентность вида — это его способность заселять различную среду, характеризующуюся определенными изменениями экологических факторов. Вид с

низкой экологической валентностью может переносить лишь ограниченные колебания факторов среды. Его называют *стенобионтным*. Примером стенобионтного вида животных на суше является человекообразная обезьяна — шимпанзе, обитающая в тропических влажных лесах, или наш глухарь — житель хвойного леса умеренной зоны. В противоположность этому вид, способный заселять различные местообитания или местообитания с изменч-



Рис. 2. Границы толерантности организмов в зависимости от интенсивности экологического фактора (из Р. Дажо, 1975).

выми условиями, называют *эврибионтным*. Примером эврибионтного вида может служить лисица, встречающаяся на равнине и в горах, в лесу и в степи, в пределах нескольких ландшафтно-климатических зон. К типичным стенобионтам, обитающим в водной среде, относятся рифообразующие кораллы, требующие строго определенной (высокой) температуры, солености и степени освещенности морской воды. Они распространены в пределах тропической зоны Мирового океана. Киты же, будучи эврибионтами, живут в различных широтах при наличии пищи.

Для выражения относительной степени толерантности употребляют соответствующие факторам термины с добавлением приставки «стено» (узкий) или «эври» (широкий). Так, относительно температуры животные бывают стенотермными или эвритермными, солености водной среды — стенохалинными или эврихалинными, пищевого рациона — стенофагами или эврифагами и т. д. Наконец, в отношении местообитания их можно разделить на стеноэков и эвриэков.

Фактор среды, ограничивающий возможности существования и распространения организмов, называется *лимитирующим*. По удачному выражению известного эколога Ю. Одума, организмы не являются рабами физических воздействий. Они приспособливаются сами и изменяют условия среды так, чтобы ослабить лимитирующее влияние температуры, света, влажности и т. д. Подобная компенсация факторов возможна большей частью на

уровне не отдельной особи, а сообщества и популяций вида. Выражается она существованием различных популяций — экотипов — у вида с широким географическим распространением, оптимумы и пределы толерантности которых соответствуют условиям конкретных районов и их отдельных участков. Например, медуза-сердцевидка *Aurelia aurita* имеет несколько экотипов, приспособленных к различным температурным условиям: обитатели северных районов активно плавают при температурах, которые южные популяции привели бы к полному подавлению. Многощетинковый червь нереида *Nereis diversicolor* живет в Черном море и в замкнутых лагунах на побережье Румынии. Если лагунную популяцию перенести в Черное море, она погибнет, так как там иное содержание солей. Такой же эффект наблюдается при перенесении черноморской популяции в лагуны. Между тем эти популяции представляют собой лишь биологические расы одного и того же вида.

Для распознавания лимитирующих факторов необходимо изучать виды на границах их ареалов. Без этого часто трудно сказать, что же именно не позволяет виду расширить занимаемую им область. Так, после 1880 г. в Финляндии наблюдалось незначительное повышение средних температур. Одновременно было установлено расширение на север ареала чибиса *Vanellus vanellus*. Это говорит о том, что именно температура является лимитирующим фактором, поскольку остальные условия оставались в тот период неизменными.

Более подробно отношения животных организмов к конкретным факторам среды будут рассмотрены ниже, причем применительно к основным биоциклам — морскому, пресноводному и суходутному.

УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В МОРЕ

Океаны и моря представляют собой самый крупный биоценоз Земли. На их долю выпадает 71 % поверхности планеты. В то же время они включают и наиболее богатую фауну, которая составляет 64 % видов животных, тогда как на сушу приходится только 36 %.^{*} Это и понятно, ведь жизнь зародилась в море и значительное количество классов животных, кроме огромного большинства насекомых, многоножек и амфибий, до настоящего времени имеют здесь своих представителей. Многие классы животных обитают только в море. К ним относятся коралловые полипы, плеченогие, боконервные и головоногие моллюски, бесчел-

* Эти подсчеты не включают насекомых. Если их вычесть из общего количества видов (1 млн), остается 250 тыс. видов, из которых в море живет 160 тыс.

репные, оболочки, губки, многощетинковые кольца, немертины и др. Вместе с тем следует отметить, что в океане и поныне есть представители очень древних групп животных, которые за миллионы лет изменились сравнительно мало. Это свидетельствует о замедленности темпов эволюции морских животных по сравнению с наземными.

Между наземными и водными средами наблюдаются существенные различия в их физико-химических свойствах. Особое экологическое значение для морских организмов имеют плотность, давление, глубина проникновения солнечной радиации, распределение тепла, содержание газов и растворенных солей, течения.

Плотность чистой воды при 0 °С и давлении 101,325 кПа в 775 раз больше, чем воздуха при тех же условиях. Это позволяет морским животным значительно снизить затраты энергии на создание опорных тканей и на поддержание собственного тела. Плотность тканей морских животных примерно равна плотности морской воды в поверхностных слоях. В то же время давление, которое испытывают эти организмы, возрастает при погружении их на каждые 10 м соответственно на 101,325 кПа. Следовательно, если учесть, что жизнь есть и на дне самых глубоких океанических впадин (глубина впадины Челленджер в Марианском желобе Тихого океана 11022 м), то приходится констатировать давление слоя воды на организмы силой свыше 101,325 кПа. Передвигаться на суше значительно легче, чем в воде, так как вязкость последней примерно в 60 раз выше вязкости воздуха. Тем не менее внешнее давление нейтрализуется внутренним, что позволяет животным обитать на больших глубинах.

Среди морских животных по отношению к давлению различают *эврибатные* и *стенобатные* виды.

На распределение животных в море сильное влияние оказывает свет, вернее, степень проникновения солнечной радиации, которая зависит от веществ, растворенных и взвешенных в воде. По мере увеличения глубины степень проникновения солнечной радиации уменьшается, причем довольно быстро. На глубине 1 м инфракрасное излучение полностью поглощается, а видимый свет наполовину слабее, чем на поверхности. На глубине 200—400 м света уже не хватает для существования растений. Большие глубины практически лишены освещения и животные там обитают в темноте. Толщу воды в море принято делить на зоны: хорошо освещенную *эвфотическую* (от 0 до 30 м), *дисфотическую* (30—200 м) и лишенную света *афотическую* (ниже 200 м).

Важную роль в жизни водных животных играет распределение тепла в морях. Источником его служит энергия солнечной радиации, поэтому распределение температур на поверхности и в верхнем слое воды зависит от климата соответствующей части земного шара, где располагается данный водный бассейн. В морях наблюдается вертикальное зональное распределение температур. Однако эта зональность нарушается течениями.

Охлаждается вода из-за собственного излучения и испарения с поверхности моря. Благодаря постоянному перемешиванию слоев (из-за течений, ветра, конвекционных токов) изменения температур затрагивают значительную толщу воды. Что же касается больших глубин, то там имеется собственный температурный режим.

Моря обладают термической стратификацией: верхний слой (термосфера) характеризуется сезонными изменениями температуры, на глубине 300—500 м располагается слой скачка температур, так называемый термоклин. В переходном от него слое, примерно до глубины 1500 м, температура, не испытывая сезонных изменений, медленно понижается — это слой постоянного термоклина. Глубинный слой имеет относительно постоянную температуру (3 — 4 $^{\circ}\text{C}$ в низких широтах, около 0 $^{\circ}\text{C}$ в полярных).

По горизонтали также отмечаются изменения температуры моря, причем на малых расстояниях. Причинами этого могут быть теплые или холодные течения, впадение речных вод, приливы и отливы, а также подводный рельеф. В Северной Атлантике, например, порог Вивли — Томпсона разграничивает воды с умеренной (7 $^{\circ}\text{C}$ на глубине 1000 м) и низкой (менее 0 $^{\circ}\text{C}$ на той же глубине) температурой, лежащие соответственно к югу и северу от него. Подобные резкие изменения температур создают термические барьеры для распространения морских животных.

Содержание кислорода в морской воде колеблется незначительно. Насыщение им осуществляется в верхних слоях, где живут растения и наблюдается волнение и перемещение вод. Количество кислорода здесь достигает 9 мл/л при 0 $^{\circ}\text{C}$. В экваториальных водах оно значительно меньше (на поверхности кислорода обычно не более 3 мл/л), а иногда падает до нуля, как это отмечается в открытом море близ Аравии. По мере же приближения к полюсам содержание кислорода в морской воде увеличивается. На глубине 1000—1500 м концентрация его повышается из-за холодных течений, идущих из северных частей океана. В некоторых местах кислород полностью отсутствует. Классическим примером является Черное море. Здесь с глубины 150 м и до дна (до 2200 м) вода отправлена сероводородом, образующимся при анаэробном разложении органических остатков. Перемешивания слоев воды в Черном море не происходит, так как на его поверхность поступают пресные (более легкие) речные воды.

Большое значение имеет соленость морской воды. В открытом океане средняя концентрация растворенных солей равна 3,5 % (35%), * в тропических морях, где сильное испарение, она бывает выше, а в полярных водах ниже, особенно летом (из-за тающих льдов).

* ‰ — промилле, количество весовых частей сухих солей, приходящихся на 1000 весовых частей воды.

Внутренние моря довольно сильно отличаются по концентрации солей. В Красном море соленость доходит до 40 ‰, а в Балтийском она менее 29, падая на поверхности до 1 ‰. Здесь прежде всего оказывается влияние местных условий. Кроме поваренной соли, морская вода содержит в небольших количествах различные химические соединения и элементы — нитраты, фосфаты, кальций, кремний, железо, медь, ванадий и др. Эти вещества оказывают благоприятное воздействие на рост организмов, входят в их состав, содержатся в пигментах крови.

Соленость морской воды подвержена значительным пространственным и сезонным колебаниям. Существенные изменения ее отражаются на распространении стеногалинных организмов и определяют состав морской фауны. Так, рифообразующие кораллы — типичные стеногалинные формы — крайне чувствительны и к небольшому опреснению воды. Поэтому коралловые рифы прерываются против устьев даже небольших рек. Эвригалинны организмы более широко распространены, чем стеногалинны. В таких морях, как Балтийское, наблюдается закономерное изменение фауны по градиенту солености: от пролива Каттегат до Ботнического залива соленость падает с 32 до 3 ‰ и параллельно этому уменьшается число морских видов рыб, моллюсков, раков и др.

Важнейшим фактором существования и распространения морских организмов являются течения. Они влияют на распределение температуры в море, смешая его температурные зоны, а также на соленость отдельных участков. Основные океанические течения описывают гигантские круговороты. Это объясняется вращением Земли или так называемым эффектом Кориолиса (в северном полушарии круговороты направлены по часовой стрелке, в южном — наоборот) и, кроме того, тем, что Южная Америка, Африка и Юго-Восточная Азия преграждают путь пассатным течениям, отклоняя их к северу и югу.

Различают течения теплые и холодные. Первые возникают в тропической зоне, вторые приносят воду из приполярных областей. Некоторые течения проходят в определенном направлении и постепенно сходят на нет (Гольфстрим), другие образуют замкнутый круг (Экваториальное противотечение в тропической части Атлантики).

Роль течений в распространении морских животных наглядно показывают следующие примеры. У Бермудских островов благодаря присутствию теплых ($20,5^{\circ}\text{C}$) вод Гольфстрима нормально развиваются коралловые рифы, хотя граница их обитания проходит на 2° южнее. В опресненное Баренцево море Нордкапское течение (ответвление Северо-Атлантического течения) вносит нормально соленую атлантическую воду, и здесь встречается типичная для Атлантики фауна ракообразных.

Течения являются фактором расселения организмов. Особое значение они имеют для пассивно плавающих форм, например

мелких ракообразных. Благодаря течениям в центр Атлантики регулярно приносятся и крупные водоросли — саргассы с располагающимися на них мшанками, червями, гидроидами, асцидиями и другими животными, обитающими у берегов Южной и Центральной Америки. Крупные морские животные — рыбы, водяные змеи и др.— также регулярно заносятся в новые для них районы океана.

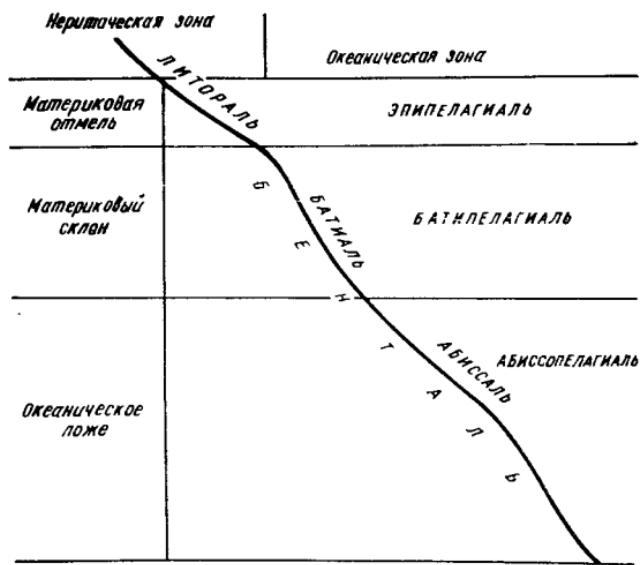


Рис. 3. Вертикальное расчленение океана (по А. В. Константинову, из В. А. Радкевича, 1977).

Течения часто определяют количественное богатство животного населения моря. Там, где сходятся течения разных температур, возникают сильные восходящие токи. Они поднимают в поверхностные зоны океана обогащенные питательными веществами громадные массы воды. Здесь при хорошей освещенности и богатстве минеральными солями стимулируется развитие одноклеточных водорослей, которыми питаются раки, служащие кормом для рыб. У берегов Перу смешение вод разной температуры и вынос на поверхность океана растворенных фосфатов обусловливают существование огромного многообразия форм жизни. На юге изобилие фитопланктона обеспечивает кормом ракообразных, рыб, кальмаров, усатых китов и кашалотов, питающихся кальмарами. На севере рыба-анчоус питается непосредственно фитопланктоном и размножается в несметных количествах. Анчоус служит основной пищей морских птиц, гнездящихся на побережье Перу. Таким образом, Перуанское течение является «вивионником» существования сложной пищевой цепи, включающей как морских, так и сухопутных животных.

Несмотря на большое разнообразие экологических условий в море, они могут быть сведены к ряду групп. Тому или иному комп-

лексу факторов среды соответствует определенный комплекс видов животных. Организация и поведение последних в свою очередь образуют особую жизненную форму.

В море можно выделить две основные группы биотопов в зависимости от того, имеется ли у них твердый субстрат в виде дна (берега) или нет. Огромную толщу морской воды, где жизнь не связана с твердым субстратом, называют *пелагиалью*; вся же поверхность дна, включая берег, именуется *бенталью* (рис. 3).

Обитатели пелагиали в течение всей жизни пассивно или активно плавают. Группа животных, активно передвигающихся благодаря специальным органам, составляет *нектон*. В нее входят рыбы, китообразные, крупные головоногие моллюски (например, кальмары). Распространены они, за некоторым исключением, весьма широко, нередко по всему свету. В океанах мы встречаем касатку из млекопитающих, тунца и некоторых акул из рыб и целый ряд других животных. Организмы, пассивно перемещающиеся, представляют собой *планктон*. Большинство из них совершает плавательные движения, но они обеспечивают лишь незначительные, в основном вертикальные, перемещения, не позволяющие противостоять течениям. Планктоные животные имеют специальные приспособления, уменьшающие массу тела или увеличивающие его поверхность. Это многочисленные часто весьма причудливые выросты (радиолярии). Кроме того, у данных организмов исчезает скелетная структура, панцири или раковины (ракообразные, моллюски), ткани и полости тела насыщаются водой, что придает телу студневидную консистенцию (у медуз содержание воды достигает 99 %), образуются вещества малого удельного веса — жировые капли или воздухоносные полости. Нередко у мелких планктона животных возникают особые органы движения — гребешки, реснички и т. п. В планктоне мы не находим сидячих форм — губок, полипов, мало здесь и моллюсков, иглокожих, червей. Тем не менее большинство из них при развитии проходит стадии планктона личинок, которые и способствуют расселению этих малоподвижных или сидячих животных. Около 90 % пелагических многоклеточных составляют веслоногие раки (*Copepoda*).

Чрезвычайно своеобразными элементами пелагиали являются плейстон и нейстон.

Плейстон составляют организмы средних и крупных размеров. Тело их находится одновременно в водной и воздушной среде. Свободноплавающие представители плейстона перемещаются под влиянием ветра и распространены в тропической и отчасти умеренной зонах. Типичным примером могут служить сифонофоры родов *Physalia* и *Velella*.

Нейстон включает организмы мелких и средних размеров. Они населяют водную (гипонейстон) или воздушную (эпинейстон) сторону пленки поверхностного натяжения водоемов. Нейстон распространен по всему свету. В него входят самые различ-

ные организмы — от растений и бактерий до личинок и мальков рыб. В эпинейстоне встречаются бактерии, инфузории, морские клопы-водомерки — *Halobates*, *Halovelia* и др. Последние не имеют никакой связи с сушей и лишены крыльев. Морские водомерки распространены в тропической зоне. Гипонейстон играет очень важную роль в жизни Мирового океана. Советский гидробиолог Ю. П. Зайцев (1970), доказавший существование гипонейстона в море, образно назвал его «инкубатором моря». В поверхностном слое толщиной 0—5 см находятся яйца, личинки и молодь водных организмов — моллюсков, червей-полихет, усогоних, веслоногих и десятиногих раков, иглокожих и рыб. Взрослые формы многих из них живут на дне. Особенно характерным компонентом гипонейстона являются веслоногие раки семейства понтеллид. Следует отметить, что саргассовые водоросли тоже относятся к гипонейстону.

Наиболее полно морской нейстон представлен в тропиках. В самой тепловодной области Мирового океана обитают моллюски *Glaucus* и *Janthina*, креветки *Parapeneus* и *Leander*, крабики *Planes* и *Portunus*, десятки видов Pontellidae. Видовое разнообразие нейстона тропиков сочетается с его малочисленностью. Однако биомасса нейстона довольно велика. Им питаются тунцы, птицы-водорезы *Rhynchopidae*, летучие мыши-рыболовы.

Вертикальное расчленение бентали гораздо сложнее. Здесь различают *литоральную* и *абиссальную* зоны. Первая охватывает поверхность континентального шельфа (материковая отмель) от зоны заплеска (участки, не заливающиеся водой, но постоянно увлажняемые брызгами морской воды) до начала материкового ската. * Абиссальная зона включает морское дно и прилегающий к нему слой воды от края материкового ската. Резкой границы между литоралью и абиссалью нет, их разделяет переходная *батиальная зона*.

Область континентального шельфа невелика (лишь 7,5 % площади дна Мирового океана), но чрезвычайно богата животным населением. Объясняется это разнообразием биотопов (наличие различных грунтов и зарослей подводных растений, опресненность прилегающих к устьюм рек участков и т. д.) и обилием пищи. Пищей служат заросли водорослей и морских трав на мелководьях, где для них имеются хорошие условия освещенности, а также органические вещества, приносимые материковыми водами.

Кроме названных основных особенностей, литораль характеризуется наличием субстрата для прикрепления и передвижения животных, обилием света и подвижностью среды (приливы, отливы, прибой, волны), что обусловило появление у обитающих

* Классификация вертикальной зональности бентали различна у разных авторов. Ряд зарубежных специалистов литоралью считают только приливно-отливную зону.

здесь животных специальных приспособлений. Разнообразие их связано прежде всего с характером субстрата и типом грунта.

Столь же различен и видовой состав населения мягких и твердых грунтов. В литоральной зоне с каменистым или скалистым грунтом встречается масса прикрепленных форм. Это губки, кораллы, мшанки, усоногие раки (балианусы и морские уточки), многощетинковые кольчатые черви из группы сидячих, а также ползающие брюхоногие и нередко прикрепленные двустворчатые моллюски. На подводных скалах располагаются актинии. Далеко не редки здесь сверлящие формы — моллюски-камнеточки, губки-клионы и др. Несмотря на то, что твердый субстрат литорали предоставляет животным хорошие убежища (расщелины, пещерки, гроты и т. д.), а некоторые виды сами создают их, множество организмов живет здесь открыто. У них развиваются защитные приспособления в виде покровительственной окраски, шипов, игл, трубочек, толстых раковин, стрекательных аппаратов. Раки, живущие среди скал и камней, «обрастают» губками, полипами и водорослями, тем самым маскируя себя. Населяющие зону прибоя животные обладают способностью прочно присасываться к твердому грунту. У бычков и пинагора, к примеру, брюшные плавники превратились в присоски.

Особым биотопом литорали с твердым грунтом в тропической части океана являются коралловые рифы. Они не выходят за границу пояса, расположенного между 30° северной и 30° южной широты. Причиной этого являются экологические требования рифообразующих кораллов: вода должна быть прозрачной, обладать высокой соленостью, температура ее не должна опускаться ниже 20,5 °C (среднегодовая — не менее 23,5 °C). Глубже 50 м эти кораллы не живут. Кроме того, они нуждаются в слабом течении, очищающем их тело от оседающего ила. Как видно, рифообразующие кораллы — животные стенотопные. Они дают приют очень разнообразным животным. Среди них поселяются гидроиды, мшанки, моллюски, иглокожие, аннелиды, раки, рыбы. К рифам приурочена знаменитая морская звезда «терновый венец» — истребитель кораллов. Итак, на коралловых рифах создаются довольно сложные биоценозы. К примеру, на Большом Барьерном рифе у берегов Австралии живет свыше 3000 видов организмов. Продукция этого биоценоза очень высокая — 700 г/м² сухого веса для водорослей, 130 для растительноядных, 10 г/м² для хищных животных (по Ю. Одуму, 1975).

Литораль с мягким грунтом отличается присутствием морской травы — зостеры, достигающей в длину нескольких метров. Заросли ее предоставляют пищу и убежище мелким моллюскам, каракатицам, игле-рыбе, морским конькам и т. д. На дне с илистым или песчаным грунтом обитают животные, обладающие слабым панцирем и особыми приспособлениями для закапывания в грунт. Зарываться в грунт свойственно многим обитателям мелководий, особенно моллюскам, среди которых есть детрито-

фаги и хищники, а также червям. Роющие моллюски способны продвигаться в грунте довольно быстро, используя при этом мясистую ногу, которая обладает интересной особенностью. Заостренный конец ее раздувается притоком крови и в результате на нем образуется пузырь. С помощью этого пузыря моллюск как якорем прочно закрепляется в субстрате, после чего мышцы сокращаются и тело животного подтягивается к ноге. Многократное и быстрое повторение такого процесса обеспечивает моллюску стремительное погружение в песок или ил. К зарывающимся в грунт животным относятся некоторые оphiуры, голотурии и морские ежи. Наряду с крупными «копальщиками» существует огромное количество мельчайших организмов, живущих среди песчинок. Это представители так называемой интерстициальной фауны. Ими питаются рыбы, имеющие вытянутое рыло и длинную нижнюю челюсть (сарган, пила-рыба и др.).

Илистые грунты содержат особенно много питательных веществ. Однако условия дыхания здесь тяжелые. Кислорода в илах мало, поскольку в них происходит интенсивное разложение органических веществ, сопровождающееся его поглощением. Многие «копальщики» имеют длинные трубки-сифоны, торчащие над поверхностью ила. По ним свежая вода поступает в полость тела.

В фауне литорали с мягким грунтом много стенотопных видов, тонко реагирующих на характер грунта. Таковы моллюски устрицы и серцевидки.

Описание литорали будет неполным, если не упомянуть о замечательных мангровых зарослях, типичных для побережий тропической зоны. Они состоят из биологически однотипных, хотя и различных в систематическом отношении деревьев. Деревья растут у самого уреза воды в приливно-отливной зоне на илистой почве, опираясь на обнаженные до половины корни-подпорки, из которых вырастают новые деревья. Эти заросли представляют собой непролазную болотную чащу, пересеченную каналами, где скапливаются приливные воды. Кроме корней-подпорок, мангры имеют воздушные корни (пневматофоры), способные поглощать кислород из атмосферы. Во время приливов деревья залиты водой до самых крон. В клеточном соке их корневищ содержание солей выше, чем в воде, и растение благодаря осмосу «сосет» необходимую ему воду. Воздух под пологом листвы и переплетенных корней насыщен влагой. Поэтому в мангровых болотах животные, обычно обитающие в воде, могут долгое время пребывать на воздухе.

Фауна мангровых зарослей довольно бедна. Их жители эвригалинны. Это моллюски, крабы, раки-скрипачи и рыбы. Среди последних выделяется удивительный илистый прыгун — небольшая рыбка, которая при помощи грудных плавников взбирается на корни и стволы мангров и ловит там насекомых. У прыгунов хорошо развито кожное дыхание, а глаза способны видеть и в воде, и в воздухе. В общем же мангровый комплекс состоит из причудли-

вой смеси морских, пресноводных и даже наземных животных и не имеет аналогов среди биоценозов как моря, так и суши.

Абиссальная зона — глубоководная часть моря. По площади она во много раз превышает другие зоны, поскольку к ней относится около 80 % морского дна. В отличие от пелагиали здесь постоянно царит тьма, держится ровная температура (в Северной Атлантике 3 °C, на экваторе 4 °C, в Антарктике 0,5 °C), течения весьма слабые, соленость высокая, грунт очень мягкий, илистый, а давление чрезвычайно велико. Такой комплекс условий почти не меняется на всем протяжении абиссали Мирового океана, поэтому она считается одной из самых однообразных сред нашей планеты. Пищевые условия абиссали тяжелые. Ресурсы пищи представлены в основном детритом, падающим сверху. Погружаясь, он разлагается бактериями, и до дна доходит лишь небольшая его часть. Вот почему в глубоких водах не бывает изобилия животных. Главными обитателями здесь являются иглокожие. Они питаются илом. Есть на дне и фильтраторы — актинии, черви, моллюски, стеклянные губки, а также крабы и морские пауки-пантоподы, часть из которых детритоядные, другие — хищники.

Многие глубоководные животные, существующие в постоянной темноте, утратили органы зрения. Другие же, наоборот, приобрели огромные глаза, располагающиеся часто на длинных стебельках. Эти животные улавливают самый слабый фосфоресцирующий свет, испускаемый светящимися организмами. Способностью светиться обладают глубоководные креветки, кальмары, многие рыбы. У полипов-горгонид и морских перьев свечение очень яркое. Эффект свечения живых существ называется биolumинесценцией. Биolumинесценция — результат взаимодействия химических веществ.

Постоянство условий существования в абиссали привело к тому, что здесь сохранились многие формы древних животных, которые в других участках Мирового океана давно вымерли. Это стебельчатые морские лилии, рыбы-химеры и ряд других. Выживших представителей вымерших групп называют реликтами. В фауне абиссали есть и представители молодых групп животных, что свидетельствует о заселении абиссали выходцами из пелагиали и литорали.

УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В ПРЕСНЫХ ВОДАХ

Пресные воды представляют второй, хорошо отличающийся в зоогеографическом отношении биоценокл. Сюда относятся озера, реки и ручьи, образующиеся за счет атмосферных осадков. Площадь пресных водоемов сравнительно невелика — около 4 млн

кв. км. Условия среды в них резко отличаются от морских и характеризуются прежде всего пестротой и большим размахом колебаний. Сроки существования пресных водоемов по сравнению с морскими очень коротки, кроме того, очертания их довольно быстро меняются. Все материковые водоемы неглубоки, в среднем менее 100 м, за исключением озер типа Байкала (около 1600 м) или Танганьики (1435 м). Реки вообще во всех отношениях не могут сравниваться с морями.

В отличие от Мирового океана, все части которого сообщаются между собой и в целом представляют единый бассейн, пресные водоемы разобщены. Прямых связей между животными, населяющими их, может вообще не быть, как это наблюдается, к примеру, между бассейнами рек, изолированных водоразделами. Среди населения пресных вод совершенно отсутствуют иглокожие, головоногие моллюски, оболочники, очень мало видов из класса немертин, многощетинковых кольчецов. Вместе с тем здесь встречаются единичные представители губок и кишечнополостных. Только с пресными водами связаны земноводные. Тем не менее пресноводная фауна происходит от морской, и вселение животных из моря в реки и озера продолжается и сейчас. Это можно наблюдать в тропическом поясе.

При всем различии пресноводных бассейнов им свойственны общие факторы среды, влияющие на распространение в них живых организмов. Таковыми прежде всего являются химизм, температура, наличие или отсутствие движения воды. В отличие от моря в пресных водоемах давление практически не играет большой роли.

Химизм воды — фактор изменчивый. Главная составная часть солей морской воды — хлористый натрий — в пресноводных бассейнах отсутствует. Только некоторые озера содержат солоноватую или соленую воду, однако колебания солености в них весьма значительны — от 0,3—0,5 ‰ (совершенно пресные водоемы) до 12—17 ‰ (Каспий) и даже 230 ‰ (Мертвое море). Некоторые животные приспособлены к колебаниям солености. Это *эвригалинные* организмы. Другие же строго избирательны к степени солености. Они являются *стеногалинными*. Существенным фактором для пресных водоемов служит жесткость воды (содержание извести). Так, губки, мшанки и определенные раки живут только в мягкой воде. Важное значение для пресноводных животных имеет и содержание гумуса, а также количество растворенного в воде кислорода. Гумусные водоемы (лесные реки, болота) обычно бедны жизнью, в них мало не только рыб и моллюсков, но и личинок комаров. Разложение органических веществ здесь приводит к обеднению воды кислородом и в результате — к массовой гибели рыб, к так называемым заморам. Это особенно опасно для *стеноксибионтов*, требующих много кислорода. *Эвриоксибионты* выдерживают значительные колебания содержания растворенного в воде кислорода. Обеднение водоемов кис-

лородом вызывается сбросом в них промышленных и бытовых отходов.

Немалое значение в жизни пресных вод имеет *температура*. Температурный режим континентальных водоемов определяется широтой местности и ее климатом. Кроме того, резкие температурные скачки могут наблюдаться в одном и том же водоеме. Поэтому большинство обитателей внутренних вод относится к *эвритермным* организмам.

Свет в пресных водоемах благодаря их преимущественной мелководности не играет особой роли. Обычно он проникает до дна и обусловливает развитие богатой водной растительности. Последняя поставляет большое количество кислорода и служит кормовой базой для растительноядных животных. Только в глубоких озерах типа Байкала существует настоящая афотическая зона.

Из механических факторов в пресноводных бассейнах при отсутствии приливов и отливов и ослаблении волнения весьма существенны *течения*. Амплитуда колебания скорости движения пресной воды огромна — есть стоячие водоемы (озера) и в противоположность им известны горные ручьи с бешено мчащимся и прыгающим по камням потоком. Пресноводные животные весьма чувствительны к скорости движения воды и в связи с этим разделяются на обитателей текучих вод — *реофилов* и любителей стоячей воды — *лимнофилов*.

В целом обитателей пресных вод следует отнести к *эврибионтам*. Однако различие условий жизни в стоячей и текучей воде требует отдельного рассмотрения характера распространения в них животных.

Население стоячих водоемов зависит от их глубины, местных климатических условий и химизма. В глубоких озерах перемешивание воды не доходит до дна, поэтому в них образуется бедная кислородом застойная зона. В озерах средней глубины один или несколько раз в году происходит циркуляция воды, а в мелких — вода перемешивается постоянно.

В озерах также выделяют пелагиаль и бенталь, где различают нейстон, планктон, нектон и бентос. Однако, чтобы подчеркнуть различия между морем и озером, применительно к последнему пользуются и другой терминологией: пелагиаль носит название *лимналь*, а глубоководная область (ниже зарослей подводных растений) — *профундаль*, для обозначения прибрежной зоны с полупогруженной, плавающей и подводной растительностью употребляют термин *латераль*.

Существует гидробиологическая классификация озер, в основе которой лежит степень их плодородия и, как следствие, та или иная заселенность организмами.

Так называемые *эвтрофные озера* богаты азотом и фосфором. Они удобряются вливающимися в них водами, приносящими разнообразные минеральные и органические вещества. На дне

их оседает сапропелевый ил. В этих озерах на небольших глубинах развивается пышная подводная растительность, а планктонные и бентосные животные представлены разнообразными видами с большой плотностью популяций. Однако обилие организмов приводит к истощению кислорода в глубинных водах во время фаз застоя, и вода становится малопрозрачной.

Олиготрофные озера обычно глубоки, нередко с крутыми берегами и прозрачной синей или зеленой водой. Они бедны минеральным азотом и фосфором. Плотность животных организмов здесь низкая. К этому типу относятся высокогорные (альпийские) озера с плохо прогревающейся водой.

Дистрофные озера неглубокие. Чаще всего они встречаются на торфяниках, поэтому берега их покрыты торфообразующей растительностью, а воды богаты гуминовыми веществами и окрашены в бурый цвет. Кислорода в таких озерах мало, и реакция воды кислая. Степень плодородия дистрофных озер низкая, следовательно, и животное население их бедное.

Между указанными типами озер существует много переходов. В последние десятилетия трофность озер сильно меняется, поскольку в них попадает большое количество удобрений с полей, что способствует бурному развитию водорослей. Вместе с тем бытовые и промышленные стоки отрицательно влияют на растительность водоемов, о чем говорит изменение характера даже таких крупных озер, как Эри в Северной Америке и Женевское в Европе. Все это, конечно, отражается на составе животного населения.

Фауну озер нельзя считать совершенно обособленной. Известно, что по видовому составу предустьевые части рек близки к эвтрофным озерам, а высокогорные озера — к горным рекам. В последних, как и в озерах, живут форель и другие лососевые.

В фауне внутренних материковых водоемов четко прослеживаются черты зональности, определяемые климатом местности и в первую очередь температурой. По характеру температурного режима озера подразделяются на три типа: тропические, умеренной зоны и приполярных областей. К последним относятся и альпийские озера.

Тропические озера отличаются слабыми колебаниями температуры воды и незначительными различиями ее между поверхностными и донными слоями. Фауна этих озер богата и разнообразна, многие виды стенотермы и теплолюбивы.

Пресным водоемам приполярных областей также свойственны малые колебания температур. Но вода в них постоянно холодная — в верхних слоях температура не поднимается выше 10 °С, а зимой на них образуется ледяной покров. Фауна в этих водоемах очень бедная. Здесь обитают лососевые рыбы, которые дальше других заходят на север, беспозвоночных, как правило, мало. Интересным приспособлением к суровым климатическим усло-

виям у животных данных водоемов является способность переносить длительное замерзание.

Водоемы умеренной области носят переходный характер. Колебания температуры в них в течение года весьма значительны. Летом верхние слои теплее донных, зимой — наоборот. Это обусловливает резкие сезонные смены планкtonного населения и ряд изменений в жизненных циклах животных.

Как уже говорилось, в озерах можно выделить те же группировки животного населения, что и в морях. Фауна литоральной зоны эвтрофных озер богата и разнообразна. В одном из озер штата Мичиган в США на 1 кв. м дна было найдено 4400 бентосных животных: моллюсков, личинок насекомых, сувоек, мшанок, кольчатых червей, нематод и др. Бентос глубинной зоны включает нематод, кольчецов, некоторых моллюсков и ракообразных, а также личинок комаров — звонцов (хирономиды). Численность последних иногда достигает 26 тыс. на 1 кв. м. Озерный планктон гораздо беднее морского по видовому составу. Он включает, не считая водорослей, простейших, коловраток, веслоногих и ветвистоусых раков, остракод, личинок различных беспозвоночных. Биомасса планктона обычно больше биомассы бентоса.

Нектон состоит из рыб, а в прибрежных частях водоемов — из амфибий, черепах, змей и насекомых. Фауна его определяется типом водоема и его зональной принадлежностью.

Проточные воды значительно отличаются от стоячих. Вода в них всегда пресная и постоянно обновляется, а контакты с наземными местообитаниями более тесные. Состав и распространение фауны зависят от скорости течения и в некоторой степени от температуры. Скорость течения проточных вод различна — от еле заметной до 3 м/сек (на быстринах). Вблизи берегов и у дна она всегда меньше. Скорость течения влияет на характер дна. В быстрых потоках оно каменистое. По мере замедления течения на дно оседает сначала песок, затем ил. При скорости течения менее 20 см/сек оседают органические остатки. Температура проточных вод по всей толще их примерно одинаковая, но на протяжении реки меняется. Суточные и сезонные изменения температур наблюдаются только в отдалении от истоков. У истоков же температура всегда постоянна и мало отличается от среднегодовой данного пункта. Проточные воды хорошо насыщены кислородом. Это достигается благодаря жизнедеятельности растений, а также за счет перемешивания вод и их контакта с воздухом. Однако нередко при поступлении в водоем большого количества органических веществ (из городских отстойников для сточных вод, при прямом выпуске промышленных отходов) содержание кислорода в нем резко падает.

Химический состав проточных вод, как правило, очень разнообразен, поскольку природа ложа реки или скальных пород, через которые проходят подземные воды, различна. Кроме того,

ручьи и притоки приносят разные взвешенные и растворенные вещества. Реки, текущие в промышленных районах, содержат растворы и взвеси химических соединений, которых нет в природе. Это кислоты, цианиды, соединения ртути, соли. Особенности среды проточных вод меняются вдоль продольного профиля рек, что сказывается на распределении их животного населения и фауны.

В источниках же наблюдаются незначительные изменения условий. Это обеспечивает постоянство их населения и способствует выживанию реликтовых форм. Однако разные источники очень отличаются друг от друга как по температуре, так и по химизму воды. В холодных источниках температура обычно близка к нулю, тогда как в термальных она может доходить до 100 °С. Минерализация источников также сильно варьирует. В областях распространения известняков воды обогащены бикарбонатом кальция, а по берегам отлагается известковый туф. Термальные источники насыщены газами и солями, кислорода в них почти нет.

В холодных источниках обитают главным образом планарии, требующие, кроме низких температур, хорошего обеспечения кислородом. Фауна горячих источников крайне бедна, но выносливость отдельных видов просто поразительна. Если большинство коловраток, нематод, ракообразных, насекомых исчезает при температурах около 40 °С, то в Тунисе, к примеру, в термальном источнике при 45 °С живет ракок *Thermesbaena mirabilis*, а в горячих источниках Индонезии при 50 °С встречается личинка двукрылого насекомого *Dasyheleä tersa*. Есть факты еще большей выносливости: личинки мух, например, обитают в ключах, где температура 69 °С, некоторые черви — в источниках, нагретых до 80 °С. Известно, что в горячих ключах с температурой 52 °С водится позвоночное — калифорнийская рыбка *Cyprinodon macularius*. Это, конечно, крайний случай.

Верховья рек, имеющие характер горных потоков, отличаются пессимальными условиями обитания. Течения здесь очень быстрые, нередки пороги и водопады, поток воды несет крупные камни. Растительность в этих местах представлена зелеными и сине-зелеными водорослями, водяным мхом. В животном населении отсутствуют планктонные организмы, мало нектона, лишь бентос богат и разнообразен. Многие обитатели верховий рек обладают специфической формой тела или приспособлениями, обеспечивающими им существование в условиях бурного потока. Мелкие животные — нематоды, коловратки — удерживаются на поверхности или в выемках различных опор благодаря своим размерам. Личинки насекомых, раки и водяные клещи живут между камней и под ними. Другие обитатели имеют особые присоски (беспозвоночные, головастики лягушек и жаб, панцирные сомы), обтекаемую форму. Рыбы же являются отличными пловцами (форель, лосось) или донными жителями (североамерикан-

ские Etheostomidae, например, передвигаются по дну при помощи широких, горизонтально вытянутых грудных плавников).

В среднем течении рек дно образовано крупными частицами (галька, песок). Скорость течения здесь все еще высокая. Донные животные в этих местах не имеют приспособлений для закрепления. Из моллюсков преобладают роющиеся в дне беззубки и перловицы, кроме того, много личинок поденок и комаров, из рыб встречаются пескарь, окунь, голавль, а при медленном течении — лещ, карп, линь, плотва, щука. В тропических реках в среднем течении нередки черепахи, игуаны, ведущие полуводный образ жизни, каймановые ящерицы и другие рептилии.

Биогеоценозы рек в отличие от биогеоценозов озер имеют сообщение с морем. В связи с этим из рек целый ряд рыб мигрирует на нерест в море или наоборот. Так, осетровые, сельдевые, лососи, миноги (круглоротые) идут на нерест из соленых вод в пресные; угри же нерестятся в соленом Саргассовом море.

В устьях рек (эстуариях) наблюдаются колебания уровня воды. Это связано с приливами и отливами, а также с особенностями реки. Режим течений здесь сложный и непостоянный. Меняется во времени и пространстве и соленость: летом и в засушливые годы среднее значение ее выше, чем зимой. Из-за слабого течения на дне накапливаются илы. Вследствие встречных течений вода здесь обогащена взвешенными частицами, приносимыми и пресными и морскими водами. Самое важное обстоятельство, определяющее состав и плотность животного населения рек,— это богатство пищи.

Бентос эстуариев и вообще низовий рек количественно очень богат. В илах роются солоноватоводные кольчатые черви (нереиды, пескожилы) и моллюски (скребикулярии, сердцевидки, мии); к твердому грунту приурочены мидии, устрицы, усоногие раки баланусы; на водорослях обитают и солоноватоводные и морские моллюски (например, литторина).

Планктон эстуариев тоже обилен. Так, в 1 куб.м воды в нижнем течении Эльбы обнаружено несколько миллионов ветвистоусых раков.

Нектон разделен по слоям воды: в нижних соленых — держатся морские виды, в верхних пресных — речные. Многие рыбы эстуариев эвригалинны (султанка, камбала).

Благоприятная среда низовьев рек привлекает многих обитателей моря. На севере в реки заходят тюлени, на юге — акулы и скаты. Именно через эстуарии осуществлялся в прошлом и, по всей вероятности, продолжается в настоящее время переход морских животных в пресную воду. На наших глазах коренные жители Черного и Каспийского морей гидроидный полип *Cordylophora lacustris* и двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* все дальше распространяются по рекам. В низовьях крупных рек тропической зоны встречаются пресноводные дельфины, ла-

мантины и дюгони. В этих же условиях живет самая крупная из пресноводных рыб — трехметровая амазонская арапайма.

В целом следует сказать, что продуктивность и практическое значение отдельных пресноводных биотопов могут быть весьма значительными.

УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ЖИВОТНЫХ

Условия существования животных организмов, обитающих в биоценозе «суша», резко отличаются от предыдущих. На суше наблюдаются гораздо более широкие изменения всех факторов среды обитания, чем в море или в пресных водоемах. Особое значение здесь приобретает климат и прежде всего одна из его составляющих — влажность воздуха, под влиянием которой и формировалась сухопутная фауна. Доказано, что жизнь зародилась в океане, здесь проходили и первые этапы эволюции основных типов животных. В связи с этим пресные воды и сушу следует рассматривать как вторичные среды, поэтому пресноводная и сухопутная фауны относительно более молоды. Завоевание живыми организмами вторичных сред изменило темпы и формы их эволюции. Некоторые классы животных преимущественно развились именно на суше. Таковы, например, птицы, насекомые.

Главнейшими факторами, определяющими существование и распространение сухопутных животных, служат влажность, температура и движение воздуха, солнечный свет, растительный покров. Пища здесь играет не меньшую роль, чем в других биоценозах, химизм же среды практически не имеет значения, поскольку атмосфера всюду одинакова, если не считать местных отклонений, обусловленных промышленными выбросами в атмосферу, о чём будет сказано ниже.

Влажность воздуха в различных регионах Земли неодинакова. Изменение ее может вызвать разные реакции у животных. Если исключить организмы, нормальное существование которых не зависит от влажности, остальные животные будут либо влаголюбивыми — *гигрофилы*, либо сухолюбивыми — *ксерофилы*. Причины того или иного отношения животных к влажности различны. Гигрофилы, как правило, не имеют эффективных средств защиты от потери влаги, поскольку их кожные покровы проницаемы для воды. К ним относятся дождевые черви, наземные планарии и пиявки, моллюски, а из позвоночных амфибии. Из ксерофилов следует назвать многоножек, большинство насекомых, рептилий, птиц и млекопитающих. Эти же систематические категории животных часто бывают *эвригигробионтами*. Есть и другие исключения. Так, среди гигрофильных моллюсков встречаются типичные ксерофилы, распространенные в степях или

даже в полупустынях, а ксерофильные группы рептилий включают крокодилов и черепах, являющихся гигрофилами. Верблюды и буйволы вообще представляют две крайности: первый — истинный ксерофил — не может существовать в условиях влажного климата, второй — житель влажных и жарких районов. В целом к гигрофилам относятся обитатели тропических дождевых лесов (гилей), а население пустынь в большинстве ксерофилы. Тем не менее можно указать на ряд приспособлений гигрофильных животных, позволяющих им распространяться далеко за пределы районов с оптимальными для них условиями увлажнения. Это, например, сдвиг периода активности на влажные сезоны (некоторые пустынные животные становятся эфемерами), выбор местообитаний, ночной образ жизни и т. д.

Влажность воздуха и почвы зависит от количества осадков. Следовательно, осадки оказывают на живые организмы опосредованное влияние. Вместе с тем осадки могут быть и самостоятельным фактором. Определенную роль играет, к примеру, форма осадков. Так, снежный покров зачастую ограничивает распространение видов, добывающих корм на земле. Например, хохлатый жаворонок зимой не встречается севернее Уральска, Саратова, Новгорода, т. е. севернее границы района относительно малоснежной и короткой зимы. С другой стороны, глубокий снег позволяет отдельным видам (сибирский лемминг и другие мелкие зверьки) перезимовывать и даже размножаться в зимний период. В снежных пещерах и тоннелях укрываются от холода нерпы и их враги — белые медведи.

Температура играет огромную роль в жизни обитателей суши, гораздо большую, чем в океане. Это объясняется большей амплитудой колебания данного фактора на суше. Если принимать во внимание и температуру поверхности почвы, то диапазон колебаний ее лежит в пределах от 80 °С до — 73 °С, т. е. 153 °С, в то время как в океане он не превышает 32 °С (от 30 °С до — 2 °С), т. е. в 5 раз меньше. Кроме того, для суши характерны большие температурные контрасты, наблюдающиеся в течение не только сезонов, но и суток. Так, разница между дневными и ночных температурами может достигать нескольких десятков градусов.

Температура — прекрасный показатель климатических условий. Она часто более показательна, чем другие факторы (влажность, осадки). Средняя температура июля характеризует лето, января — зиму. Напомним, что воздействие температуры на организмы на суше более опосредовано другими климатическими факторами, чем в море.

Каждый вид имеет собственный диапазон наиболее благоприятных для него температур. Этот диапазон называется *температурным оптимумом вида*. Разница диапазонов предпочитаемых температур у разных видов очень велика. Если пределы температурного оптимума вида широки, он считается эвритерм-

ным. Если же этот оптимум узок и выход за пределы температурного лимита вызывает нарушение нормальной жизнедеятельности вида, последний будет стенотермным. Сухопутные животные более эвритермны, чем морские. Большая часть эвритермных видов населяет умеренные климатические зоны. Среди стенотермных могут быть *термофильные*, или полигермные (теплолюбивые), и *термофобные*, или олиготермные (холодолюбивые), виды. Примером последних служат белый медведь, мускусный овцебык, моллюски рода *Vitrina*, многие насекомые тундры и альпийского пояса гор. В общем количество их сравнительно невелико хотя бы потому, что фауна холодных зон гораздо беднее по сравнению с другими. Стенотермных теплолюбивых видов значительно больше. Практически вся фауна тропиков земли, а это самая большая по числу видов фауна, состоит именно из них. Сюда входят целые классы, отряды, семейства. Типичными стенотермными теплолюбивыми животными являются скорпионы, терmitы, рептилии, из птиц попугай, туканы, колибри, из млекопитающих жирафы, человекообразные обезьяны и многие другие.

Кроме того, на суше существует немало эвритермных форм. Это изобилие обусловлено чрезвычайной изменчивостью температуры на суше. К эвритермным животным относятся многие насекомые с полным превращением, из амфибий серая жаба *Bufo bufo*, из млекопитающих лисица, волк, пuma и др. Животные, хорошо переносящие значительные колебания температур, распространены гораздо шире, чем стенотермные. Нередко ареалы эвритермных видов простираются с юга на север через несколько климатических зон. К примеру, серая жаба населяет пространство от Северной Африки до Швеции.

Реакции на температуру среды у пойкилотермных (холоднокровных) и гомойотермных (теплокровных) животных не одинаковы. Температура тела первых не постоянна. Она близка к температуре окружающей среды и меняется вслед за ее изменениями. К этой категории относится большинство видов: все беспозвоночные и низшие позвоночные, включая рептилий.

Пойкилотермные животные предпочитают в основном теплый климат. Там они могут вести активную жизнь в течение всего года. В холодном климате эти животные с конца осени до начала весны находятся в стадии покоя (спячка, диапауза, анабиоз). Следовательно, число поколений беспозвоночных в странах с жарким климатом больше. Вместе с тем тропические виды значительно крупнее. Так, многоножки в Средней Европе не длиннее 4 см, а в тропиках они достигают 15 и даже 20 см. Известны гигантские тропические жуки и бабочки, наземные моллюски (*Achatina*, например, достигает 500 г), рептилии и др.

У гомойотермных животных (птицы и млекопитающие) температура тела колеблется от 36 °С до 44 °С (исключением являются низшие звери — утконос и ехидна, у них температура тела не выше 30 °С). Теплокровность позволила животным освоить

жизненные пространства с очень холодным климатом. Напомним, что птицы и звери представлены в фауне Гренландии, Антарктиды и других подобных районов земного шара. Теплокровные животные обладают рядом морфологических и физиологических приспособлений, позволяющих им поддерживать стабильную внутреннюю температуру и предотвращать как перегрев, так и переохлаждение тела. Это особенности и окраска шерстного и перьевого покрова, отложения подкожного жира, развитие сложного сердца.

Следует отметить, что есть ряд интересных теплокровных животных, у которых прослеживается связь между характером географического распространения их и определенными приспособлениями, перечисленными ниже.

Поскольку в организме теплоотдача происходит через поверхность тела, терморегуляция животных в сильной степени зависит от соотношения величины поверхности и массы тела. Более крупные организмы обладают относительно меньшей поверхностью на единицу массы. Тогда становится понятным, почему у близких видов одного рода или у подвидов одного вида более крупные животные встречаются в холодных частях ареала. В северном полушарии увеличение размеров животных наблюдается по мере продвижения к северу, в южном — к югу. Это обобщение, сделанное еще в 1847 г. К. Бергманном, получило название *правила Бергманна*. Примеров, иллюстрирующих правило Бергманна, можно привести много. Так, длина черепа у подвидов дикого кабана из Южной Испании около 32 см, из Польши — приблизительно 41 см, из Белоруссии — 46 см, из Сибири — до 56 см. То же наблюдается у волков, медведей, лисиц, косули, зайца и у других зверей. Самые крупные бурые медведи обитают на северо-востоке Сибири и Аляске. Наиболее мелкие зайцы-русаки живут в Испании, а самые крупные — в средней полосе СССР у северной границы своего ареала. Это правило касается и птиц. К примеру, длина крыла (показатель общих размеров) у рогатых жаворонков из Канады 111 см, из Калифорнии — только 97 см; европейская иволга значительно крупнее своих родичей из Афганистана и Индии. Очень характерен пример с пингвинами. Наиболее мелкий — галапагосский пингвин, живущий в тропическом поясе, ростом всего около 50 см. В умеренном климате Огненной Земли встречается гребенчатый пингвин, достигающий 65 см. На антарктическом же побережье обитает самый крупный из пингвинов — императорский — высота его 120 см и более. Однако из правила Бергманна есть исключения, которые часто объяснямы. Во-первых, это перелетные птицы. В зимнее время они мигрируют в более теплые края и не испытывают действия очень низких температур. Во-вторых — мелкие зверьки (грызуны, насекомоядные), живущие в норах, где микроклимат сравнительно мягче. Наконец, это островные животные, подчиняющиеся специфическим закономерностям.

Следует сказать, что В. Г. Гептнер (1936) обратил внимание на очень интересную закономерность, которая развивает правило Бергманна: на материках есть центры максимальной и минимальной величины видов. В Палеарктике центром максимальной величины животных является Чукотка, а минимальной — Алжир. В Неарктике — соответственно Аляска и Флорида. Развивающим и дополняющим правило Бергманна является подмеченная зоологами особенность в строении зверей, обитающих в холодных областях земного шара. Оказалось, что у гомойотермных животных подвиды одного вида или близкие виды одного рода имеют более короткие хвосты, уши и конечности, чем их ближайшие сородичи из теплых районов. Лапы и шеи у животных-северян тоньше и уже. Это явление названо *правилом Аллена*. Биологический смысл его тот же: сокращение поверхности тела относительно его массы и, следовательно, уменьшение теплоотдачи. Правило Аллена убедительно иллюстрируется размерами ушей и ног зайцев. У среднеазиатских зайцев-песчаников длинные ноги и уши, в то время как европейские русаки и тем более северные беляки сравнительно коротконоги и короткоухи. Еще более показателен пример с лисицами. В условиях жаркого климата Северной Африки обитает самая мелкая и вместе с тем самая длинноухая лисица-фенек, в наших тундрах живет низкорослый с короткими ушами и мордой полярный песец. Европейская лисица представляет нечто среднее между ними.

Конечно, все приспособления нельзя сводить к реакции только на температуру. Существенно в этом смысле влияние климата в целом, что подтверждается так называемым *правилом Глогера*. Согласно этому правилу, у подвидов одного вида или у ближайших видов одного рода гомойотермных животных, обитающих в районах с различным климатом, разная окраска. У форм из теплых и влажных частей земного шара она более темная и насыщенная. Это обусловлено накоплением в организме пигментов эумеланинов. У форм же из сухих и жарких областей преобладает светлая (рыжая, желто-коричневая) окраска, так как в тех климатических условиях в покрывах животных концентрируются другие пигменты — феомеланины. Вот почему у пустынных животных особая, гармонирующая с субстратом окраска, так называемая пустынная окраска. Примеров, иллюстрирующих правило Глогера, очень много. По существу, вся пустынная фауна нашей Средней Азии и Казахстана подчиняется этому правилу.

Зависимость величины, размеров выступающих частей тела и окраски животных от географического распространения представляет собой явление географического изоморфизма. Оно выражается в том, что у животных определенных стран общий характер сложения и окраски. Лучше всего это иллюстрируют пустынные обитатели Азии, Африки и Австралии, которые при всем различии своего систематического положения имеют сходный облик.

Подчеркнем еще раз, что перечисленные закономерности проявляются внутри вида, реже внутри рода, но среди близких видов.

Кроме указанных факторов среды, в жизни наземных животных важную роль играет *свет*. Однако непосредственная зависимость здесь, как это наблюдается у растений, отсутствует. Тем не менее она есть. Это выражается хотя бы в существовании дневных иочных форм. Следует отметить, что играет роль не само по себе освещение, а сумма света. В тропическом поясе этот фактор особого значения не имеет в силу своего постоянства, но в умеренных и околополярных широтах положение меняется. Как известно, длина светового дня там зависит от времени года. Только длинным полярным днем (продолжительность его несколько недель) можно объяснить тот факт, что перелетные птицы Крайнего Севера успевают за короткое время вывести и выкормить птенцов, поскольку пищей им служат насекомые, а они деятельны круглые сутки.

Изобилие света продвигает на север границы жизни многих видов. Короткий же зимний день не позволяет даже холодолюбивым птицам получить достаточное количество корма для компенсации энергетических затрат, и они вынуждены откочевывать на юг.

Мощным фактором, регулирующим жизненный цикл ряда животных, служит длина светового дня. Явление фотопериодизма, в объяснение которого существенный вклад внес советский зоолог А. С. Данилевский, обусловливает развитие определенного количества поколений у насекомых в течение года, а также возможность расширения ареалов животных в другие широтные пояса.

Фотофильность или *фотофобность* животных может быть показателем отношения их к климату. Так, многие пустынные формы открыто появляются лишь в сумерках или ночью не потому, что они «убежденные фотофобы», а, видимо, из-за того, что ночью в воздухе больше водяных паров. Иначе говоря, в жарких и сухих районах «дневной» и «ночной» климат различен. Это позволяет обитать там и настоящим ксерофилам, и животным, требующим более высокого увлажнения.

К существенным климатическим факторам нужно отнести и *ветер*. На земном шаре есть места, где он дует постоянно и с большой силой. Это особенно характерно для морских побережий и островов. Здесь, как правило, нет летающих насекомых — бабочек, мух, мелких пчел, ос, в то время как на близко расположенному материке они обитают. Отсутствие этих насекомых влечет за собой и отсутствие летучих мышей, питающихся ими. Для океанических островов типичны бескрылые насекомые, что уменьшает для них степень риска оказаться в море. Таким образом, ветер в известной мере определяет состав фауны.

В свою очередь трубконосые птицы — альбатросы, буревестники, фрегаты — приурочены к районам с постоянными ветрами. Эти птицы способны парить над водой, используя воздушные потоки и не тратя мускульных усилий на передвижение.

Характер субстрата, т. е. грунта, также играет важную роль в жизни сухопутных животных. При этом имеет значение не только химизм почвы, но и ее физические свойства. Наблюдается зависимость распространения животных от наличия солей в почве. Наиболее чувствительны к засолению почв членистоногие. К примеру, жуки рода *Bledius*, как и многие жужелицы, обычно встречаются только на засоленных почвах. Такие животные относятся к *галофильным*. Многие животные чувствительны и к типу горных пород. На известковых скалах, например, обитают моллюски, раковина которых построена из извести.

Однако чаще химизм почвы оказывает на животных опосредованное влияние, в частности, через кормовые растения. Роль пищевого фактора в жизни животных общеизвестна. Без пищи не обходится ни один из организмов, поскольку за счет питательных веществ они получают энергию и материал для построения собственного тела. Как уже говорилось, животные в целом существуют за счет растений. Гетеротрофы используют только готовые органические соединения. Следует отметить, что видовое разнообразие растений и животных на суше создает ряд отличий, характерных именно для наземных экосистем.

Во-первых, в наземных экосистемах преобладают растительноядные животные, т. е. фитофагов больше, чем зоофагов. Во-вторых, животные здесь связаны с высшими растениями, а не с водорослями, как это наблюдается в море. В-третьих, фитофаги наземных экосистем отличаются большой избирательностью по отношению к виду кормового растения. Это так называемые *стенофаги*. Животные, проявляющие малую избирательность к виду корма, относятся к *эврифагам*. Крайняя стенофагия, т. е. когда животное питается только одним видом растения, называется *монофагией* (например, гусеницы тутового шелкопряда). Стенофагия имеет большое значение, так как от распространения кормового растения зависит и распространение его потребителя. С другой стороны, истребление этого растения вызывает исчезновение животного, связанного с ним.

Стенофаги объединяют животных самого различного систематического положения. Чаще других узкую избирательность в питании проявляют насекомые-фитофаги, а также некоторые птицы (кедровка, клесты) и млекопитающие (сумчатый медведь коала, питающийся листвой эвкалипта).

Немало среди животных и зоофагов. Это хищники и паразиты. Среди них также встречаются стенофаги, но в целом для зоофагов и прежде всего для хищников характерна смена кормовых объектов.

Особенности питания животных влияют не только на их распространение, но и на биологию, к примеру, на сезонные передвижения, или миграции.

К числу важнейших факторов среды, от которых зависит существование и распространение животных, относится *растительный покров*, определяемый в свою очередь особенностями климата и почв. Растительный покров обуславливает характер биогеоценоза и является его индикатором. У каждой растительной формации свой набор видов животных. Так, в хвойных лесах нашего Севера, где растут брусника, багульник, зеленые мхи и другие растения, свойственные тайге, мы обязательно найдем глухаря, синицу-московку, кедровку, клестов, бурундука, соболя, рысь. К лиственным европейским лесам, состоящим из дуба, бук, липы, ясения, приурочены сони, кроты, землеройки, ежи, благородный олень, лань, лесной кот, барсук, орлы (змеяд, карлик), дикий голубь, сова-сплюшка, дубонос, иволга, болотная черепаха, квакша. Степным и пустынным формациям также свойствен специфический комплекс видов. Отсюда следует, что распределение биоценозов на земном шаре подчиняется определенным законам, зависит главным образом от климата и имеет зональный характер.

На Земле различают тропическую зону, две полярные и две переходные умеренные зоны. Для каждой из них характерны свои растительные формации и связанные с ними группировки животных.

Наиболее типичным биотопом тропической зоны является гиляя, или *влажный тропический лес*. Для произрастания такого леса необходима высокая температура и достаточное увлажнение в течение круглого года, незначительные сезонные колебания температур, не превышающие 8 °C, и средние годовые их значения не ниже 20 °C, чаще 25—26 °C. Максимальная температура в этих лесах (у экватора) доходит до 35 °C, а суточные колебания ее составляют 3—15 °C. Осадков в гиляе обычно выпадает не менее 2000 мм в год. В отдельных районах их гораздо больше (в Камеруне свыше 10 000 мм), причем ритм выпадения в течение года равномерный. Погодный режим гиляи довольно постоянный: туманное утро, ясное и жаркое начало дня, грозовой ливень после полудня, новый период влажной жары и, наконец, ясный и прохладный вечер. И так день за днем, без заметных перемен. Высокая и постоянная влажность, стабильно высокая температура, отсутствие ветра создают уникальный комплекс условий в первую очередь для растительности. Растения здесь плодоносят весь год. В экваториальных лесах обращает на себя внимание многоярусность, громадное видовое разнообразие деревьев и полидоминантность, т. е. на значительном пространстве не отмечается преобладания того или иного вида. На гектар гиляи в одном ярусе можно насчитать не менее 50 видов деревьев, причем здесь легче найти 100 видов, чем 100 экземпляров одной

породы. Богатство флоры не имеет аналогов в других биотопах: в бассейне Конго в экваториальной Африке известно 10 000 видов цветковых, из них свыше 6000 видов деревьев, в бассейне Амазонки более 15 000 видов высших растений, треть из них деревья, в тропиках Юго-Восточной Азии около 20 000 видов растений. Многоярусность леса создает впечатление, что все пространство плотно забито растениями разной высоты. Особенно выделяются 3—4 яруса деревьев. Деревья в гилее оплетены лианами, стволы которых достигают 20 см в диаметре и 250 м в длину. Много здесь так называемых растений-удушителей типа фикусов, а также эпифитов, использующих деревья как опору. Почва в тропическом влажном лесу покрыта гниющими остатками листьев, ветвей и стволов мертвых деревьев. На этом субстрате обильно развиваются грибы.

Необычная тропическая среда населена своеобразными животными. По количеству видов и жизненных форм при немногочисленности особей биоценозы гилеи не знают себе равных. Этот биотоп, кроме всего прочего, предоставляет животным огромное количество убежищ и экологических ниш, больше, чем другие наземные биотопы. Естественно, что обитатели влажного тропического леса термо- и гигрофильны. Постоянная насыщенность воздуха водяными парами позволяет существовать здесь животным, которые обычно обитают в воде. Таковы планарии и пиявки. Многие виды ведут древесный образ жизни. Это объясняется густотой древостоя, наличием пищи в верхних ярусах леса и специальных приспособлений у животных для лазания или планирования. Большинство фитофагов в гилее питается листьями или плодами деревьев. Окраска и форма обитателей тропического леса превосходит всякую фантазию, насекомые здесь нередко напоминают лист или веточку.

По суммарной биомассе, как указывают П. П. Второв и Н. Н. Дроздов (1974), первое место в тропиках занимают беспозвоночные и прежде всего потребители разлагающейся растительности. Наибольшего внимания заслуживают терmitы — главные разрушители растительных остатков, живые растения они не повреждают. Их только в африканской гилее не менее 500 видов. Так же многочисленны в гилее тараканы, уховертки, сверчки. Некоторые виды жуков достигают здесь гигантских размеров, жук-голиаф, например, — 11 см, жук-геркулес — 12 см, дровосек-титан из долины Амазонки — 18 см. Еще крупнее листогрызуши палочники, получившие название из-за сходства с сучками, а иногда и листьями деревьев.

Поскольку опыление ветром в тропических лесах практически невозможно (из-за отсутствия ветра), эту роль здесь выполняют насекомые — пчелы, мухи, бабочки, а также птицы и летучие мыши.

Интересна особенность питания многих тропических птиц и зверей. Среди них почти нет чистых «вегетарианцев», посколь-

ку им обязательно требуется добавка к рациону животной пищи, состоящей из насекомых, моллюсков и даже грызунов. Крупных хищников в тропическом лесу мало: в Африке и Азии встречаются леопарды, в Южной Америке — ягуары.

Следует отметить, что большие массивы влажных тропических лесов (бассейны рек Конго и Нигер в Западной Африке, Амазонки в Южной Америке, на Малайском архипелаге, полуострове Малакка и на Новой Гвинее в Юго-Восточной Азии) в настоящее время подвергаются сильным воздействиям со стороны человека. Это приводит к сокращению их и превращению во вторичные леса или в сельскохозяйственные угодья. Угроза нависла и над многими животными гилем.

Между тропическими лесами, с одной стороны, и пустынями — с другой, простирается *саванна*. Саванные растительные формации возникают в районах с жарким климатом, где наблюдается периодичность выпадения осадков, т. е. сезон дождей сменился сухим сезоном. Запасов воды в саванне недостаточно для произрастания лесов. Вместо них формируются разреженные древостои, иногда — отдельные группы деревьев. Это придает саванне вид парка. Необозримые пространства здесь заняты высокими травянистыми растениями — так называемой слоновой травой и др.

В сезон дождей саванна напоминает зеленое море: осадков выпадает много, температура высокая, бурно развивается растительность. В сухой же сезон влаги поступает меньше, чем испаряется, вегетация растений прекращается, травы засыхают, а деревья сбрасывают листья. В это время в саванне часты пожары, вызываемые иногда естественными причинами, но обычно траву выжигают местные жители.

Наиболее типичны саванны в Африке. Они занимают огромные территории к югу от Сахары, за исключением гор и влажных тропических лесов бассейна Конго. Саванны располагаются также на полуострове Индостан в Азии и в Южной Америке к северу и югу от района влажных тропических лесов. Здесь их называют *парамо*.

Фауна саванн богата и разнообразна и отличается особыми жизненными формами, принадлежащими к специфическим для нее систематическим группам животных. Это обусловлено двумя причинами: периодичностью выпадения осадков и отсутствием лесов. Животные здесь теплолюбивы, но не стенотермы. Кроме того, они приспособлены к периодическим засухам. В связи с этим у них наблюдается сезонная ритмика жизненных проявлений, в частности летняя спячка.

Высокая продуктивность растительности саванн предоставляет прекрасные условия для растительноядных животных, в первую очередь копытных. Нигде на земном шаре нельзя встретить столь многочисленные стада антилоп, зебр, жирафов, как в африканской саванне. К сожалению, сегодня они сохранились лишь

в национальных парках, так как за годы колониального господства животный мир саванн подвергся опустошительному истреблению.

Местными жителями саванна используется для охоты и для экстенсивного скотоводства. В некоторых же районах практикуется вольное или полувольное разведение антилоп, зебр и даже жирафов. Следует сказать, что парковый вид саванны сформировался и поддерживается за счет обилия и разнообразия крупных травоядных животных. Однако при сознательном выжигании сухой травы уничтожаются всходы древесных пород и саванна превращается в открытое травянистое пространство.

Среди животных саванн преобладают бегающие и роющие формы. К первым, кроме копытных, относятся хищники. Хищных млекопитающих в саванне вообще много. Львы и леопарды охотятся за копытными, кошки и виверры — за мелкими антилопами, грызунами и птицами, гиены и шакалы нападают на ослабленных и больных животных, не брезгую и падалью. К типичным бегающим формам из птиц, встречающихся в саванне, относятся страусы, птицы-секретари, марабу, дрофы, рябки. На деревьях колониями гнездятся ткачики. Роющие животные представлены в основном грызунами из семейств мышиных и беличьих. Они питаются семенами, плодами и луковицами растений. Любопытно, что там, где много копытных, мало грызунов и наоборот.

В саваннах обитают многочисленные термиты, строящие большие гнезда, так называемые термитники, которые иногда достигают в высоту 2 м и более. Надземный купол термитника сделан из глины, он защищает гнездо от жары и ливней. Внутренние ходы гнезда простираются вплоть до водоносного слоя грунта, и благодаря этому в сухой сезон здесь поддерживается оптимальная влажность. Термиты играют важную роль в переработке отмирающей растительности, гниющей древесины, экскрементов крупных животных и даже падали. Много в саванне и врагов термитов — муравьев, ящеров, муравьедов. В щелях термитников живут птицы, змеи, скорпионы.

Из рептилий в саванне огромное количество змей, легко переносящих засуху. Немногочисленные же амфибии здесь впадают в летнюю спячку.

На границах тропической и умеренных зон, большей частью в центре материков, располагаются *пустыни*, занимающие 23 % площади континентов. В восточном полушарии пояс пустынь тянется от Северной Африки (Сахара) через Аравию, Западный Индостан, Среднюю Азию, Казахстан до Центральной Азии. Центральные части Австралии также представляют собой пустыни. В Южной Африке простираются пустыни Калахари и Намиб, в западном полушарии — пустыни Атакама (в Чили), Мохаве и ряд других.

Пустыни характеризуются комплексом признаков, главными из которых являются сухой климат (незначительное количество

осадков при сильном испарении влаги), высокие температуры воздуха летом и низкие зимой (в пустыне Гоби амплитуда колебаний их достигает 80—90 °С), недостаточное увлажнение верхних слоев почвы и глубокое залегание грунтовых вод, перегрев поверхности почвы, подвижность субстрата и нередкая его засоленность. Режим увлажнения в пустынях различного типа разный. В некоторых пустынях осадки выпадают летом, а засуха наступает зимой. В других, наоборот, осадки характерны для зимы, а засуха для лета. В отдельных пустынях выраженного сезона дождей может не быть. Наконец, в так называемых пустынях туманов осадков вообще нет, а наблюдаются частые туманы. Однако при всем разнообразии режимов влажности в пустынях годовое количество осадков там обычно не превышает 100—200 мм. В пустынях Средней Азии и Казахстана, к примеру, в разных районах оно колеблется от 180 до 55 мм.

По характеру субстрата пустыни бывают песчаные, глинистые, щебнистые (гаммады), лессовые, солончаковые и т. д.

Условия существования организмов в пустынях очень суровы. Растения здесь встречаются редко и не образуют сомкнутого покрова. Это либо сухие и колючие травы, либо полукустарнички и кустарники с мелкими кожистыми листьями и часто с колючками, либо наконец растения-суккуленты с сочной мякотью и толстой водонепроницаемой кожицей (кактусы, опунции, молочай, солянки). В пустынях, где есть сезон дождей, появляются однолетники-эфемеры, успевающие за очень короткое время прорости, созреть и дать семена.

Большинство животных пустынь ксерофилы и эвритермы, но у них есть пределы температурной выносливости. Насекомые, например, погибают при 50—55 °С, ящурки не могут находиться на раскаленном песке дольше 4 минут, тушканчики гибнут при 34 °С. Чтобы уберечься от перегрева, одни животные закапываются в грунт или сидят весь день в норах, другие забираются на веточки кустарников.

С другой стороны, малое количество убежищ, редкая тень кустарников, раскаленный субстрат вынуждают животных искать спасения в быстром беге. Бег рикошетом свойствен, например, некоторым грызунам (кенгуровые крысы), а также насекомоядным прыгунчикам. Классическим примером стремительных бегунов служат тушканчики. Их задние лапы удлинены, передние укорочены. Длинный хвост выполняет роль балансира и руля при быстром прыгающем беге, представляющем собой серию прыжков на задних ногах. Тушканчики идеально приспособлены к жизни в пустынях и прекрасно переносят недостаток воды. Почки их вырабатывают очень концентрированную мочу. Кал у них полусухой, а потовые железы отсутствуют. Кроме того, тушканчики вообще не пьют, они довольствуются метаболической водой.

В целом сухость воздуха и отсутствие водоемов (или они встречаются очень редко) обусловливают выработку у пустынных

организмов целого ряда приспособлений, позволяющих им долгое время обходиться без воды. Многие животные, особенно насекомые, могут вообще не пить. Влагу они получают из растительного или животного корма. Физиологические процессы у них направлены на экономию воды, в частности, для них характерна способность использовать метаболическую воду, образующуюся при окислении пищевых веществ. Ряд животных запасает воду в организме. Те же виды, которым нужна питьевая вода, совершают переходы или перелеты к источникам или водоемам, располагающимся порой на расстоянии 200—300 км (например, рябки).

В самое жаркое время года некоторые животные пустынь впадают в спячку, которая, к примеру, у степной черепахи или у желтого суслика продолжается без перерыва 8—9 месяцев, захватывая и зимнее время.

Хищников в пустыне немного, и они обычно не бывают крупных размеров. Это лисицы фенек и корсак, барханная кошка и манул, рысь каракал, хорь-перевязка.

В целом пустынные биоценозы отличаются бедностью видового состава и простотой структуры. В то же время они очень чувствительны к антропическим воздействиям. В пустынях добывается нефть и газ, строятся оросительные каналы, создаются водохранилища, прокладываются дороги. Издавна здесь пасут овец, охотятся и заготавливают топливо. Эти мероприятия в какой-то степени нарушают природный комплекс, и если они осуществляются не на научной основе, то это приводит к исчезновению многих видов растений и животных. В результате разрушаются целые экосистемы. Охрана животного мира пустыни, сохранение ее неповторимого фаунистического комплекса — важная задача современности.

В умеренных зонах земного шара в течение года наблюдается правильное чередование холодных и теплых периодов. В зависимости от разнообразных климатических особенностей здесь создаются разные растительные формации. В условиях континентального климата при годовой сумме осадков 200—500 мм на границах пустынь, с одной стороны, и лесов — с другой, образуются *степи*. Полоса степей в Евразии тянется от восточной Венгрии до Забайкалья. В Северной Америке они называются прериями, в умеренной зоне Южной Америки — пампасами. Климат степей континентальный, контрастный. Летом здесь жарко и сухо. В наших степях среднеиюльские температуры составляют 20—23,5 °C, зима малоснежная и довольно холодная, нередки морозы до 40 °C, а в Зауралье до 50 °C.

Степи характеризуются густым травяным покровом, развивающимся на черноземах или каштановых почвах. Древесная растительность отсутствует на плакорах и ютится в долинах рек, пересекающих степную зону. Летом, когда вегетация многих растений прекращается, наступает период полупокоев. Полный покой

наблюдается зимой. В наших степях растительный покров составляют ковыли, типчак, корневищные злаки, севернее — разнотравье. В американских прериях растут те же ковыли, мятыник, бородач, доля разнотравья здесь больше, чем в Евразии.

Животный мир степей характеризуется обилием фитофагов, особенно грызунов, живущих в норах. Это многочисленные суслики, сурки, полевки, а в Северной Америке луговые собачки и суслики. Когда-то у нас в степях бродили стада копытных: дикие лошади — тарпаны, а также туры и сайгаки. Из них только сайгаки дожили до наших дней, но они вытеснены человеком в полупустыни Прикаспия. В американских прериях водились бизоны, однако увидеть их сегодня можно лишь в национальных парках.

Обилие грызунов создает хорошую кормовую базу для хищников. В степях обычны лисица, степной хорек, нередки волки. На грызунов охотятся и хищные птицы — орлы-могильники, луны, мелкие соколы. Наряду с грызунами степные хищники поедают большое количество насекомых, которых в степи очень много. Это разнообразные саранчевые, муравьи, листогрызуши жуки и т. д. Среди них есть массовые и вредные виды, размножающиеся периодически в огромном количестве и уничтожающие растительность.

Бескрайние в прошлом степные просторы остались сегодня в виде клочков целины. Основная ландшафтная черта этой полосы — возделанные земли, занятые посевами пшеницы, кукурузы и других культур. В связи с этим некоторые виды трав исчезли, уничтожены крупные млекопитающие и многие птицы, не говоря уже о беспозвоночных. Однако не на всех аборигенах отразилось это влияние. Грызуны, жаворонки, растительноядные насекомые чувствуют себя не хуже, чем в естественном биотопе. Более того, при создании больших массивов злаков здесь началось массовое размножение клопа-черепашки, зерновой совки и других вредителей полей. Прекрасно адаптировались на полях и дрофы, серые куропатки, заяц-русак.

На юге степи переходят в полупустыни, а на севере появляется промежуточная зона — *лесостепь*. Разнообразие растений и животных в лесостепи возрастает, так как здесь есть все условия для существования животных, связанных с древесными породами. Некоторые ученые считают лесостепь самостоятельной ландшафтной зоной.

Леса развиваются в тех областях умеренных зон, где годичная сумма осадков превышает 300 мм. В южных частях своего пояса леса произрастают благодаря осадкам, в северных же, не страдающих от засухи, — только благодаря температуре и продолжительности вегетационного периода. В связи с этим тайга опоясывает север земного шара сплошным кольцом, а лиственые леса приобретают вид больших прерывистых массивов. Различают три основных типа лесов умеренной зоны: субтропические

вечнозеленые, широколиственные листопадные и хвойные (тайга).

Субтропические вечнозеленые леса могут быть сухими или влажными. Первые представлены в странах Средиземноморья, Калифорнии, юга Африки и южного побережья Австралии, т. е. в странах с субтропическим климатом, отличающимся мягкой дождливой зимой и сухим, ясным и жарким летом. Морозов здесь не бывает, деревья и кустарники не сбрасывают листву, и лишь летние засухи отрицательно сказываются на растительности. Растения приспособлены к ним путем своеобразных морфофизиологических адаптаций, накладывающих характерный отпечаток на их облик. Листья у них небольшие, кожистые и плотные, многие снабжены колючками. Поверхность листа блестящая и непроницаемая для воды.

Теплый климат и безморозная зима создают благоприятные условия для насекомых, рептилий (особенно ящериц) и амфибий. Птицы представлены каменками, овсянками, многими видами славок и сорокопутов, мелкими куриными. Хищных птиц мало, но грифы среди них многочисленны. Млекопитающие в большинстве мелкие. Это маленькая лань, дикий кролик. На островах Корсики и Сардиния сохранился горный баран муфлон. Фауна влажных лесов средиземноморского типа сравнительно бедная, хотя растительный мир здесь богатый.

Широколиственные листопадные леса развиваются в областях с умеренной температурой, без летней жары и сильных зимних морозов, где количество осадков составляет не менее 500 мм в год, причем распределяется оно по сезонам сравнительно равномерно. Эти леса произрастают главным образом в странах с морским климатом. В центре материков они исчезают. В Евразии широколиственные леса тянутся постепенно суживающейся полосой от атлантического побережья Западной Европы до Урала, а затем после большого перерыва снова появляются в Приморском крае СССР, Японии, Корее, в Китае. В западном полушарии они располагаются на востоке США. Породообразующие деревья этих лесов — дуб, липа, клен, ясень, бук, а также дикие плодовые.

Относительно мягкий климат, разнообразие растительности умеренных широт — основные условия существования животных. Но зима в этих областях довольно холодная, и это заставляет животных мигрировать к югу либо впадать в состояние спячки или диапаузы.

Состав и экологический облик фауны данной зоны всюду сходен, причем в разных частях ее сохраняется определенное соотношение древесных и наземных видов, фитофагов и хищников. Из копытных здесь встречаются благородный олень и изюбр, серна, дикий кабан. Зубр дожил до наших дней только в заповедниках. В кronах деревьев обычны белки и сони, с водоемами связаны бобры. Птицы разнообразны, особенно многочисленны

певчие дрозды, соловьи, зарянки, иволги, из голубей обычен вяхирь. Среди насекомых масса фитофагов, питающихся листьями, побегами, корнями и плодами деревьев. Здесь часто наблюдаются вспышки массового размножения насекомых, но они редко происходят в естественных лесах, где равновесие между компонентами не нарушено. Однако лиственные леса Европы и востока США так давно используются человеком, что это равновесие практически нарушено повсюду. Созданные же искусственные леса отличаются бедностью породного состава и требуют постоянного ухода, в частности борьбы с вредителями.

Самый крупный тип леса — *тайга*, или *хвойный лес*, состоит из зарослей ели, пихты, кедра, лиственницы и сосны и имеет вид сплошной зоны, распространяющейся от Атлантики до Тихого океана. Большая часть хвойных лесов сосредоточена в Евразии (55 %), немало их и в Северной Америке. В южном полушарии аналога тайги не существует.

Климат тайги суровый. Среднегодовые температуры тут колеблются от 5 до 0 °С. Лето короткое и относительно жаркое (среднеиюльская температура 13—14 °С), зима продолжительная, многоснежная, холодная, морозы нередко достигают 30 и даже 40 °С. Важным фактором является вечная мерзлота, что, в частности, типично для тайги Восточной Сибири.

Суровые климатические условия тайги — причина бедности видового состава как растений, так и животных. Последним свойственна долгая зимняя спячка (у зимоспящих видов), способность создавать зимние запасы корма, ряд морфологических приспособлений (густое оперение или шерстный покров, белая окраска зимой и т. д.). Наиболее характерными обитателями тайги являются рябчик, глухари, бородатая и ястребиная совы, кукша, кедровка, клесты и черный дятел желна. Из зверей только в тайге обитает соболь, лесной лемминг, красная полевка. Бурундук и белка-летяга также живут в этой зоне.

Для питания животных тайги особенно большое значение имеют семена хвойных деревьев, в том числе кедровые орешки. В основном ими питаются кедровка, дятел, белка, бурундук. В рационе соболя и медведя орешки тоже занимают важное место. У птиц — потребителей семян хвойных — строение клюва приспособлено для добывания корма из шишек. К примеру, клюв у клестов пинцетообразный, у щура крючковидный, у кедровки долотообразный. Подобная специализация ведет к постоянным перекочевкам в поисках шишек. Периодичность урожаев обусловливает колебание численности птиц, дальние миграции последних и инвазии в новые места. Много в тайге и потребителей ягод и грибов. Это медведь, олени, белки, куриные птицы.

Летом в тайге выплачиваются бесчисленные количества кроющих насекомых — мошек и комаров. Ими питаются насекомоядные птицы. Однако обилие насекомых сильно затрудняет жизнь крупных млекопитающих, не говоря уже о человеке.

Фауна почв тайги небогата. Первое место по биомассе здесь занимает единственный вид дождевого червя эйзения Норденшельда.

К северу от тайги лежит переходная полоса *лесотундры и кустарниковой тундры*. Побережье Северного Ледовитого океана и его острова занимает типичная *тундра*, простирающаяся через весь север Евразии и Северной Америки.

Полярные зоны, ограниченные на севере и на юге полярным кругом, характеризуются астрономически непрерывным летним днем и такой же непрерывной зимней ночью. Это самые холодные области земного шара. Среднегодовые температуры тут колеблются в пределах от 0 до -10°C , а в некоторых районах и ниже. Значительны и летние колебания температур в течение суток. В среднем они составляют $5-15^{\circ}\text{C}$, но бывают падения до 0 или же подъемы до 25°C . Зимой эти колебания еще существеннее — от -60 до 0°C . В полярной зоне обычны снежные бури и метели, вечная мерзлота. При оттаивании верхнего слоя почвы летом образуется масса мелких водоемов.

Растительный покров тундры включает ряд многолетних видов — полярную иву и березу, имеющих вид мелких кустарников, бруслику, веронику, дриаду. Но более всего развиты мхи и лишайники. Очень типичны подушки растительности. Из-за вечной мерзлоты корневая система растений поверхностная. Вообще жизнь здесь сосредоточена в тонком слое, залегающем между почвой и атмосферой. Это хорошо прослеживается при анализе населения моховых дернин или «корочки» прогретого голого грунта, где обнаруживается масса беспозвоночных, особенно низших насекомых, личинок комаров-долгоножек, панцирных клещей, нематод и т. д. В водоемах летом выплаживается громадное количество кровососов (гнус). Беспозвоночные составляют 90 % зоомассы тундр.

Летом тундра оживает главным образом за счет появления большого количества птиц, особенно водоплавающих — гусей, уток, лебедей, многочисленных куликов. Много и хищников, таких, как белые совы, кречеты, мохноногий канюк. Пищей соколам и кречетам служат птицы, канюкам и совам — лемминги и полевки. Лемминги наиболее многочисленны в фауне млекопитающих, особенно в годы массового размножения. Летом они находят вдоволь пищи, зимой же скрываются под толщей снега, где проекладывают ходы. На них охотится песец. Из крупных зверей в тундре живут северные олени, а в Северной Америке — овцебыки. Рептилии и амфибии практически не играют никакой роли в жизни тундры, так как за полярным кругом изредка встречаются лишь живородящая ящерица, сибирский четырехпалый тритон и два вида жаб.

Зимой жизнь в тундре надолго замирает. Остаются зимовать только песец, белый медведь, овцебык, заяц-беляк, волк, горностай и лемминги. Даже белая сова и большинство оленей откоче-

вывают к югу. Вечная мерзлота не позволяет грызунам закапываться глубоко в землю, и они не впадают в спячку. Лишь наиболее холдоустойчивые черношапочный сурок и восточносибирский суслик — обитатели Восточной Сибири — впадают в спячку на 8—9 месяцев.

Благодаря бедности видового состава и простоте структуры экосистемы тундры сравнительно легко установить связи и взаимодействия между отдельными ее компонентами. В таком простом сообществе сильно возрастает роль каждого его звена. Массовое размножение леммингов вызывает увеличение численности их потребителей — песцов и белых сов, что в свою очередь влечет за собой уменьшение количества грызунов, за которым следует и снижение численности хищников. В этих процессах наблюдается определенная периодичность.

Освоение Крайнего Севера ставит перед человеком серьезные проблемы охраны природы, поскольку некоторые виды животных становятся все более редкими (белый медведь, краснозобая казарка), а экосистемы в целом оказываются легко ранимыми. Даже передвижение по тундре вездеходов и тракторов приводит к уничтожению растительности, протаиванию грунтов и эрозии почвы.

Антарктическая суша покрыта мощным слоем льда. Лишь субантарктические острова и отдельные участки морского побережья Антарктики свободны от ледяного покрова. Здесь жизнь еще беднее, чем в Арктике. Растительность ограничивается скучным моховым и лишайниковым покровом. Сухопутная фауна очень бедна. Позвоночные представлены морскими птицами и зверями, беспозвоночные — редкими насекомыми и клещами. Самые типичные представители животного мира Антарктики — пингвины (мелкий пингвин Адели и крупный императорский пингвин). Они настолько приспособлены к жизни в крайне суровых условиях, что даже птенцов выводят зимой. Правда, питание пингвинов целиком связано с морем. Вообще морские организмы являются первым звеном в пищевых цепях антарктических животных. Даже беспозвоночные, ютящиеся на побережье среди мхов и камней, пытаются пометом птиц, получающих пищу из моря, либо являются их паразитами, либо, наконец, живут за счет мхов, удобряемых тем же пометом морских птиц. Таким образом, прямо или косвенно начало трофической цепочки, а стало быть и органической жизни в Антарктике, следует искать в море.

Приведенные выше характеристики основных растительных формаций и их животного мира относятся большей частью к равнинным или слабо расчлененным областям земного шара. В них наиболее четко проявляются черты географической зональности. Иная картина наблюдается в высокогорьях, располагающихся в различных природных зонах земного шара.

Высокогорья отличаются специфическими условиями среды. Здесь отмечаются недостаток кислорода, низкая температура с

резкими колебаниями даже в течение суток, интенсивная солнечная радиация с обилием ультрафиолетовых лучей, сильные ветры. Такая обстановка складывается в верхних поясах гор, выше лесной зоны. В зависимости от географического положения горного хребта, а также от местных условий границы высокогорья находятся на разном уровне, закономерно понижаясь от экватора к полюсам. Под экватором верхняя граница леса проходит на высоте 3800 м, в Гималаях — 3600, в Альпах — около 2000, а на Полярном Урале — на уровне 300 м. Имеет значение и экспозиция склона: на северных склонах Кавказа верхняя граница леса находится примерно на высоте 1800 м, на южных — на 2500 м.

Из многих характерных черт высокогорья следует выделить температурный режим. При подъеме с равнины отмечается постепенное убывание температуры (на 1°C через каждые 140—195 м в зависимости от широты местности). Поэтому в альпийской зоне лето короткое, а зима длинная и суровая.

Высокогорья покрыты низкорослыми коврами многолетних трав (альпийские луга), либо подушковидными колючими кустарниками и полукустарниками (нагорные ксерофиты), либо заняты нагорными степями и пустынями. Растительный покров несомненный: отдельные площадки, покрытые зеленью, перемежаются со скалами и каменистыми осыпями. Для альпийского разнотравья характерны яркоцветущие растения на коротких стеблях. Это горечавка, примула, крокус, эдельвейс. Многочисленны особые виды злаков, осок, лапчаток. В субальпике отмечаются стланниковые и криволесные формации из рододендронов, можжевельников, а на юге Азии даже бамбуков.

Животный мир высокогорий также своеобразен, хотя и не богат видами. Жизнь в верхних поясах гор ограничена жесткими рамками. Резкие колебания температур обусловливают обитание здесь только эвритермных форм. Млекопитающие покрыты длинной и густой шерстью, а птицы — плотным оперением. Высокогорные животные крупные (проявление правила Бергманна!), размножаются в сжатые сроки. Адаптации к недостатку кислорода выражаются у них в увеличении числа эритроцитов в крови и размеров сердца. Пойкилотермные животные часто обнаруживают склонность к меланизму: рептилии, бабочки и жуки, живущие в горах, темнее, чем на равнине. Многие животные высокогорий ведут только дневной образ жизни. Темная окраска покровов, возможно, с одной стороны, полезна как экран, предохраняющий от ультрафиолетового излучения, а с другой — как поглотитель солнечной энергии. Сильными ветрами объясняется бескрылость многих насекомых, встречающихся здесь. Копытные звери — горные козлы, бараны — имеют узкое твердое копыто «стаканчиком» и великолепно прыгают. В высокогорьях преобладают потребители зеленой и подземной массы растений и сапрофаги. Многие, однако, всеядны. Насекомоядные птицы появляются тут только летом. Несмотря на приспособленность к суров-

вым условиям высокогорий, птицы и крупные млекопитающие вынуждены зимой совершать вертикальные миграции в расположенные ниже пояса в поисках пищи.

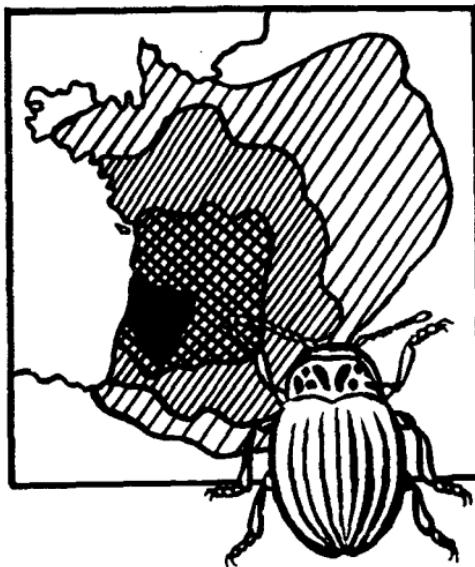
Следует отметить, что, поскольку горные хребты не представляют собой единой зоны и разобщены равнинами и межгорными впадинами, распространение животных здесь носит островной характер. Этим, в частности, объясняется обилие в горных странах своеобразных эндемичных животных и низкая их численность. Вот почему высокогорные биоценозы особенно чувствительны к антропическим воздействиям.

К биотопам, не связанным с какой-нибудь ландшафтной зоной, относятся также подземные *пещеры*. Чаще всего они образуются в области карста, где текущие воды промывают ходы в известняках. Известны многочисленные пещеры в Югославии (знаменитая «Постойнская Яма»), у нас на Кавказе (Новоафонская), в Мексике и др. Своевобразие условий существования в пещерах заключается в полном отсутствии света, стабильной температуре (в югославских пещерах в течение круглого года 8—9 °C, в пещерах Мексики около 20 °C), часто — высокой влажности воздуха и отсутствии его движения. Постоянная темнота делает невозможным существование в пещерах зеленых растений, с которых начинаются трофические цепи. Мир растений представлен здесь лишь грибами. В связи с этим цепи питания одних пещерных обитателей начинаются на дневной поверхности, где они добывают пищу, а затем прячутся под землю (летучие мыши, некоторые птицы), для других же, причем постоянных пещерных жителей, пищевым субстратом служат помет летучих мышей, органические остатки, занесенные водой, или трупы собратьев. В общем в пещерах кормовая база крайне бедна.

Из-за темноты обитатели пещер лишены пигmenta и большей частью слепы. Глаза им заменяют другие чувствительные органы, в частности длинные волоски или реснички. Кожные покровы у них обычно очень тонкие. Колебания температуры из-за типичной стенотермности пещерные жители не переносят. Насекомые, обитающие в пещерах, не имеют крыльев.

Небогатый и сугубо специализированный животный мир пещер можно разделить на их постоянных обитателей — троглобионтов, временных — троглофилов и случайно попадающих — троглоксенов. Наибольший интерес представляют троглобионты. Примерами их могут служить слепая хвостатая амфибия протей из пещер Югославии, слепая пещерная рыба амблионис из пещер Америки, многочисленные жуки из родов *Aphaenops* и *Apophthalmitus*, мелкие ракообразные и даже брюхоногие моллюски.

Хорология



АРЕАЛ

Общие сведения об ареале. Ареал — часть территории или акватории земного шара, на которой постоянно встречаются популяции определенного вида или другого таксона животных.

В зоогеографии главным объектом изучения является ареал вида, поскольку вид — основная и исходная таксономическая категория живых организмов. Наряду с этимполноправно изучение как надвидовых (родовых, семейственных и т. д.), так и подвидовых ареалов. В отдельных случаях, особенно при исследовании процесса географического видообразования, именно подвидовые ареалы дают ценный научный материал. Аналогично иерархии категорий в систематике (вид, род, семейство, отряд, класс, тип) и в хорологии существует иерархия ареалов: ареал вида слагается из подвидовых ареалов, рода — из видовых, семейства — из родовых и т. д.

Установление границ ареалов животных обычно не представляет принципиальных трудностей, если они ведут оседлый образ жизни или даже передвигаются (кочуют) в пределах какой-то ограниченной территории либо акватории. Но есть и такие виды, которые в различные периоды жизненного цикла либо в разные сезоны регулярно меняют область обитания, т. е. мигрируют. В отношении этих видов существуют две точки зрения. Согласно одной из них, различают область обитания (собственно ареал) и область странствий вида. К первой относится территория, где вид способен длительное время размножаться и поддерживать характерную для него популяций плотность самостоятельно, без постоянного притока особей извне. В области странствий вид не размножается, а только появляется в определенные сезоны и держится там более или менее длительное время. Примером служат районы зимовок перелетных птиц или летучих мышей, части акватории моря или океана, где протекает жизнь неполовозрелых особей мигрирующих морских животных и т. д.

С другой точки зрения, область размножения и область зимовок (или миграций) представляют собой части единого сложного ареала, которые могут соприкасаться или, наоборот, отстоять друг от друга на большом расстоянии (рис. 4). Н. А. Бобринский (1953) определяет ареал вида как всю территорию или акваторию, где вид встречается регулярно, по меньшей мере в одной фазе жизненного цикла. Д. В. Панфилов (1960) ареалом вида

считает пространство, где полностью завершается жизненный цикл особи.

В рамках видового ареала можно установить следующие области: размножения, зимовки, питания, миграционный путь. В таком случае области пролета и зимовок перелетных форм и области зимних кочевок кочующих птиц, а также млекопитающих будут частью их ареала, поскольку здесь их пребывание обязательно.

Однако рассматривать ареал лишь как площадь не совсем правильно. Точнее представлять его как трехмерную структуру, поскольку водные биотопы имеют не только горизонтальное, но и вертикальное протяжение, да и наземные животные, распространенные и в горах, и на равнине (арктоальпийские, бореомонтанные), располагаются не только на площади, но и в некоем объеме.

Ареалы формировались в результате взаимодействия процессов эволюции самих животных и изменений среды их обитания в различные геологические эпохи. Поэтому изучение ареалов играет важную роль при выяснении их происхождения и палео-географической эволюции. Кроме того, при сравнении ареалов одних и тех же видов через небольшие отрезки времени (10—20 лет) выявляется современная тенденция к расширению или сокращению площади, занятой популяциями вида. А изменение численности и занимаемой площади — четкие показатели состояния вида. Следовательно, по ареалу нетрудно судить о том, что происходит с интересующим нас животным в условиях антропического воздействия на природную среду. Таким образом, карты распространения определенных таксонов остаются важнейшими орудиями труда зоогеографов.

Карттирование ареалов. Правильное представление об ареале, а также сравнение ареалов нескольких видов становится воз-



Рис. 4. Сложный ареал сорокопута-жула (из Г. Делаттина, 1967):
сплошная линия — гнездовой ареал; стрелками обозначены направления миграций; затушевана область зимовки.

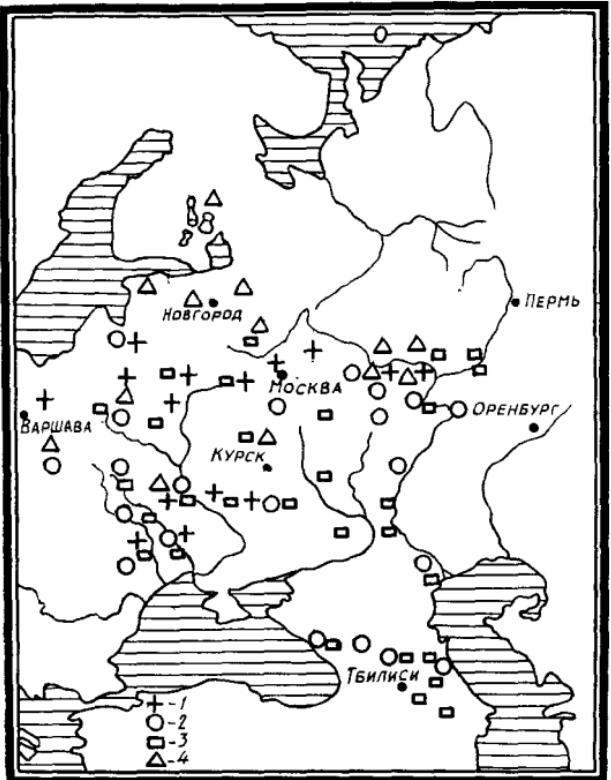


Рис. 5. Значковая справочная карта мест находок сонь в Восточной Европе (по А. Н. Формозову, из Н. В. Тупиковой, 1969):

1 — орешниковая; 2 — полчок; 3 — лесная; 4 — садовая.

можным только после его картографического изображения. Существуют различные методы картирования ареалов.

Одним из наиболее распространенных и в то же время конкретных является точечный метод: место нахождения каждого обнаруженного вида обозначается точкой на контурной карте. С помощью данного метода в отличие от других можно точнее определить пункт сбора, поимки особей того или иного вида либо его регистрации. Он оказывается единственным приемлемым методом, когда картируется распространение

редкого или мало изученного вида. Поэтому точечный метод хорош также в начале исследования географического распространения животного. На одну карту можно нанести пункты регистрации двух, трех и более видов, обозначая их произвольно выбранными символами (кружки, треугольники, квадраты; рис. 5). Степень точности данного метода зависит от количества фактического материала и особенностей выбранной карты, прежде всего ее масштаба. Чтобы отразить основные закономерности размещения животных, достаточно мелкомасштабной карты. Для более точной привязки местонахождения к определенному элементу ландшафта требуется крупномасштабная карта. Методические вопросы составления зоологических карт детально изложены в специальных руководствах. Следует помнить, что на карту нельзя нанести местообитание отдельной особи или их групп. Картирование отображает лишь географическую природу ареалов. При всех своих преимуществах точечный метод имеет и недостатки. Он мало показателен, так как требует известной доли воображения, чтобы представить себе форму и площадь

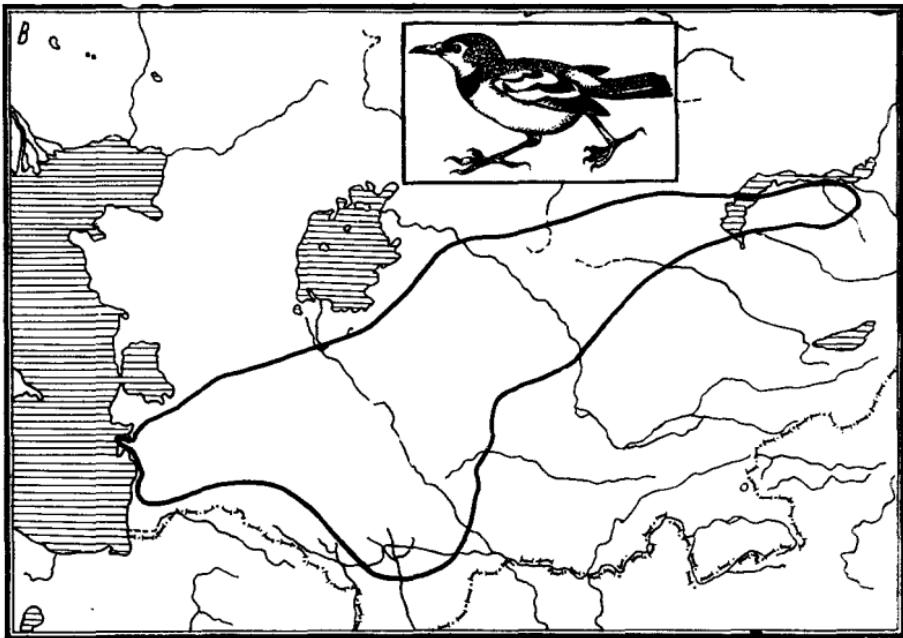


Рис. 6. Контурное изображение ареала саксаульной сойки
(из И. К. Лопатина, 1980).

ареала. Кроме того, животные, как известно, встречаются не в точке, а на более или менее широком пространстве.

Эти недостатки можно компенсировать с помощью контурного метода, дающего возможность картировать границы ареала. С этой целью крайние, т. е. расположенные на границах ареала точки соединяют сплошной линией, придавая изображению замкнутую форму (рис. 6). При составлении мелкомасштабных обзорных карт границы ареала можно проводить путем их экстраполяции по определенным ландшафтным индикаторам, таким, как высотный пояс, тип растительности, рельеф и др. Для этого необходимо иметь сведения о приуроченности вида к конкретному биотопу и вообще о его экологических требованиях. Применение в сочетании обоих методов представляет собой попытку использования географических данных в комплексе с экологическими.

Однако и контурный метод не лишен недостатков. С его помощью границу ареала можно достоверно установить лишь в том случае, если распространение вида хорошо изучено и точки на карте стоят близко одна от другой. Такая возможность бывает нечасто. Большой частью на периферии ареала вид становится редким и встречается спорадически. В таких случаях при формальном соединении точек в пределы ареала включаются большие пространства, где вид не найден, а может быть вообще не встречается. Кроме того, весьма вероятно, что за пределами

оконтуриенного ареала могут оставаться территории, пригодные для обитания вида, но не учтенные.

В последнее время во многих странах применяется *сеточный метод*, который называют еще растральным или методом формальных квадратов. При этом пользуются контурной картой, поле которой разбито на квадраты со стороной 50 км (для специальных целей масштаб может быть другим). Квадратом может служить и поле градусной сетки со стороной $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{16}$ и т. д. граду-

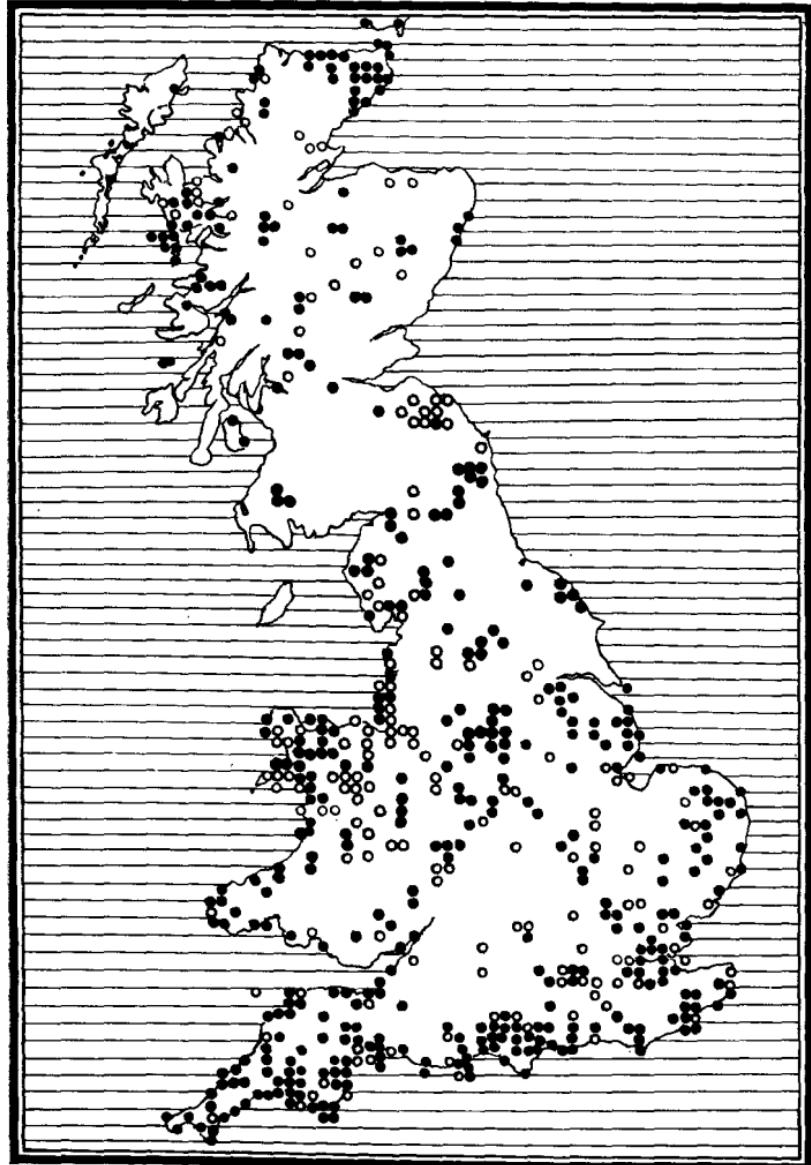


Рис. 7. Ареал дубового коконопряда в Великобритании, нанесенный методом растрового картирования (по Д. Хису, 1973; с изменениями).

са. Если в пределах квадрата обнаружены особи изучаемого вида, он затушевывается или обозначается условным знаком. Прочие квадраты остаются без обозначений (рис. 7, 8). На растровой карте разными условными знаками могут быть выделены местонахождения, известные по старым литературным данным и по новым находкам, что позволяет судить о том, меняются ли площадь и форма ареала со временем.

В пределах ареала практически каждый вид заселяет не всю его территорию, а только пригодные для него местообитания.

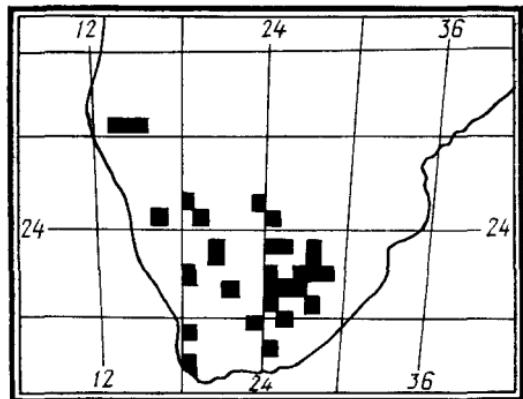


Рис. 8. Ареал грызуна *Malacothrix typica* в Южной Африке, нанесенный методом растрового картирования (из М. Удварди, 1978).

Распределение популяций вида внутри его ареала получило название топографии, или кружева ареала. Несмотря на то что этот вопрос больше относится к сфере проблем экологии, в некоторых случаях он представляет интерес и для зоогеографии. Картографирование размещения вида внутри ареала в СССР началось в 50-х годах и было вызвано необходимостью выявить реальные места поселения животных — хранителей природно-очаговых инфекций, таких, как чума и другие, с целью борьбы с ними. Пионерами данных исследований были С. Н. Варшавский, М. Н. Шилов, Н. В. Тупикова, Ю. Д. Чугунов.

Карты кружева ареалов выполняются на основании полевой съемки в крупном и среднем масштабах, позволяющих показать мозаичное распределение вида по местообитаниям.

Типология ареалов. Каждый вид имеет свой собственный ареал, и в природе практически невозможно найти два абсолютно одинаковых по площади, расположению или по форме ареала, за исключением мелких островов, где различные виды животных могут населять всю его территорию, и тогда их ареалы будут изображаться на карте одинаково. Тем не менее все разнообразие ареалов можно свести к какому-то ограниченному числу типов. Пока еще нет единой типологии ареалов и трудно сказать,

будет ли создана общая их классификация, поскольку, как справедливо указывает К. Б. Городков (1984), этому мешают нечеткость биogeографических понятий, в том числе и представлений о типах ареалов, запутанность терминологии, размытость границ биogeографических районов (хорионов) и самих ареалов, особенно на равнинах. К тому же границы ареалов в современную эпоху меняются, а толкование объема вида многими систематиками значительно различается. Дополнительной помехой является недостаток информации и коллекционного материала. В связи с этим можно допустить существование нескольких классификаций, например описательной и генетической, если между ними есть четкое разграничение. Однако в любом случае должна быть стабильность классификации, что лучше всего достигается созданием описательной номенклатуры ареалов. В ее основу кладутся понятия физической географии. Применяемые при этом топонимические термины общеизвестны и не создают затруднений при их интерпретации.

Для номенклатуры ареалов важно использовать три оси координат, или три составляющие ареала: широтную (распространение с севера на юг), долготную (с запада на восток) и высотную (вертикальную, сверху вниз).

Широтная составляющая ареала (зональное распространение) является его основным географическим признаком. Она определяется в первую очередь климатическими, особенно температурными, факторами, прямо или косвенно влияющими на распространение большинства видов. Границы ареалов таких видов на определенном протяжении совпадают с границами ландшафтной зоны, хотя зональная приуроченность каждого из них может значительно меняться на всем протяжении ареала. Такие мелкие животные, как насекомые, часто приурочены не к зоне, а к определенным стациям, встречающимся в нескольких зонах. Ю. И. Чернов (1975), используя терминологию В. В. Алехина, придает большое значение выявлению зависимости распространения от зональных и интразональных условий. Он признает три типа интразональных группировок: собственно интразональные, сравнительно ограниченно распространенные в пределах одной или близких зон (обитатели тугайных зарослей, солончаков, бугристых болот и т. д.); азональные, похожие на предыдущие, но широко распространенные и не приуроченные к каким-нибудь определенным зонам (обитатели пойменных заливных лугов или песчаных побережий); экзазональные — обитатели участков зональной растительности, расположенных за пределами своего распространения на плакоре (байрачные леса в степи, остепненные участки на южных склонах в зоне смешанных лесов и т. д.).

В хорологии следует придерживаться названий климатических зон, или поясов, принятых в физической географии: арктический, бореальный (таежный), суббореальный (зона ширококо-

лиственных лесов, а в центре Евразии — промежуток между та-
ежной и степной зонами), субтропический пояс и т. д.

Высотная составляющая ареала (вертикальная поясность) в определенной степени аналогична широтной, поскольку также определяется главным образом температурными градиентами. По характеру вертикального распространения можно различить альпийские и монтанные виды. Последние заселяют среднегорья.

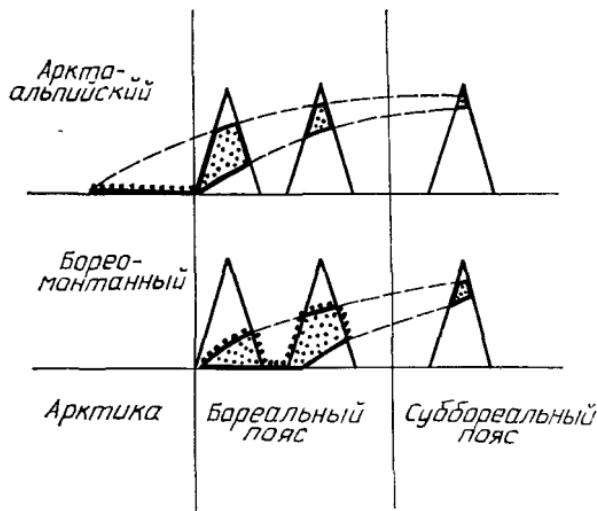


Рис. 9. Основные типы равнинно-горного распро-
странения животных (по К. Б. Городкову, 1984).

Выделяют и промежуточные между ними — субальпийские фор-
мы. Часто приходится сталкиваться с равнинно-горным расселе-
нием. Примером может служить аркто-альпийское или борео-
монтанное распространение видов (рис. 9).

Долготная составляющая ареала определяется степенью уда-
ленности от океана, обусловливающей характер климата. Гра-
ницы ареалов могут быть связаны с континентальным либо мор-
ским, аридным либо гумидным климатом. В пределах гумидной
части Евразии, к примеру, наиболее существенны следующие
границы: между Западной и Восточной Европой, по Уралу, по
западному краю Среднесибирского плоскогорья («линия Йоган-
сена»), в районе Байкала и по водоразделу бассейна Охотско-
го моря.

Комбинаторика составляющих ареала позволяет охаракте-
ризовать тип распространения и создать описательные класси-
фикации ареалов.

В основу классификаций должно быть положено одно из ос-
новных свойств ареалов — их размеры. Можно построить иерар-
хическую систему ареалов — от узколокальных до глобальных
(рис. 10). Наряду с очень узкими, занимающими территории в
несколько квадратных километров и меньше, встречаются ши-



Рис. 10. Схема пространственного совмещения ареалов различных размерных групп (по К. Б. Городкову, 1983).

тически для видов, распространение которых ограничено какими-нибудь непреодолимыми преградами. Это прежде всего островные либо пещерные формы, обитатели горных долин или, наоборот, верхних зон горных хребтов. Среди пресноводных животных узкие ареалы часто свойственны для обитателей небольших горных озер или отдельных источников. Удивительно, что крайне узкие ареалы нередко характерны для хорошо летающих птиц или бабочек. К примеру, совиный попугай (*Strigops habropodus*) населяет только горные буковые леса в Новой Зеландии, попугай-амазона живут на отдельных островах Вест-Индии, гавайские нектароядные цветочницы (*Drepaniidae*) рассеяны по отдельным островам Гавайского архипелага и т. д. Очень локально распространены некоторые виды колибри. Нередко весьма узкие ареалы у нелетающих видов насекомых. Например, жужелицы-брэзгуны обитают на Кавказе в пределах одного-двух хребтов: *Carabus polychrous* населяют Бзыбский хребет в Абхазии, *C. komarovii* — Сванетию, *C. cordicollis* встречаются только на Эльбрусе. Аналогичные ареалы у бескрылых жуков-листоедов рода *Ogeomela* в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Так, *O. medvedevi* живет только в одном районе Шугнанского хребта на Памире, *O. transalaica* — на Заалайском хребте, *O. bergi* — в альпийской зоне Туркестанского хребта в верховьях реки Исфары. Все без исключения виды этого рода, а их больше 50, имеют очень узкие эндемичные ареалы. Исключительно узки ареалы у троглобионтов, постоянно живущих в пещерах; причем это касается как наземных, так и пресноводных видов. Итак, все узкие ареалы свойственны эндемикам.

Следует, однако, иметь в виду, что понятие «узкий ареал» весьма относительно. Можно говорить об эндемиках Европы, Австралии, какого-то фаунистического региона и т. д. К примеру, обыкновенная сорока является эндемиком Палеарктического подцарства — огромной территории внетропической Азии, поскольку за его пределами нигде не встречается. Таким образом, эндемиками считаются все виды, ареалы которых могут быть

рокие ареалы, которые охватывают целые регионы, материки и даже весь земной шар. Как правило, наземные животные чаще имеют узкие ареалы, морские же — широкие. Иногда вид ограничен в своем распространении локальным районом, естественной географической (или фаунистической) областью. Такие виды называются эндемичными для данной области или просто эндемиками. Особенно узкие ареалы

самой разной величины, но не выходят за границы определенного региона или его части. И упомянутая выше сорока, и бескрылый жук, обитающий только на одном из хребтов Кавказа или Тянь-Шаня,— эндемики Палеарктики.

Локальные ареалы, постепенно расширяясь, переходят в субрегиональные и региональные. Если вид распространен на всей площади региона, то его ареал называют трансрегиональным (рис. 11, 12).

Еще более широкие ареалы, так называемые полигенные или мультирегиональные, включают несколько (не менее двух) фаунистических областей, часто располагающихся на разных материках (рис. 13). И наконец, различают космополитные, или всесветные, ареалы (рис. 14). Они характерны чаще всего для морских животных, таких, как кашалот (*Physeter*), дельфин (*Grampus griseus*), касатка (*Orcinus orca*). Из наземных животных космополитами стали определенные насекомые-синантропы. С некоторой натяжкой к космополитам можно отнести сокола-сапсана.

Между систематическим рангом группы и размером ареала существует корреляция: чем ранг группы выше, тем большую площадь она занимает. Следовательно, ареал рода больше ареала вида, ареал семейства больше ареала рода и т. д. Классы, как правило, распространены всесветно.

Причины разнообразия ареалов. Ареалы как географические эталоны видов разнообразны. Каждый из них практически уникален. Своеобразие ареалов, в частности их размеры, можно не только установить при детальном изучении настоящего и прошлого каждого вида, но и предсказать. Главными причинами, обусловливающими специфичность ареалов, являются экологическая валентность видов, их способность к расселению (вагильность), филогенетический возраст и скорость видеообразования. Совокупность этих признаков и определяет величину ареала вида или их группы. Значение экологической валентности видов нами уже рассматривалось. Способность их к расселению будет описана ниже. Относительно филогенетического возраста вида или группы видов существует мнение, что древние группы их имели больше времени на расширение своих ареалов, чем молодые (в геологическом смысле), недавно возникшие. В общем это верно, и часто удается установить прямую зависимость между возрастом группы и ее ареалом. Данная закономерность носит название теории Виллиса или правила «времени и пространства». Однако из этого правила существует слишком много исключений и принимать его безоговорочно нельзя. Достаточно напомнить, что как раз наиболее древние животные имеют узкие или сравнительно небольшие ареалы (наиболее древняя рептилия земного шара — гаттерия обитает лишь на Новой Зеландии, однопроходные и сумчатые млекопитающие распространены значительно уже, чем более молодые плацентарные, это касается и древнейших из ныне живущих групп рыб и т. д.).

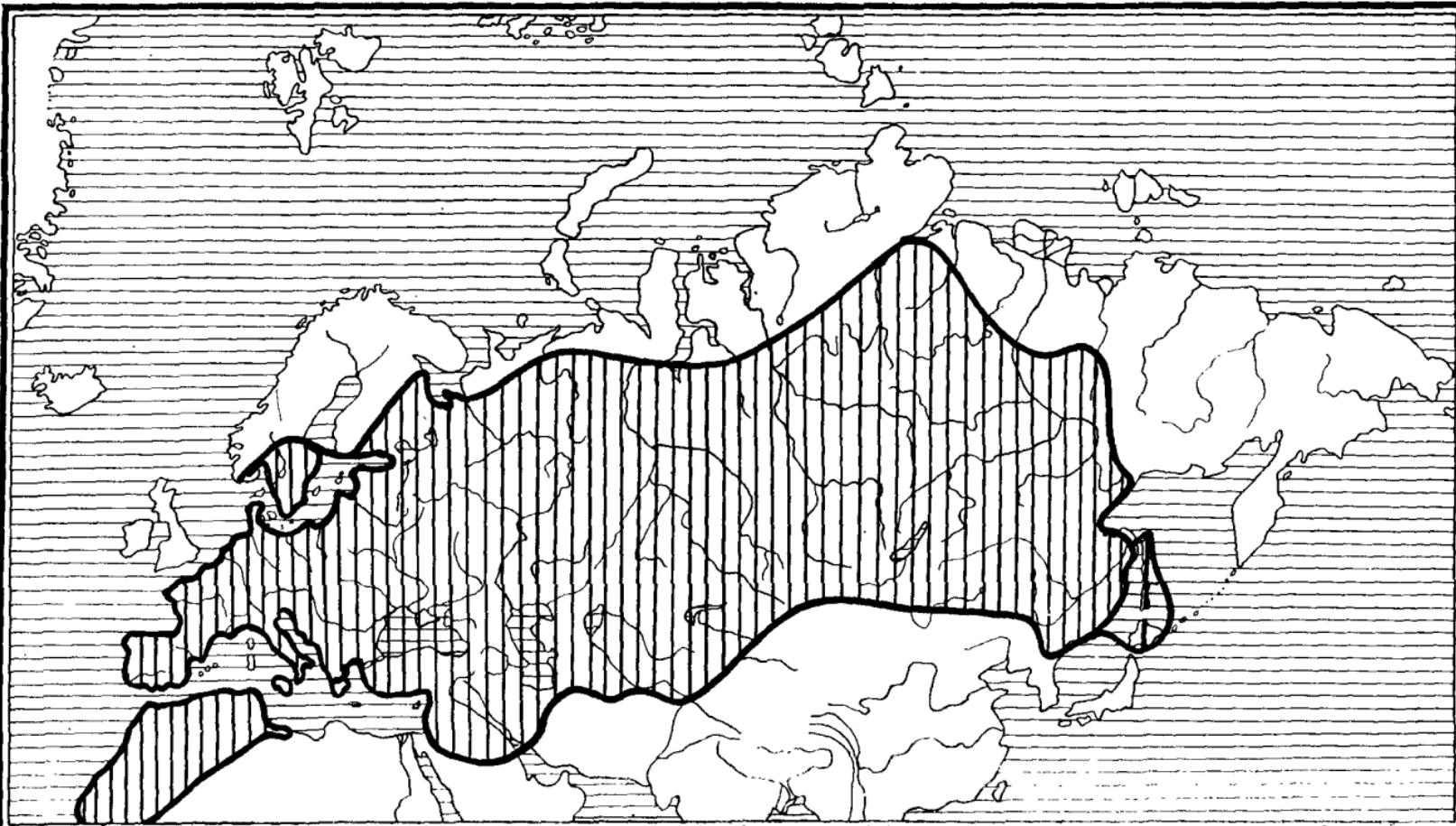


Рис. 11. Трансрегиональный ареал бабочки-боярышницы.

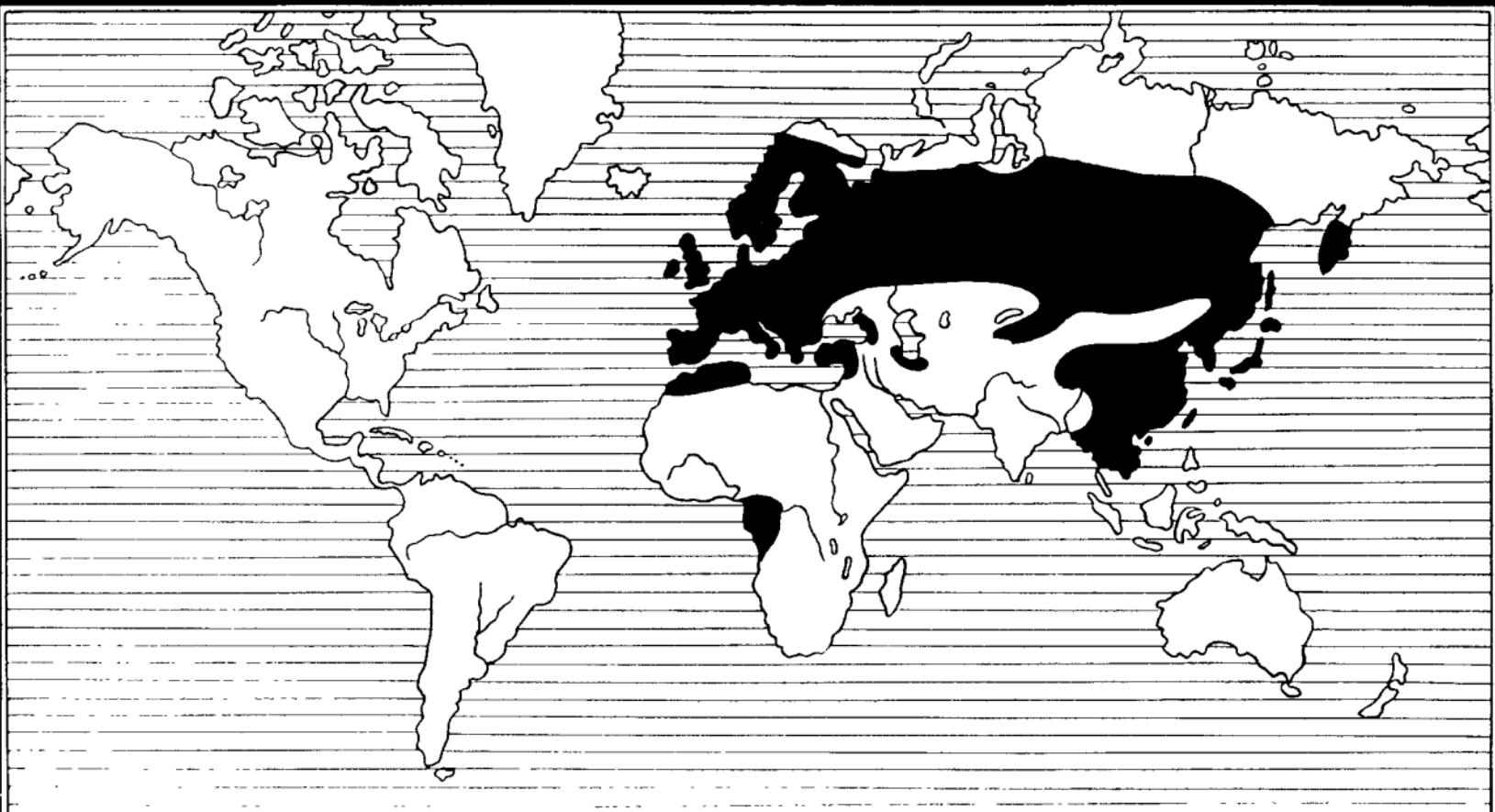


Рис. 12. Полирегиональный зреал пластинчатоусых жуков рода *Trichius* (из С. И. Медведева, 1960).



Рис. 13. Полирегиональный ареал жуков-навозников рода Onitis (из В. Балтазара, 1963).

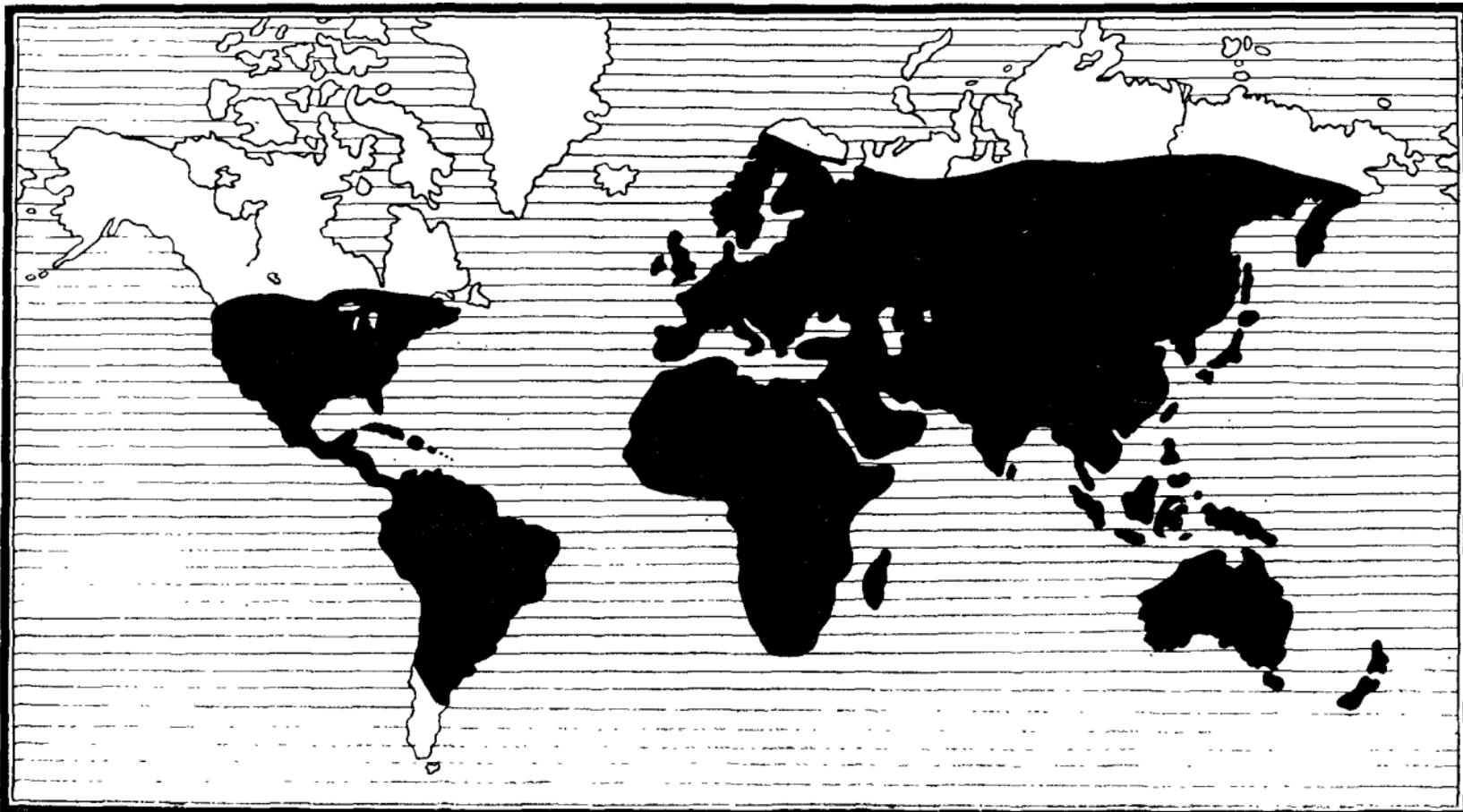


Рис. 14. Космополитный ареал жуков-навозников рода *Onthophagus* (из В. Балтазара, 1963).

С филогенетическим возрастом вида или группы тесно связано представление о темпах видеообразования. У быстро эволюционирующих групп виды имеют небольшие ареалы, замедленные темпы видеообразовательного процесса могут вызывать появление громадных ареалов. Из этого положения также есть немало исключений.

Формы ареалов, т. е. их очертания, столь же разнообразны, как и величина. Факторы, определяющие форму и величину ареала, чаще всего одни и те же. Очертания многих ареалов совпадают с ландшафтными или вообще с физико-географическими рубежами. В умеренных областях северного полушария, а также в высоких широтах ареалы ряда видов вытянуты с запада на восток и значительно меньше — с севера на юг, т. е. носят зональный характер. Это объясняется особенностями распределения климатических условий, которые быстрее изменяются при продвижении с севера на юг, чем с запада на восток. В местах, далеко отстоящих друг от друга, но расположенных на одной широте, условия среды часто сходны. Как показал Ю. И. Чернов (1975), наиболее точное совпадение ареала с конфигурацией зоны наблюдается в тех случаях, когда вид связан с зональным типом растительности. Зональные ареалы у «степняков»: джунгарского хомячка, кузнецика эверсманна, степного таракана и др. Ареал лапландского подорожника *Calcarius lapponicus* совпадает с зоной тундры, мохноногого сыча — с таежной зоной; с широколиственными лесами связаны ареалы сонь — орешниковой, полчка и в некоторой степени лесной и садовой. Если вид и расселяется за пределы ландшафтной зоны, то он встречается лишь в экстразональных биотопах, не типичных для нового ландшафта.

В горных странах ареалы многих видов вытянуты вдоль хребтов и тоже укладываются в одну из вертикальных зон — лесную, субальпийскую и т. д. Объясняется это тем, что вдоль определенного склона хребта наблюдаются одинаковые условия, чаще климатические.

Вытягивание ареала, обусловленное экологическими факторами, может привести к образованию так называемых ленточных или линейных типов ареалов. Они свойственны многим околоводным или водным животным, особенно обитателям литорали. Аналогичную форму имеют ареалы пресноводных рыб. Хорошим примером такого ареала служит распространение среднеазиатских осетровых рыб из рода *Pseudoscaphirhynchus*, обитающих в Амударье и Сырдарье.

Нередко встречаются и сопряженные ареалы. Их очертания определяются границами ареала другого вида. Это бывает в том случае, когда между видами существуют экологические взаимоотношения, которые обычно носят характер пищевой связи. Как правило, она устанавливается между паразитами и хозяевами,

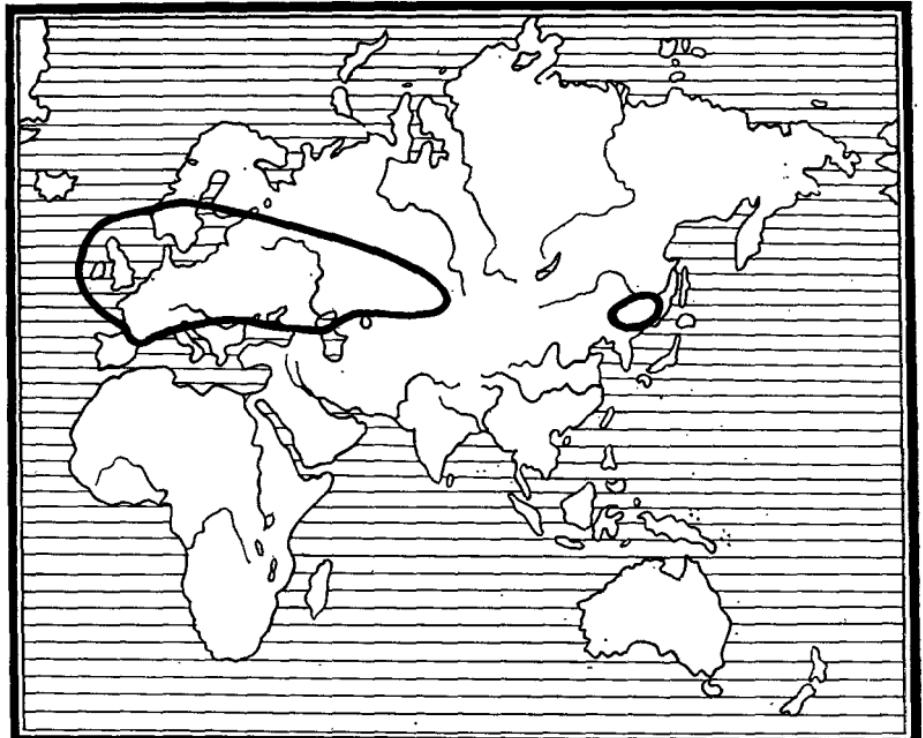
хозяевами и сожителями, хищниками и жертвами, животными-фитофагами и их кормовыми растениями — тигр связан с кабаном, куница с белкой, соболь с бурундуком (хищник — жертва), бабочка олеандровый бражник с олеандром, жуки-нарывники *Mylabris elegantissima* с песчаной акацией, африканский пальмовый орлан с масличной пальмой (потребитель — кормовое растение). Монофаги встречаются только там, где есть кормовое растение. Однако ареалы последних больше, поскольку распространение животных зависит не только от наличия корма, но и от других факторов. Значительно реже наблюдается сопряжение ареалов паразита и хозяина. Паразиту часто требуется промежуточный хозяин, а то и два, и отсутствие одного из них, даже при наличии основного хозяина, препятствует распространению этого паразита.

Все рассмотренные выше ареалы, от узколокальных эндемичных до громадных, занимающих весь материк, относятся к сплошным ареалам. Форма сплошного ареала объясняется наличием одинаковых условий среды на всем его протяжении. Еще Ч. Дарвин доказал, что каждый вид или систематическая группа берет начало от общего корня и возникает на одной территории (монофилетическое происхождение), а затем популяции вида расселяются на смежные участки, и ареал его растет. Таким образом, сплошной, т. е. непрерывный ареал является первичным.

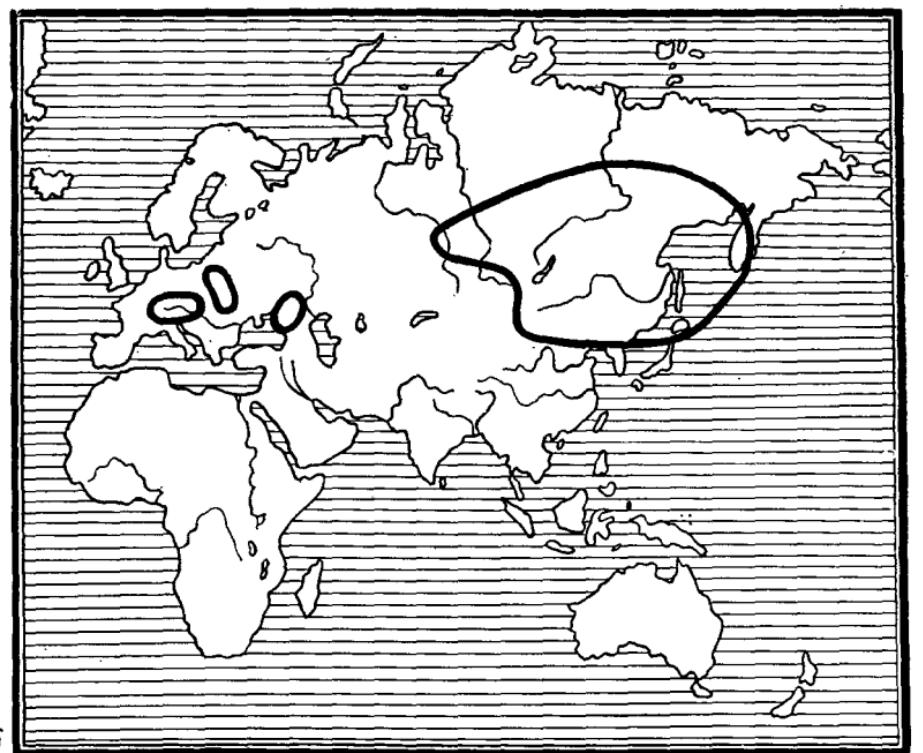
Вместе с тем постоянно встречаются ареалы, разделенные на части, т. е. прерывистые, или дизъюнктивные. О них следует говорить в том случае, когда отдельные части территории либо акватории обособлены друг от друга в такой степени, что никакая связь между заселяющими их популяциями вида невозможна. Характер изоляции бывает различным, и вовсе не обязательно, чтобы ареал прерывался непреодолимыми препятствиями (суша, море, широкие проливы и т. п.). Нередко видимых препятствий нет, условия среды в месте разрыва кажутся благоприятными для обитания вида, но разрыв существует и тенденции к смыканию разъединенных частей не наблюдается. Для объяснения подобных случаев требуются углубленные исследования экологии вида на популяционном уровне.

Ареал может прерываться по-разному. Бывает так, что в основном он сплошной, но встречаются обособленные маленькие участки его, которые принято называть островными местонахождениями. Ареалы подобного типа считаются расчлененными (фрагментированными). Они возникают и в силу естественных причин, но часто своим происхождением обязаны деятельности человека. Например, вырубка лесов приводит к исчезновению истинно лесных видов, сохраняющихся лишь в отдельных массивах.

Если части дизъюнктивного ареала располагаются на одном материке, дизъюнкция называется материковой. Примеров ма-



А



Б

Рис. 15. Пример трансевроазиатского евродизъюнктивного (А) и азиадизъюнктивного (Б) ареалов.

териковых дизъюнкций немало, типы их разнообразны, но общим является то, что при этом типе между частями ареала нет препятствий в виде морских проливов или участков океана. На разделяющей территории природные условия тоже часто не отличаются от таковых в местах обитания видов, поэтому дать удовлетворительное объяснение причинам подобных разрывов довольно трудно.

Типологические материковые дизъюнктивные ареалы могут различаться в зависимости от места расположения их частей. Выделяют, к примеру, евроазиатские дизъюнктивные ареалы, когда одна их часть находится в Европе, другая в Азии. При этом, если меньшая часть того или иного ареала располагается в Европе, его называют евродизъюнктивным, если в Азии — азиадизъюнктивным (рис. 15). Когда части евроазиатского или трансамериканского дизъюнктивного ареала располагаются на противоположных сторонах материка, его именуют амфиреалом. Таковыми являются разрывы между Испанией и нашим Приморьем.

Как правило, части дизъюнктивного ареала связаны с одной ландшафтной зоной. Широко известными примерами такого рода являются амфевразиатские неморальные ареалы амфибий — жерлянок рода *Bombina*, рыб — горчака и вынона, птиц — голубой сороки и др. В широколиственных лесах Европы встре-

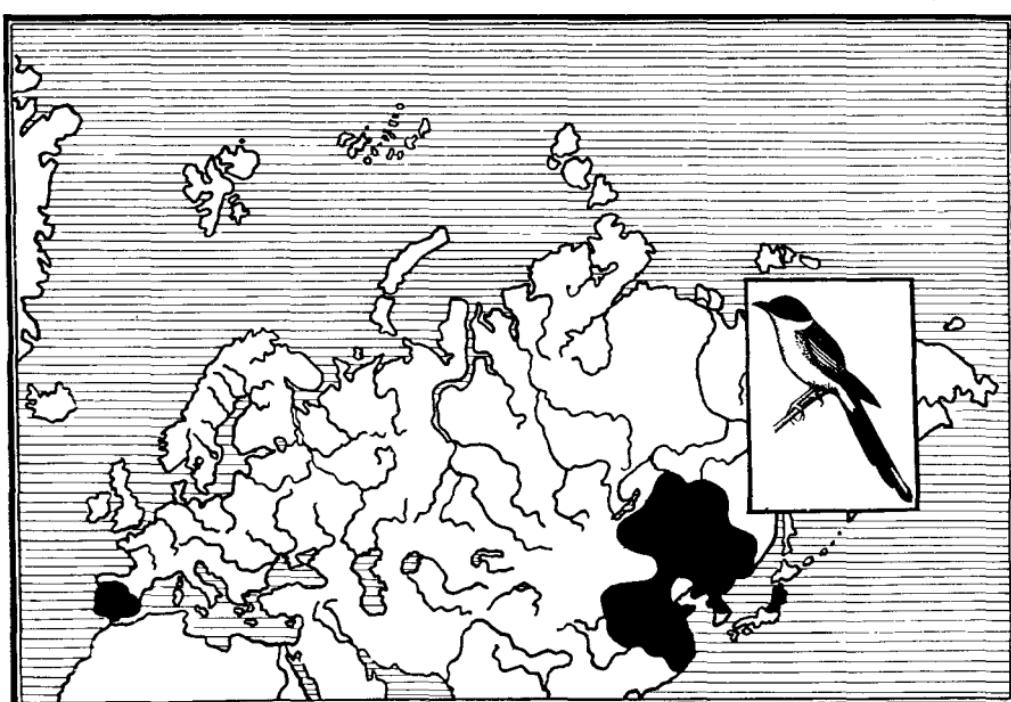


Рис. 16. Амфевразиатский неморальный ареал голубой сороки.

чаются *B. bombina* и *B. variegata*, в Приморье их замещает *B. orientalis*, а в Китае *B. maxima* (пример викариата на уровне видов). Горчак и голубая сорока в различных частях ареала представлены разными подвидами: в Европе живет горчак обыкновенный (*Rhodeus sericeus sericeus*), в бассейне Амура — горчак амурский (*R. s. amurensis*), в Испании голубая сорока Суапорица *Cyanus cooki*, а в Приморье *C. c. suapus*. Это показано на рис. 16.

Различают также арктоальпийский и бореомонтанный типы дизъюнктивного ареала. В первом случае основная часть ареала (зональная) находится в тундре, другая — в альпийском поясе

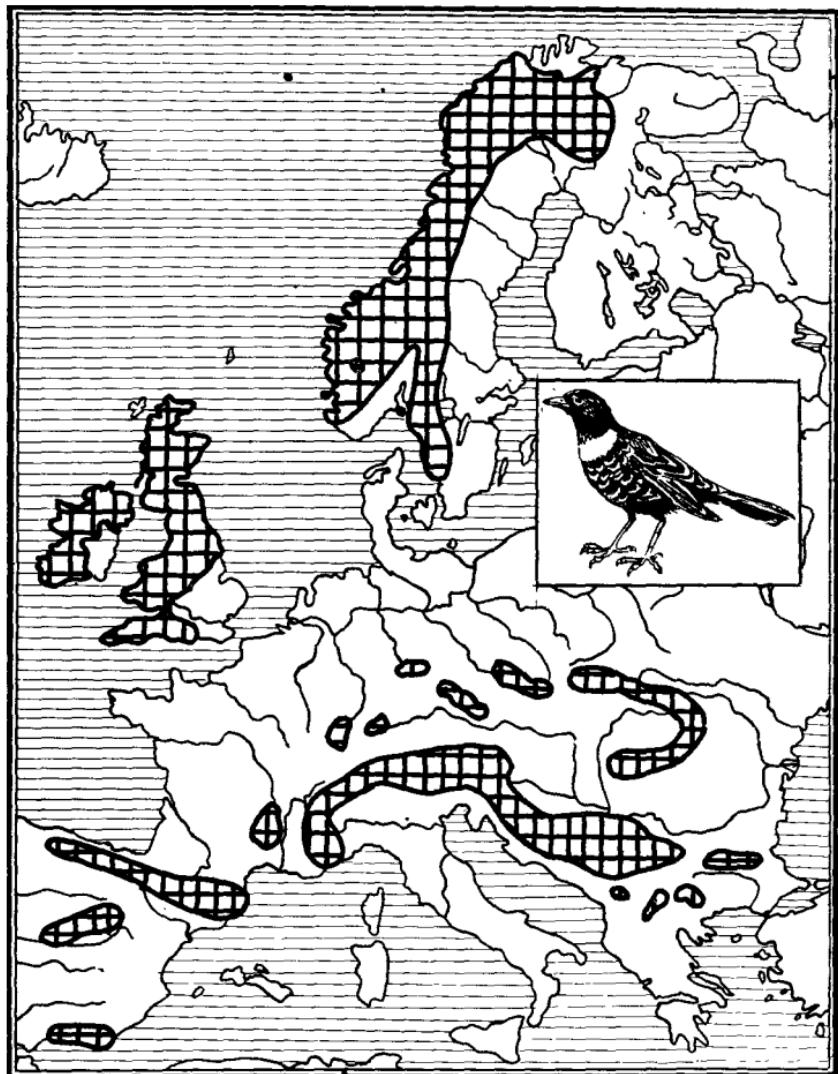


Рис. 17. Арктоальпийский ареал белозобого дрозда (из Г. Делаттина, 1967).

гор Европы (рис. 17). В другом случае основная часть ареала располагается в зоне тайги северного полушария, другая — в горах более южной зоны. Такие ареалы особенно характерны для птиц и насекомых (рис. 18). Однако примером подобного распространения служат также ареалы и других животных, например пауков.

Особый и нередко встречающийся тип дизъюнкций представляют горные разрывы ареалов, когда отдельные их части находятся в верхних поясах горных хребтов и отделены друг от друга более или менее широкими долинами и межгорными понижениями. К примеру, серна — высокогорный копытный зверь — в каждом горном массиве имеет изолированный ареал. Популяции ее в Пиренеях, Альпах, на Балканах, горах Тавр в Малой Азии и на Кавказе не связаны друг с другом (рис. 19). Аналогичный горный разрыв характерен для ареалов видов одного рода, например горных козлов *Capra*. Последние заселяют горы Южной Европы, Малой и Средней Азии, Гималаев, Южной Сибири. Подобные ареалы характерны для высокогорных насекомых, например для представителей уже упоминавшегося рода жуков-листоедов *Ogeotela*, объединяющего более 50 видов, причем только на Тянь-Шане их 28, в Джунгарии и Синьцзяне — 11, в Тибете и Цинхае (КНР) — 9. Каждому хребту свойственные свои виды, а межгорные долины и ущелья являются непреодолимыми преградами для их расселения, поскольку жуки не опускаются ниже пояса криволесья и чаще населяют только альпийский пояс хребтов.

Причины материковых разрывов ареалов разнообразны. Существует гипотеза политического происхождения видов, или

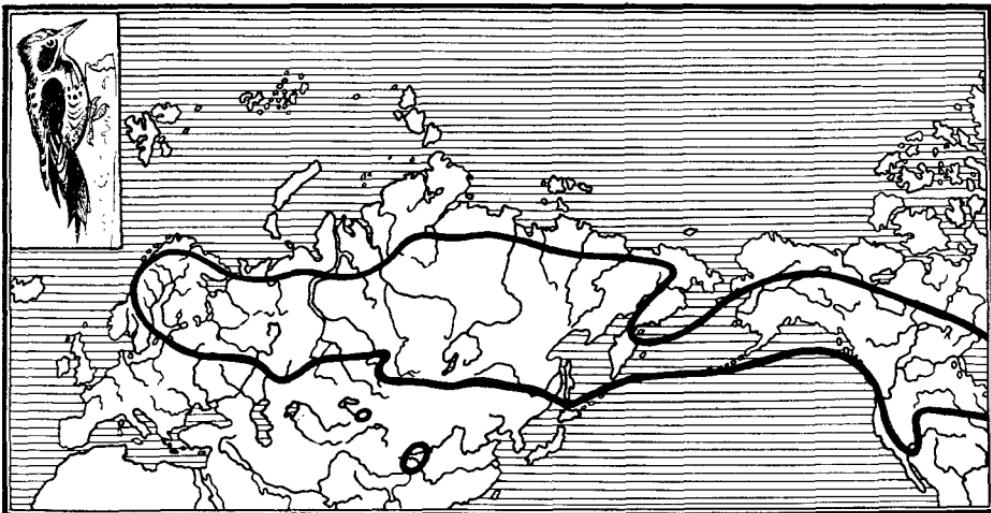


Рис. 18. Бореомонтанный ареал трехпалого дятла (из И. К. Лопатина, 1980).



Рис. 19. Горный разрыв ареала серны (из И. К. Лопатина, 1980).

и т. п.). В любом из этих случаев можно допустить либо вымирание отдельных популяций, либо вытеснение их другими, более приспособленными к новым условиям видами, что иногда подтверждается палеонтологическими находками в области разрыва.

В северном полушарии ряд дизъюнкций ареалов, как оказалось, обусловлен событиями плейстоцена, в связи с чем они получили название ледниковых. Допускается, что некогда сплошные зональные ареалы северного полушария были разорваны наступавшими льдами. Там же, где покровного оледенения не было, климат настолько ухудшился, что некоторые популяции вымерли, а сохранившиеся в наиболее благоприятных районах не смогли расселиться и восстановить свой прежний ареал. Эти климатические изменения не коснулись теплолюбивых неморальных видов, уцелевших в убежищах, находившихся в юго-западной Европе и на юге Дальнего Востока (они там живут и в современную эпоху). Климат же Сибири изменился настолько, что расселение через нее стало невозможным. События ледникового периода вызвали также разрывы ареалов арктоальпийского и бореомонтанного типа. Во время четвертичного покровного оледенения климат северной Европы был холодным,

ологенеза. В ее основе лежит антиэволюционная точка зрения, утверждающая возможность независимого возникновения одинаковых видов в нескольких местах. Большинством ученых эта гипотеза отвергается. Предполагается также, что дизъюнктивные ареалы могут формироваться в результате заноса морскими течениями, сильными ветрами или перелетными птицами части популяции в новые районы, где она укореняется. Это касается мелких членистоногих и моллюсков. Однако чаще разъединение объясняется фрагментацией сплошного ареала, вызванной изменением климата, конкуренцией более приспособленных форм, геоморфологическими перестройками или, наконец, деятельностью человека (вырубка лесов, мелиорация болот, распашка целины

и характерная для него арктическая (тундровая), а также бореальная (таежная) фауна широко распространилась к югу. Достаточно сказать, что, по данным палеонтологии, заяц-беляк, песец и рысь жили в то время даже в Крыму. В альпийской зоне южных гор в свою очередь развивалось местное оледенение и ледниковые языки опускались далеко в долины. После таяния и отступания материковых льдов холодолюбивые виды, обитавшие на окраинах ледника, мигрировали на север и заняли здесь освободившиеся ото льда пространства. Популяции некоторых видов при сокращении горного оледенения отступали вместе с ледниками в самые верхние пояса хребтов, где климат оставался холодным. Между горами Центральной и Южной Европы, с одной стороны, и тайгой или тундрой, с другой — образовались разрывы ареалов. Северная часть нынешнего ареала рассматривается как новый (по времени) ареал, возникший в результате активного расселения животных, а южная (горная) — как реликтовая. Таким образом, заяц-беляк и тундряная куропатка в Альпах являются ледниковыми реликтами.

Горные разрывы ареалов возникли в результате сложных геоморфологических процессов, происходивших в определенных частях земного шара. Один из них убедительно объясняет характер нынешнего ареала рода *Oreomela* — нелетающих альпийских жуков-листоедов. Предковые формы их были широко распространены в Центральной Азии еще до наступления новейшего орогенеза. Во второй половине третичного периода начался подъем отдельных участков территории этого региона и их последующее слияние в горные цепи. Нижние части последних соединялись на всем протяжении, а верхние приобретали изолированное положение. Миграции животных между растущими хребтами осуществлялись вдоль поясов со сходными гидротермическими условиями. В миоценовую эпоху (27—25 млн лет назад) происходило общее ступенчатое поднятие горной части Средней Азии и сильное расчленение отдельных ее участков. Эти процессы продолжаются до сих пор. Расчленение привело к изоляции видов, что в свою очередь ускорило видообразование. В более поздний период подъема гор сформировались верхние пояса, которые в силу расчленения гор из-за денудации уже не контактировали с такими же по высоте поясами других хребтов и становились изолятами. Горы, по выражению А. Уоллеса, стали «островами на суше», и некогда сплошной ареал рода стал разорванным. Вероятно, для других форм горных разрывов ареала можно найти и иные объяснения.

Особый тип дизъюнктивных ареалов составляют ареалы, у которых между их частями находятся морские пространства. Подобные *океанические дизъюнкции ареалов* характерны для надвидовых таксонов — родов, семейств, отрядов и т. д. В пределах северного полушария к данному типу ареалов относятся циркумполизональные, циркумполярные, циркумбореальные и циркум-

температные, а также амфиатлантические ареалы. Их части располагаются на материках Евразии и Северной Америки в соответствующих зонах, а циркумполизональные и панголарктические охватывают все зоны материков (рис. 20). Очень обычны формы европейско-североамериканского и азиатско-американского разрывов. В этих случаях между ареалами родственных наземных и пресноводных таксонов находятся водные преграды — Атлантический океан, Берингов пролив или даже северная часть Тихого океана (рис. 21). Примерами океанических разрывов ареалов может служить распространение тапиров (рис. 22) в тропических частях Южной Америки и юго-восточной Азии;

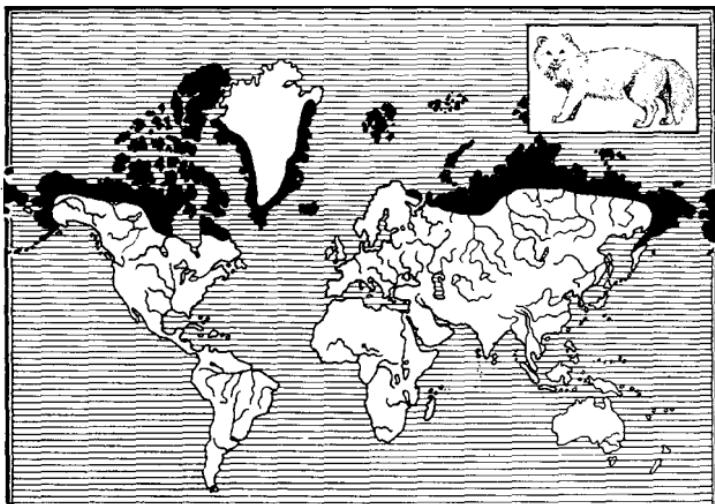


Рис. 20. Циркумполярный ареал песца (из В. Г. Гептнера, 1936).

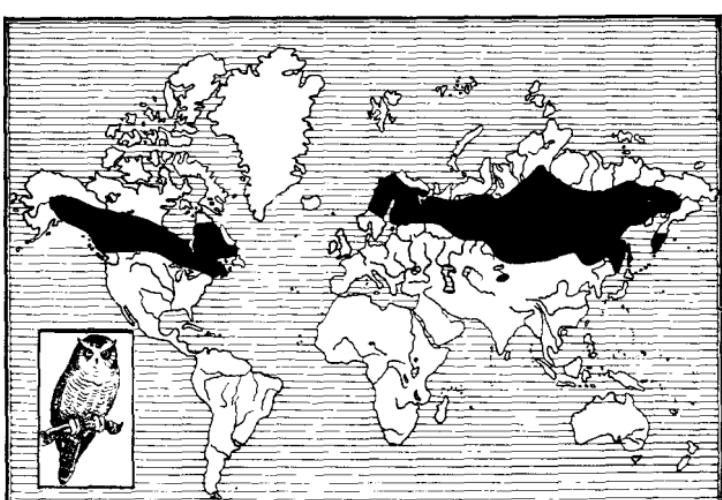


Рис. 21. Циркумбореальный ареал ястребиной совы (из В. Г. Гептнера, 1936).

сумчатых млекопитающих (рис. 23), жаб-свистунов (рис. 24) в Австралии и Южной Америке и др.

Среди океанических разрывов замечательны случаи биполярного и амфибореального распространения (рис. 25): соответствующие группы животных встречаются в приполярных или умеренно-холодных частях Земли и отсутствуют в тропиках и субтропиках.

Причины многих океанических разрывов ареалов не установлены, особенно когда нет палеонтологических находок на территориях, где те или иные группы животных не встречаются. Предложено несколько теорий, объясняющих происхождение подоб-

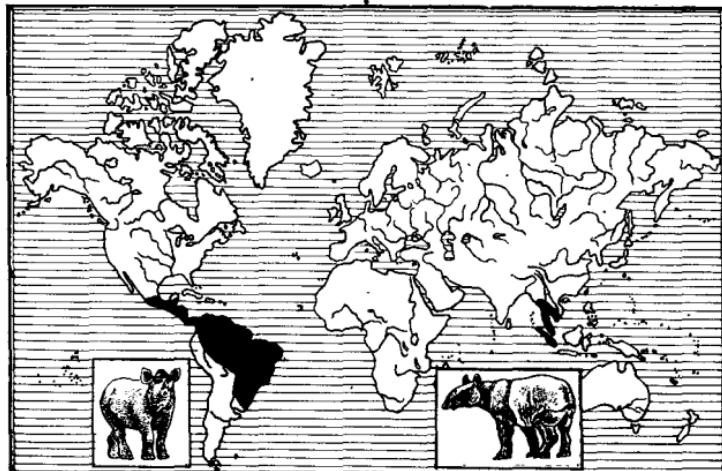


Рис. 22. Дизъюнктивный ареал тапиров (из И. К. Лопатина, 1980).

ных ареалов (теории мостов суши, оттесненных реликтов и др.). Они подробно излагаются в главе «Эволюция основных материковых фаун». Эти теории привлекают к объяснению причин разрывов события далекого прошлого нашей планеты и сходны в том, что признают первоначальное единство ареала соответствующей группы животных и вторичность дизъюнкций.

В некоторых случаях дизъюнктивные ареалы имеют антропическое происхождение, т. е. являются результатом завоза тех или иных видов животных человеком. С развитием межконтинентальных сообщений начиная с XV—XVI вв. возможность расселения живых организмов человеком возрастила с каждым столетием и в настоящее время иногда даже трудно решить, является ли какой-то вид аборигеном или он был завезен в далеком прошлом. Подобные сомнения существуют, к примеру, относительно статуса собаки-динго в австралийской фауне.

Ареалы близких видов располагаются рядом, а иногда могут накладываться друг на друга (перекрывание ареалов). Так, ареалы зайцев беляка и русака в Северной Европе на большом про-

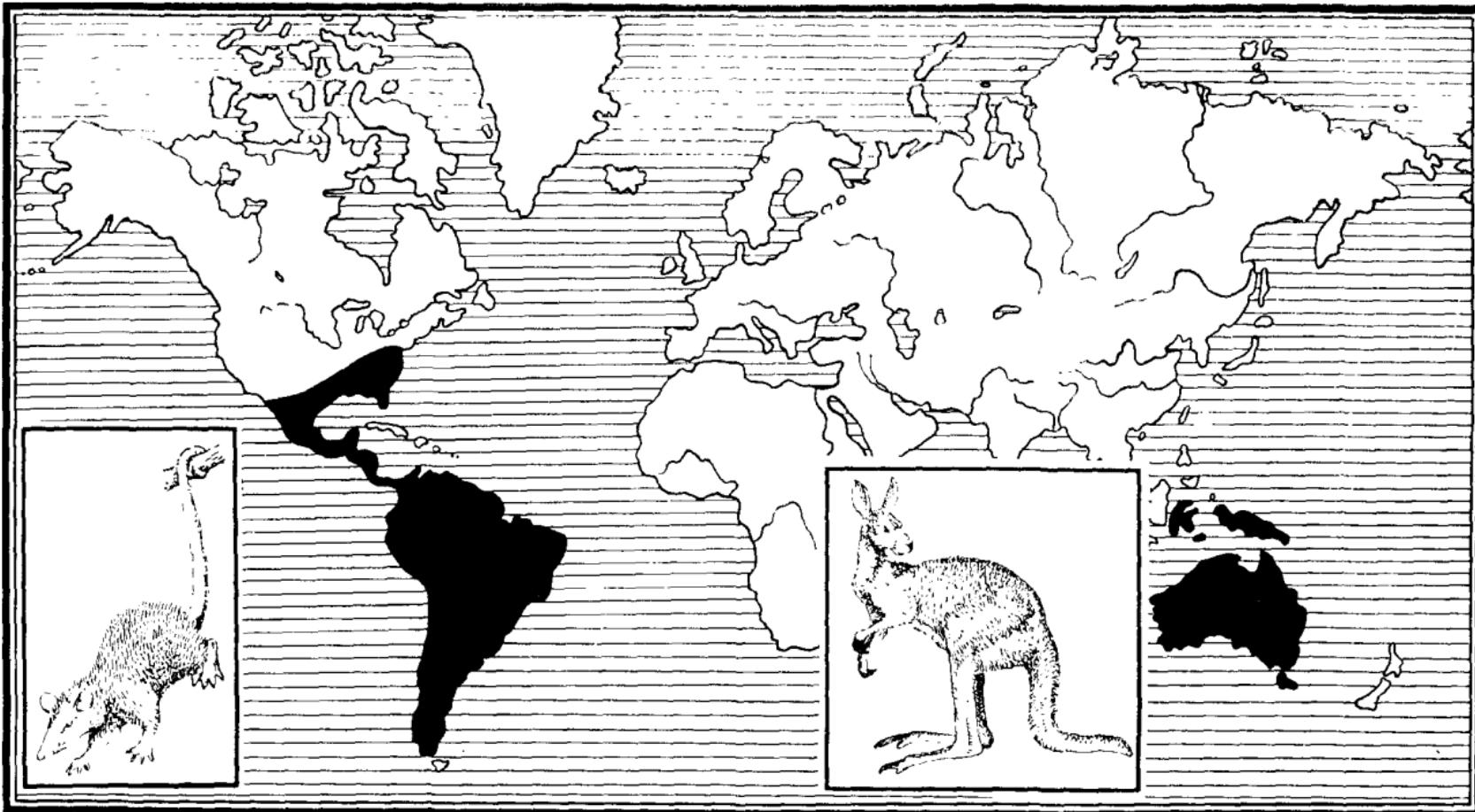


Рис. 23. Дизъюнктивный ареал сумчатых млекопитающих.

тяжении расположены на одной и той же территории. Бывает, что ареал одного вида, как правило, небольшой величины, охвачен гораздо большим ареалом другого вида. Из-за различных требований, предъявляемых видами к окружающей среде, перекрывание их ареалов — явление нередкое. Оно получило название симпатрии.

Иная картина наблюдается при изучении ареалов подвидов. В данном случае ареалы очень часто прилегают друг к другу, но никогда не перекрываются. Каждый подвид населяет определенную область видового ареала (подвиды аллопатричны), и подвидовые ареалы замещают друг друга, или викарируют. Примером географического викариата служит распространение подви-



Рис. 24. Дизъюнктивный ареал жаб-свистунов (из И. К. Лопатина, 1980).

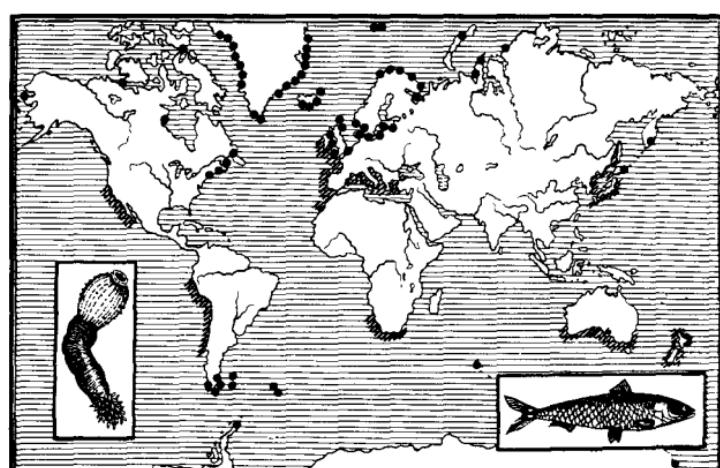


Рис. 25. Биполярное распространение червей-приапулid (обозначено точками) и амфибoreальное распространение сардин (обозначено штрихом).

дов колхидского фазана на территории от Кавказа до Тихого океана. Западная часть видового ареала занята подвидом *Ph.colchicus colchicus*, в Иране обитает *Ph.c.persicus*, в Узбекистане — *Ph.c.chrysomelas*, в Киргизии, Казахстане и Монголии — *Ph.c.mongolicus*, в Приморье — *Ph.c.ussuriensis*, в Корее — *Ph.c.karpovi*, в Южном Китае — *Ph.c.gmelini*, а в Японии — *Ph.c.soemmeringi*. Викарируют не только подвиды, но и близкие виды. Общеизвестно, что европейскому зубру *Bison bonasus* соответствует в Северной Америке викарный вид бизон *B.bison*. В рассмотренных случаях замещающие формы не только близки по происхождению, но и занимают одинаковые биотопы. Такой тип викариата назван систематическим. Если же одинаковые биотопы в разных странах населены различными по систематическому положению и происхождению видами, конвергентно сходными между собой из-за одинакового образа жизни, то пользуются термином «экологический викариат». Примером экологического викариата является замещение европейского крота в Африке златокротом (другое семейство), а в Австралии — сумчатым кротом (другой подкласс).

Величина ареалов и их граница находятся в тесной взаимосвязи. Если размеры ареалов очень часто зависят от экологической валентности населяющих их видов, то значение экологических факторов, определяющих границы ареалов, еще более велико. Эти границы нередко обусловлены определенной комбинацией факторов среды или даже их одним градиентом. Особое значение имеет температура, освещение, питание, характер субстрата. Для наземных животных существенную роль, кроме того, играет влажность воздуха, для водных — химизм воды, содержание кислорода и т. д.

Следует подчеркнуть, что объяснить расположение конкретной границы ареала с помощью только одного фактора удается крайне редко. Гораздо большее значение имеет конstellация факторов среды, поскольку ограничение распространения вида действием температуры, к примеру, может смягчаться или даже сниматься под влиянием влажности. Для мелких животных, таких, как насекомые, особенно важен микроклимат биотопа, отличающийся от общего климата местности. Так, низкие температуры при низкой влажности переносятся иначе, чем при высокой. Поэтому некоторые виды бабочек сатиров (галатея, дриада и др.) не встречаются в северо-западной части Европы, где прохладный и влажный атлантический климат, в то время как в Восточной Европе они распространены далеко на север.

Существует разделение границ на климатические, ландшафтные, биоценотические. Их можно назвать экологическими границами, поскольку они определяются совокупностью факторов. С другой стороны, известно немало случаев, когда граница остается стабильной, и расселения не происходит, несмотря на то, что условия среды внутри ареала и за его пределами одно-

родны и вполне благоприятны для вида. Подобные явления объясняются историческими причинами и указывают на то, что в прошлом условия среды по обе стороны границ ареала были различными. Границы ареалов, происхождение которых обусловлено минувшими событиями и не оправдывается экологической обстановкой настоящего времени, называются историческими или реликтовыми.

Ряд примеров ландшафтных границ ареалов приводит Ю. И. Чернов (1975). Вместе с тем он отмечает, что строгое совпадение границ ареалов с границами зон наблюдается сравнительно редко. Чаще граница ареала только на определенном протяжении совпадает с границей ландшафта. Примером может служить ареал клеща *Ixodes persulcatus* в СССР, который в общем укладывается в пределы тайги, но шире последних, особенно на востоке страны, благодаря экстразональности данного вида.

Биоценотические границы определяются взаимоотношениями разных видов в сообществе. Эти взаимоотношения носят разный характер (симбиоз, комменсализм, конкуренция и т. п.). Биологическое соперничество — одна из причин стабильности границ ареалов двух конкурирующих видов. Так, например, обстоит дело с ареалами двух близких видов — лесной куницы и соболя на Урале и в Западной Сибири.

В целом необходимо подчеркнуть, что стабильность границ — явление относительное и временное, тем более в настоящий период существования животного мира, когда в процессы расширения и сокращения ареалов вмешивается человек.

РАССЕЛЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Согласно дарвиновской теории эволюции, каждый вид возникает в определенной части земной поверхности и его первоначальный ареал в зависимости от характера формообразовательного процесса может быть большим или меньшим. Но со временем он расширяется, что происходит в результате расселения организмов. Под расселением, по определению А. И. Толмачева (1974), следует понимать динамический процесс распространения видов за пределы занимаемой ими территории*.

Изменения ареалов прослеживаются по изменениям очертаний их границ. Как правило, процессы изменения границ ареалов протекают постепенно и ускользают от прямого наблюдения. Лишь редко очертания границ меняются в течение одного или двух столетий, и поэтому изменения устанавливаются с достоверностью.

Предпосылками расселения животных являются колебания

* Динамика ареалов включает не только их расширение, но и сокращение, вследствие вымирания части популяций вида. Перемещение особей внутри ареала изучает популяционная экология.

численности особей в популяциях. Эти колебания происходят вследствие изменений соотношения между рождаемостью и смертностью особей. При увеличении плотности популяции у ее членов появляется тенденция к расселению, при уменьшении — к потере части занимаемых участков. Остановимся на некоторых причинах, вызывающих изменение числа особей на единицу площади. Прежде всего отметим, что имеются виды с очень большими колебаниями численности и виды, численность которых меняется слабо. Например, амплитуда колебаний численности мышевидных грызунов в степи достигает пятисоткратных размеров. У трески «урожайное» поколение может превосходить «неурожайное» более чем в пятьдесят раз. Огромны колебания численности насекомых-вредителей. У пчел же они невелики. Интенсивность размножения животных зависит от запасов корма, климата, числа врагов и конкурентов и ряда других факторов, выяснить которые часто бывает трудно.

Площадь обитания популяции того или иного вида, как правило, не однородна. Где-то есть более благоприятные для нее районы, другие места менее благоприятны, и это приводит к изменению соотношения рождаемости и смертности. Считается, что самые благоприятные участки расположены в центре ареала или площади, занимаемой популяцией. На периферии этой площади условия жизни хуже. Здесь смертность превышает рождаемость и поддержание численности популяции возможно только за счет смещения части особей из центра к периферии. Тогда фактические границы ареала будут определяться постоянным колебанием соотношения между тенденцией их к расширению у центра и к уменьшению по периферии. В результате популяции изменяются не только по численности, но и по занимаемой площади, которая в благоприятные периоды расширяется, а в неблагоприятные сокращается. На периферии ареалов из-за этого происходит постоянная пульсация, приводящая к изменениям их границ.

Темпы расширения ареалов различны у разных видов, и это связано как с особенностями среды обитания, так и с характером самих видов. Способность видов к расселению зависит от их структурных, физиологических, поведенческих, популяционных и других свойств и носит название *вагильности*. Вагильность вида осуществляется в определенных условиях среды, влияющих на плодовитость, дальность разноса зародышей (икра, личинки) и на другие свойства организмов, обусловливающие эту способность (Воронов, 1974). Расселение животных — многофазный процесс, предусматривающий преодоление различных преград и препятствий. Различают вагильность *активную* (организмы расселяются благодаря самостоятельному передвижению — полет, плавание, бег), *пассивную* (расстояние преодолевается за счет переноса ветром, течениями, человеком и т. д.) и *смешанную* (сочетание активной и пассивной вагильности).

Как уже говорилось, популяции вида размещаются на подходящих для их обитания территориях. Отсутствие необходимых для вида условий в каком-либо месте исключает возможность его пребывания там. Поэтому универсальной преградой к расселению является именно отсутствие этих условий. Следовательно, чем больше экологическая валентность вида, тем успешнее осуществляется заселение им новых территорий. Тем не менее возможность этого процесса не исчерпывается пределами экологической валентности. Вопрос относительно роли условий существования и пределов выносливости уже рассматривался. Он имеет прямое отношение к вопросу о свойствах среды как преградах к расселению.

Преграды к расселению можно условно свести к физическим и экологическим. К первым для сухопутных животных относятся прежде всего водные пространства, для водных организмов — большие участки суши, разделяющие водные бассейны. Относительно преград для расселения морских животных следует сказать, что Мировой океан — среда сравнительно однородная, поэтому ареалы его обитателей, как правило, очень большие по площади. Это касается не только таких отличных пловцов, как китообразные, но и сидячих форм из мира беспозвоночных. Наиболее серьезной преградой для расселения морских животных оказывается суша, в том случае, когда обойти ее мешают не соответствующие требованиям вида соленость, давление, температура воды и т. п. К примеру, обитатели литоральной зоны тропического побережья Африки и Южной Америки резко отличаются на западе и востоке своего ареала. Смещению фаун препятствуют холодные течения или участки суши. По-видимому, фауна в литоральной зоне океана вообще встречает больше преград по сравнению с фауной других зон. Немалую роль в этом смысле играют и глубины открытого океана. Пересечение их видами, обитающими в литорали, сильно затруднено или вообще исключается. С. Экман (1935) и Б. Ренш (1950) обнаружили, что наибольшее сходство свойственно фаунам литорали тропической зоны Индийского океана, Красного моря и западной части Тихого океана, с одной стороны, и северной части Тихого океана у берегов Северной Америки и Северо-Восточной Азии — с другой.

Гораздо меньше препятствий при расселении встречают абиссальные виды. Это нередко обусловливает их чрезвычайно широкое распространение. В силу однообразия температуры на больших глубинах температурный фактор здесь не является решающим, как это наблюдается в литоральной зоне. Вместе с тем абиссальные животные весьма чутко реагируют на изменение давления, и любые подводные пороги служат для них серьезным барьером. Известно, что глубоководья морей Северного полярного бассейна изолированы от Атлантики и Тихого океана подводным порогом Уэйвелла-Томпсона на западе и мел-

ководьями Берингова пролива на востоке. Тем не менее более древние формы абиссали по обе стороны этих барьеров одинаковы или сходны, что свидетельствует об относительной «молодости» преград.

В отличие от Мирового океана пресноводные бассейны не представляют единого целого, что сильно затрудняет расселение животных этого биоцикла. Основными преградами здесь следует считать море (соленую воду) и водоразделы (участки суши между водоемами). К числу местных препятствий относятся также водопады и пороги на реках. Изоляция отдельных бассейнов, в особенности озер, не соединенных речными системами, чрезвычайно велика. Это приводит к появлению узких ареалов очень многих видов, что не типично для обитателей других биоциклов. Поскольку географическая изоляция способствует эволюции организмов, темпы формообразовательных процессов в пресноводных бассейнах также выше, чем в море, и только кратковременность существования их исключила возникновение более богатой фауны. Однако среди пресноводных видов нередко встречаются и такие, которые обладают громадными ареалами, охватывающими несколько материков. Это главным образом представители простейших, червей, коловраток и других мелких животных, обладающих высокой экологической валентностью и универсальными способами расселения. Они-то и придают водоемам, расположенным далеко друг от друга, некое географическое сходство. С другой стороны, моллюски, высшие раки, насекомые и в особенности рыбы отличаются значительно более узким распространением. По-видимому, распространение первых определяется возможностями существования, а вторых — возможностями расселения, а также историческими причинами. Указанные различия могут сглаживаться благодаря тому, что мелкие размеры многих животных (или их стадий развития) позволяют им расселяться пассивным путем, о чем будет сказано ниже. В общем экологические факторы, определяющие существование пресноводных животных, одновременно ограничивают и их распространение.

Преградами, препятствующими распространению сухопутных животных, в первую очередь являются границы других биоциклов — морей и пресных вод. Существование громадного количества узких ареалов на суше свидетельствует о том, что число преград к расселению здесь больше, чем где бы то ни было. Морские проливы, особенно большой ширины, представляют собой непреодолимый барьер для нелетающих видов наземных животных. Известно, что Мозамбикский пролив, ширина которого 400 км, разделяет Африку и Мадагаскар, населенные резко различающейся фауной. Морская вода неблагоприятна для тех пресноводных животных и наземных обитателей, которые не имеют непроницаемых защитных покровов. Поэтому активное расселение их через морскую воду практически невозможно.

Этим объясняется отсутствие на островах большинства амфибий, типичных для материка. Рептилии благодаря особенностям строения кожи могут переплыть сравнительно узкие проливы. Таким образом, островные фауны всегда более бедны, а видовой состав их несбалансирован. При этом следует отметить, что фауна островов тем беднее, чем шире водная преграда, отделяющая их от ближайшего материка.

Как указывает Ф. Дарлингтон (1966), главную роль при расселении животных играет расстояние. По его данным, «если при пересечении широкого пространства протяжением 100 миль из тысячи особей выживает одна, то из другой тысячи, оставшейся на второй сотне миль, выживает опять только одна особь... тогда из миллиона также будет только один шанс, что этот представитель достигнет острова, расположенного в 200 милях от места расселения, и только один из миллиарда, что он достигнет острова, отделенного 300 милями открытого морского пространства».

В ряде случаев роль серьезной преграды к расселению животных выполняют реки. Крупные реки нередко разделяют соседние территории, населенные различной фауной. Амазонка, например, служит границей распространения 50 видов птиц, сотен видов насекомых и других животных. Волга в низовьях, с одной стороны, представляет западную границу распространения многих степных и пустынных видов млекопитающих (желтого суслика, хомячка эверсманна, пегой землеройки), а с другой — восточную границу ареала слепыша и крапчатого суслика. Такой же фаунистической границей служит Днепр в нижнем течении. На правобережье его встречаются крот, крапчатый суслик, зеленая ящерица, из насекомых светлячок, в левобережных степях эти животные отсутствуют. С. И. Медведев (1932) подсчитал, что Днепр препятствует распространению на запад приблизительно 40 видам насекомых. По данным Р. Келсона (1951), река Колорадо севернее Большого каньона (штат Юта) является серьезной преградой для расселения грызунов: ни один род их не ограничен в своем расселении рекой, 12 видов встречаются на обоих берегах, 2 — обитают лишь на западном, 11 — на восточном, 4 подвида — общие, 10 — встречаются только на востоке, 12 — на западе от реки. Поскольку экологические условия на обоих берегах упомянутых рек сходны, можно в целом сказать, что реки играют главным образом роль механической преграды к расселению.

Существенную преграду для расселения наземных животных представляют горы. Однако рассматривать их как чисто топографические препятствия нельзя. Дело в том, что склоны гор разной экспозиции часто покрыты различной растительностью и отличаются в климатическом отношении. Таким образом, горные хребты во многих случаях служат экологическими барьераами. Общеизвестна роль Гималаев, разделяющих две фауни-

стические области — Палеарктическую и Индо-Малайскую. И. Нитхаммер (1958) подчеркивает первостепенную важность боливийских Кордильер в размещении двух типов орнитофауны. Восточные склоны этих гор покрыты дождевыми и туманными лесами, а к западу от высокогорий располагаются сухие прерии или заросли кустарников. Состав фауны птиц по обе стороны гребня Кордильер различный. Резко отличаются друг от друга также фауны насекомых южного и северного склонов Гиссарского и Дарвазского хребтов в Таджикистане. Если на гребне хребта расположена нивальная зона, то часто именно она не позволяет многим животным, передвигающимся по земле, пересекать горы. Имеет значение и высота расположения беснежных перевалов. Как раз через них чаще всего проходят миграционные пути животных, особенно если по обе стороны перевала условия среды сходны. К. Линдрот (1949) отметил, что 22 вида жуков-жукалиц пересекают Скандинавские горы с востока на запад через перевалы, покрытые лесом, но 11 видов используют перевалы, занятые хвойными породами, 7 — перевалы в субальпике с березовым криволесьем, 4 вида используют оба типа перевалов. Через пояс горной тундры расселения не происходит, хотя из 22 видов жуков-жукалиц большинство (17 видов) — хорошие летуны.

О роли горных хребтов как преград к расселению говорит и наличие огромного количества узких ареалов видов одного рода в странах с сильно расчлененным рельефом. Так, в горах Средней Азии встречается около 100 видов жуков-жукалиц рода *Carabus*, а на равнинах европейской части СССР — не более 30. Если в горах видовые ареалы очень узки и часто ограничены одним склоном хребта, то на равнинах они связаны с ландшафтными зонами и занимают огромное пространство. Как было показано нами (И. К. Лопатин, 1971), в горах существуют целые системы преград, обусловленных влиянием высоты над уровнем моря, сочетанием микроклиматических условий, растительной формацией, типом почвы и т. д.

Не только высокогорный пояс служит преградой для расселения равнинных животных. Настоящие «альпийцы» не могут расселяться через долины с не подходящими для них условиями среды. Это также свидетельствует об экологической природе большинства физических барьеров.

Различные типы пустынь — холодные или жаркие, песчаные, глинистые, щебнистые — для большинства не адаптированных к ним животных представляют одну из существенных преград к расселению. Особенно важна в этом отношении протяженность пустынь. Пустыня Сахара, к примеру, отделяет эфиопскую фауну большей части материка от палеарктической фауны севера. Индо-малайская фауна юга Азии не распространяется к северу, так как этому препятствуют пустыни Передней Азии и Гималаи. Только на крайнем востоке, где великий пояс азиатских пустынь

кончается, наблюдается проникновение индо-малайских видов через Китай вплоть до нашего Приморья.

Наконец, следует сказать о преградах антропического происхождения. С точки зрения экологии расселения оккультуренные земли сравнимы с пустынями. Для ряда видов расселение через них исключено. Судьба многих вымирающих под воздействием человека видов животных — доказательство этому. Меньше всего приспособлены к расселению через «культурную пустыню» лесные и степные виды.

Так называемые биологические преграды связаны с растительностью и животным миром. При описании ареалов приводились примеры экологических связей между видами животных и животных и растений. Отсутствие необходимого кормового объекта для монофага, хозяина — для паразита, подходящей жертвы — для хищника создает препятствия для расселения или вообще делает его невозможным. Расселение ограничивается и конкуренцией видов, занимающих одну и ту же экологическую нишу. На этом, в частности, основано явление викириата, характерное для подвидов одного вида, совершенно сходных по своим требованиям. Граница между ареалами западного и восточного соловья, соболя и куницы, серого и крапчатого суслика служит примером в данном случае. Иногда расселение вида сдерживается хищником. Так, молодь ондатры, расселяющаяся за пределы маршей (на луга, поля и в другие «чужие» местообитания), регулярно уничтожается норкой. В лесостепных и степных районах юга европейской части СССР наблюдается рост численности и расселение копытных — кабана, косули, оленей, что в известной мере обусловлено регулированием численности волка.

Непреодолимой преградой для расселения животных может быть отсутствие подходящих биотопов. Долина Енисея в Сибири представляет собой мощный лесной барьер, препятствующий расселению многих видов птиц: 11 из них не расселяются к западу, столько же к востоку от долины Енисея. Интенсивные лесозаготовки, строительство населенных пунктов, сопровождающиеся вырубкой леса, снижают барьерную роль долины Енисея. За последние 40 лет 8 видов птиц получили здесь возможность расширить свои ареалы.

Экологические преграды существовали, естественно, и в минувшие эпохи развития животного мира Земли. Ф. Дарлингтон (1965) приводит убедительный пример с жуками-жуликами Новой Гвинеи и Австралии. Эти участки суши в настоящее время разделены водными преградами. В плейстоцене же уровень океана был ниже и данные участки соединялись между собой. Тем не менее названные мезофильные лесные насекомые, несмотря на наличие крыльев, не могли расселяться через существующий перешеек, так как он был занят сухими травянистыми биотопами, представляющими собой серьезные преграды.

Пространство и время также выполняют функцию преград.

Расселяясь из центра происхождения по территории, где нет преград и условия однообразны, вид тем не менее занимает не все пригодное для жизни пространство. Это означает, что расселение не завершилось и само расстояние служит своеобразной преградой. В данном случае, по образному выражению М. Удварди, «вид еще не имел времени для продвижения». При прочих равных условиях широта распространения вида служит отражением времени, которым он располагал для расселения. Сразу же

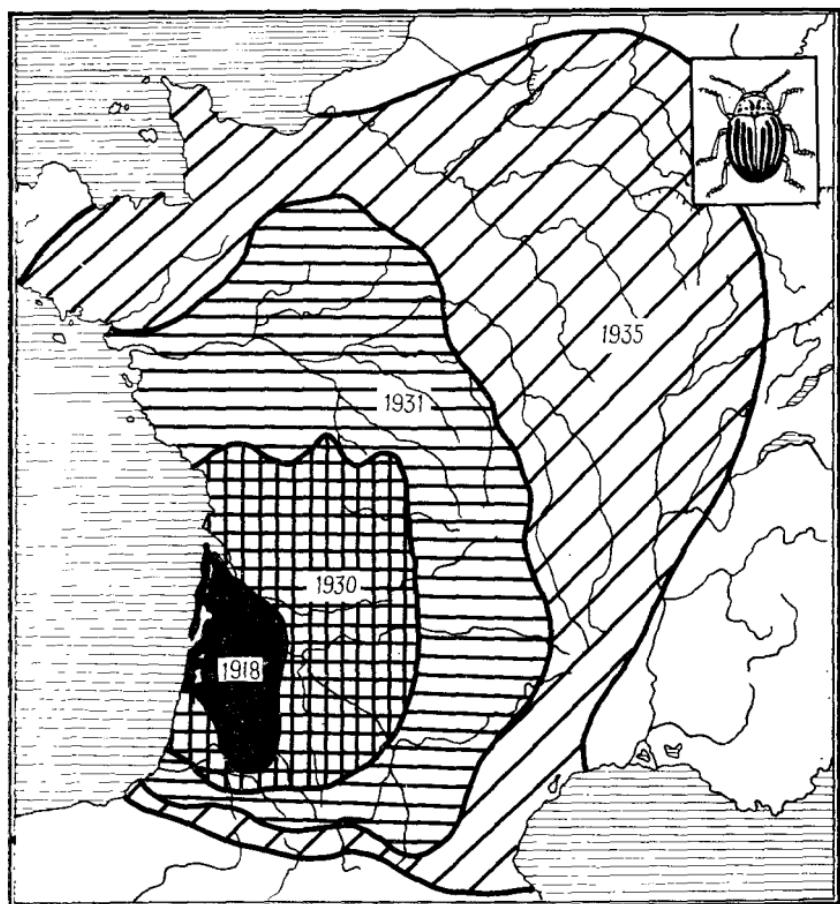


Рис. 26. Первоначальное расселение колорадского жука в Европе (из И. В. Тимофеева-Ресовского, А. В. Яблокова, Н. В. Глотова, 1973).

следует оговориться, что здесь принцип Виллиса «age and area» (географическое распространение вида, рода и т. д. тем шире, чем он старше) приемлем не всегда. История вида может сложиться по-разному в зависимости от того, каков его первичный ареал, какова его экологическая валентность, какими средствами к расселению он обладает, находится ли в состоянии расцвета, стабилизации или угасания. Примером, иллюстрирующим значение времени и пространства для расселения, служат на-

блудаляемые в природе случаи продвижения акклиматизированных или случайно занесенных видов. Показателен в этом отношении факт расселения в Западной Европе колорадского картофельного жука (рис. 26). Начиная с 1918 г. и до настоящего времени он продолжает расселяться на восток. Понадобилось свыше 50 лет, чтобы жук заселил территорию протяженностью с запада на восток около 4000 км. Вместе с тем остаются незаселенными пригодные для обитания большие районы европей-

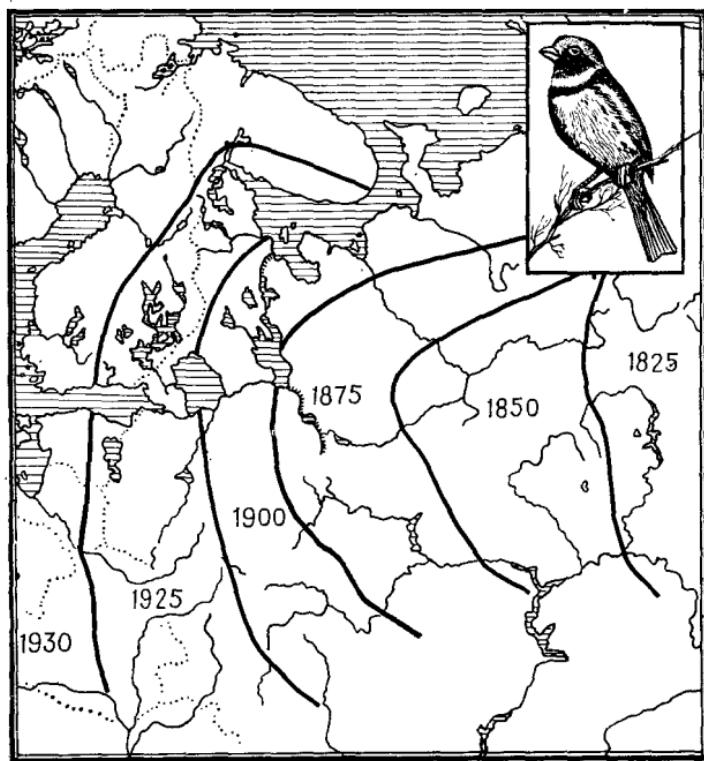


Рис. 27. Расселение на запад овсянки-дубровника (из Н. В. Тимофеева-Ресовского, А. В. Яблокова, Н. В. Глотова, 1973).

ской части СССР, и если бы не вмешательство человека, проникновение в них колорадского жука было бы только вопросом времени.

Время и расстояние задерживают расселение тех видов, которые вынуждены двигаться в обход препятствия — горного хребта, моря и т. п. Расстояние может в конце концов стать непреодолимым препятствием к расселению, если этому способствуют определенные экологические обстоятельства. В конце XVIII в. из Сибири на запад началось расселение овсянки-дубровника. Перевалив Уральский хребет, птичка активно расселилась по европейской части материка и уже к концу 30-х годов XX в. гнездилась на территории Прибалтики. Отдельные экземпляры ее

встречались и в Западной Европе (рис. 27). Область зимовки овсянки-дубровника располагается в Юго-Восточной Азии (Таиланд, Индия), в связи с чем практически нет шансов на закрепление ее в западноевропейской орнитофауне — ей просто не хватит времени, чтобы дважды в год пересечь европейский материк и вывести птенцов в Западной Европе.

В ряде случаев отсутствие вида в той или иной местности объясняется существованием там преград в прошлом. И хотя этих преград теперь уже нет, для заселения лакун требуется длительное время. Такими лакунами могли быть районы последнего материкового оледенения. Это доказывает временность преград. Последние могут возникать, а затем исчезать, в результате чего для животных открываются новые, ранее недоступные пути расселения. Таким образом, вопрос о возникновении и уничтожении преград или, иначе говоря, об изменении условий расселения животных — один из основных вопросов зоогеографии.

Благодаря преобразующей деятельности человека исчезновение преград для расселения происходит на наших глазах. Создание каналов между речными системами позволило расселиться угрю в бассейн Каспийского моря, стерляди — из Волги в Северную Двину и бассейн Ладоги. Создание Суэцкого канала ликвидировало преграду между фаунами Средиземного и Красного морей. Из 70 видов рыб Красного моря в Средиземное через канал проникли 40 видов, не говоря о многочисленных моллюсках и ракообразных.

Сухопутные животные приобретают возможность преодолевать реки при постройке мостов. Так расселяется, к примеру, с востока на юго-запад серый суслик, осваиваясь прежде всего в районе переправ. Естественные изменения течений рек (повороты русел), происходящие в сравнительно короткие промежутки времени, могут перенести население одного из берегов на противоположный. Такие «блуждания» равнинных рек — явление нередкое.

Несомненно, препятствия гораздо больших масштабов тоже имеют историю. Так, в доледниковое время не существовало морского пролива, отделяющего сейчас Англию от Европы, поэтому современная фауна Британских островов сходна с материковой. По данному признаку (степень своеобразия фауны) можно судить о давности существования преград. Точно так же сходство фаун севера Восточной Сибири и Аляски говорит о том, что Берингов пролив появился сравнительно недавно, уже в четвертичное время. Гигантский пояс Евразии (Альпы, Кавказ, Тянь-Шань, Гималаи) — относительно молодое горное образование, датируемое третичным периодом, и древние группы животных могли широко расселиться еще до его появления.

Активное расселение животных особенно характерно для обитателей Мирового океана и суши. Среди жителей внутренних водоемов в силу того, что последние изолированы друг от друга,

оно наблюдается редко и свойственно в основном летающим насекомым, личинки которых ведут строго водный образ жизни (водяные жуки, стрекозы, ручейники и др.).

Активное расселение основано на различных формах самостоятельного движения (полет, бег, ползание, плавание и т. д.). Успех расселения зависит от характера и совершенства локомоторных органов. Поэтому, по крайней мере теоретически, полет как самый совершенный метод преодоления расстояния и препятствий должен приводить к наиболее широкому расселению. В действительности же дело обстоит не всегда так. Нередко у отлично летающих птиц узкие ареалы, а плохие летуны, наоборот, весьма широко распространены в какой-то части земного шара. Здесь важно помнить, что расселение — биологическая функция и его результат зависит от равнодействующей как способствующих, так и мешающих расселению факторов. И те, и другие могут быть внутренними или внешними.

Известны факты очень дальних залетов даже мелких певчих птиц из Америки в Европу. Однако для расселения эти одиночные залеты не имеют существенного значения. Только в редких случаях они приводят к расширению ареала. Примером может служить заселение Галапагосских островов американскими выюрками и их видовая дифференциация, обусловившая образование семейства дарвиновых выюрков. Аналогичный случай вызвал вспышку формообразовательного процесса у гавайских цветочниц, предками которых были птицы либо палеарктического происхождения, близкие к роду *Carduelis* (щегол), либо американские пищухи-медососы. Чаще всего для укоренения вида на новом месте требуется залет определенного количества его особей. Конечно, активному расселению нередко благоприятствуют определенные обстоятельства. Так, египетские цапли *Bubulcus ibis*, обитатели Азии и Африки, в 1930 г. были обнаружены в Гайяне (Южная Америка), а в 1957 г. уже на острове Тринидад была добыта цапля, окольцованная в Испании. В настоящее время этот вид широко расселился на северо-западе материка и на островах Карибского моря. Вероятно, первые цапли пересекли Атлантику не без помощи попутных ветров, а дальнейшему их расселению в Южной и Центральной Америке способствовало отсутствие конкурентов и наличие свободной экологической ниши.

Поразительны темпы расселения кольчатой горлицы *Streptopelia decaocto*. До 1925 г. она не регистрировалась севернее Болгарии, однако к 1955 г. расселилась по всей Средней Европе, достигла Франции, Бельгии, Голландии, Дании, а в 1957—1958 гг. отмечалась на гнездовании в Шотландии, Южной Швеции, Южной Норвегии и в Прибалтике (рис. 28). Причины столь необычной экспансии неизвестны. Внезапное расширение ареала характерно также для канареичного выюрка *Serinus serinus*, типичного средиземноморского вида. С 1875 г. он стал

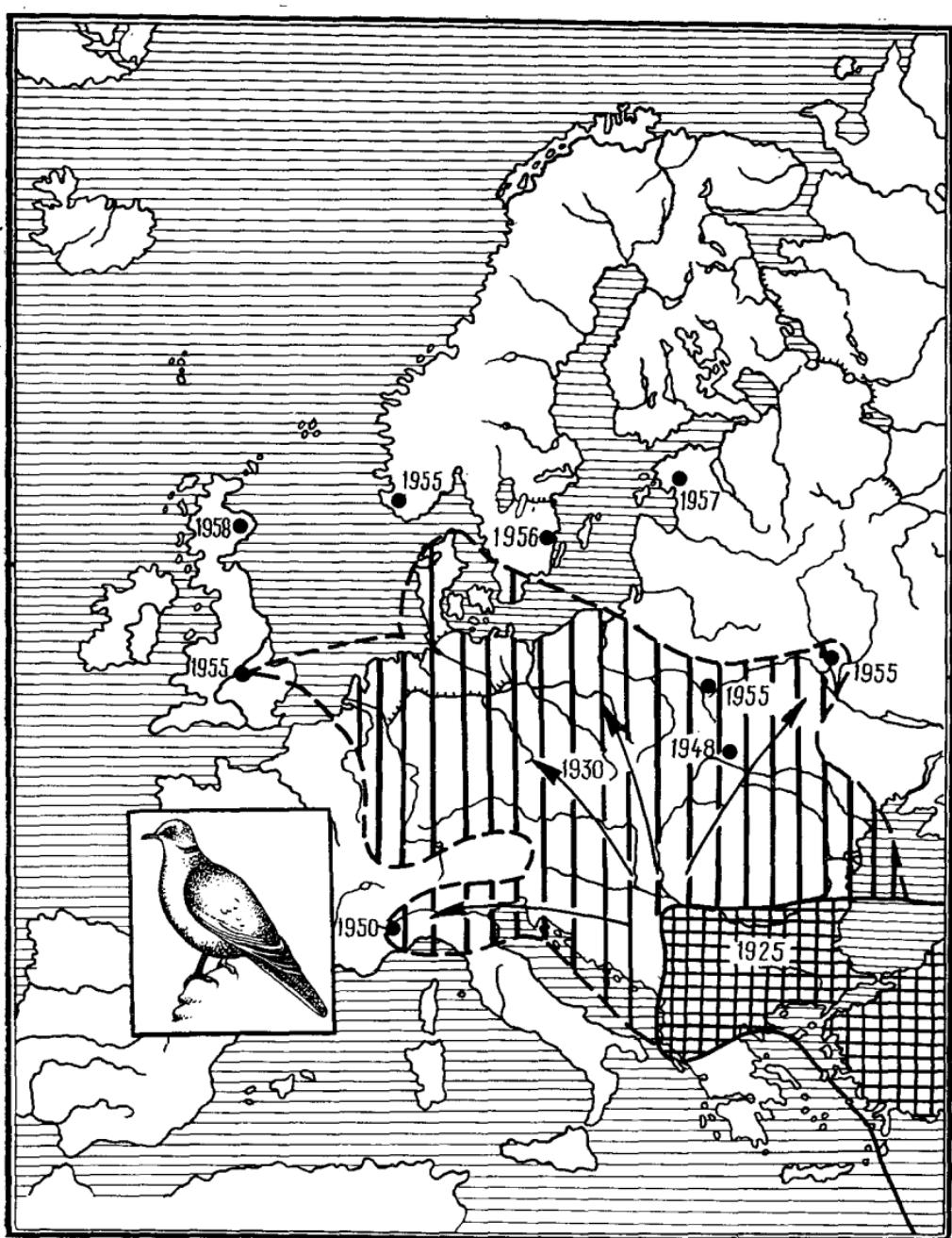


Рис. 28. Расселение кольчатой горлицы в Европе (из У. Зедлага, 1972).

постоянно гнездиться на большей части Средней Европы, где ранее вообще не встречался, а к 1925 г. широко расселился как в Западной, так и в Восточной Европе вплоть до верхнего Днепра. Известно расселение на север и восток европейской части СССР зайца-русака (рис. 29). В наше время лоси, расселяясь на запад, попадаются на территории ФРГ и Австрии. Точно

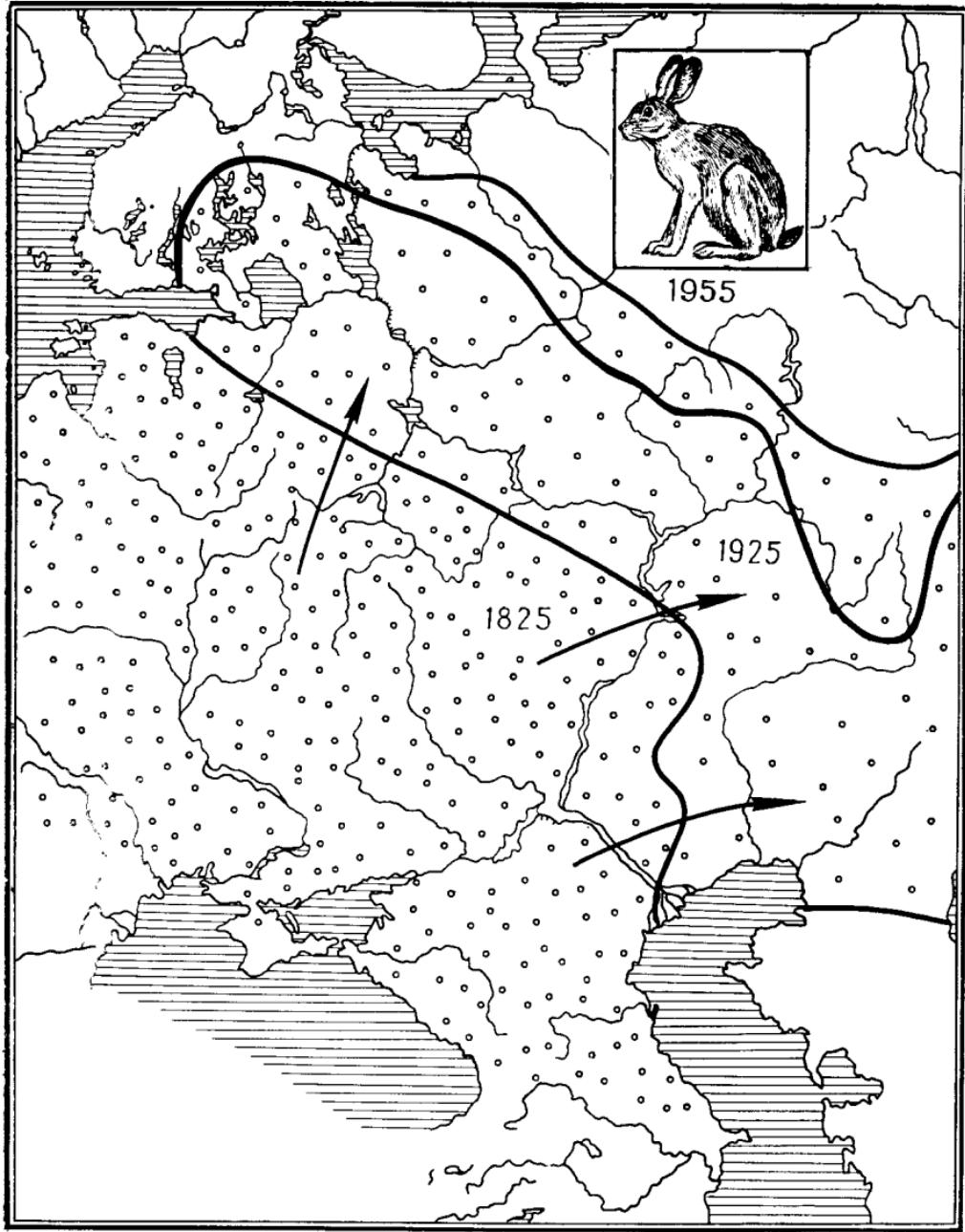


Рис. 29. Расселение зайца-русака (из Н. В. Тимофеева-Ресовского, А. В. Яблокова, Н. В. Глотова, 1973).

зарегистрировано расстояние, пройденное мечеными животными на суше. Для белки, к примеру, оно равно 240 км, для песца — 1000 км, а для рыжей вечерницы — даже 2350 км. Хорошие летуны из насекомых также способны преодолевать большие расстояния. На свет маяков, расположенных на небольших островках и удаленных от материка не менее чем на 30 км, в массе

прилетают мухи и комары. Обычны перелеты бабочки-монарха из Северной Америки в Мексику и на Кубу. Интересно, что эти бабочки, перезимовавшие на юге, снова возвращаются в места выплода, т. е. ведут себя как перелетные птицы.

Эффективность многих залетов несомненна, и их нужно считать одним из способов расширения ареалов. Однако в других случаях они могут завершиться лишь кратковременным пребыванием залетного вида в новых местах, поскольку последний вскоре вытесняется местными видами.

Нередко сухопутные звери переплывают водные преграды, заселяя острова, расположенные вблизи материка. Хорошо плавают олени, лоси и косули. Плавание — обычный способ передвижения белого медведя. Гиппопотамы достигают острова Занзибар, переплывая морской пролив шириной 30 км. Даже такие мелкие зверьки, как ласка, могут проплыть до 1,5 км. Рекордная дальность плавания была отмечена для крокодилов — 1000 км. Плавают и змеи, а расселение амфибий возможно только в пресной воде, так как соленая действует на них губительно.

Следует, однако, отметить, что при активном расселении типичны не поразительные случаи дальних залетов или заплывов, а постепенное заселение новых территорий, начинающееся с периферии ареалов.

Изучение сезонных миграций, а также многочисленных случаев залетов птиц и насекомых в области, далекие от их ареалов, проливает свет на некоторые зоогеографические проблемы. Характер расселения египетской цапли показывает, что ее мигрирующие особи или их стаи во время перелетов под воздействием стихийных явлений могут переноситься на большие расстояния. В результате могут возникать поселения данного вида, расположенные на громадном расстоянии от основного ареала. Однако это случается редко, что объясняется, по-видимому, трудностью укоренения вида на новых местах.

Некоторые зимующие особи мигрирующих птиц северного полушария в ряде случаев не возвращаются весной в область гнездового ареала, а размножаются в местах зимовки. Так, хотя и очень редко, происходит образование гнездовых популяций. Примером служат временные популяции белолобого гуся на соленных болотах Венгрии или уже постоянные популяции черного аиста в Южной Африке. Кроме того, границы гнездового ареала многих птиц в отдельные годы могут сдвигаться в зависимости от меняющихся климатических условий. Окончание перелета с мест зимовки в места размножения связано с рядом как внешних, так и внутренних факторов (гормональные процессы, чувство дома и др.). Из внешних факторов существенное влияние оказывает температура воздуха, которая может побудить птиц прекратить полет на окраине ареала или же продолжить его. В холодные весны некоторые особи, возвращающиеся с зимовки, прекращают полет и приступают к размножению намного южнее

привычных мест гнездования. В теплые весны, наоборот, возвращающиеся птицы продвигаются гораздо дальше обычного на север и гнездятся значительно севернее границ своего ареала. Все это может в конце концов привести к расширению последнего или во всяком случае к изменению его очертаний. Подобные явления иллюстрируют процесс расселения видов в наши дни.

Издавна большой интерес вызывают миграции рыб и птиц. Закономерные сезонные перемещения совершают и представители других классов, но они выражены менее четко и изучены хуже. Изучение миграционных путей помогает познать не только процессы формирования ареалов, но и расшифровать события далекого прошлого.

Из всего разнообразия передвижений рыб для зоогеографии интерес представляют только те, которые выходят за пределы одного речного русла или бассейна, особенно случаи перемещения из соленой воды в пресную и наоборот. Последнее замечательно с биологической стороны, потому что рыбы, будучи вне периода размножения довольно эвригалинными, во время нереста проявляют узкую избирательность и могут метать икру лишь в воде определенной стабильной солености, т. е. становятся стеногалинными. Если в течение какого-то отрезка времени рыбы идут на нерест из одного биоцикла в другой (море — пресные воды и наоборот), их называют диадромными. Диадромные виды подразделяются на анадромных и катадромных.

Анадромные рыбы большую часть жизни проводят в море, а для нереста уходят в пресные воды. Примерами могут служить семга *Salmo salar*, дунайская сельдь *Alosa pontica*, русский осетр *Acipenser gueldenstaedti*, севрюга *A. stellatus*, белуга *Huso huso*, тихоокеанские лососи — кета *Oncorhynchus keta*, горбуша *O. greguscha* и др. Последние живут в океане, а нерестятся в реках северо-восточной Сибири и Приморья. В северном полушарии обитают ряд циркумполярных семейств рыб, состоящих главным образом из анадромных видов (лососевые, осетровые), а также миноговые (относятся к классу круглоротые). Потомками анадромных видов могут быть так называемые жилые, т. е. немигрирующие формы, например дунайский лосось или европейский хариус.

Есть анадромные рыбы и в умеренном поясе южного полушария. Это некоторые виды круглоротых, а также представители семейства *Retropinnidae* (южные корюшки), распространенные в Австралии и Новой Зеландии.

Катадромные рыбы живут и питаются в пресных водах, но для нереста мигрируют в море (океан). Классическим примером служит европейский угорь *Anguilla anguilla*, размножающийся, как известно, в Саргассовом море, т. е. в центральной части Атлантического океана (рис. 30). Все речные угри (около 15 видов) — катадромные рыбы. Живут они в различных областях земного шара. Среди рыб южного полушария катадромными яв-

ляются многие представители семейств галаксийевых, аплохитоновых и таких морских семейств, как, например, бычковые или кефалевые.

Наконец, есть рыбы, которых нельзя однозначно отнести ни к одной из перечисленных выше категорий. Это некоторые тропические бычковые или новозеландская *Cheimarrichthys forsteri*. Они живут в пресной воде и здесь же нерестятся, но их молодь

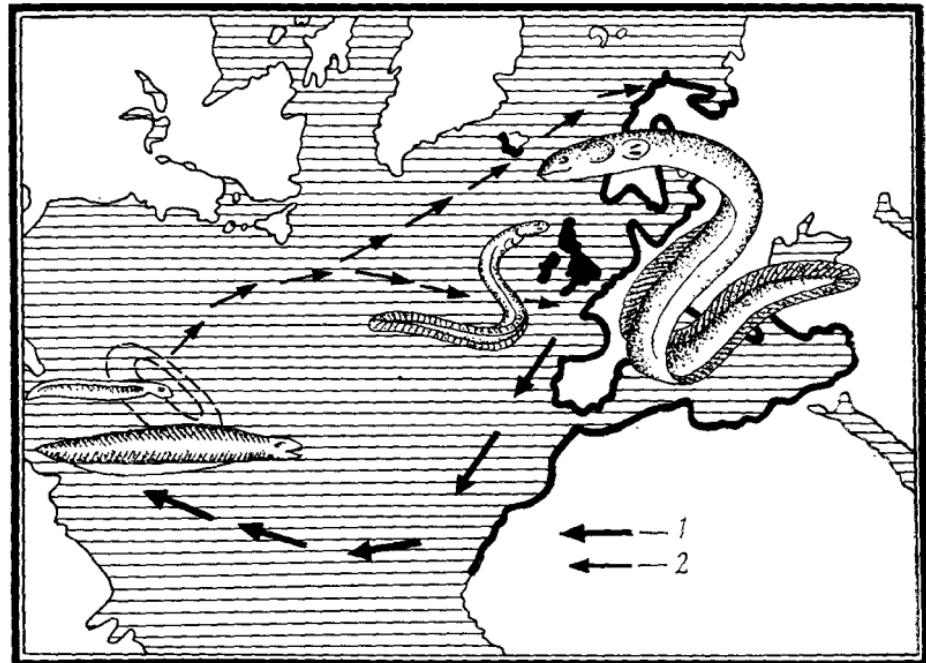


Рис. 30. Нерестовые миграции европейского угря:

1 — путь взрослых угрей в Саргассово море; 2 — обратный путь их личинок (из Н. П. Наумова, Н. Н. Карташова, 1979, с изменениями).

мигрирует в море и только спустя определенное время возвращается в прежние места обитания.

Причины перемен биоцикла (однократных — у тихоокеанских лососей, многократных — у рыб, размножающихся повторно) требуется объяснить с позиций исторической зоогеографии. Считается, что живущий в одних условиях вид ко времени размножения нуждается в их смене на условия, в которых жили его отдаленные предки. Следовательно, нужно допустить, что анадромные виды сформировались в пресных водах, а катадромные — в море. Морское происхождение катадромных рыб подтверждается еще и тем, что большинство из них относится к чисто морским семействам и отрядам. Есть и еще одно косвенное доказательство. В пресных водоемах, недавно образовавшихся в результате вертикальных тектонических движений островов, живут ката-

дромные рыбы, которые никаким другим путем, кроме морского, проникнуть сюда не могли.

Детально изученные нерестовые миграции речных угрей — европейского и американского — убедительно доказывают, что их предки жили в тропических морях. Это подтверждается и характером ареалов других видов семейства: живущие в пресных водах Индонезии и Северной Австралии виды размножаются в близлежащих тропических морях, а виды угрей, обитающие в Северной Америке, Японии и Южной Австралии, предпринимают дальние миграции в тропические части океанов.

Вопрос о происхождении определенных видов пресноводных рыб от морских предков, а также возможность выявить следы этого происхождения в миграционных путях нынешних популяций решается по-разному. Для зоогеографа, изучающего ареалы пресноводных рыб, важно знать, каким путем происходило их расселение — через моря, куда впадают реки, населенные этими видами рыб, или через соединяющиеся притоки разных рек. Последнее вполне возможно и сегодня во время сильных разливов, а в прошлом было еще более вероятным. Так, палеогеографы установили, что реки Темза и Рейн соединялись в одном из межледниковых.

Ряд ихтиологов и зоогеографов, в том числе и румынский ученик П. Бэнэреску (1978), считают, что и катадромные, и анадромные виды рыб расселялись через море. Произошедшие же от анадромных видов «жилые» (не мигрирующие) пресноводные формы могли расселяться только через материковые пресные воды. Так, ручьевая форель *Salmo trutta fario*, обитающая в реках Средней Европы, и *S. macrostigma*, живущая в реках бассейна Средиземного моря, являются жилыми формами проходной (мигрирующей) кумжи *S. trutta trutta*, населяющей реки бассейна Атлантики, Средиземного и Черного морей. Интересно, что и сейчас ручьевая форель живет в верхнем течении и горных притоках Тигра и Евфрата, т. е. в реках, относящихся к морскому бассейну, где кумжа и ее ближайшие родичи никогда не встречались. Значит, попасть в эти реки форель могла только при расселении через материковые пресные воды. Жилые формы (виды и даже роды) имеются и среди круглоротых (миноги рода *Eudontomyzon*), а также лососевых и других рыб северного полушария. Видимо, все жилые формы анадромных рыб Европы имеют недавнее происхождение.

Диадромные рыбы принимали участие в формировании ихтиофауны пресных вод многих островов, куда строго пресноводные виды рыб не могли попасть из-за того, что они не выносят долговременного пребывания в соленой воде.

Следует подчеркнуть консерватизм миграционных путей рыб, особенно анадромных. Как известно, в четвертичном периоде происходили колебания уровня Мирового океана. Во время оледенений этот уровень был ниже, чем в межледниковых. Поэтому

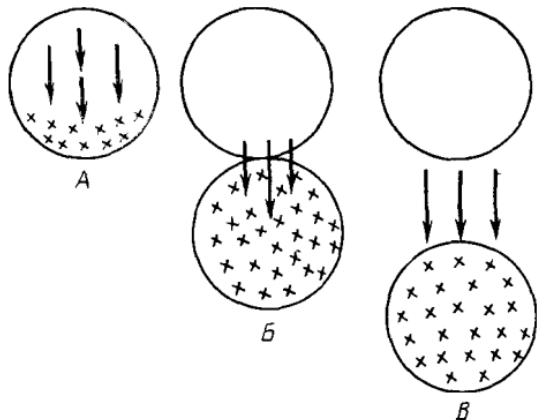


Рис. 31. Диапазон миграций птиц:
А — откочевки; Б — перелеты в более южные
районы; В — дальние миграции.

ря, рыбы продолжают держаться того пути, которым ходили на нерест поколения их предков.

Регулярные сезонные перемещения птиц обусловлены резким контрастом между климатическими условиями весны—лета и осени—зимы. Основной причиной миграций является временный недостаток или вообще отсутствие пищи на территории гнездового ареала. В тех частях суши, где условия жизни не изменяются, птицы не мигрируют. Это наблюдается во влажном тропическом лесу. Но уже в пределах тропического пояса, а именно в саваннах, где сухой сезон сменяется дождливым, птицы совершают миграции. В умеренных поясах Земли различают оседлых птиц, живущих в определенном районе круглый год; прилетающих в него на летний сезон, а также пролетных (транзитных) и прилетающих на зимовку с севера. Оседлые птицы по характеру питания являются либо растительноядными, либо хищниками. Перелетные же, за немногими исключениями, питаются насекомыми. Между оседлыми и перелетными видами существуют переходные формы. Так, некоторые виды в теплые зимы не улетают за пределы гнездового ареала, а в холодные — откочевывают на юг. Одни из них зимуют в непосредственной близости от южных границ гнездового ареала, другие улетают за тысячи километров (рис. 31).

У ряда политипических видов одни подвиды ведут оседлый образ жизни, другие мигрируют, причем дальше всех улетают популяции тех видов, которые гнездятся ближе к полюсу. К примеру, египетский подвид деревенской ласточки — оседлый, сирийский — зимует в Кении, а среднеевропейский — в Южной Африке. Из двух подвидов известного всем удода египетский — оседлый, а европейский зимует в экваториальном поясе Африки. Установлены и такие факты, когда все подвиды одного вида являются перелетными, но пролетные пути их различаются, и если

значительная часть шельфа стала сушей, что привело к удлинению русел рек. При подъеме уровня океана эта часть речного русла покрылась водой. Установлено, что анадромные рыбы во время нерестовых миграций придерживаются старых речных русел. Так, идущие вверх по Рейну стаи рыб собираются в море не перед ее устьем, а в месте залитого бывшего устья и затем следуют точно по старому течению, пока не достигнут нынешнего устья. Иначе говоря,

зимовочная часть ареала примерно одна и та же, то гнездовые ареалы подвидов представляют растянутую с юга на север площадь, так что северный подвид зимует в гнездовом ареале южного.

Изучение пролетных путей и мест зимовок стало доступным после того, как был разработан метод мечения птиц кольцеванием. Оказалось, что места зимовок располагаются преимущественно на той же долготе, что и гнездовые районы, только гораздо ближе к экватору. Так, большинство птиц, гнездящихся в Средней Европе и Западной Азии, зимует в Африке. Из Средней Сибири птицы летят на зимовку в Индию, из Восточной Азии — в Индонезию и Австралию, из Северной Америки — в Южную. Обычно стаи летят более или менее широким фронтом, но при наличии препятствий (высоких гор, пустынь, открытого океана без островов и т. д.) пролетный путь приобретает форму узкого коридора или даже линии.

Миграционные пути птиц также весьма консервативны. Известны три основных пути, по которым летят на зимовку среднеевропейские виды в Африку. Один из них ведет через Пиренейский полуостров в Северную Африку, другой — через Италию и остров Сицилию в Тунис, третий — вдоль побережья Черного моря через Малую Азию, Сирию и долину Нила в Египте, в обход Сахары — в Центральную Африку. Как видно, все эти пути пролегают через самые узкие места Средиземного моря.

Но имеются и противоположные примеры, когда птицы выбирают отнюдь не самый короткий путь. Известно, что бурокрылая ржанка *Pluvialis dominica*, гнездящаяся в восточносибирской тундре и на Аляске, зимует на островах Полинезии, преодолев громадное расстояние над северной частью Тихого океана. Парадоксален пролетный путь полярной крачки *Sterna paradisea*. Ее популяции летом гнездятся в тундре Евразии и Северной Америки, а на зиму улетают в умеренные и холодные области южного полушария вплоть до Антарктики.

Не касаясь таких интересных вопросов, связанных с перелетами птиц, как ориентация в пространстве и навигационные способности, гормональные перестройки организма перед миграцией, рассмотрим чисто зоогеографические проблемы перелетов.

Очевидно, что возникновение перелетов и закрепление их в процессе эволюции было связано с существенными климатическими перестройками в течение длительных периодов, происходившими в геологическом прошлом. Потребность в перелетах у птиц, обитающих в северном полушарии, как считают многие ученые, обусловили оледенение и похолодание климата в четвертичном периоде. Но в вопросе происхождения перелетных птиц мнения ученых разделились. Одни из них считают, что все птицы имеют северное происхождение и их гнездовые территории в течение ледниковых эпох сместились на юг, а в межледниковья —

восстанавливались на прежних местах. Иначе говоря, современные миграции — это «воспоминания» о ледниковом периоде. Другие же ученые считают, что перелетные виды имеют южное происхождение и миграция их на зимовку представляет собой возврат на родину предков. Высказывается и компромиссное мнение, согласно которому во время гнездования на одной территории могут встретиться виды и северного, и южного происхождения.

Однако выяснение мест зимовок и протяженности пролетных путей дает основание предполагать, что многие миграции возникли задолго до четвертичного периода. Если нанести на карту границы смещений климатических зон в четвертичном периоде, а также нынешних гнездовых и зимовочных ареалов птиц, окажется, что расстояние между ними гораздо больше необходимо для ухода из неблагоприятной зоны: европейским птицам достаточно было бы сдвинуть свои ареалы к югу до современных границ Северной Африки, но они летят на зимовку гораздо южнее — в экваториальную или южно-умеренную зону. Этот факт пока не нашел удовлетворительного объяснения.

У большинства видов птиц пролетные пути соответствуют направлению, по которому они расселялись из областей, служивших убежищами во время оледенений. Птицы хвойных лесов северо-восточной и северной Европы, конечно, расселялись из южных убежищ, но эти убежища не обязательно должны были находиться в Африке. Два вида воробьиных — пеночка-таловка *Phylloscopus borealis* и сибирский конек *Anthus gustavi* зимуют на Зондских островах, и путь, по которому они летят с севера Евразии, — обходной. Из Европы стаи летят сначала на восток, вплоть до Восточной Сибири, а потом поворачивают на юг. Этот парадокс объясняется их сибирским происхождением. В ледниковое время они сохранились в уссурийском убежище, откуда в послеледниковое время расселились сначала в Сибири, а затем проникли в Европу. Как уже отмечалось, места зимовок восточносибирских птиц лежат в Юго-Восточной Азии. Следовательно, в приведенном примере расширение ареала не изменило район зимовок, а только удлинило пролетный путь. Подобную ситуацию демонстрирует и пример с овсянкой-дубровником, о расселении которой в историческое время на запад уже говорилось. Еще один пример, свидетельствующий о наличии связи между происхождением видов и направлением их перелетов. Канадский журавль и кулик-песочник, гнездящиеся и выводящие птенцов на северо-востоке Азии и в Северной Америке, зимуют в Америке, так как они североамериканского происхождения и вселились в фауну северо-восточной Азии позже. Но аляскинский подвид желтой трясогузки и популяции пеночки-таловки из Аляски летят на зимовку в южную Азию, поскольку они североазиатского происхождения, а расширение ареала произошло уже в послеледниковое время. Таким образом, современные миграционные

птицах многих видов действительно отражают пути их расселения из первичных очагов или из убежищ (рефугиумов).

Пассивное расселение животных или их зародышей (яиц, личинок) осуществляется при помощи разнообразных факторов переноса.

Для обитателей Мирового океана наиболее реальным является перенос с морскими течениями. Ими могут воспользоваться планктонные формы, почти лишенные приспособлений для активного передвижения, но обладающие хорошо развитыми органами парения (разнообразные приспособления, увеличивающие поверхность тела и плавучесть: выросты, шипы, иголочки, жировые капельки, пузырьки воздуха и т. п.). Держась в толще воды, эти организмы могут преодолевать значительные расстояния. Бентосные, особенно сидячие организмы океана, часто имеют планктонных или нейстонных личинок, так что и для них возможно использование морских течений при расселении. Учитывая скорость морских течений (скорость Гольфстрима не менее 5 км/час) и продолжительность существования личиночной стадии, легко рассчитать расстояние, на которое могут разноситься личинки сидячих или малоподвижных бентосных видов. Так, проплывая с помощью Гольфстрима в среднем 120 км в сутки, личинки колючих червей за 20 дней существования покрывают расстояние в 2400 км, личинки иглокожих за 40 дней — 4800 км. Используют морские течения медузы, сифонофоры, многие раки и даже рыбы, т. е. формы, обладающие и активными средствами к расселению. При этом литоральные животные, для которых морские глубины являются серьезной преградой, легко преодолевают ее в стадии плавающей, или, точнее, дрейфующей личинки. Этим объясняется сходство литоральной фауны отдаленных районов Мирового океана, расположенных на одних широтах. Такие малоподвижные или сидячие животные, как губки, кораллы, усоногие раки, моллюски, могут переноситься на колоссальные расстояния, используя предметы, дрейфующие в океане, чаще всего бревна или стволы деревьев.

Весьма характерна пассивная вагильность для пресноводных животных, особенно беспозвоночных. По всей видимости, вся пресноводная фауна в определенной мере имеет приспособления к пассивному переселению. Иначе невозможно объяснить поразительное сходство видового состава разобщенных водоемов, поскольку водные животные не имеют специальных органов для передвижения на суше. Способы пассивного расселения здесь весьма разнообразны: передвижение при помощи речных течений, транспортировка на плавающих предметах, разнос ветром, перенос мелких организмов на лапах водоплавающих птиц и т. д. Расселение проточными водами носит название гидрохории, а ветром — анемохории.

Гидрохория — обычный способ расселения организмов, живущих в поймах рек. Она предоставляет дополнительную возмож-

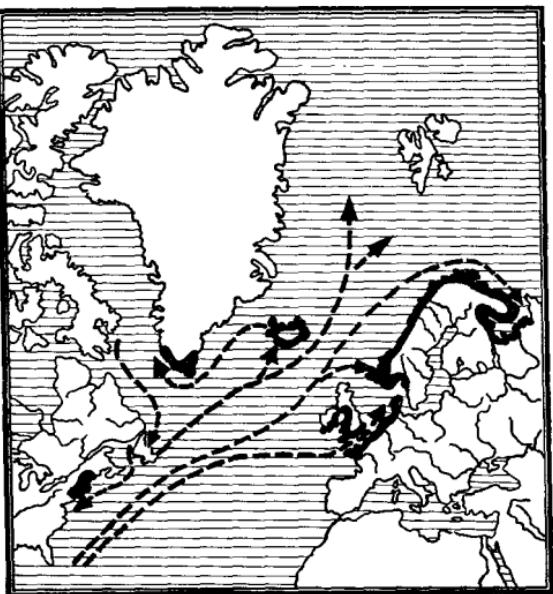


Рис. 32. Гидрохорное расселение жука микролиммы с помощью Гильфстрима (из У. Зедлага, 1972).

ность для расселения формам, способным к активному передвижению, например насекомым, многоножкам, паукам и другим членистоногим. Весенние паводки нередко подмывают и обрушают берега. С упавшими в воду деревьями переносятся вниз по течению не только мелкие беспозвоночные (моллюски, насекомые), но и змеи, ящерицы, млекопитающие (рис. 32). Иногда группы деревьев, сплетенных между собой корнями, образуют целые плоты. Они регулярно дрейфуют в открытом море в направлении господствующих ветров. В таком случае мож-

но говорить об *анемо-гидрохорном* расселении животных. Перенос наземных животных на плотах через обширные водные преграды очень важен. С ним связана возможность пассивного заселения островов. Плотами могут служить плавающие льдины, с помощью которых нередко расселяются белые медведи, северные олени и песцы. Естественно, такой способ расселения доступен лишь теплокровным животным, находящимся зимой в активном состоянии.

Анемохорное расселение особенно характерно для мелких насекомых и других представителей «воздушного планктона». В сущности, едва ли не все летающие насекомые расселяются воздушным течением, минуя водные преграды. Специальные методы исследования «воздушного планктона», примененные во время экспедиции у побережья Антарктики, показали, что на высоте 15—20 м над водой идет целый поток мельчайших членистоногих, транспортируемых ветрами с севера (из Южной Америки и Австралии) на юг. По дороге они частично оседают на субантарктических островах, но в основном большинстве, вероятно, гибнут.

Часто трудно выяснить, каким образом животные расселяются — активно или пассивно. Скорее всего, это происходит комбинированным способом. Примером может служить расширение ареала жука-жужелицы *Carabus cancellatus* в Финляндии. Там он считается представителем южной фауны. Жук активно переплывает водные преграды шириной до 250 м, строго сохраняя

взятое направление, и появляется на островах, где ранее не регистрировался. Но одновременно отмечается занос его особей ветром, текучей водой, а также активный полет.

Расселение при помощи других животных — *биохория* — бывает случайным и закономерным. Особый ее случай — форезия — прикрепление на длительное время одного организма к другому, используемое для смены местообитания. Очевидно, расселение паразитов основано на активном передвижении их хозяев. Исследование 11 тыс. птиц, мигрировавших через Египет, позволило обнаружить на 881 экземпляре 1442 клеща. Изучавшие миграции птиц в Финляндии Нуортева и Гудстраль (1963) обнаружили на них такие виды клещей, которые ранее не были известны в этой стране. Неоднократно обнаруживались на мигрирующих птицах и зверях иксодовые клещи — носители вирусных заболеваний. Носителями заболеваний могут быть и другие кровососы — комары, москиты и т. д. Они выполняют роль транспортного средства для вирусов. В отдельных случаях можно установить и скорость биохорного расселения. Так, в декабре 1950 г. в Австралии было проведено заражение миксоматозом чрезмерно расплодившихся и одичавших кроликов с целью их уничтожения. Область, охваченная этим смертельным заболеванием, расширялась со скоростью 1600—1700 км в год за счет разноса ветром москитов — переносчиков миксоматоза.* Тем не менее это пример комбинированного распространения вируса, где активным участником выступали москиты.

Не все организмы, прибегающие к зоохории, являются паразитами. Масса пресноводных животных использует для расселения лапы и оперение водяных птиц, на которых разносится икра и молодые особи моллюсков, яйца и личинки членистоногих, черви и т. д. Чаще всего они транспортируются вместе с кусочками грязи или водяных растений. В связи с тем что и животные, и их яйца, и личинки переносятся довольно легко, значение разобщенности водоемов снижается: в пределах одной ландшафтной зоны они имеют весьма сходные фауны. Кроме птиц, такими же «транспортными средствами» для обитателей пресных вод нередко служат крупные жуки-плавунцы и водолюбы, переносящие на конечностях не только мелких раков, но и моллюсков.

Настоящая форезия характерна для мелких ложноскорпионов и ряда насекомых, использующих для смены местообитания хорошо летающих мух, пчел, шмелей. Цепляясь за конечности или волоски на теле одиночных пчел, с цветков в их гнезда переселяются личинки жуков-маек *Meloidae*, с помощью богомолов расселяются мелкие паразитические осы из рода *Rielia* (*Scelionidae*). Эти «пассажиры» имеют специальные приспособления в ви-

* Передвижением кроликов, являющихся в данном случае первичными хозяевами, следует пренебречь.

**Таблица 1. Темпы заселения острова
Кракатау животными (по У. Зедлагу,
1972)**

Группа животных	1908	1921	1933
Наземные моллюски	2	6	12
Дождевые черви	1	3	4
Пауки	33	74	124
Мокрицы	3	5	5
Многоножки	6	7	7
Насекомые	192	620	930
Рептилии	2	5	9
Птицы	16	47	59
Млекопитающие	—	3	6

взрыв вулкана Кракатау, уничтоживший две трети этого острова. Взрыв был настолько сильный, что гул дошел до Австралии, расположенной на расстоянии более 3 тыс. км, и даже до острова Родригес, находящегося в 4,5 тыс. км от Раката. Камни и пепел были подняты на высоту до 50 км. Приливная волна высотой 36 м прошла через Мировой океан и опустошила берега Суматры и других островов Индонезии. Куски пемзы, попавшие в воду, доплыли до Мадагаскара. Сам остров Раката и близлежащие островки группы Кракатау были покрыты многометровой толщей раскаленного пепла, погубившего все живое. Произошла естественная «стерилизация» острова. А на соседних территориях произрастала пышная тропическая растительность того же типа, которая была до извержения Кракатау и на острове Раката. Начиная с 1884 г. проводились наблюдения за этим островом. Целью их было выяснение темпов и способов заселения острова живыми организмами. Предполагалось, что этот процесс из-за водных преград будет идти пассивным путем. Через год после взрыва вулкана на острове был обнаружен 1 вид однодольного растения, в 1886 г.—11 видов криптогамных, 5 видов однодольных и 10 видов двудольных растений. В 1897 г. криптогамных уже было 12 видов, голосеменных — 1, однодольных — 16, двудольных цветковых растений — 33 вида. В 1926 г. опять были зарегистрированы новые поселенцы, и число только двудольных растений на острове дошло до 146 видов. Все они, конечно, переселились пассивным путем. Из укоренившихся до 1897 г. растений 32 % попали туда с помощью ветра, 60 % — водным путем, 8 % были занесены птицами. Через 6 лет на острове Раката уже обитали пауки, насекомые и даже змеи. В 1933 г. количество видов наземных животных до-

де крючков, цепких коготков и других выростов, помогающих удерживаться на теле переносчика.

Следует указать также на способность ряда мелких плодоядных и семеноядных насекомых расселяться с помощью плодов и семян растений, которые также приспособлены для перенесения ветром или текучими водами.

Возможности пассивного расселения в сочетании с активным были продемонстрированы самой природой. В 1883 г. на острове Раката (около Явы) произошел

стигло здесь 1156 (табл. 1). Учитывая географическое положение острова и его величину, можно сказать, что за 50 лет на нем восстановилось более половины видов. При этом следует отметить, что только 7 % видов попали на остров активным путем, все остальные были принесены ветром или преодолели водные преграды на плавающих предметах. Число активных переселенцев было чрезвычайно мало, несмотря на то что ширина водных ручей там весьма незначительна и для хорошо летающих птиц они легко преодолимы.

Подобное, хотя в неизмеримо меньших масштабах, случается и в настоящее время. В 1963 г. у берегов Исландии в результате подводного извержения появился новый остров, получивший название Сертсей. Он немедленно был объявлен заповедником, и ученые установили тщательное наблюдение над заселением его различными организмами. В 20 км от него, у берегов соседнего острова, спустили на воду 4 млн пластиковых шариков для выяснения направления дрейфа. Через неделю 1 тыс. шариков, т. е. 0,02 % их, была выброшена волнами на остров. Это экспериментально доказывает возможность переноса плавающих предметов. Однако реальная высадка и поселение животных в новом месте, безусловно, осуществляется гораздо сложнее.

Особый вид пассивного расселения представляет *антропохорное расселение*, в котором участвует человек. Развитие средств сообщения между удаленными, часто расположенными на разных материках странами, перевозка различных грузов и товаров делают неизбежным непроизвольный завоз самых разнообразных животных. Кроме того, интродукция и акклиматизация животных проводятся в плановом порядке.

Человек в роли фактора пассивного расселения различных видов животных выступает уже с давних времен. Еще древние полинезийцы, совершившие плавания в океане на примитивных челнах, развезли по островам Тихого океана свиней и собак, которые затем одичали и вошли в состав местных фаун.

С каждым столетием завоз животных увеличивался. Однако это способствовало распространению вредителей и возбудителей болезней, и в середине XX в. в ряде стран создаются карантинные службы. В СССР успешно работает служба внешнего карантина, предотвратившая попадание к нам из-за рубежа вредителей хлопчатника, цитрусовых и многих других культур. Вместе с тем часто интродукция чужеземных видов желательна. Введение в культуру новых полезных растений, промысловых видов зверей, птиц, рыб, завоз хищников и паразитов для биологической борьбы с вредителями стали повседневной практикой в ряде стран. Завозятся и объекты лабораторных исследований, как это было сделано с морской свинкой, золотистым хомячком и другими видами.

Насколько осторожно нужно производить подобные завозы, показывает пример с расселением в Северной Америке серьеznого

вредителя леса — непарного шелкопряда. В 1869 г. его импортировали из Европы в штат Массачусетс для научных исследований. В том же году несколько гусениц случайно были выпущены из садков, и в течение 10 лет в штате образовалась большая популяция вредителя, распространившаяся по всей Новой Англии. Пришлось ввозить из Европы разнообразных хищных и паразитических насекомых для регуляции численности непарного шелкопряда. Другой пример касается крупного наземного моллюска *Achatina fulica*, который был завезен из Африки в Азию в первой половине XIX в. Первоначальный завоз в Индию в 1847 г. привел к широкому его расселению. В 1922 г. этот вид был зарегистрирован в Сингапуре, в 1937 г.— в Китае, в 1943 г.— на Новой Гвинее, а в 1946 г. моллюск случайно был завезен в США. За период с 1948 по 1954 г. карантинная инспекция США зарегистрировала 60 случаев завоза живых особей, а за один только 1961 г.— 253 случая. Всякий раз моллюски завозились с вещами пассажиров или в тюках с товарами. В новых местообитаниях это растительноядное животное стало серьезным вредителем.

К чему приводит необдуманная акклиматизация животных, показывает пример расселения африканских пчел-убийц в Южной Америке. Под этим названием известна африканская раса медоносной пчелы, у которой семья дает в 2—3 раза больше меда, чем европейские пчелы, но ее рабочие пчелы отличаются большой агрессивностью. В конце 50-х годов в Бразилию из Танзании было завезено более полусотни пчелиных маток этой породы для гибридизации с местными «миролюбивыми» пчелами. Пчеловоды рассчитывали получить гибриды, сочетающий высокую продуктивность с мирным характером. В результате недосмотра из лаборатории улетело 26 маток, которые стали размножаться на воле, скрещиваясь с самцами бразильской расы. Против ожидания пчеловодов, гибриды получились крайне раздражительными и агрессивными, начали нападать и жалить домашних животных и людей, причем дело нередко доходило до смертельных случаев. Расселение шло быстро. Уже в 1969 г. пчелы-убийцы вторглись в Боливию, Парагвай и Аргентину, в 1974 г. достигли Венесуэлы, Эквадора и Перу, к 1984 г. заселили тихоокеанское побережье Южной Америки, а теперь проникают к Мексике через Центральноамериканский перешеек. Предполагается, что к концу 80-х годов пчелы-убийцы достигнут юга США. Среднегодовая скорость расселения этих насекомых доходит до 600 км. Борьба с пчелами-убийцами уже обошлась южноамериканским странам в десятки миллионов долларов.

О масштабах случайного завоза чуждых для местной фауны видов говорят и следующие факты. В крупном портовом городе Гамбурге только за 3 года было зафиксировано около 500 новых видов животных, среди которых большинство, как и следовало ожидать, составляли паукообразные и насекомые, кроме того, выявлено 4 вида ящериц, 7 видов змей, 2 вида лягушек. Завоз

тропических видов рептилий в портовые города, чаще всего с грузом бананов,— явление нередкое. Конечно, в умеренном климате у этих видов почти нет шансов укорениться, и подобные случаи можно рассматривать как курьез.

Другое дело — сознательный завоз с целью акклиматизации хозяйственно ценных видов животных. Значение акклиматизации велико. Она практикуется давно и касается многих видов. Известна акклиматизация охотничье-промышленных животных. Из средиземноморских стран в леса Европы переселена лань. Из Сибири в Центральную Европу специально завозили маралов и изюбров, что в дальнейшем привело к их гибридизации. Объект спортивной охоты — так называемый охотничий фазан в Европе — представляет собой результат скрещивания многих форм, в том числе и восточноазиатских. Популяция этой же гибридной формы живет у нас в парках Аскании-Нова. В последние годы из Северной Америки на Таймыр перевезен мускусный овцебык. В СССР проводится широкая акклиматизация хозяйственно ценных видов пресноводных рыб — сигов, форелей, толстолобика, амура и др. Для борьбы с личинками малярийных комаров из рек бассейна Карибского моря переселена рыбка гамбузия, хорошо прижившаяся в Южной Европе, а у нас — в Закавказье и в водоемах Средней Азии.

Акклиматизация в ряде случаев приводит к серьезным изменениям в составе местных фаун. Со временем колонизации Новой Зеландии европейцами туда завезено около 1000 видов европейских, североамериканских, азиатских и других животных. Среди них настоящий олень, серна и кабан, не говоря уже о ежах, зайцах, лисах, хорьках, доставлены из Европы; американский лось, белохвостый олень — из Северной Америки; олень замбар и гималайский горный козел-тар — из Индии; из Австралии завезены сумчатые. Новозеландские леса заполнены европейскими птицами — дроздами, зябликами, зеленушками, чижами, скворцами и т. д. Видимо, неумышленно были завезены многие европейские насекомые, земляные черви и ряд других беспозвоночных. В результате древняя и самобытная новозеландская фауна приобрела явно «европейский» облик.

Такие же явления происходят и в других районах земного шара, в связи с чем можно говорить о европеизации фауны. Конечно, расселение и укоренение европейских форм с помощью человека особенно удачно осуществляется в районах, где не все экологические ниши заполнены и где вселенцы не встречают серьезной конкуренции со стороны местного животного населения. Это можно рассматривать как один из примеров разнообразного воздействия человека на биосферу. Воздействие человека заключается и в изменении ландшафтов, что приводит, с одной стороны, к сокращению ареалов многих видов, с другой — к расселению так называемых спутников культуры. Антропическое влияние на ландшафты, а через них и на животный мир, осу-

ществляемое прямо или косвенно, можно оценить как важнейший зоогеографический фактор настоящего времени.

Несмотря на то что многие виды животных обладают разнообразными способностями к расселению, этого все же недостаточно для успешного преодоления преград и последующей колонизации нового района. Переселившимся организмам нужен биотоп или экологическая ниша, сходная с той, которую они занимали прежде. Если такую нишу вид не найдет, результат вселения может быть двояким: вид либо погибнет, либо изменит экологические потребности. Последнее наступает тем легче, чем большим полиморфизмом обладает переселяющаяся популяция. Периферические популяции, за счет которых главным образом идет расселение, наиболее часто отклоняются от «нормы» данного вида. По-видимому, как показал Э. Майр (1968), единой нормы для всего вида в целом не существует, поскольку ареал его занят многочисленными локальными популяциями и каждая из них приспособлена к определенным местным условиям. Экологические предпочтения и выносливость различаются даже в пределах группы особей. Поэтому вполне вероятно, что некоторые из переселяющихся особей окажутся как бы заранее подготовленными к новым условиям.

Выживание переселенцев зависит как от внешних факторов, так и от свойств их самих. Уже отмечалось, что возможности существования видов не безграничны и каждому из них свойственные определенные пределы выносливости. Если параметры новой среды мало чем отличаются от прежних, колонизация может быть успешной. Этим, с одной стороны, объясняются многочисленные случаи укоренения европейских животных в Новой Зеландии, являющейся климатическим аналогом Великобритании.

Однако проблема колонизации решается не только физическими факторами окружающей среды. Чрезвычайно важно и биоценологическое воздействие. Конкуренция видов создает замкнутость биоценозов, и это, по-видимому, основная причина, препятствующая вселению видов в насыщенные материковые биоценозы. Однако, как известно, островные фауны, за некоторым исключением, бедны видами и имеют много свободных экологических ниш. Поэтому колонизация их переселенцами осуществляется практически беспрепятственно. Таким образом, основная задача, стоящая перед расселяющимся видом, заключается в том, чтобы «вписаться» в новую экосистему. Эта задача обычно решается успешно. К примеру, американский переселенец — колорадский жук размножается в массе и вредит в Европе гораздо больше, чем на родине. Индийский жук-носорог *Ogustes rhinoceros*, попав на острова Самоа, стал страшным вредителем пальмовых лесов, а у себя на родине, в Индии, и на острове Цейлон он почти безвреден. Непарный шелкопряд, завезенный в Соединенные Штаты, оказался там массовым вредителем. Европейский кролик превратился в подлинный бич сельскохозяй-

ственной Австралии. Однако примеры эти не столь многочисленны, как может показаться на первый взгляд. В большинстве случаев причиной процветания колонистов является подходящая климатическая обстановка при отсутствии врагов и конкурентов.

Весьма благоприятные условия для колонизации нередко возникают в нарушенных биоценозах, устойчивость которых против вселения новых видов (замкнутость) резко ослаблена. Здесь сравнительно легче проходит укоренение вредителей. Это прежде всего касается агробиоценозов и искусственных лесонасаждений, видовая структура которых однообразнее и беднее, чем в естественных биоценозах.

Гораздо чаще колонизация осуществляется в условиях острой межвидовой конкуренции, нередко определяющей стабильность границ соседних ареалов двух видов. Результаты этой конкуренции зависят от экологической валентности переселенцев. Одна из важных сторон последней заключается в размерах плодовитости нового вида. Опыт акклиматизации показывает, что взрослые животные нередко успешно приспосабливаются к новым условиям, но размножаться не могут. Иногда это объясняется отсутствием подходящих мест для икрометания, откладки яиц или рождения детенышей. Бывает и так, что плодовитость переселенцев оказывается чрезвычайно низкой, и более плодовитые местные виды, лишая их пищи и удобных местообитаний, не позволяют им укорениться. С другой стороны, большую роль в межвидовой конкуренции играет степень кормовой избирательности колониста по сравнению с местным видом, занимающим ту же или сходную экологическую нишу. Здесь побеждает тот, кто менее требователен к кормовым объектам и легко их меняет. Наконец, конкуренция может иметь характер прямой межвидовой борьбы, в которой выигрывает сильнейший.

В ряде случаев вселение и колонизация нового вида, отличающегося большой конкурентоспособностью и широкими экологическими потенциями, приводят к вытеснению аборигенных видов. Первые признаки этого проявляются в уменьшении численности аборигенного вида. Затем он становится локальным, ареал его дробится и сокращается. Дело может дойти до полного исчезновения аборигена. Процесс идет тем легче, чем меньше его ареал и чем более он изолирован различными препятствиями. Исчезновение многих аборигенных видов отмечено на небольших и однообразных по природе островах. Если вытеснение сравнительно редко прослеживается при естественном расселении, то завоз человеком новых видов, как правило, ведет к вытеснению аборигенных форм. Так, в Новой Зеландии европейские виды птиц почти повсеместно вытесняют местных. Акклиматизированный в ряде рек Северной Америки и Австралии карп успешно вытесняет местные породы рыб. Узкопалый рак, пересаженный в некоторые озера Белоруссии и ГДР, за короткий срок сменил широкопалого.

Обычно вытеснение облегчается тем, что аборигенные виды нередко представляют собой крайне специализированные, а иногда и реликтовые формы. Колонисты же, наоборот, часто относятся к эврибионтным видам, и преимущество оказывается на их стороне. Так произошло с древней фауной Новой Зеландии и Австралии, отступающей под натиском европейских и североамериканских видов, завезенных человеком. Филогенетически молодые и высокоорганизованные виды северного полушария вытесняют древних и менее конкурентоспособных обитателей южного полушария.

Следует добавить, что хозяйственная деятельность человека нередко способствует вытеснению аборигенных форм и создает благоприятные условия для новых колонистов. Выражается это обычно в изменении ландшафта.

Вытеснение происходит при столкновении на одной территории двух далеких и неродственных форм, чаще, как уже говорилось, архаичных и современных. Систематически же близкие формы обычно занимают смежные территории, но не одни и те же. Здесь проявляется викарирование, т. е. географическое замещение друг друга. Наиболее обычен географический викариат у подвидов одного вида (подвиды всегда аллопатричны — каждый из них имеет изолированный ареал). Их конкурирование и представляет собой сильнейшую преграду для расселения, но вытеснения не происходит. Если же встречаются вполне сформировавшиеся виды, они могут быть симпатричными, т. е. существовать на одной территории. Однако в таком случае между ними имеются экологические различия, ослабляющие конкуренцию.

Согласно взглядам Э. Майра (1942), у животных совымым размножением новый вид развивается только при условии, если популяция, отделенная географически от родительского вида, приобретает признаки, способствующие репродуктивной изоляции или гарантирующие ее после разрушения внешних преград. Еще Л. Бух (1825) и Ч. Дарвин (1844) высоко оценивали роль географической изоляции в процессе видообразования. Большое значение ей придавали и такие выдающиеся натуралисты, как Г. Бэйтс и А. Уоллес. Однако автором теории географического видообразования стал путешественник и натуралист М. Вагнер. В 1868 г. он писал: «...формирование настоящей разновидности, которую Дарвин рассматривает как зарождающийся вид, может иметь успех в природе только в том случае, если группа особей сможет пересечь прежнюю границу своего ареала и отделиться на длительное время от других членов своего вида». К. Йордан (1896) первым установил, что видообразование является одновременно продуктом мутаций и изоляции. Большой вклад в изучение географического видообразования внес Э. Майр (1968).

При расселении вида его популяции нередко попадают в условия географической изоляции. Подобные примеры нередки. Допустим, одна из двух популяций вида преодолела преграду

типа горных хребтов или морских проливов и адаптировалась в новых условиях, в то время как другая осталась за преградой. С этого момента генетические перестройки в этих популяциях осуществляются по-разному, что в конце концов приводит к развитию у них изолирующих механизмов, препятствующих скрещиванию. Такими механизмами могут быть экологические особенности (разные химические стимулы, различные формы брачных

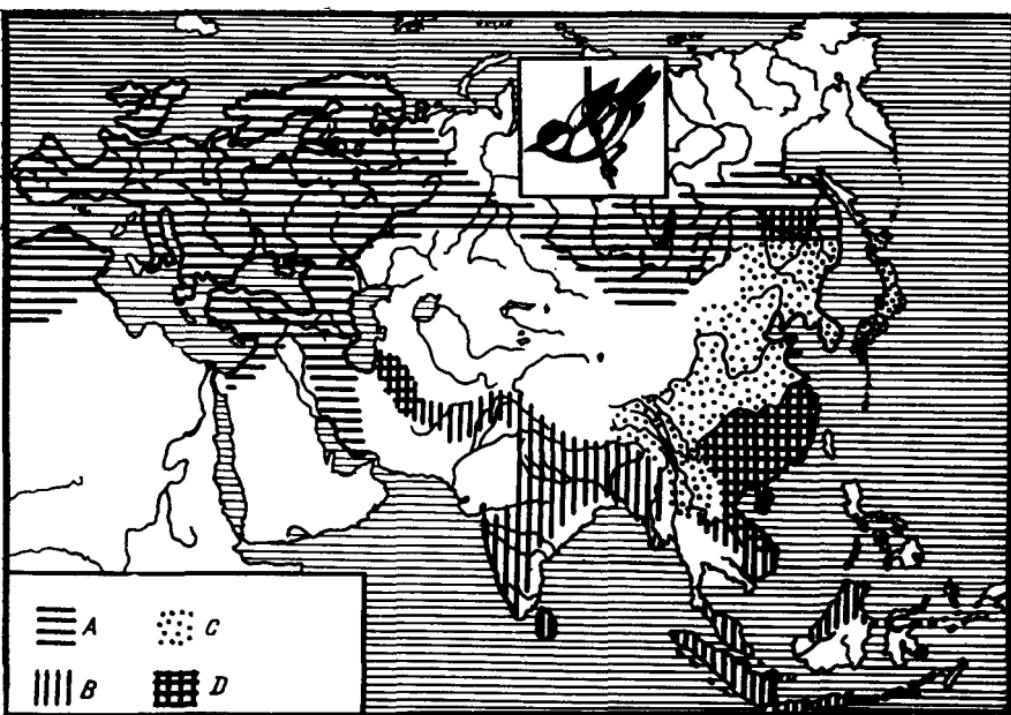


Рис. 33. Кольцевое перекрывание ареалов подвидов большой синицы:
A — major; B — cinereus; C — minor; D — гибридные популяции (из Э. Майра, 1968).

игр, отличия в брачном оперении), морфологические признаки (например, разница в строении копулятивного аппарата), фенологические свойства (разные сроки достижения половозрелости) и т. п. Чем больше внешних преград препятствует обмену генами и чем более удалены друг от друга популяции, считает Майр, тем большее вероятность глубоких генетических изменений в этих популяциях.

Особенно эффективно демонстрируют географическое видообразование случаи кольцевых перекрываний. В качестве примера можно привести ареалы подвидов серебристой чайки или большой синицы (рис. 33). Если в результате встречи изменившихся популяций гибридизация в сравнительно узкой зоне возможна, значит, популяции достигли уровня подвидов. Если же гибридизация с особями материнской популяции полностью исключает

ся, то это означает, что изменившаяся популяция стала самостоятельным видом.

В областях, где имеется много преград (горные системы, архипелаги), чаще образуются изолированные популяции и географическое видообразование там идет быстрее.

ЦЕНТРЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ

Расселение животных предполагает наличие первичного ареала — сравнительно небольшого района, где происходит видообразование, т. е. новая форма, дивергировавшая от родительской, приобретает видовую самостоятельность. Впоследствии таким же образом возникают другие близкие формы, объединяемые в роды, последние в свою очередь составляют таксономические единицы большего ранга — трибы, семейства и т. д. Каждая из этих единиц имеет свой ареал, слагающийся из видовых ареалов. Ареал рода (трибы, семейства) не просто сумма видовых ареалов: ареалы отдельных видов того или иного рода не только дополняют друг друга, но и в определенной степени перекрываются (напомним, что видовые ареалы могут быть как аллопатричными, так и симпатричными). В таком случае общие очертания ареала рода определяют территорию, на которой встречается хотя бы один из его представителей. Поэтому при изучении родовых ареалов устанавливают не только их пределы, но и размещение в них отдельных видов. Чаще всего распределение видов в границах родового ареала оказывается неравномерным, и даже есть участки, где встречается всего лишь один вид. Места концентрации большого количества видов получили название очагов видового разнообразия или центров распространения.

Распространенный в Южной Палеарктике род жуков-листоедов *Thelypterotarsus* представлен в пределах своего ареала более чем 60 видами. Наибольшее количество их (32 вида) сосредоточено в предгорных и низкогорных районах Средней Азии и Казахстана (рис. 34). На востоке род доходит до Западной Монголии. Здесь зарегистрировано 7 видов. На крайнем юге Средней Азии (Туркмения) известно 4 вида, в Афганистане — 2, в Иране — 5, в Восточном Закавказье — 1 вид. На западе ареал рода распространяется до Северо-Западной Африки. На Ближнем Востоке отмечено 3 вида, в Саудовской Аравии — 1, в Египте — 2, в Тунисе, Алжире и Марокко — 5—6 видов. Основной очаг видового разнообразия рода *Thelypterotarsus* выявляется очень четко.

При выяснении центров распространения широко (всесветно) расселившихся родов встречаются непреодолимые трудности, не позволяющие решить вопрос однозначно. В подобных случаях целесообразно рассматривать особенности распространения подродов. Возьмем, к примеру, род *Cryptoscephalus*. Многочислен-

ные виды его (свыше 1000) представлены на всех материках, за исключением только субарктических широт северного полушария. Один из подродов — *Asionus*, включающий около 60 видов, имеет гораздо более узкий ареал. Основная масса его (45 видов) сосредоточена на равнинах, в предгорьях и среднегорьях Средней Азии и Казахстана, а остальные (от 1 до 10) рассеяны на территории степной зоны Европы, затрагивая Малую Азию, Закав-

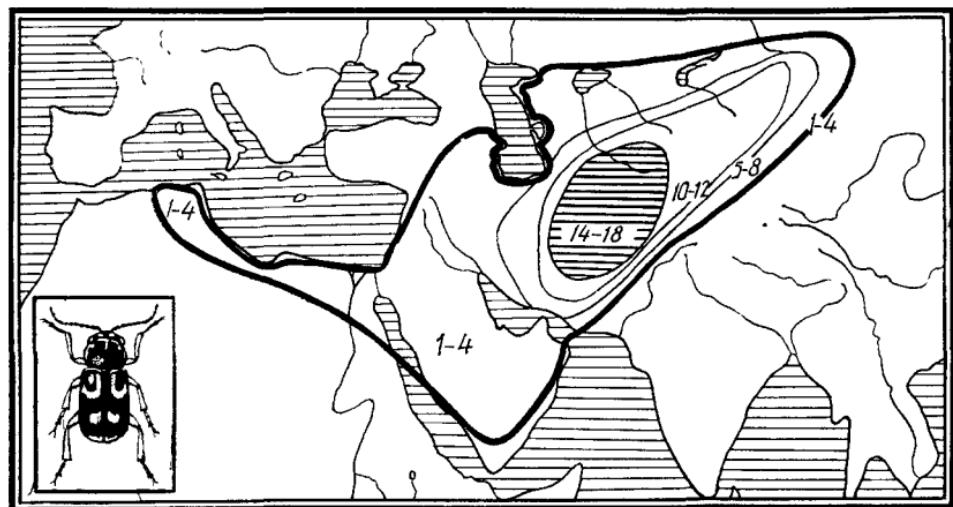


Рис. 34. Ареал рода *Thelyterotarsus* (жуки-листоеды); цифрами обозначено число видов в отдельных частях ареала; очаг видового разнообразия заштрихован.

казье, Северо-Западный Китай, Монголию, вплоть до венгерских равнин. И здесь очаг видового разнообразия представлен весьма выразительно (рис. 35).

Далеко не всегда убывание количества видов происходит постепенно. На фоне неравномерной видовой насыщенности ареала рода нередко отмечается несколько очагов, так называемые сгустки видов. Это характерно для средиземноморских групп, большая часть которых имеет два центра видового разнообразия — западный на Пиренейском полуострове и восточный на Ближнем Востоке.

Наличие центра видового разнообразия в пределах родового ареала свидетельствует прежде всего о благоприятных там условиях существования для видов данного рода. Эти условия, как правило, не однообразны, а, наоборот, весьма различны, что служит предпосылкой для усиленного видеообразования. Дифференцированность условий среды на ограниченной территории наблюдается в горных странах. Именно к ним часто приурочены очаги видового разнообразия. Этому способствует легкость изоляции отдельных популяций вида на обособленных участках. Как известно, видовые популяции генотипически не обязательно тож-

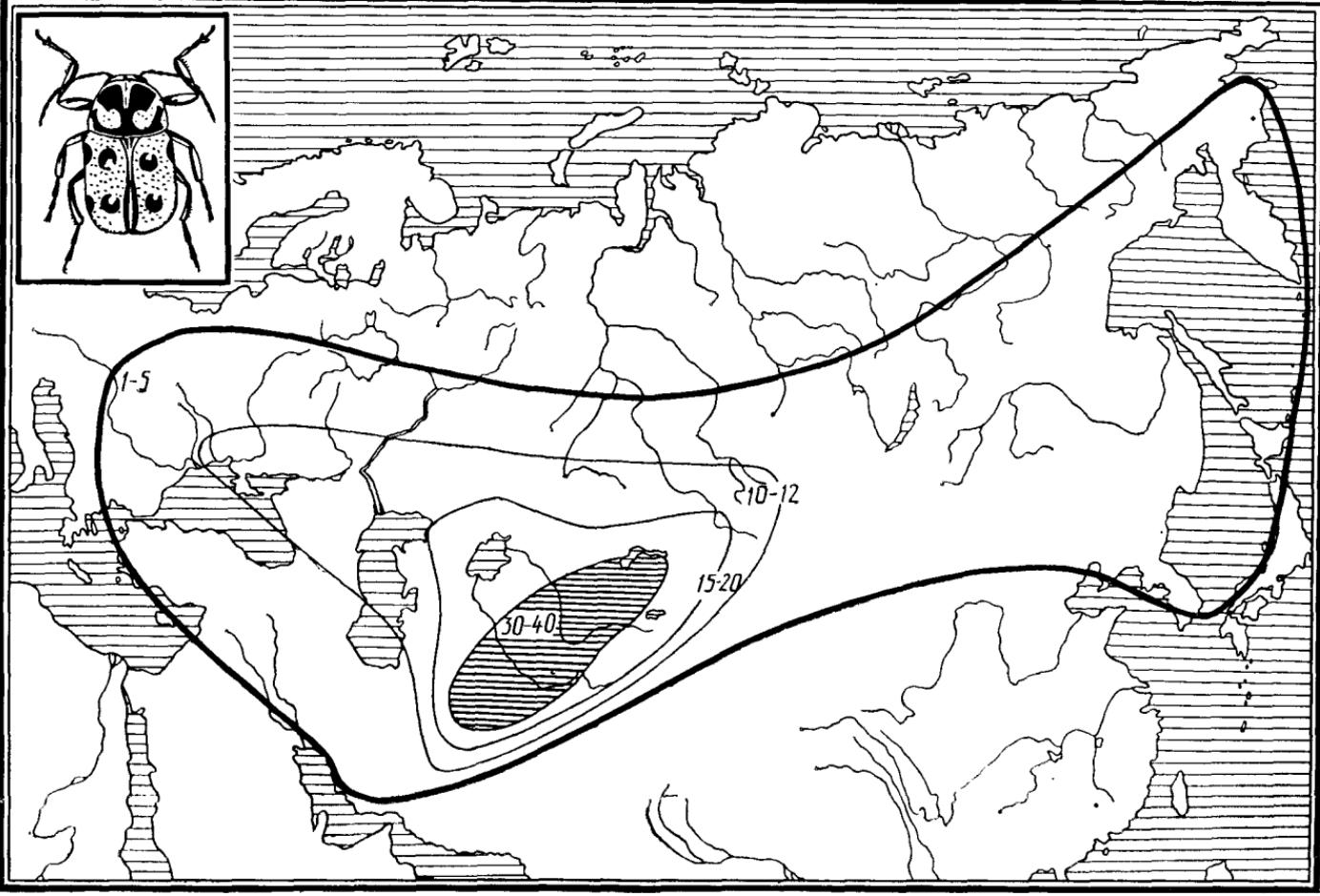


Рис. 35. Ареал подрода *Asionus* (скрытоглавы азиатские) рода *Cryptococephalus* (жуки-листоеды); цифрами обозначено число видов в отдельных частях ареала; очаг видового разнообразия заштрихован.

дественны. В условиях изоляции это различие закрепляется и в конце концов приводит к возникновению генетической самобытности популяции, т. е. к формированию самостоятельного вида. На это требуется много времени, и присутствие в одном районе большего, чем в других, количества видов определенного рода может расцениваться как показатель давности существования здесь его представителей.

Для хорошо изученных групп животных выявить центры видового разнообразия несложно. Однако эти центры не могут одновременно считаться и центрами происхождения их, т. е. родиной данных групп. Обнаруживая скопление большинства видов рода в какой-то стране, можно лишь предположить, что эта страна является его родиной и что отсюда началось расселение принадлежащих ему видов. Однако учитывая, что ареалы динамичны и что первичный ареал (т. е. центр возникновения) мог располагаться на территории, где уже не существует ни одного вида рассматриваемого рода, проблема однозначно решается только при наличии соответствующего палеонтологического материала. Но так как ископаемые данные представлены лишь случайными находками, а многие группы вообще неизвестны в ископаемом состоянии, приходится пользоваться косвенными сведениями, которые носят общий характер.

При сравнении очагов видового разнообразия обнаруживается, что они подразделяются на два типа. В одном из них большое количество видов сочетается с их однообразием. Это свидетельствует о недавнем и общем происхождении данных видов. Систематики объединяют такие виды в подроды или секции одного вида. Например, упомянутое выше обилие в Средней Азии видов рода *Cryptoscephalus* обусловлено тем, что здесь находится очаг развития подрода *Asionus*. К другому типу очагов развития относятся такие, где большая численность видов рода сочетается с их разнообразием. Эти виды принадлежат к различным подродам и секциям, родство между которыми весьма отдаленное. Иногда группы этих видов или даже отдельные виды не входят в состав того или иного подрода (секции), а нередко представляют собой весьма архаичные формы.

Систематическое разнообразие видов, их разнохарактерность, наличие архаичных форм свидетельствуют об относительной давности существования рода в определенной части его настоящего ареала. Многочисленность же видов при их гомогенности и доказанной генетической близости говорит лишь о том, что процесс видообразования в этом районе идет более интенсивно. Следовательно, очаг видового разнообразия подобного типа вряд ли может быть очагом происхождения рода. Необходимо подчеркнуть, что современные очертания ареалов не всегда были такими и многие черты прошлого распространения родов нельзя распознать, исходя из современного расположения видов, принадлежащих тому или иному роду. Только тогда, когда центры наи-



Рис. 36. Сокращение ареала бизона в Северной Америке:

жирная линия — граница прежнего ареала; точками обозначены современные резерваты (из У. Зедлага, 1972),

большей численности видов и наибольшего их разнообразия совпадают и есть основания полагать, что родовой ареал за время существования не подвергался регрессивным изменениям, очаг наибольшего видового разнообразия можно с известной достоверностью считать центром происхождения. Это будет *первичный центр видового разнообразия*.

Бывает, что все имеющиеся данные говорят о том, что современный очаг видового разнообразия не совпадает с первичным ареалом рода. Такое наблюдается в тех случаях, когда расселяющийся из первичного

центра вид попадает в условия среды, благоприятствующие процессу видообразования. Здесь предковая форма дает целый ряд новых форм (например, при попадании материковых видов на острова или равнинной формы в горные районы), и этот район также становится центром видового разнообразия — *вторичным центром развития*. Число видов рода в таких центрах нередко меньше, чем в первичных, но может быть и большим.

Ареал любого таксона (вида, рода и т. д.) в ходе своей истории может не только увеличиваться, но и сокращаться (рис. 36). Сокращение видового ареала на периферии ареала рода вызывает уменьшение последнего. Причиной этого может быть ухудшение условий существования. Однако при любом отклонении условий от нормы сокращение ареала не обязательно, так как параллельно изменению условий среды возможен процесс видообразования. Новые виды при морфологическом сходстве могут оказаться более стойкими или лучше приспособленными к сложившимся условиям среды. Так, очевидно, и происходило во время неоднократных процессов орогенеза, когда участки земной поверхности вместе с населявшими их организмами поднимались на большую высоту и оказывались в иных климатических условиях. Часть видов вымирала, будучи не в состоянии приспособиться к новым условиям. Другие же, наоборот, подвергались преобразованиям, которые в конце концов приводили к адаптивной радиации и появлению массы новых видов. Сокращения

ареала при этом не происходит, однако род «вышел из положения», в результате прогрессивного изменения, которое выразилось в увеличении общего числа видов и расширении экологической валентности.

Если сокращение ареала или полное вымирание вида наблюдается не на периферии, а в глубине его, это может привести к появлению лакун и даже к раздроблению ареала, т. е. к возникновению разорванных, дизъюнктивных ареалов.

Форма и размеры родовых ареалов определяются историей развития рода на протяжении ряда эпох. Изучение их важно для палеогеографических целей. Исследование дизъюнктивных родовых ареалов дает возможность выяснить существовавшие в прошлом связи между разделенными в настоящее время частями суши.

Чем выше ранг систематической единицы, ареал которой мы изучаем, тем более важны при этом данные палеогеографии и палеонтологии. Ареалы семейств, особенно древних, прошли настолько длинный путь развития, при котором прогресс сменился регрессом, что по нынешним их очертаниям практически невозможно судить ни о генезисе, ни об адаптациях семейства в целом. Здесь необходимы только прямые палеонтологические доказательства, и поэтому изучение ареалов семейств животных без привлечения ископаемых материалов лишено научной основы.

В самых общих чертах расширение и сокращение ареала можно представить несколькими схемами. Рис. 37, I отражает простой цикл расселения и отступания, сопровождающийся изменением конфигурации ареала. От первичного центра (*A*1) вид (род или другой таксон) расселяется, его популяции занимают все большую территорию (*2*, *3*, *4*). Затем начинается сокращение ареала (*5*, *6*) вплоть до современного его состояния (*B*7). Нетрудно заметить, что в этом цикле наблюдается перемещение ареала из района *A* в район *B*. Иногда продолжение простых циклов прогрессирует в одном направлении (рис. 37, II). Старые участки при этом последовательно теряются в результате вымирания группы животных, занимавших эти участки. Как указывает Ф. Дарлингтон, цикл расселения и сокращения группы может усложняться различным образом. При сокращении группа может разделиться и ее ареал станет разорванным (рис. 37, III).

Если расселяющаяся группа встречает на своем пути труднопреодолимую преграду, за ней может возникнуть самостоятельный цикл (рис. 37, IV). Такое возможно при случайном переселении части популяции через водное пространство на сушу. То же самое иногда происходит и при проникновении тропической группы далеко на север, когда наиболее холдоустойчивый член ее пересечет сухопутный «мост» между Азией и Америкой.

Циклы перемещения, по-видимому, имели место среди многих групп животных. Это доказывается палеонтологическими данными. Хорошо изучен цикл расселения представителей семейства

лошадей. Первые из них возникли в Северной Америке в начале третичного периода и отсюда начали расселяться в Евразию. В конце третичного периода лошади попали в Африку и Южную Америку, но Северная Америка на протяжении всего третичного периода продолжала оставаться центром эволюции и расселения семейства. Интересно, что волны переселенцев на других континентах постепенно угасали, не оставляя более высокоорганизованных потомков. Единственный современный род лошадь происходит из Северной Америки и отсюда расселился по Евр-

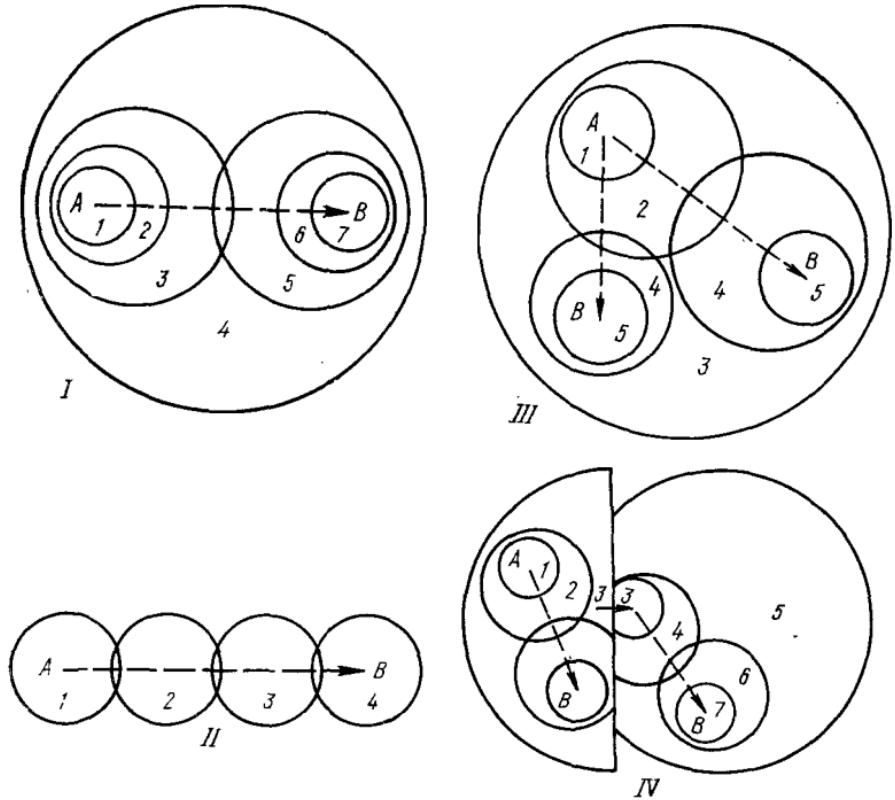


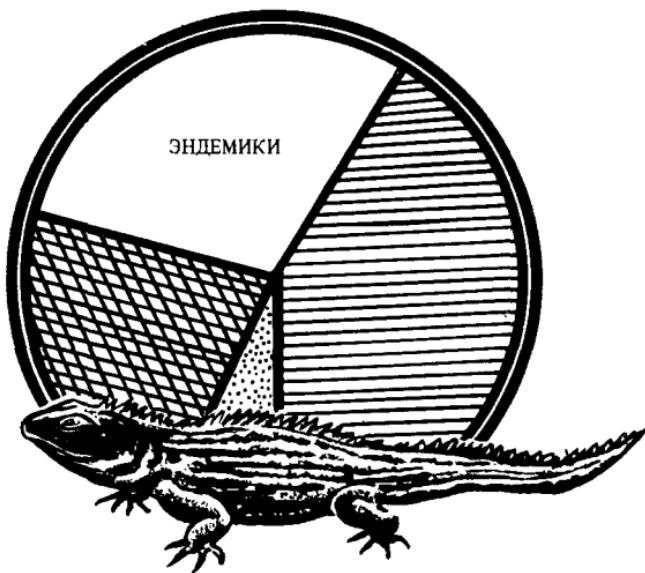
Рис. 37. Схема изменения циклов ареалов (из Ф. Дарлингтона, 1966): I — расширение и сокращение ареала с перемещением; II — последовательная смена простых циклов с перемещением в одном направлении; III — расширение и сокращение ареала, заканчивающиеся при отсутствии непрерывности расселения; IV — расширение и сокращение ареала при преодолении преграды.

зии, Африке и Южной Америке. В начале четвертичного периода в обеих Америках лошади вымерли. Имеющиеся там сейчас домашние породы лошадей были завезены из Европы уже в историческое время. Представители пяти подродов современного рода лошадей населяют (или населяли в доисторическое время) степи и саванны Азии, Европы и Африки.

Подобные примеры циклов расселения известны и для других наземных животных.

Итак, расселение является одним из признаков успеха вида в конкуренции с другими видами или их группами.

Учение
о фауне



ПОНЯТИЕ О ФАУНЕ

Фауна — исторически сложившаяся совокупность видов животных, обитающих в данной области и входящих во все ее биогеоценозы.

Фауна объединяет все виды животных той или иной области (района, местности), хотя они и входят в различные биогеоценозы. Так, фауна европейской части СССР на равных основаниях включает северного оленя, степного орла, щуку, бабочку-махаона, губку бадягу, в то время как местообитания их совершенно разные. Вместе с тем нельзя причислять к местной фауне виды, сознательно завезенные человеком и содержащиеся в зоопарках, аквариумах и т. д. Виды же, завезенные случайно, а также преднамеренно, но одичавшие или существующие без помощи человека, необходимо учитывать в составе местной фауны. К таким в первую очередь относятся вредители, попавшие из других стран или районов (колорадский жук в европейской части СССР, гессенская мушка в Северной Америке). Разумеется, при изучении истории фауны и путей ее формирования подобные виды приходится выделять в категорию заносных.

Итак, согласно определению, фауна включает все виды животных рассматриваемой территории. На практике, однако, ни в одном фаунистическом исследовании нельзя найти полного списка видов. Объясняется это двумя причинами. Первая из них заключается в огромном видовом разнообразии животных, населяющих даже небольшой и относительно однообразный в экологическом отношении район. Другая причина — недостаток специалистов-систематиков. Поэтому приходится ограничиваться исследованием одной или нескольких групп животных, благодаря чему возникли термины «орнитофауна» (фауна птиц), «ихтиофауна» (фауна рыб), «энтомофауна» (фауна насекомых) и т. п. В понятие фауны вкладывается не только систематическое, но и географическое содержание. Вот почему сам принцип ограничения должен быть географическим (фауна материка, острова, природного региона с разнообразными местными условиями), а не топографическим. К примеру, неправомерно говорить о фауне отдельного лесного массива, луга, озера, болота. Однако это делается, когда речь идет об уникальных участках, таких, как озеро Байкал.

Наряду с изучением фауны СССР в целом исследуются фауны республик или еще более дробных административных единиц. Иногда границы территории, на которой изучается фауна, диктуются практическими соображениями. И все же для фаунистического исследования необходимо выбирать территорию, имеющую естественные зоogeографические рубежи, если даже они и не очень четкие.

Фауна характеризуется определенными, свойственными только ей признаками, позволяющими сравнивать ее с другими фаунами. Самым важным признаком любой фауны является ее видовой состав. Каждое фаунистическое исследование начинается с учета видов, обитающих в пределах изучаемого района, т. е. с инвентаризации фауны. Количество видов, входящих в состав фауны, отражает ее богатство. Изучение видового состава фауны сколько-нибудь обширного района требует длительного времени и коллективных усилий со стороны многих специалистов. К примеру, фаунистические исследования европейской части СССР, начатые в XVIII в., продолжаются до настоящего времени. Если позвоночные животные уже достаточно хорошо известны и мы близки к исчерпанию их видового состава, то инвентаризация беспозвоночных еще не завершена. Пока нет даже простого перечня их видов. Отдельные группы насекомых изучены крайне слабо и известны не более чем на 20—40 %.

Сравнительный анализ видового богатства фаун показывает, что этот показатель тесно связан с величиной территории, занимаемой ими.

Существенным признаком любой фауны оказывается экологическая природа составляющих ее видов. Для фауны тропического леса характерно наличие большого количества видов, приуроченных в своем обитании к деревьям. С одной стороны, это лазающие формы млекопитающих, птиц, рептилий и амфибий, многих насекомых и других животных. С другой — виды, связанные с деревьями трофическими отношениями, как то: плодоядные формы, потребители листвы, потребители и разрушители древесины. Большинству животных тропической фауны свойственна круглогодичная активность. Фауне степей присущи другие экологические типы — животные бегающие и роющие, проводящие зиму в состоянии спячки, питающиеся жесткой травой, семенами злаков и др.

На основании изучения фаун и их сравнения делаются важные зоogeографические выводы. Как оказалось, главнейшей особенностью фауны являются ее связи с соседними, а также с более удаленными фаунами. Эти связи можно охарактеризовать показателями общности систематического состава фауны, которая обычно выражается в процентах. Однако нередко общие виды представлены местными формами — подвидами, или они (при небольшом количестве) заменяются близкородственными викарными видами. Подобные факты указывают на то, что,

сравниваемые фауны развивались на одной основе, в дальнейшем пути их развития разошлись. Сравнение фаун может быть проведено на уровне видов, родов и даже семейств. Последнее целесообразно при изучении различных крупных фаунистических регионов, к примеру тропиков западного и восточного полушарий.

Наряду с фаунистическими связями не менее существен учет еще одного важнейшего признака — степени самобытности фауны, выражающейся в наличии эндемичных видов или родов. Чем выше систематический ранг эндемиков, тем самобытнее фауна. Так, присутствие в составе фаун эндемичных отрядов и семейств отражает длительность развития фауны в условиях изоляции. В то же время наличие только эндемичных видов, а тем более подвидов, свидетельствует об относительной молодости фауны и прочных связях ее с другими фаунами. Примером древней и самобытной фауны служит фауна Австралийской области, в составе которой насчитывается 8 эндемичных семейств млекопитающих (сумчатые) и не менее 3 эндемичных семейств птиц, не считая большого количества эндемичных родов всех классов позвоночных животных. Самобытна и фауна Неотропической области. На территории Южной Америки обитают представители многих эндемичных семейств (12 из них млекопитающие, 26 — птицы), множество родов рептилий, амфибий, насекомых и т. д. Вместе с тем в пределах Голарктического царства, куда относится и фауна СССР, всего несколько эндемичных семейств позвоночных животных, хотя эндемичных родов немало. В целом голарктическая фауна значительно беднее и менее оригинальна, чем упомянутые выше.

Перечисленные признаки свойственны любой фауне.

СТРУКТУРА ФАУНЫ

Каждая фауна обладает определенной систематической структурой, иначе говоря, специфичным распределением видов между родами, семействами и более высокими систематическими единицами. Для суждения о структуре фауны и последующего сопоставления ее со структурой других фаун необходимо иметь большой объем данных по всем группам животных. Из-за неполноты фаунистических списков, особенно по беспозвоночным животным, приходится оперировать лишь отдельными наиболее изученными группами, чаще всего млекопитающими, птицами и пресноводными рыбами. Но даже и эти данные представляют собой большую ценность.

Структура фауны познается не только через количественное соотношение различных систематических единиц. Серьезное значение имеет также географический анализ ее, т. е. установление сходства и различий в распространении входящих в нее видов. Виды, отличающиеся сходным распространением, пред-

ставляют географические элементы фауны. Соответственно характеру распространения эти элементы носят определенные названия: северные, южные, западные, восточные. Такие названия пригодны для географического анализа фаун лишь ограниченных территорий. Если же рассматриваются ареалы видов той или иной фауны в целом, то наименования географических элементов будут другими. Для характеристики особенностей распространения элементов фауны Средней Азии О. Л. Крыжановский (1975) использовал термины: эндемичные, субэндемичные, средиземноморские, среднеазиатские, нагорноазиатские, палеарктические и т. д. В зоогеографической литературе широко применяются термины: европейско-сибирский, восточно-сибирский (ангарский), центрально-азиатский, бореальный и др. Термин «заносные», или «адентивные элементы», означает, что данные виды натурализовались благодаря заносу извне и не являются единой географической группой.

Таким образом, географический анализ фауны дает представление о типе распространения входящих в нее видов. Но для познания фауны этого мало. Необходимо выяснить вероятное происхождение видов, как они попали в состав фауны и как происхождение каждого из них оказывается на распространении. Ответы на данные вопросы дает исторический (или генетический) анализ фауны. Он базируется на изучении ареалов не только видов, но и родов. При проведении его требуется прежде всего решить вопрос, какие элементы фауны возникли в пределах изучаемой территории и какие попали в результате расселения из других центров. Первые получили название *автохтонных* элементов, вторые — *аллохтонных*.

Нередко бывает так, что автохтонные виды относятся к аллохтонным родам. К примеру, виды, сформировавшиеся в условиях островной изоляции, являются для фауны данного острова автохтонными. Но род, представитель которого проник на остров и дал там начало формированию эндемичных автохтонных видов, имеет широкий ареал и происходит из других частей земного шара.

Как только будет доказана автохтонность того или иного вида, следует выяснить, когда он возник, поскольку вопрос, откуда он проник, отпадает (он образовался на месте). Для решения данной проблемы нужны сведения об экологическом соответствии автохтонного вида современной обстановке. Еще лучше иметь палеонтологические материалы.

Что касается аллохтонных видов, необходимо установить, откуда они проникли, когда вошли в состав фауны, какими путями совершилось их продвижение. Подобные вопросы требуют изучения ареалов и их динамики. Это позволит определить направление миграции аллохтонного вида. Для молодых фаун, сформировавшихся на территории, освободившейся от покровного оледенения, вопрос, из каких центров и каким путем про-

ники те или иные виды, имеет очень важное значение. Решить, когда аллохтонные виды вошли в состав фауны, можно при сопоставлении сведений о распространении их с данными исторической геологии. К. Линдрот (1949), изучавший фауну насекомых Фенноскандии (Скандинавия), обнаружил, что многие виды ее приурочены к возвышенностям, которые, видимо, не покрывались льдом, и распространены там узко локально. Из этого Линдрот сделал вывод, что изучаемые виды поселились на возвышенностях еще до оледенения и пережили события плейстоцена в «убежищах». В молодой (в целом) фауне Скандинавии они являются самыми древними. Решить вопрос, откуда произошло вселение, можно с помощью примера, описанного выше (овсянка-дубровник в Европе), т. е. нужны прямые свидетельства о расселении вида в течение многих десятилетий.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФАУН

Изучение структуры фауны является первым этапом ее исследования. Но этого недостаточно, чтобы понять ее особенности и в дальнейшем судить о фауногенезе. Специфика одной фауны, ее отличия от других становятся очевидными только при сравнении их структур. Для сравнения обычно берутся соседние фауны; в отдельных же случаях требуется сравнение и удаленных фаун. Необходимым условием такого рода исследований является примерно равная степень изученности сравниваемых фаун, хотя это не всегда соблюдается из-за неполноты фаунистических сведений.

Сравнительный анализ начинается с изучения списков видов локальных фаун. При этом обращается внимание на качественные отличия, т. е. на таксоны (виды, роды и т. д.), которые присутствуют лишь в одной из сравниваемых фаун. Количество видов (или других таксонов), характерных только для одной локальной фауны, и служит показателем ее специфики.

Наличие или отсутствие конкретных таксонов, а также их количество в данной фауне можно наглядно отразить с помощью гистограмм, как это представлено на рис. 38, где показано процентное соотношение числа видов в подсемействах жуков-листоедов двух фаун — Центральной Европы и Японии. Эти фауны, несмотря на их удаленность друг от друга, являются палеарктическими, т. е. относятся к одному крупному фаунистическому региону. Тем не менее при сравнении гистограмм видно, что фауна Японии включает больше подсемейств, причем таких, которые характерны уже для тропиков, в частности для фауны Индо-Малайской области. Как видно из гистограмм, общим для обоих регионов является лишь одно доминирующее подсемейство, так что разница в специфике фаун выступает достаточно четко.

Подобные анализы удобны тем, что позволяют выявить доминирующие таксоны. Зная их экологические характеристики, в первую очередь отношение к климату и пищевую специализацию, можно судить о типе фауны.

При сравнительном анализе большое значение имеет определение степени общности и различия между двумя фаунами. Более точно это можно установить с помощью количественных методов. Для математического выражения степени сходства фаун двух районов предложен ряд формул.

Наиболее часто применяется формула Жаккара, по которой определяют коэффициент общности (K), выражаящийся в процентах:

$$K = \frac{C \cdot 100}{(A+B)-C},$$

где C — число видов, общих для обеих фаун; A , B — число видов соответственно в I и II фауне.

Используется также формула Съеренсена:

$$K = \frac{2C}{A+B}.$$

Оба коэффициента в общем однотипно отражают степень сходства фаун сравниваемых районов.

Можно применять и другие показатели, как, например, индекс различия фаун.

Все эти показатели Ю. А. Песенко (1982) рассматривает в работе, посвященной принципам и методам количественного анализа в фаунистических исследованиях.

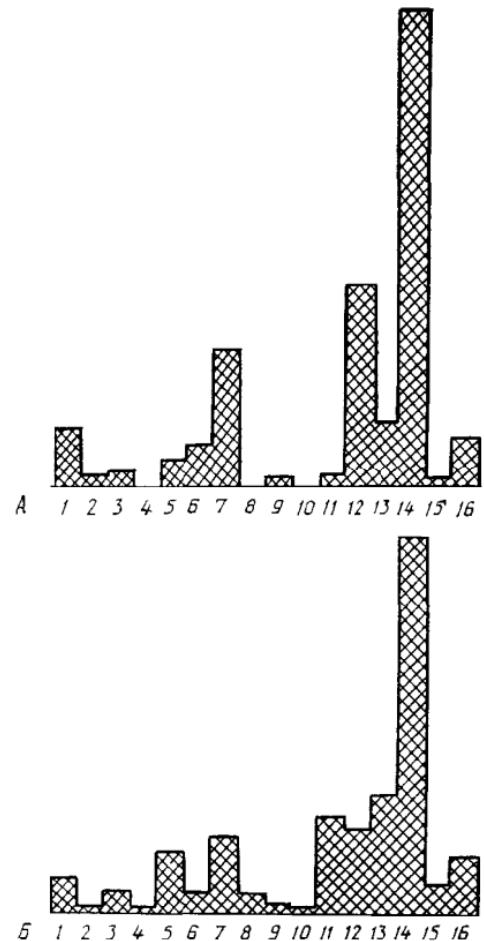


Рис. 38. Гистограмма, иллюстрирующая соотношение видов в подсемействах жуков-листоедов в фаунах Центральной Европы (A) и Японии (B):

1 — Donaciinae; 2 — Orsodacninae; 3 — Zelugophorinae; 4 — Megalopodinae; 5 — Criocephalinae; 6 — Clytrinae; 7 — Cryptocephalinae; 8 — Chlamisinae; 9 — Lamprosomatinae; 10 — Synetinae; 11 — Eumolpinae; 12 — Chrysomelinae; 13 — Galerucinae; 14 — Alticinae; 15 — Hispinae; 16 — Cassidinae.

ЭНДЕМИЗМ

Одной из важнейших особенностей фауны является эндемизм. Эндемичными систематическими единицами называются виды, роды и другие таксономические единицы, которые встречаются только в какой-то определенной области и нигде более. В силу этого эндемики представляют специфический компонент любой фауны и абсолютно отличают ее от других фаун. Если более широко распространенные виды указывают на связи между фаунами, то эндемики резко отличают их друг от друга.

Количество эндемиков в различных фаунах неодинаково. Наиболее высок процент эндемизма в островных фаунах, а на континентах — в районах с сильно расчлененным рельефом, т. е. в горных странах. Причина в том, что географическая изоляция — необходимое условие процесса видообразования.

Все признаки вида подвержены географической изменчивости. Если какая-то часть популяции при расселении попадает в изолированные условия (залет птиц или насекомых на остров, пересечение горного хребта и попадание в долину и т. п.), то в ней сохраняется не весь набор генов. Появившийся изолят, если не вымрет при неблагоприятных условиях, становится совершенно независимым от родительской популяции. Естественно, отбор в локальной популяции, изолированной от непрерывного потока генов других популяций, будет идти своим путем. В результате произойдет генетическая перестройка популяции и возникнет новый дочерний вид, который успешно займет другую экологическую нишу. Если эта ниша окажется новой адаптивной зоной, то начнется лавинообразный процесс видообразований, который будет продолжаться до тех пор, пока вся зона благодаря адаптивной радиации не заполнится новыми видами. Так случилось с первыми рыбами семейства цихлид в африканских озерах и с первыми птицами-цветочницами на Гавайских островах. Все они — строгие эндемики (Майр, 1968).

Чрезвычайно развит эндемизм в горных фаунах. Здесь в определенных частях родового ареала образуются скопления видов (Лопатин, 1971). Так, широко распространенный род жуков-жужелиц *Carabus* на равнинах европейской части СССР представлен 30 видами, а в горах Средней Азии — сотней видов, и все они эндемики.

Для образования эндемичных видов требуется не только географическая изоляция, но и продолжительное время. Длительное и непрерывное развитие фауны благоприятствует возникновению новых видов, в то время как быстрые изменения условий существования, наоборот, ведут к вымиранию одних и расселению других. Обилие эндемиков отражает длительность развития фаун.* Поэтому в тех частях земного шара, где экологическая

* В известной мере и большое количество эндемичных видов из неэндемичных родов также может говорить о возрасте фауны.

обстановка существенно не изменялась с третичного периода, сохраняется большое количество автохтонных эндемичных видов. Примером могут служить влажные экваториальные леса Южной Америки, Западной Африки или Юго-Восточной Азии. За время непрерывного развития этих фаун в них успели обособиться не только эндемичные виды, но и роды, и даже семейства животных. Наоборот, молодые фауны, сформировавшиеся в областях, недавно освободившихся от четвертичного оледенения (север Европы или Северной Америки), практически не содержат сколько-нибудь значительного количества эндемиков или они достигают лишь подвидового ранга.

Различия между эндемичными и неэндемичными компонентами фауны не абсолютны. В большинстве фаун есть так называемые *субэндемики*, или почти эндемичные таксоны (роды, виды). Например, в фауне Африки (Эфиопская область) такие широко распространенные роды, как страус, антилопа-орикс и ряд других, имеют своих представителей в Аравии, т. е. за пределами собственно Эфиопской области. Фауна насекомых Средней Азии включает много видов, ареалы которых только частично выходят за пределы своего региона, чаще всего в Южное Закавказье. Это субэндемичные для среднеазиатской фауны виды.

Уровень эндемизма в разных фаунах различен. В фауне Австралии, например, 8 эндемичных семейств сумчатых млекопитающих и не менее 100 эндемичных родов птиц (из 270). В фауне Неотропики (Южная Америка) 17 эндемичных семейств млекопитающих (80 % эндемичных видов) и 26 эндемичных семейств птиц (78 % эндемичных родов). В то же время фауна всей внетропической Евразии (Палеарктика) имеет лишь по одному эндемичному семейству млекопитающих и птиц.

В историческом смысле можно говорить о прогрессивном и реликтовом эндемизме.

Прогрессивными эндемиками (неоэндемики) считаются виды или роды, возникшие в фауне недавно и еще не распространившиеся за пределы ее территории. Это молодые новообразования. Они незначительно отличаются от остальных видов этого же рода. Между ними и другими видами, обитающими на одной территории, существуют легко различимые связи. Часто прогрессивные эндемики образуют группы близкородственных видов. Их экологические требования соответствуют окружающим условиям среды.

К реликтовым эндемикам (палеоэндемики) относятся животные, ареал которых в прошлом был гораздо больше, а в настоящее время они сохранились лишь на отдельной территории. Реликтовые эндемики (их иногда называют консервативными) занимают в фауне, как правило, изолированное положение. Близкородственных видов у них нет, они систематически обособлены. Реликтовые эндемичные роды часто включают лишь несколько или всего-навсего один вид (монотипичные роды). Экологич-

ская обстановка их «устраивает» относительно. Конечно, если бы она полностью не отвечала их потребностям, они бы давно вымерли. Однако распространение этих видов в ареале носит пятнистый характер, они узко локальны и связаны с ограниченными биотопами. Наличие в фауне реликтовых эндемиков говорит о том, что благоприятная для них обстановка сохраняется длительное (в геологическом смысле) время, пусть даже на небольшом пространстве. Замечательным примером реликтового эндемизма служит гаттерия *Sphenodon punctatus* — единственный представитель семейства клинозубых *Sphenodontidae*, отряда клювоголовых *Rhynchocephalia* рептилий, живущая в Новой Зеландии. Для консервативных эндемиков высокого ранга нередко характерно дизъюнктивное распространение. В качестве типичного примера можно привести распространение лягушек семейства *Leiopelidae* (гладконогие), куда входят 2 вида — гладконог *Ascaphus truei* и лиопельма *Liopelma hochstetteri*. Каждый из них выделяется в самостоятельный род. По геологическому возрасту гладконогие лягушки — самые древние из бесхвостых земноводных. Ископаемые представители семейства известны из верхнеюрских отложений.

ВОЗРАСТ ФАУНЫ

В состав любой фауны входят элементы, различающиеся не только по географическому распространению, но и по возрасту. Часть из них, как уже говорилось, сформировалась на месте, другие попали в фауну в результате расселения из первоначальных центров, но все они возникли в различные эпохи истории земного шара. В связи с этим важно установить возраст вида или рода (т. е. время возникновения его как вида, рода и т. п.) и время включения его в состав данной фауны. Если вид относится к автохтонам, ответ на первый вопрос одновременно станет ответом и на второй. Для аллохтонных видов проблема решается по-другому. Вид может быть очень древним по происхождению, но в состав изучаемой фауны мог войти недавно, в процессе расселения из первичного очага. Определить абсолютный возраст его удается редко и то при наличии палеонтологического материала. Для большинства же животных этого материала нет. Зоogeографические данные также могут служить косвенными доказательствами древности или молодости вида. Допустим, какой-то вид встречается на материке и на островах близ него. Если этот вид не способен преодолеть водные рубежи, значит расселение его происходило еще до отделения острова от материка. Если к тому же имеются убедительные геологические сведения относительно материкового происхождения острова и известно время этих связей, считается, что возраст вида старше возраста острова, т. е. вид существовал до того, как произошло обособление части его ареала. С другой стороны, на материке и

на острове обитают разные виды одного рода. Следовательно, можно предположить, что их общий предок существовал до нарушения связи между разделенными ныне частями родового ареала и что оба они моложе возникшей преграды, так как процесс эволюции обособил виды-потомки уже в условиях географической изоляции.

На этих представлениях базируется теория бывших материальных соединений. По этой теории, наличие близкородственных таксонов (родов, семейств) на различных материках является доказательством того, что эти материки в прошлые геологические эпохи представляли единое целое. Данная теория не всегда согласуется с фактами распространения животных, принадлежащих к разным классам и отрядам, и поэтому в своей крайней форме часто отвергается. Но совсем не обязательно предполагать существование широких континентальных связей. Достаточно допустить, что ширина водных преград в прошлом была меньше, чем в настоящее время, а такое весьма вероятно и даже может быть доказано. Ведь вековые колебания уровня Мирового океана никем не отвергаются. Значит, при понижении его хотя бы на 200 м на месте проливов образуется суши, и животные могут расселяться по сухопутным перешейкам. Таков, к примеру, наиболее реальный путь расселения живых организмов Азии на Зондские острова или в Северную Америку через бeringийское соединение.

Если абсолютный возраст вида нельзя установить с полной достоверностью, то относительный возраст нередко можно определить по степени его примитивности или, наоборот, эволюционной продвинутости. Примитивность или систематическая обособленность вида доказывает его относительную древность. Однако выяснение абсолютной или относительной древности вида еще не решает вопроса о времени включения его в состав той или иной фауны. Вид, древний по возрасту, может быть недавним вселенцем в данную фауну. При изучении истории фауны главное внимание обращается на «возраст присутствия» некоторых видов в ее составе. С известной достоверностью время включения в фауну может быть установлено по ряду экологических показателей. В частности, заслуживает рассмотрения положение вида в ландшафте.

Как правило, в фауне обычно выделяется несколько категорий видов в зависимости от степени соответствия их современным экологическим условиям, а значит, и от относительной давности пребывания их в составе данной фауны. Это прогрессивные, консервативные и реликтовые элементы.

Для прогрессивных видов фауны современные условия среды благоприятны; численность их высока, а границы ареала имеют тенденцию к расширению (признаки биологического прогресса). К ним относятся, с одной стороны, уже упоминавшиеся прогрессивные эндемики, возникшие недавно в пределах территории,

занятой фауной. Они еще не успели расселиться на большее пространство (почему и считаются эндемиками) или даже не имеют шансов на это. Примером последнего являются многочисленные высокогорные виды рода *Oreomela* (бескрылые альпийские жуки-листоеды), сформировавшиеся в альпийской зоне Средней Азии, где условия столь специфичны и резко отличаются от условий межгорных впадин, что возможности для расселения практически ничтожны. В результате каждый хребет населен своими эндемиками.

С другой стороны, прогрессивные элементы представлены аллохтонными видами, недавно проникшими в область, занятую фауной, и находящимися в процессе расширения ареала. Это, например, неоднократно упоминавшиеся овсянка-дубровник и заяц-русак в европейской части СССР, индийский скворец-майна в Средней Азии, канареечный выюрок в Западной Европе и др.

К консервативной категории, как правило, относится преобладающее большинство видов любой фауны, находящихся в относительном равновесии с условиями существования. Ни признаков угасания, что выражалось бы в сокращении ареала, ни признаков экспансии — расширения ареала — консервативные элементы не проявляют. Численность их популяций колеблется около какой-то средней величины; они являются устойчивыми компонентами основных биоценозов и хорошо приспособлены к различным местообитаниям. Несмотря на «стаж» пребывания в составе фауны, эти виды в настоящее время успешно развиваются.

Реликтами считаются виды (или роды), уже прошедшие эпоху расцвета и сократившие или сокращающие ареал. Современные условия существования не совсем соответствуют их экологическим требованиям — это основной фактор, определяющий выделение реликтовых форм. Процветание последних сегодня невозможно, о чем свидетельствует уменьшение численности их популяций и отступление от прежних границ ареалов.

Реликты могут быть и очень древними по своему абсолютному возрасту (гаттерия) и более молодыми (так называемые ледниковые реликты — заяц-беляк в Центральной Европе). Молодые реликты остаются в чуждых для них лесных формациях со времени одной из стадий четвертичного оледенения.

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ И КОМПЛЕКСЫ

Любая фауна представляет собой сложное образование и является результатом долгого исторического развития, в процессе которого имели место как дифференцировка автохтонных видов, так и внедрение иммигрантов из других фаун. На каждом историческом этапе фауногенеза она слагается из видов, наибо-

лее приспособленных в данное время к соответствующим эколого-географическим условиям. Иначе говоря, состав фауны — это результат оптимизации приспособлений к условиям среды, а также биопродуктивности и конкурентоспособности слагающих ее видов.

В 1938 г. советский зоолог и зоогеограф Б. К. Штегман разработал представление о фаунистическом комплексе, который характеризовал как совокупность видов, возникших в одной и той же области и обладающих рядом общих приспособлений к экологическим условиям породившей их области. В последнее время большое признание получило определение О. Л. Крыжановского и Я. И. Старобогатова (1974), согласно которому каждый фаунистический комплекс представляет собой совокупность видов, сформировавшихся в единый отрезок времени на единой территории (акватории) в условиях единого ландшафта. Следовательно, члены комплекса характеризуются общностью центра происхождения и истории, а также основных экологических требований и биоценотических связей. И хотя ареалы разных видов фаунистического комплекса различны по форме и площади, основное ядро животных компонентов комплекса, как правило, тесно связано с той территорией или акваторией, где развит данный биоценоз. Поэтому многие комплексы носят зональный характер (например, таежный, степной и т. д.).

Зарубежные зоогеографы, признавая правильность и целесообразность выделения фаунистических комплексов, дают им другие названия. Так, Делаттин (1967) фаунистический комплекс называет кругом фаунистических элементов, подчеркивая, что все элементы (виды), относящиеся к одному кругу (комплексу), обладают расположеннымми вокруг одного ядра ареалами, причем ядро соответствует центру происхождения конкретных видов. К периферии число видов уменьшается. В некоторых зонах фаунистические элементы, относящиеся к разным кругам, живут рядом друг с другом. Однако «чужеродные» фаунистические элементы никогда не могут внедриться в ядро другого круга.

Виды одного фаунистического комплекса обладают общими экологическими чертами, проявляющимися в сходности адаптаций. Делаттин отразил это положение путем выделения соответствующих фаунистических элементов трех биохоров — арбореали (леса, луга и другие гумидные биотопы), эремиали (пустыни и сухие степи) и ореотундрави (тундра и высокогорья). В отличие от фаунистических комплексов Штегмана и флористических — М. Г. Попова, характеризующихся общностью центра происхождения, круг фаунистических элементов Делаттина имеет ядро, не совпадающее территориально с центром образования соответствующих элементов. Возможно, это отличие объясняется тем, что Делаттин особенно тщательно анализировал наземную фауну Голарктики, испытавшую влияние четвертич-

ного оледенения, при котором произошли многочисленные перемещения ареалов. Поэтому он утверждает, что ядра кругов фаунистических элементов совпадают с ледниками убежищами (рефугиумами), где многие виды пережили события ледникового периода, но на большей части своего древнего ареала погибли. Критериев же для выявления первоначальных центров возникновения для большинства видов нет.

ГЕНЕЗИС ФАУНЫ

Каждая фауна имеет свою историю. Формирование фауны, или фауногенез, продолжается очень длительное время, измеряемое иногда целыми геологическими периодами. Те виды и группы животных, которые живут в настоящее время на той или иной территории, могут быть весьма отдаленными потомками других животных, давно вымерших либо больше не встречающихся в каких-то частях Земли. Описанием процесса зарождения и смены фаун занимается генетическая, или историческая, зоогеография. Для того чтобы ее выводы и заключения были достоверными, необходимо привлечь целый арсенал прямых и косвенных доказательств смены комплекса видов животных во времени и пространстве. Лучшую опору для познания прежнего облика фауны дают ископаемые находки. Они и являются прямыми доказательствами пребывания какого-нибудь вида в составе изучаемой фауны в определенный период ее развития. Примерами могут служить находки скелетов мамонта в Сибири или окаменевших костей динозавров в Монголии.

Но такие находки редки, а многие группы животных не сохраняются в ископаемом состоянии вообще. При отсутствии палеонтологических материалов характер фауногенеза устанавливается по данным исторической геологии, палеогеографии, эволюционного учения. Большую пользу приносят также и собственные зоогеографические сведения о дизъюнкциях ареалов, эндемиках и реликтах. Все эти данные относятся к косвенным доказательствам фауногенеза.

Проанализировав способы зарождения и развития фаун на основе прямых и косвенных доказательств, Э. Майр (1965) предложил различать 5 типов, или способов, фауногенеза.

Автохтонная адаптивная радиация предусматривает активный процесс видеообразования на основе первоначально небольшого количества видов-основателей, причем в географически изолированных районах. В процессе дивергенции и дифференцировки эти виды могут давать начало многим видам, а затем и более высоким таксонам (родам, семействам). Таким путем возникла богатая фауна сумчатых млекопитающих Австралии, птиц и наземных моллюсков Гавайских островов и др. Вновь образующиеся таксоны заполняют свободные экологические ниши островов, архипелагов и даже изолированного материка —

Австралии. Последний факт не совсем обычен, поскольку и на таком большом острове могли возникать временные барьеры, так что географическая изоляция и активное видообразование здесь имели место.

Повторяющаяся или непрерывная колонизация из одного источника — тип формирования фауны на островах, когда колонисты попадают с одного материка. Расстояние до материка принципиального значения не имеет, если время колонизации не ограничено. Подобным образом произошло заселение вулканических Галапагосских островов только из Южной Америки. Возможно, таким же образом заселялся и Мадагаскар обитателями Африки. Ведь его фауна носит в общем выраженный африканский характер. Подобный путь формирования фауны обычен и для некоторых озер, связанных единой речной сетью.

Повторяющуюся или непрерывную колонизацию из нескольких источников как форму фауногенеза следует считать наиболее обычной. Именно таким образом складывались фауны большинства регионов Земли. К примеру, в Африке различают автохтонные группы гондванского происхождения, а также группы, вышедшие из Южной Америки, южноазиатские и европейские группы животных. Время вселения этих групп в африканскую фауну, естественно, разное: группы южноамериканского происхождения могли попасть на африканский материк только в меловом периоде (130 млн лет назад), а европейские — только в плейстоцене (2—2,5 млн лет назад). В островных фаунах иногда сочетаются формы, проникшие из разных, иногда прямо противоположных источников. Подобное можно наблюдать на островах Южной Атлантики (острова Св. Елены, Вознесения и др.), где в составе фауны есть вселенцы из Африки и Южной Америки.

Слияние двух фаун, территориально изолированных друг от друга эффективными барьерами, в одну (после исчезновения барьеров) — сравнительно не часто встречающийся тип фауногенеза. Хоть он и кажется простым, но внедрение видов одной фауны в другую и наоборот, когда это касается фаун, господствующих на обширных территориях, осуществляется с большим трудом из-за отсутствия свободных экологических ниш и ожесточенной конкуренцииaborигенов. Теоретически при таком типе фауногенеза обе фауны должны взаимно обогащаться, но сохранять свою индивидуальность. В качестве примера Майр приводит процесс формирования орнитофаун Центральной Америки и архипелагов восточной части Индонезии (Сулавеси, Ломбок, Тимор и другие острова). Если же исчезают барьеры, разделяющие фауны, которые занимают небольшие площади, они объединяются в одну фауну без особых осложнений. К примеру, озеро Виктория (Центральная Африка) в квартере в промежутках между влажными периодами за счет частичного усыхания разделялось на многочисленные мелкие озера. Во время самостоятельного существования этих озер населявшие их фауны разви-

вались независимо друг от друга, что и привело к появлению в каждом из них самостоятельных видов. При любом же новом увлажнении климата озера объединялись в одно. Следовательно, современная фауна Виктории является результатом слияния нескольких фаун.

Приспособление к специальному местообитанию, как особый тип фауногенеза, представляет собой видоизменение второго, а возможно, и третьего типа, поскольку вследствие колонизации из одного или из нескольких источников происходит естественный отбор с последующей вспышкой видообразования в специфических условиях (в океанических впадинах, глубоких пещерах, на изолированных горных вершинах и т. д.), что приводит в конце концов к образованию оригинальных фаун.

Нужно подчеркнуть, что фауны большей частью формируются не по какому-то одному типу, а вследствие сочетания некоторых из них. Иногда после колонизации из одного или нескольких источников происходит сильная дифференциация потомков переселенцев, принимающая характер адаптивной радиации. Так, по всей вероятности, осуществлялся фауногенез в Австралии, где в меловом периоде произошло повторное вселение млекопитающих либо из Южной Америки (через Антарктиду), либо из Южной Азии. Переселенцами были примитивные сумчатые. Затем в миоцене или плиоцене (от 27 до 10 млн лет назад) из Азии в Австралию проникли плацентарные звери — водяные мыши. Сумчатые успешно прошли путь адаптивной радиации, а водяные мыши слабо подвергались этому процессу. Адаптивную радиацию после вселения извне претерпели и птицы Гавайских островов, Галапагосского архипелага. Однако адаптивная радиация при продолжающейся колонизации может и не произойти, поскольку новые колонисты не допускают дифференциации ранее вселившихся видов.

Различные систематические группы животных в рамках одной и той же фауны могут формироваться разными путями. Так, в Австралии фауна сумчатых зверей образовалась путем автохтонной адаптивной радиации потомков колонистов, в то время как фауна птиц — в результате повторявшейся колонизации из азиатского источника. Причем слабая дифференцировка австралийских птиц не позволяет полагать, что они возникли в результате адаптивной радиации.

Следует отметить, что адаптивная радиация чаще имеет место среди тех групп животных, которые не могут пересекать морские проливы (многие звери, амфибии, строго пресноводные рыбы). Непрерывная колонизация осуществляется у хорошо лежащих животных (птицы, летучие мыши).

Адаптивная радиация может вызвать разные последствия эволюционного плана. Так, если она происходила в крупных центрах развития господствующих групп животных (в первую очередь в таких, как Южная Азия), то главную роль в ней играл

интенсивный отбор и борьба за существование. В таких случаях адаптивная радиация носит прогрессивный характер. На изолированных же материках типа Австралии или на архипелагах адаптивная радиация достигается дивергентным развитием небольшого числа древних колонистов (это возможно благодаря отсутствию конкуренции) и носит консервативный характер.

Подобные примеры показывают, что фауногенез не является совокупностью случайных актов, обусловленных такими явлениями, как расселение, миграции, эволюционные события на видовом уровне. Данный процесс определяется биологическими особенностями и адаптивными тенденциями крупных систематических групп. Это убедительно показал Ю. И. Чернов (1980, 1984) на конкретном примере фауногенеза в условиях евразиатской тундры.

Каждая фауна, как было показано выше, представляет собой более или менее разнородное (гетерогенное) образование. Элементы ее различны по систематическому положению, географическому происхождению, возрасту и даже в какой-то степени по экологии. Процесс формирования фауны является процессом объединения разнородных элементов в единый комплекс. В дальнейшем эти элементы развиваются сопряженно на каком-то пространстве. Большое значение в данном процессе имеет то, что пространство, которое служит ареной формирования фауны, также неоднородно. В одних случаях — это новая территория, не заселенная животными (новообразовавшийся остров; область, освободившаяся из-под покровного оледенения, и т. п.), в других — пространство, заселенное с давних пор. В первом случае вся фауна образуется за счет аллохтонных элементов — мигрантов. Какими они будут, зависит от набора видов на соседних территориях и от их способностей к расселению, от сходства среды на новой и окружающих территориях и т. д. Приведенный ранее пример с заселением острова, опустошенного извержением вулкана Кракатау, наглядно иллюстрирует это положение. То же относится и к формированию фауны европейского севера по прошествии четвертичного оледенения. Очевидно, первыми здесь расселялись «случайные» виды, оказавшиеся наиболее вагильными, но они не образовали устойчивого комплекса, хотя и играли какое-то время доминирующую роль, не встречая конкуренции со стороны медленно и постепенно продвигающихся видов. В дальнейшем же сформировалась прочная совокупность видов, между которыми установились тесные биоценотические связи. Эти виды приобрели статус прогрессивных элементов фауны и оставались таковыми до тех пор, пока не возникло относительное равновесие их с окружающей средой. Затем они переходили в категорию консервативных.

При этом нужно сказать, что поскольку с каждой из соседних территорий мигрирует, естественно, не вся фауна, а отдельные ее представители, вновь образующаяся фауна сразу же ока-

зываются разнородной, даже если источник ее формирования единый. Это объясняется тем, что не все виды обладают одинаковой вагильностью, скоростью расселения и, следовательно, не все тут же укореняются на новой территории. Поэтому в иных условиях создается другая фауна, состав которой беднее, чем исходной. Так, на север европейской части СССР в конце ледникового периода попало немало видов из стран, не подвергавшихся оледенению, тем не менее многие виды сюда так и не смогли проникнуть (например, реликтовые формы).

Новая фауна по отношению к моменту ее формирования будет молодой, несмотря на то, что виды, вошедшие в ее состав, могут иметь возраст гораздо более древний. Но молодость фауны не обязательно предполагает ее бедность. Это зависит от источников формирования. Если таких источников несколько и каждая из фаун, расположенных по соседству, достаточно богата, на новой территории образуется крайне смешанная фауна с богатым набором видов. Примером молодой фауны является фауна Скандинавии, сложившаяся в послеледниковое время на территории, которая освободилась после таяния и отступания ледника. Палеонтологические остатки, а также анализ современных ареалов показывают, что заселение этой территории шло волнообразно, а переселенцы поступали сюда с разных сторон, расширяя свои ареалы. Современный климат, растительность и животный мир Скандинавии установились не сразу. Для послеледникового времени была характерна определенная последовательность влажных и сухих, холодных и теплых климатических фаз, что повлекло за собой смену растительного покрова, а наряду с ними и животного мира. В результате фауна Скандинавии оказалась смешанной с преобладанием широкораспространенных видов, но все же достаточно оригинальной.

Значительно сложнее процессы фауногенеза протекают в случае формирования фауны на территории с уже сложившимся и давно существующим животным миром. Здесь имеют место преобразования наличных фаун и, кроме того, условия среды могут претерпевать существенные изменения.

Как правило, каждая фауна, формирующаяся на уже заселенной территории, должна содержать в себе различные элементы. С одной стороны, это виды прежней фауны, переживающие изменение окружающей среды на месте. Они со временем перейдут на положение реликтов, поскольку природа их не будет полностью соответствовать новым условиям. Количество таких видов, конечно, окажется разным в различных фаунах. В состав новой фауны войдут и виды древней фауны, которых «устраивает» новая обстановка. Они, возможно, даже выиграют от происходящих перемен и дадут вспышку видеообразования. В таком случае автохтоны новой фауны будут потомками древнего фаунистического ядра. С другой стороны, формирующаяся фауна получит основательное пополнение за счет мигрантов — аллох-

тальных видов, возраст которых различен, но как новые вселенцы они, разумеется, представляют молодой фаунистический слой. Благодаря им на новом месте появятся самые молодые автохтоны, сформировавшиеся в результате процесса видеообразования.

Реликты и виды древнего ядра фауны могут быть названы первичными фаунистическими элементами, мигранты и их потомки — автохтоны — вторичными. Среди них только новые автохтоны относятся к прогрессивным эндемикам.

При решении проблемы фауногенеза возникает вопрос, какую роль в формировании фауны играют миграции и в какой мере она создается за счет автохтонного развития. Некоторые зоогеографы, например Дарлингтон, считают, что главное в фауногенезе — миграции, роль же преемственности в развитии фаун они недооценивают. В таком случае даже фауны, развивавшиеся без перерывов, оказываются моложе, чем это можно было предположить. Ряд исследователей впадает в другую крайность, допуская переживание без существенных изменений целых реликтовых фаун на территориях, не подвергавшихся оледенению (в «убежищах третичной фауны»). Они считают, что эти территории в свое время играли роль центров, откуда происходило заселение районов, где фауна была уничтожена, вытеснена или в крайнем случае сильно обеднена. Подобные «реликтовые фауны» рассматриваются ими как нечто не изменяющееся во времени, что, конечно, неверно. Ведь любые фауны, как развивающиеся, так и давно сложившиеся, пребывают в динамическом состоянии. Эволюционные процессы протекают всюду, везде происходят и прогрессивные и регressive преобразования, меняется облик и «старых» фаун.

Обратимся в качестве примера к генезису наземной фауны Средней Азии. О. Л. Крыжановский (1965) отмечает, что большинство групп животных в ней, за исключением птиц, некоторых отрядов млекопитающих (летучие мыши, копытные, хищные) и змей, отличается наличием преимущественно эндемиков как видового, так и родового ранга. Видовой эндемизм здесь достигает в среднем $\frac{2}{3}$ общего состава видов, а в отдельных группах еще больше. Однако, как известно, высокое содержание эндемиков в группе обратно пропорционально ее способности к расселению. У множества групп среднеазиатских животных процент эндемизма значительно выше среди видов, живущих в горах (за счет узко локализованных эндемиков).

По типам ареалов виды среднеазиатской фауны (с учетом указанных выше исключений) подразделяются на эндемичные, сахаро-гобийские, восточносредиземноморские, широкосредиземноморские, степные, европейско-сибирские, транспалеарктические, палеотропические, космополитные и аддентивные.

Пустынная фауна этого региона представляет собой длительно существующий комплекс животных, характеризующийся наличием специфически пустынных эндемичных или субэндемич-

ных родов и триб. Морфологическая специализация этих групп зашла так далеко, что можно допустить их большую древность, а также исключительную роль, автохтонных процессов в формировании пустынной фауны. Поэтому нельзя считать, что данная фауна — образование молодое и сложившееся за счет миграции разнородных элементов из Северной Африки и Центральной Азии. Как выяснилось, пустыни Центральной Азии моложе среднеазиатских, их фауна беднее и сама частично сложилась за счет пустынных среднеазиатских групп.

История зарождения пустынной фауны Средней Азии началась в конце верхнемеловой эпохи, когда под влиянием аридизации климата планеты на побережье океана Тетис во внутренних районах материков стали формироваться пустынные флоры и фауны. В палеогене, несмотря на морские трансгрессии, развитие полупустынных группировок продолжалось, особенно на южном побережье Тетиса, где господствовала «туркменская флора». В это же время на Тяньшанско-Казахстанской суше произрастали мезофильные широколистственные леса. Когда в конце палеогена (точнее, в среднем и верхнем олигоцене) климат стал суще, леса превратились в субтропические редколесья и саванны. В данных ландшафтах эволюционировали и свойственные им фауны.

Однако важнейшие для фауногенеза процессы протекали в неогене, когда началось альпийское горообразование, шло отступление моря и очертания суши стали приближаться к современным. На освободившихся от воды территориях стали складываться аридные ландшафты, в том числе и пустыни. В это же время пустыни дифференцировались на свои варианты и в них образовывались комплексы специализированных животных. Параллельно с этим происходила интенсивная радиация крупных ксерофильных групп животных: из млекопитающих, например тушканчиков и песчанок, а из рептилий — ящурок и круглоголовок. Из Эфиопской области мигрировали некоторые пустынные группы насекомых (жуки, чернотелки).

В четвертичном периоде в Средней Азии наблюдались крупные события: в области альпийской складчатости продолжались активные горообразовательные процессы, в пустынях произошел ряд смен климатических режимов, что повлекло за собой смещение ландшафтных зон. Пустынная фауна подверглась большим перестройкам: в больших родах шла интенсивная адаптивная радиация, приведшая к возникновению современных видов с их ареалами. Тогда же в пустыни проникли широко распространенные виды тропического происхождения, а среднеазиатские распространились вплоть до песков юга европейской части СССР и юга Сибири. В конце периода из разных источников сложилась фауна оазисов и человеческих поселений. Ряд видов был вытеснен, а то и полностью уничтожен.

Итак, следует сделать вывод, что способ фауногенеза можно выяснить по доле участия автохтонов и мигрантов в составе современных фаун. Наличие большого количества широко распространенных видов при низком проценте эндемизма говорит в пользу преобладания миграционных процессов в фауногенезе. И наоборот, количественное преобладание эндемиков, особенно высокого ранга, свидетельствует о доминировании местных длительных формообразовательных процессов.

ОСТРОВНЫЕ ФАУНЫ

Своебразие фауны островов интересовало ученых с момента зарождения зоогеографии как науки. В ряде случаев изучение особенностей островной биоты приводило к появлению крупных обобщений и биологических теорий. Так, знакомство Ч. Дарвина с фауной Галапагосских островов навело его на мысль о дивергенции близких видов, происходящих от общего предка. Специально фауне островов А. Уоллес посвятил книгу «Островная жизнь» (1880). Острова интересуют биологов, во-первых, из-за относительной простоты структуры их биоценозов и трофических связей между видами, что облегчает изучение сообщества, а, во-вторых, из-за необычных, порой удивительных форм жизни.

В последнее время изучение динамики островных фаун и флор обусловило развитие так называемой островной биогеографии, или островной экологии, положения и теории которой уже нашли применение в решении проблем охраны природы, точнее в деле организации заповедных территорий и управления ими. Исследование островных фаун выявило способности наземных животных к преодолению морских рубежей, а также закономерности формирования новых фаун, изолированных от материковых.

Все разнообразие островов Мирового океана можно свести к нескольким основным типам. Главным критерием выделения типов является происхождение островов. Чаще всего они бывают океаническими и материковыми.

Океанические острова никогда не были частями материков, а образовались либо в результате поднятия дна океана, либо при извержениях подводных вулканов и застывания лавы, либо, наконец, вследствие жизнедеятельности рифообразующих кораллов. Примерами подобных островов являются архипелаги Микронезии и Полинезии в Тихом океане, остров Св. Елены и др.

Материковые, или континентальные, острова представляют собой части материков, отделившиеся от них в определенную геологическую эпоху. К ним относятся Британские, Большие Зондские (Ява, Суматра, Калимантан и др.), Тайвань, Новая Гвинея, Тасмания и многие другие.

К этим двум категориям островов Ф. Дарлингтон предложил добавить третью — *периферийные архипелаги*, представля-

ющие собой современные материковые острова, лежащие вблизи континентов, от которых они отделились, и заселяющиеся их фауной.

Каким же образом формировалась фауна островов различного типа?

Остров материкового происхождения при отделении от материка наследует тот или иной (но не полный) набор местообитаний и связанных с ним видов. С одной стороны, этим определяется умеренное зоогеографическое своеобразие таких островов: с момента их отделения от материка начинается дифференцировка некоторых видов, образуются местные формы (подвиды, виды, реже роды). С другой стороны, происходит обеднение первоначальной фауны за счет исчезновения ряда видов, причины которого будут рассмотрены ниже. Наконец, на материковых островах отсутствуют виды или роды, возникшие на материках или проникшие на них после отделения острова. Островная фауна в любом случае будет беднее предковой материковой.

На острове океанического происхождения первое время после его образования вообще нет никаких организмов. Современный органический мир таких островов формируется за счет видов, попавших на них путем залетов или заносов, т. е. активным или пассивным путем. В некоторых же случаях в фауну входят обитатели океана, приспособившиеся к жизни на суше. К последним можно отнести некоторых рыб, раков (например, пальмовый вор) или пресноводных моллюсков. Следует подчеркнуть, что фауна океанических островов от начала своего образования и до достижения устойчивого состояния непрерывно обогащается.

Периферийные архипелаги представляют собой цепочки гористых островов, которые тянутся вдоль берегов материка или между двумя материками. Образовались они в результате передвижки континентальных масс либо контакта континентальных блоков. Часть фауны и флоры периферийные архипелаги получили от соответствующего материка, часть — за счет активного и пассивного расселения определенных животных, часть — в результате местного эволюционного процесса.

Независимо от происхождения, фауна острова несет «островной» отпечаток, степень которого зависит от площади острова, расстояния его до ближайшей суши, от климатической зоны, в которой он располагается, и т. д. Иначе говоря, существуют конкретные признаки островных фаун; 4 из них являются основными: бедность и дефектность, выраженный эндемизм, ограниченное количество архаических форм и, наконец, адаптивная радиация в рамках небольшого количества эндемичных групп.

Относительная бедность и дефектность (систематическая неполнота) островных фаун объясняется тем, что площадь острова всегда меньше площади ближайшего материка и, стало быть, часть биотопов на нем отсутствует или занимает по сравнению

с материком меньшую территорию. К примеру, на острове может не быть крупных рек, а саванны или леса могут иметь меньшую протяженность. На континентальном острове должны жить все группы животных, характерные для материка, от которого он отделился. Отсутствие на острове каких-то групп или видов объясняется либо тем, что они приурочены к биотопам, не имеющимся на острове, либо их вымиранием вследствие недостатка условий для поддержания необходимой численности популяций. К факторам, вызывающим островное обеднение, относится, естественно, и антропический.

На океанических островах могли укорениться лишь виды, способные активным или пассивным путем пересекать водные преграды. А поскольку такой способностью обладают далеко не все животные, бедность и дефектность фауны островов можно предсказать заранее. На океанических островах обитают летающие животные — птицы, летучие мыши, многие насекомые. Из наземных нелетающих форм раньше других здесь появляются грызуны, из рептилий — гекконы. И те и другие могут заноситься на «плотах», т. е. на плавающих стволах деревьев, вырванных или сломанных тропическими ураганами и выброшенных в море. Об этом уже говорилось в разделе, посвященном расселению животных.

На океанических островах отсутствуют строго пресноводные рыбы, многие семейства рептилий, подавляющее большинство амфибий и млекопитающих, прежде всего копытных, из беспозвоночных — скорпионы и ряд представителей других классов, которые ни активным, ни пассивным путем не могли расселиться через море. В первую очередь это такие пресноводные моллюски, как двустворчатые — наяды (беззубки, перловицы), отдельные брюхоногие, пресноводные раки. Живущие же в пресных водах океанических островов рыбы и беспозвоночные являются потомками морских предков или относятся к родам и семействам, постоянно обитающим в пресной воде, но способным переносить засоление и пересекать моря.

На периферийных архипелагах нет многих групп животных, характерных для островов континентального происхождения, некоторые же группы представлены ограниченным числом видов. Так, строго пресноводные рыбы не встречаются на Антильских островах и востоке Зондского архипелага, но отдельные их виды живут на островах Филиппин (Палаван, Миндоро и Минданао). До Антильских островов дошли немногие амфибии, а до Филиппин — сравнительно больше видов. Из млекопитающих незначительное число родов представлено на всех этих островах, включая восточную часть Зондских островов, где встречаются плацентарные звери азиатского происхождения и австралийские сумчатые.

Даже крупные древние континентальные острова имеют относительно бедную и дефектную фауну. Так, на Мадагаскаре оби-

тают только два семейства амфибий, но нет строго пресноводных рыб, сухопутных черепах из семейств трехкоготные и пресноводные, из змей отсутствуют аспидовые и гадюки и такие характерные для Африки семейства птиц, как страусы, птицы-секретари, цесарки, журавли, птицы-носороги, дятлы, вьюрковые и др. Из млекопитающих на Мадагаскаре нет и типично африканских семейств — слонов, носорогов, обезьян, кошек, гиен, антилоп, трубконосовых и т. д. Особенно следует подчеркнуть отсутствие копытных, кроме речной свиньи, и обилие хорошо летающих рукокрылых, родственных как африканским, так и индо-малайским формам.

Следовательно, бедность и дефектность фауны — общий и характерный признак всех островов, проявляющийся тем в большей степени, чем остров меньше по площади и дальше находится от материка или другого острова.

Эндемизм — второй характерный признак островной фауны — является результатом изоляции островов от других участков суши. Как известно, географическая изоляция играет чрезвычайно важную роль в процессе видообразования, а многие эволюционисты, в частности Э. Майр (1942, 1968), считают ее почти единственной причиной видообразования животных. Теория географического видообразования заключается в том, что у животных с половым размножением новый вид развивается в том случае, если популяция, изолированная от родительского вида географически, приобретет в течение периода изоляции признаки, не позволяющие ей успешно скрещиваться с родительской популяцией даже после исчезновения разделяющих их преград. Иными словами, географическая изоляция с течением времени становится репродуктивной. Первым, кто в полной мере оценил значение географической изоляции для видообразования, был Леопольд фон Бух. Он еще в 1825 г., характеризуя фауну и флору Канарских островов, писал, что особи того или иного рода распространяются по континенту, движутся к отдаленным местам и вследствие различий в местных условиях среды образуют вариететы, которые, будучи отделены друг от друга, не могут скрещиваться и в конце концов превращаются в отдельные виды. Этот процесс имеет место не только на островах, но и на материках, где популяции расселяющихся видов попадают в условия изоляции и благодаря мутациям, генным перестройкам приобретают иные свойства и признаки, репродуктивно изолирующие их от других популяций. Но на материках данный процесс идет медленно, так как соседние популяции или даже подвиды вследствие контактов обмениваются особями, благодаря чему образуются зоны перекрывания и популяции или подвиды четко не разграничиваются. На островах подобные процессы идут гораздо быстрее, поскольку обмен особями между островными и материковыми популяциями (или популяциями соседних островов) не происходит, что приводит к возникновению новых подвидов,

а затем видов и родов, четко обособленных от соседних. Поэтому большинство островов, кроме очень молодых (по времени образования) или не полностью изолированных, отличаются определенным уровнем видового или родового эндемизма. Самые древние острова (Мадагаскар, Новая Зеландия и др.) имеют даже эндемичные семейства. Степень эндемизма тем больше, чем древнее остров и чем он более удален от материка. Таким образом, изоляция является причиной не только бедности и дефектности фауны, но и ярко выраженного островного эндемизма. Так, на Мадагаскаре, отделенном от Африки морским проливом шириной 400 км и ставшем островом еще в мезозое, живут эндемичные семейства млекопитающих (тенреки из насекомоядных, три семейства лемуров) и птиц (нелетающие пастушковые куропатки, филапитты, ванги, а в прошлом и эпиорнисы), многочисленные эндемичные роды и огромное количество видов всех классов животных. Фауна птиц Новой Кaledонии содержит более 20 % эндемичных видов и одно эндемичное семейство.

Геологически молодые, расположенные близко от материка острова (например, Британские, Сахалин) эндемиков высокого ранга не имеют, хотя эндемичные подвиды или даже виды здесь обитают. Следовательно, процент эндемизма и систематический ранг эндемиков могут служить показателем геологического возраста острова. К примеру, согласно зоогеографическим данным, и Британия, и Сахалин стали островами только в четвертичном периоде, что подтверждается геологическими исследованиями.

Богатство фауны острова, степень ее эндемизма могут зависеть, кроме того, от его площади, разнообразия рельефа и других природных условий, а также от климатической зоны, в которой он находится. Все это создает большее или меньшее разнообразие экологических ниш. Так, низменные коралловые острова Тихого океана имеют малый набор экологических ниш и бедную фауну. Гористые же материковые острова отличаются большим разнообразием природных условий и соответственно богатой фауной. Экстремально холодный климат островов полярного бассейна сам по себе препятствует развитию богатой фауны, независимо от их размеров и возраста.

Третья особенность островных фаун заключается в том, что они нередко являются последними убежищами архаичных видов животных. Такие виды немногочисленны и встречаются на Мадагаскаре, Новой Зеландии, Сулавеси, а также на Антильских островах. В одной из оригинальнейших наземных фаун — новозеландской — вообще отсутствуютaborигенные млекопитающие, но имеются древнейший современный вид рептилий — гаттерия, или туатара, а также гладконогие лягушки лиопельмы (2—3 вида), древние и архаичные представители отряда бесхвостых. В состав современной мадагаскарской фауны входят древние тенреки (30 видов), настоящие лемуры, индри и руконоожки (из примитивных приматов), легуаны (из игуановых рептилий).

Интересно общее распространение последних. Легуаны представлены многочисленными видами в фаунах Северной и Южной Америки, а в восточном полушарии встречаются на островах Фиджи и Тонга. На островах Куба и Гаити до нашего времени дожили архаичные щелезубы (2 вида), представители насекомоядных млекопитающих. В ископаемом состоянии близкие роды обнаружены в Северной Америке.

Причину сохранения на островах древних примитивных форм животных многие зоогеографы видят в следующем. Основной ареной эволюции являлись и являются материки. На них возникают, развиваются и последовательно сменяют друг друга все новые и новые группы организмов, более прогрессивных, лучше приспособленных к окружающей среде. Отделение островов от материка или образование их другим способом происходило в разные периоды, в том числе и до возникновения на материках прогрессивных групп животных. Поэтому они и не попали на острова. Вот почему на последних сохранились древние обитатели, не имеющие врагов и конкурентов, которые перешли на положение отесненных реликтов.

Кроме того, определенные виды животных, возникших на островах, не могут жить на материке, даже если бы они туда и попали. Это в первую очередь нелетающие птицы. Они есть на Новой Зеландии, Новой Гвинее, на Мадагаскаре и прилегающих к нему малых островах, а также в Австралии, которую можно рассматривать как гигантский остров. Сохранение нелетающих птиц на островах возможно до тех пор, пока туда не будут завезены собаки или не начнется прямое преследование их человеком, что и произошло с гигантскими моа (семейство Dinornithidae) на Новой Зеландии или нелетающими голубями (*Didus ineptus* и др.) на островах Маврикий и Реюньон вблизи Мадагаскара.

Исследователей фауны островов часто поражают ее необычные представители, в частности, с одной стороны, гигантский варан на острове Комодо, исполинские, до нескольких центнеров, черепахи на острове Маврикий, истребленные человеком птицы эпиорникс на Мадагаскаре и дроны на Реюньоне (также достигали гигантских размеров), с другой стороны — карлики, такие, как мелкая форма тигра на Зондских островах, мелкие барсуки и лисицы на острове Сардиния и т. д. (ископаемые слоны на острове Мальта достигали размеров кабана). Островная популяция лошадей, предки которых были завезены с материка, выродилась в мелкую породу — пони. Причины как одного, так и другого явления до настоящего времени не выяснены.

Немногочисленные, а то и одиночные виды животных, попав на острова, оказываются родоначальниками процветающих и достаточно многочисленных эндемичных групп. Этот феномен адаптивной радиации в рамках небольшого количества эндемичных групп представляет собой четвертую особенность островных

фаун. Адаптивная радиация обусловливается наличием на остр-вах разнообразных незанятых экологических ниш. Поэтому не-которые виды, попав на острова, настолько изменяются, что иногда уже мало чем напоминают предковую форму. Классиче-ским примером адаптивной радиации являются гавайские пти-цы — цветочницы (семейство *Drepanidae*). Их предок, амери-канский вьюрок, залетев на Гавайские острова, не нашел здесь конкурентов и дал начало нескольким эволюционным ветвям, нынешние представители которых по внешнему виду и образу жизни напоминают зябликов, медососов, пищух, дубоносов и дятлов. Все эти формы занимают определенные экологические ниши, что исключает возможность повторной адаптивной радиа-ции в последующие эпохи, а также внедрение в гавайскую фауну настоящих дятлов или дубоносов. Аналогичный пример адаптив-ной радиации демонстрируют дарвиновы, или земляные, вьюрки на Галапагосском архипелаге. Сейчас их 13 видов из 3 родов. Среди них есть семеноядные, плодоядные и насекомоядные фор-мы, различающиеся по величине тела и форме клюва.

Наглядный пример сосуществования близких видов, зани-мающих, однако, разные экологические ниши, приводят амери-канские ученые О. и Д. Солбриги (1982). Четыре вида ящериц-анолисов живут на островке Саут-Бимини (из группы Багам-ских островов). Его площадь всего 8 кв. км, он плоский, с однообразной растительностью. Ящерицы-анолисы, несомненно, происходящие от общего предка, имеют сходные пищевые по-требности. Избегать конкуренции им помогает незначительный комплекс отличий, присущий каждому виду. Это потребность в определенном типе растительности, соответствующем диаметре веток, на которых они отдыхают, в жертвах определенных раз-меров и т. д. Конечно, на больших разнообразных по рельефу и растительности островах адаптивная радиация проявляется еще более интенсивно.

С течением времени фауна и животное население островов существенно изменяются. Изучение динамики островных фаун представляет большой практический интерес. Пополнение остров-ной биоты зависит, как уже отмечалось, от площади острова и расстояния от него до материка или другого источника засе-ления.

Чем больше площадь острова, тем больше видов на нем обитает. Это объясняется тем, что на крупных островах боль-ше разнообразных местообитаний, пригодных для заселения разными видами (рис. 39). Ф. Дарлингтон (1966) вывел сле-дующую закономерность в соотношении площади и численности видов амфибий и рептилий на Больших и Малых Антильских островах: при уменьшении площади в 10 раз число видов умень-шается вдвое.

Что касается влияния на процесс формирования островной фауны расстояния, которое приходится преодолевать колонистам

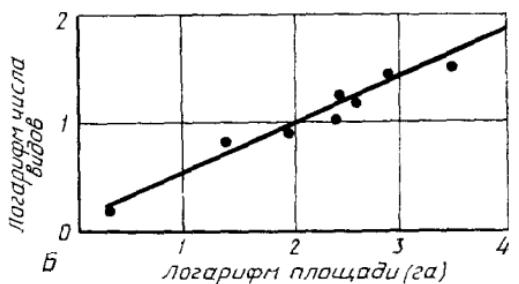
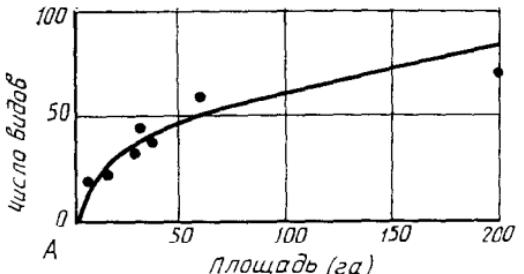


Рис. 39. Зависимость числа видов животных от площади (по Престону, из Б. Уилкокса, 1983):

А — число видов оседлых птиц на пробных участках разной площади в лиственном лесу Северной Америки; Б — то же в логарифмических координатах.

при пересечении водных пространств, то обычно чем более остров удален от материка, тем, при прочих равных условиях, его фауна беднее. Дело в том, что масса особей, активным или пассивным путем расселяющихся в направлении острова, погибает в дороге. Смертность при расселении может зависеть как от биологических факторов, так и от направления и скорости течений и ветра, а также от «ловчего угла» острова. Под ним подразумевается положение острова по отношению к потоку колонистов — поперек его или на одной с ним оси (рис. 40). Если «ловчий угол» мал, часть расселяющихся особей на остров не попадает.

Динамика островных

фаун всегда имеет две стороны: пополнение и убыль (вследствие естественной смертности особей в популяциях). Если смертность какого-нибудь вида превышает рождаемость, он может вообще исчезнуть, что нередко и происходит в природе. В сводке «Теория островной биогеографии» Р. Мак-Артур и Е. Вильсон (1967) показали, что для островных фаун характерно динамическое равновесие между числом видов новых колонистов, закрепляющихся на острове, и вымирающих видов. Чем богаче фауна, тем больший процент занимают в ней редкие виды, более подверженные вымиранию. Если остров имеет один источник миграции видов, то чем ближе они расположаются друг к другу, тем чаще на остров будут попадать мигранты, и равновесие между числом видов, вновь появляющихся и вымирающих, будет устанавливаться на более высоком уровне по сравнению с таковым на дальнем острове, куда мигранты попадают реже (рис. 41).

Заселение дальних островов облегчается при наличии между ними и материком промежуточных островков, так называемых каменных кладок. Последние на протяжении многих геологических отрезков времени могли исчезать и снова появляться. При помощи таких кладок виды могли расселяться на очень большие расстояния, используя их как временное пристанище. Обычно расселяющиеся с материка на архипелаг животные сначала по-

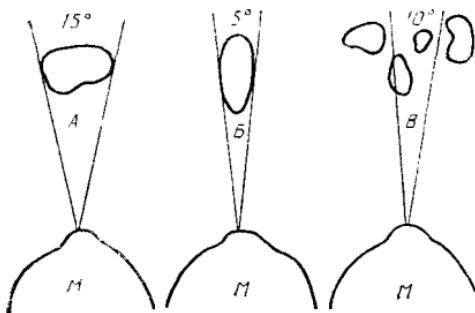


Рис. 40. «Ловчий угол» острова (по К. Линдроту, 1960; с изменениями): М — материк; А и Б — одиночные острова; В — архипелаг.

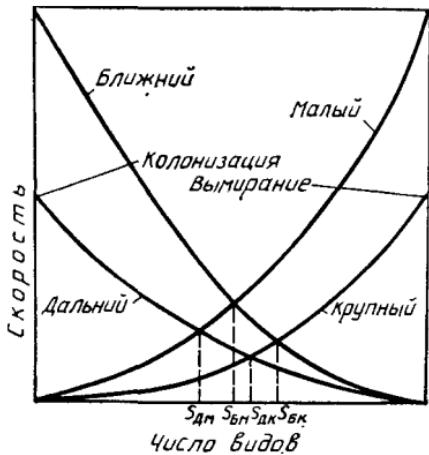


Рис. 41. Графическая модель равновесной теории островной биогеографии, иллюстрирующая воздействие изоляции и площади на число видов (по Б. Уиллоксу, 1983):
S — равновесное число видов на островах: DM — дальнем малом; BM — близнем малом; DK — дальнем крупном; BK — близнем крупном.

падают на ближайшие острова, а затем через узкие проливы — на более отдаленные. В конце концов на островах, расположенных вдоль миграционного пути, создается определенная последовательность родственных форм, число которых по мере удаления от материка постепенно уменьшается. Ф. Дарлингтон называет такой тип распространения иммиграционным. В то же время на островах океанического происхождения, по его утверждению, наблюдается и другой тип распространения — реликтовый (рис. 42). При этом на отдельных островах какого-нибудь архипелага в результате вымирания тех или иных видов прежней фауны появляются пробелы. На других же островах данного архипелага эти виды сохраняются. Поэтому последовательность в распространении видов и родов на соседних островах нарушается. Так как волны переселения видов с материка следуют одна за другой, на острове может оказаться смешанная фауна, состоящая из разновозрастных элементов.

В формировании островных фаун есть еще одна важная закономерность. Речь идет о закреплении переселенцев на островах, иначе говоря, о их натурализации. Успех натурализации зависит от многих причин. Более выносливые и эврибионтные виды имеют больше шансов на укоренение, чем стенобионтные и мало-выносливые. Если абиотические условия острова значительно отличаются от условий тех мест, откуда прибыли переселенцы, им приходится пройти период акклиматизации, в процессе ко-

торой могут сильно измениться их экологические особенности, и это может привести к формированию новых подвидов и видов.

Серьезно препятствует успешной натурализации новых для острова видов конкуренция со стороны уже живущих на нем животных. Между ними при сходстве экологических потребностей начинается ожесточенная борьба за существование. Естественно, первопоселенцы имеют ряд преимуществ перед вновь при-

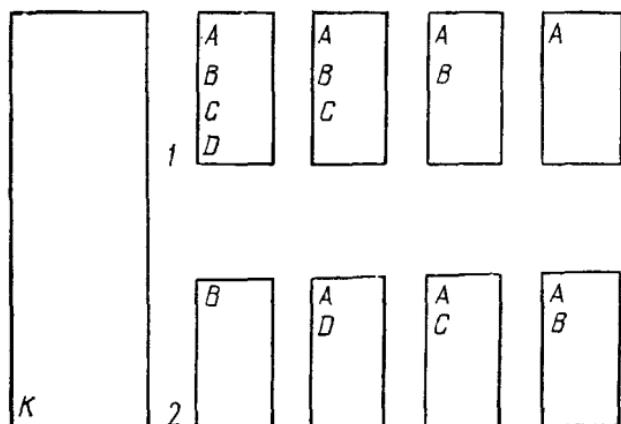


Рис. 42. Схема иммиграционного (1) и реликтового (2) расселения групп животных (*A*, *B*, *C*, *D*) на ряде островов, удаленных от континента (*K*) на разное расстояние (по Ф. Дарлингтону, 1966).

бывшими — у первых было больше времени для натурализации, в частности для увеличения численности своих популяций. Если же новые виды сумели удержаться в составе фауны, то на конечном этапе колонизации наступает взаимное приспособление животных к существованию в одном биоценозе.

Обычно островные биоценозы по видовой, пространственной и функциональной структуре значительно проще, чем материковые. Как известно, биоценозы с простой структурой и бедным видовым составом весьма неустойчивы и отличаются слабой буферностью. Этим и объясняется уязвимость островных сообществ при вмешательстве человека, будь это завоз новых для острова животных, изменение среды обитания или истребление каких-нибудь видов. Примеров подобного рода много. Они будут рассмотрены в главе «Воздействие человека на фауну земного шара».

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ФАУНЫ ЗЕМЛИ

Жизнь на Земле возникла в океане и долгое время первые организмы обитали только там. Хотя точные даты возникновения живых организмов привести невозможно, считается, что про-

Таблица 2. Возраст разных геологических периодов и эпох
(из В. Гранта, 1980, с изменениями).

Эра	Период и эпоха	Возраст, млн лет до настоящего времени	
Кайнозой	Четвертичный	Современная Плейстоцен Плиоцен Миоцен Олигоцен Эоцей Палеоцен	0,01 2,5 10 27 38 54 65
	Третичный		
Мезозой		Меловой	130
		Юрский	185
		Триасовый	230
Палеозой		Пермский	265
		Каменноугольный (карбон)	355
		Девонский	413
		Силурийский	425
		Ордовикский	475
		Кембрийский	600
Докембрий		Поздний докембрий	700

кариоты жили уже 4—3,5 млрд лет назад. Суша долгое время оставалась не заселенной из-за того, что температура на ней была очень высокой, в атмосфере не было кислорода, а жесткое космическое излучение попадало на поверхность Земли беспрепятственно, так как озонового экрана еще не существовало. Эволюция началась с бактерий, затем в этот процесс включились и фотосинтезирующие сине-зеленые водоросли. Благодаря последним в окружающую среду стал поступать кислород, что в свою очередь обусловило появление эукариот — простейших и более сложно организованных животных и растений.

Выход организмов на сушу произошел примерно 600 млн лет назад в кембрийском периоде палеозоя. Однако эукариотные растения и животные стали наземными обитателями только после образования озонового экрана, защищающего все живое от космических лучей. С этого времени началось формирование наземной фауны нашей планеты. Она прошла целый ряд этапов эволюции, во время которых возникали, развивались, расселялись и вымирали многочисленные группы животных.

Для сопоставления главных этапов фауногенеза с геологической историей Земли воспользуемся табл. 2.

Еще в докембрии появились первые животные — радиолярии, губки, некоторые членистоногие. В кембрийском периоде палеозойской эры, судя по ископаемым остаткам, существовали археоциаты, головоногие моллюски, плеченогие, трилобиты, ракоскорпионы. Позже, в ордовике, появляются коралловые полипы, мшанки, продолжают жить трилобиты, а на сушу выходят первые наземные животные. Силурийский период характеризуется расцветом разнообразной морской фауны, в состав которой входят уже панцирные и кистеперые рыбы. В отложениях этого периода найдены скорпионы и многоножки, дышавшие жабрами. По всей видимости, материки в те времена еще не были освоены высшими животными.

Только в девонском периоде начинается мощное развитие суши и сокращение площади океанов. Суша полностью осваивается наземными растениями (сначала псилофитами, затем папоротниками и даже голосеменными), что дает возможность для переселения из океана таких групп животных, как скорпионы, ракообразные, черви, насекомые, а к концу периода — и амфибии. Видимо, фауна девонского периода была однообразной на громадном протяжении всей суши.

В каменноугольном периоде, или карбоне, успешно развивается сухопутная фауна — появляются многочисленные пауки, примитивные представители насекомых (из них тараканы дожили до наших дней). Из амфибий можно отметить развитие панцирноголовых, или стегоцефалов, в том числе и гигантских лабиринтодонов. Судя по отпечаткам вымерших ныне растений, от Америки и Шпицбергена до Центральной Европы господствовали влажные тропические леса, в которых и жили стегоцефалы. Но в отложениях Австралии, Южной Африки и Южной Америки встречаются совсем другие представители флоры, указывающие, что здесь в те времена был сухой и холодный климат. С этим гармонируют и следы оледенений. Вместо тепло- и влаголюбивых форм амфибий для южных материков в конце карбона были характерны сухолюбивые представители первых рептилий.

В последнем периоде палеозойской эры — пермском на суше уже обитали многочисленные и разнообразные амфибии и рептилии. Последние развивались в процессе приспособления к сухому климату и были представлены травоядными парейозаврами и хищными терiodонтами. В пермских отложениях, обнаруженных на Северной Двине отечественными палеонтологами, оказалась богатая фауна. Это стегоцефалы (амфибии) — двинозавры с наружными жабрами, препятствовавшими выходу их на сушу, примитивные рептилии — котилозавры, хищные иностранцевии и пермоксинодоны, объединившие в себе признаки и рептилий, и млекопитающих. В конце периода многие палеозойские группы вымерли.

Триасовый период начинает собой мезозайскую эру развития животного мира. Это было время господства суши. По данным

геологии и палеогеографии, тогда существовало два гигантских материка, разделенных океаном Тетис. В тот период широкое распространение получают голосеменные растения и рептилии. В отложениях его найдены остатки черепах, ихтиозавров, примитивных динозавров, крокодилов и птерозавров. Очень важно отметить, что в триасовом периоде появились первые настоящие млекопитающие. Они были представлены мелкими неспециализированными первозверями и сумчатыми. Среди насекомых тогда уже существовали гигантские стрекозы. Вымирание примитивных видов продолжалось. Так, из рыб вымерли палеозойские акулы и кистеперые, из амфибий — большинство древних стегоцефалов.

В юрском периоде наблюдался расцвет древних головоногих моллюсков (аммонитов, белемнитов) и рептилий, достигавших огромных размеров. Они освоили не только сушу, но и воздушную, а также морскую среды. Это ихтиозавры, плезиозавры (длиной до 10—15 м), черепахи, крокодилы, клювоголовые, птерозавры (с размахом крыльев 7—8 м). Некоторые рептилии достигали гигантских размеров и массы 30—50 т. Млекопитающие мало прогрессировали и оставались мелкими и примитивными. Появились первые птицы (археоптерикс). Среди насекомых, которых было уже очень много, возникли предки современных прямокрылых, эмбий, трипсов, полужесткокрылых, сетчатокрылых и жуков.

Последний период мезозоя — меловой — характеризуется прежде всего колоссальными изменениями облика нашей планеты. Это выражалось в мощных горообразовательных процессах и развитии Атлантического океана. Появились и широко распространились покрытосеменные растения. Рептилии еще переживали период своего расцвета. Возникли такие их группы, как змеи, ящерицы, настоящие черепахи. В отложениях мелового периода обнаружены отпечатки настоящих, или веерохвостых, птиц, в частности гесперорнисов и ихтиорнисов, отличавшихся наличием мелких зубов на челюстях, а также представителей большинства современных отрядов. Их появление совпадает по времени с бурной эволюцией покрытосеменных растений и насекомых, что позволило птицам расширить рацион питания. Млекопитающие были представлены не только сумчатыми, но и первыми плацентарными формами. Среди насекомых были представители практически всех современных отрядов.

Новая эра, или кайнозой, состоит из двух периодов — третичного и четвертичного. Последний еще называют квартером.

По степени изученности кайнозой стоит значительно выше мезозоя и тем более палеозоя. Значение его для понимания современного распространения фауны огромно. Поскольку изменения в составе и распределении животных на Земле осуществлялись быстро, палеонтологи и геологи разделяют третичный период на две эпохи — палеоген и неоген, выделенные в первом

три века (палеоцен, эоцен, олигоцен), а во втором — два (миоцен и плиоцен).

На протяжении третичного периода происходят мощные движения земной коры, в результате которых образуется альпийская складчатость и формируются такие горы, как Альпы, Карпаты, Кавказ и др. Это было время интенсивной вулканической деятельности и расширения бассейнов Атлантического и Индийского океанов.

Все события тех времен сильно сказались на животном мире — мезозойские представители его должны были адаптироваться к новым условиям или погибнуть. Действительно, начало третичного периода сопровождается массовым вымиранием многих отрядов и семейств животных. Из беспозвоночных в морях вымирают аммониты и белемниты, из позвоночных — большинство мезозойских групп рептилий (ихтиозавры, плезиозавры, динозавры, птерозавры) и рыб (большинство амиеобразных и панцирникообразных).

Новые условия оказались благоприятными для эволюции двустворчатых и брюхоногих моллюсков, костистых рыб, типичных птиц и млекопитающих. Следует подчеркнуть быструю эволюцию насекомых. Среди них выделялись разнообразием жалящие перепончатокрылые (муравьи, осы, пчелы) и бабочки. Их развитие проходило параллельно с развитием двудольных растений, цветки которых опыляются насекомыми. В начале палеогена наблюдался расцвет примитивных млекопитающих: хищных — креодонтов; копытных — кондилартров; насекомоядных. Постепенно к ним присоединяются более современные формы, например лошади (четырехпалые, а затем и трехпалые), свиньи, лемуры и обезьяны. В конце палеогена креодонты и кондилартры вымирают, но появляются кошачьи, собаки, белки, бобры, саблезубые тигры. Фауна Европы пополнилась тапирами и носорогами, переселившимися из Америки, примитивными жвачными и другими млекопитающими. На территории современного Египта были найдены остатки живших в палеогене примитивных хоботных и узконосых обезьян. В Южной Америке в то время обитали неполнозубые и дикобразоподобные грызуны. В Северной Америке обычными были верблюды, тапиры, носороги, хищные и грызуны, а из копытных — вилорогие антилопы.

Уже ко второй половине третичного периода (в неогене) климатическая обстановка в северной половине земного шара начала меняться в сторону похолодания и уменьшения влажности. Это оказало влияние на растительность и животный мир, которые со временем постепенно также изменялись. В средней полосе СССР и на территории Восточной Европы палеоценовая и эоценовая растительность, состоявшая из пальм, миртов, лавров и других вечнозеленых растений с примесью южных хвойных (секвойи, кипариса) и широколиственных пород (дубов, кашта-

нов, орехов-гикори) в позднем олиоцене сменилась широколиственными и хвойно-широколиственными лесами из ореховых и буковых с примесью ольхи и ивы. Хвойные леса были представлены сосняками. В миоцене, особенно в его второй половине, произошло повсеместное обеднение флоры. На территории Восточноевропейской равнины выделились две зоны: северная (ее южная граница проходила по линии Неман — нижнее течение Камы), покрытая широколиственно-хвойными лесами (клен, сосна, ель, пихта и кедр), и южная с лесами из бука, каштана, ореха, граба, клена, березы и ивы. К концу миоцена в южной зоне основной формацией становятся широколиственно-сосновые леса. Южнее, в нынешней степной зоне, широколиственные леса сменяются лесостепью, а затем совсем исчезают и остаются только в поймах рек. Господствующим ландшафтом становятся степи.

В плиоцене похолодание и усиление континентальности климата продолжалось еще более энергично. В результате в европейской части таежной зоны образовалась формация темнохвойной тайги (с преобладанием ели и пихты), а в Восточной Сибири — светлохвойной (лиственничной). В лесах Восточноевропейской равнины наряду с сосной, елью, березой и дубом произрастали бук, орех, граб, каштан и даже ликвидамбар. Но уже к концу этой эпохи выпали все формы, требовательные к равномерному распределению тепла и влаги по сезонам (ликвидамбар, секвойя, каштан, орех, граб). Саванностепи Поволжья и Казахстана сменились настоящими сухими степями — злаковыми и полынными. В Средней Азии в это время климат был субтропическим, с жарким летом и безморозной зимой.

Фаунистические перемены в неогене также были значительными. В миоцене в Европе появились мастодонты, выходцы из Африки или из Азии, хоботные — динотерии, дикобразы, болотные носороги, настоящие антилопы и трехпалая лошадь — анхитериум, многочисленные мелкие грызуны, насекомоядные, рукокрылые. В плиоцене в связи с широким развитием саванн и степей на открытых пространствах господствовала фауна гиппариона, получившая название по имени трехпалой лошади — гиппариона, отличавшейся усовершенствованными зубами, приспособленными для перетирания жестких трав. В эту фауну входили жирафы, антилопы, двурогие носороги, верблюды, карабаны, саблезубые тигры, гиены, зайцы, страусы, дрофы и т. д. В самом конце плиоцена большинство теплолюбивых форм в Европе и Северной Азии вымерло и на смену им появились новые. К началу четвертичного периода неогеновая биота претерпела сильные изменения и была достаточно четко распределена по зональному принципу.

Четвертичный период, или квартер, длился сравнительно короткое время — 2,5—1,5 млн лет. Тем не менее его влияние на фауногенез, по меньшей мере в северном полушарии, было огром-

ным. С этим периодом, точнее с его частью — плейстоценом, совпадает покровное оледенение северной Европы и колебания климата в тропических частях полушария. По мнению же некоторых специалистов, в южном полушарии также происходили изменения климата и перестройки ландшафтов. Поэтому можно полагать, что важнейшие изменения природы в четвертичном периоде носили повсеместный характер, отличались направленностью и ритмичностью. Продолжалось общее поднятие суши, увеличивались высоты Средней и Центральной Азии, включая Памир и Тянь-Шань, море покрывало большие шельфовые пространства Северной Европы и Сибири, что привело к отделению Великобритании от материка и образованию Балтийского моря, Черноморский бассейн соединился со Средиземноморским. Эти изменения в свою очередь оказали влияние на климат, растительный и животный мир планеты. Повсеместное похолодание климата привело в конце концов к образованию покровного оледенения.

Направление изменений природы Земли сохранилось еще с третичного периода. Постепенно южные теплолюбивые и лесные формы растений и животных вытеснялись холодолюбивыми степными. Возникли новые географические зоны — тундровая и ледяная. Ритмичность природных изменений в четвертичном периоде не имела аналогов в предыдущие эпохи. В северных широтах она выражалась в чередовании оледенений и межледниковых, а в южных, особенно в тропиках, — в чередовании плювиальных (влажных) и ксеротермических (сухих и жарких) периодов. Не будь этих ритмов, переход от плиоцена к квартеру был бы постепенным.

Большинство специалистов насчитывает четыре ледниковые эпохи — гюнцскую (ее часто относят к плиоцену), миндельскую, рисскую и вюромскую (или просто гюнц, миндель, рисс и вюром) — и три межледниковых — гюнц-миндельское, миндель-рисское и рисс-вюромское. В межледниковых льды отступали, климат становился теплее и территория снова заселялась растениями и животными. Время после отступления вюромского ледника и до наших дней называется послеледниковым.

Гюнцское оледенение было коротким, не носило покровного характера и больших опустошений в фауне Европы не вызвало. Следующие ледниковые эпохи длились продолжительное время. При этом сплошное покровное оледенение километровой толщины в рисскую эпоху доходило до теперешнего Днепропетровска. Это обусловило весьма значительные фаунистические изменения. Динамике фауны способствовали не только ухудшения климатической обстановки, но и изменения в очертаниях суши во время квартера. Считается, что в ледниковые эпохи море наступало на сушу, а в межледниковых — отступало.

События ледникового периода вызвали определенные зоогеографические последствия, которые можно свести к миграциям

фауны с севера на юг и наоборот, к общему постепенному обеднению фауны в результате вымирания многих видов, изменению размеров и конфигурации ареалов (в том числе к появлению фрагментации и разрывов ареалов), а также к адаптивной радиации тех таксонов, для которых обстановка того времени оказалась благоприятной. Перейдем теперь к более подробной характеристике этих явлений.

Можно считать доказанным, что каждое оледенение обусловило исчезновение определенных родов из фауны Европы. В большинстве случаев эти роды уже не появлялись в европейской фауне, образовавшейся в послеледниковое время. Но некоторые из них все же пережили опустошительные события плейстоцена на месте, оказавшись в благоприятных участках, и дожили до наших дней. Подобные группы как представители прежних эпох вызывают у зоогеографа особый интерес. О вымерших животных судят по костным остаткам или отпечаткам, возраст которых палеонтологи научились определять достаточно точно.

Уже первое (гюнцское) оледенение привело к вымиранию в Европе мастодонтов, тапиров и гиппариона. После миндельского оледенения исчез этрусский носорог, но появились такие виды, как гигантский, благородный и северный олени, лось, тур, пещерный лев. В рисс-вюрмское межледниковые в Восточной Европе гигантский носорог эласмотерий вытеснил широконосого носорога. Появились степные виды — сайга, байбак, тушканчики, дикий осел и один вид лошади, похожий на нынешнюю лошадь Пржевальского. Туры и зубры также были степными животными. В конце рисс-вюрма в связи с продвижением на юг покровного ледника климат стал значительно холоднее и начали появляться представители совсем другой фауны. В ее составе были мамонт, волосатый носорог, северный олень, заяц-беляк, лемминг и др. В непосредственной близости от края ледника держались стада овцебыков, являвшихся наиболее характерными холодолюбивыми зверями того времени. Ископаемые остатки овцебыка найдены на большой территории — от Франции до Сибири. В связи с похолоданием на юг начала надвигаться тундра, она простиралась до самого берега Черного моря. Вюрмское оледенение привело к исчезновению в Европе и Азии даже тех видов, которые дожили до последнего межледникового. Вымерли гиппопотамы, пещерные гиены, саблезубые тигры и многие другие виды. Интересно отметить, что в самом начале послеледникового времени в Евразии вымерли и холодолюбивые животные — мамонты, волосатый носорог, овцебык.

Обратимся теперь к тем животным, которым удалось пережить катастрофические события плейстоцена. В конце третичного периода в умеренной зоне северного полушария, где климатические условия на громадном протяжении были довольно мягкими и однообразными, господствовали широколиственные

леса (тургайская флора). Они охватывали Европу, Азию и прилегающую к Тихому океану часть Северной Америки в виде почти непрерывного пояса. Фаунистические элементы, распространение которых в конце третичного периода в северном полушарии носило круговой характер, получили название арктотретичных. Среди них преобладали лесные виды. Арктотретичная фауна умеренного климата, включавшая и пустынно-степные (эрэмиальные), но главным образом лесные (неморальные) виды, больше всего подвергалась изменениям в периоды между оледенениями и межледниками. Во время наступлений ледника она оттеснялась к югу и внедрялась в пределы нынешней субтропической зоны, а в межледники снова продвигалась к северу. Эти миграции на Североамериканском и Евразиатском материках проходили по-разному, что можно объяснить расположением (широтным или долготным) горных хребтов. В Северной Америке, где высокие хребты направлены с севера на юг, и в Восточной Азии, где высоких гор мало, серьезных препятствий для миграций с севера на юг и обратно не было. В Европе же горы (Пиренеи, Альпы, Балканы) тянутся с запада на восток, поэтому многие арктотретичные элементы не могли отступать южнее этих хребтов, тем более что горы также были покрыты ледниками. Вот почему арктотретичные элементы здесь в массе вымирали. Еще более сложная обстановка была в Сибири, хотя, по мнению многих палеоклиматологов и геологов, покровного оледенения там не было. Сибирь с юга замыкается высокими горными цепями Тянь-Шаня и Алтая, так что арктотретичная фауна, оттесняемая к югу, имела мало шансов на сохранение.

Тем не менее в северном полушарии были регионы или участки, где элементы арктотретичной фауны все же сохранились. Убежища, или рефугиумы, арктотретичных фаунистических элементов известны в ряде мест Западной Европы, в горах Южной Ферганы (в Средней Азии), но особенно в Восточной Азии (Приморье, Китай, Южная Япония, часть Гималаев) и в Северной Америке. Именно потому, что возможности к выживанию были неодинаковыми в различных частях полушария, ареалы представителей арктотретичной фауны, занимавших в плиоцене непрерывные территории, в настоящее время оказались разорванными. Среди разнообразных типов дизъюнктивных ареалов голарктической фауны можно указать на следующие.

Восточноазиатско-североамериканские дизъюнктивные ареалы характерны для наиболее теплолюбивых лесных или пресноводных элементов, переживших события плейстоцена. Находятся они главным образом в южных областях Восточной Азии и на юге Северной Америки. Примерами могут служить ареалы осетровых — ложкорылого осетра *Polyodon spathula*, живущего в Миссисипи, и веслоноса *Psephurus gladius*, обитающего в реках Северного и Центрального Китая, среди амфибий такие ареалы имеют гигантские саламандры — *Megalobatrachus maximus* (в

водоемах Японии и внутренних районов Китая), *Cryptobranchus alleghaniensis* (в водоемах юго-востока США). Очень показательны в этом отношении ареалы двух видов аллигаторов из отряда крокодилов. Китайский вид *Alligator sinensis*, как говорит название, живет в низовьях реки Янцзы, а американский *A. mississippiensis* — в бассейне Миссисипи.

Во всех этих случаях речь идет о представителях древних архаических родов. Несомненно, их ареалы в третичном периоде были непрерывными. В конце этого же периода, т. е. еще до начала оледенения, произошла изоляция ареалов, а впоследствии и их разрывы. В плейстоцене ареалы еще более сократились, а европейские популяции (если они были) вымерли полностью. Очень своеобразен ареал канадского поползня *Sitta canadensis*, разобщенные подвиды которого обитают на Корсике, Западном Кавказе, Малой Азии, Северном Китае и в Северной Америке.

Евразиатско-североамериканские дизъюнктивные ареалы характерны для родов или надродовых групп одного семейства, представители которых обитают, с одной стороны, в аридных районах Средиземья и Средней Азии, а с другой — на тех же широтах в США. Таков ареал рода *Amphicoma* из пластинчатоусых жуков (рис. 43). Этот тип дизъюнкций сформировался еще до четвертичного периода, скорее всего в плиоцене, но современный, еще более редуцированный вид приобрел в плейстоцене.

Европейско-североамериканские дизъюнктивные ареалы чаще всего наблюдаются у пресноводных животных аркотретичного типа, которые выжили в Европе и в Северной Америке, но отсутствуют как в Сибири, так и в Восточной Азии. В последней их и не было, поскольку голарктическая пресноводная фауна была распространена лишь в Европе и Сибири, вплоть до ее восточной части. Отсюда она и расселилась в Северную Америку. Классическими примерами подобных дизъюнкций служат ареалы рыб из рода *Umbra* (евдошки). Один его вид обитает в Дунае и Днестре, а два других — в реках Северной Америки. Подобный ареал характерен для близких родов рыб — судака (*Lucioperca*) 3 вида (от Эльбы до Аральского моря в Евразии) и *Stizostedion* 2 вида (на востоке США и в юго-восточной Канаде). Более древней должна считаться дизъюнкция двух близких родов рыб из осетровых. Род скафирихнов (*Scaphirhynchus*) обитает в бассейне Миссисипи, а ложных скафирихнов (*Pseudoscaphirhynchus*) — в бассейне Аральского моря (Амударья и Сырдарья). Известны случаи аналогичного распространения также среди дождевых червей, моллюсков, насекомых и других беспозвоночных. Однако здесь помочь в расселении видов мог оказать человек, причем уже в историческое время. Основанием для подобных утверждений служит то, что разорванным ареалом в этих случаях обладают одни и те же виды.

Восточно-западнопалеарктические дизъюнкции — обычный тип внутриматерикового разрыва ареалов, встречающийся чаще

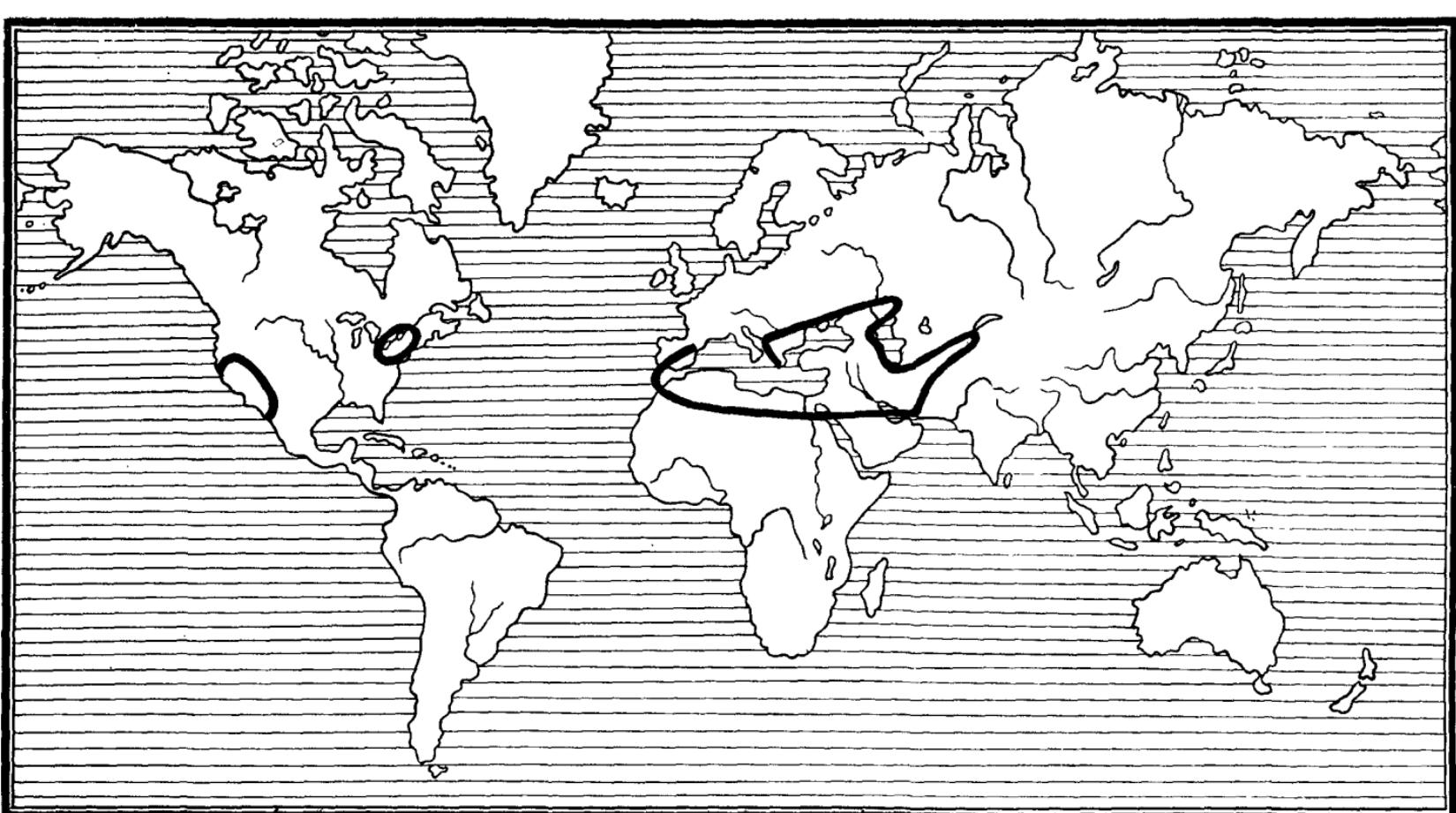


Рис. 43. Евразиатско-североамериканская дизъюнкция ареала жуков рода *Amphicomata* семейства пластинчатоусых (из С. И. Медведева, 1960).

вышеописанных. Он имеет место в том случае, если таксон представлен в Европе и Восточной Азии, а в Сибири отсутствует. В Северной Америке таких таксонов нет, что доказывает их чисто евразиатское распространение перед началом четвертичного периода. В свое время ареал их был непрерывным, но в результате четвертичного похолодания сибирские популяции вымерли. За время раздельного существования этих таксонов образовались самостоятельные виды или подвиды. В качестве примеров можно привести распространение пресноводных рыб — карпа и горчака (ареал первого охватывает бассейны Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей, а также Амур; ареал второго — реки европейской части СССР и бассейн Амура), амфибий родов *Hyla* (квакши), *Rana* (настоящие лягушки) и *Bombina* (жерлянки), живущих в Европе и в Приамурье или в Приморье. Из ареалов птиц самым известным аналогичным примером является ареал голубой сороки: один подвид ее обитает в Испании, другой — в Приморье и КНР. Можно привести еще пример распространения двух видов обезьян-макак: магот (*Macacus inuus*) живет в Северной Африке и на юге Пиренейского полуострова (Гибралтар), а бесхвостый макак (*M. speciosus*) — в Японии.

Обобщая сказанное, можно сделать вывод, что элементы арктотретичной фауны сохранились в послеледниковое время в Восточной Азии, Южной Европе, на юге и юго-востоке Северной Америки, где находились рефугиумы как для лесных (неморальных) видов, так и для видов аридных территорий — полупустынь и пустынь. Относительно количества рефугиумов мнения авторов расходятся. В. Рейниг (1937) насчитывает минимум 6 неморальных рефугиумов в Евразии и 4 — в Северной Америке. Г. Делаттин (1967) считает, что таких убежищ в Евразии находится до 14, в Северной Америке — 11. Как бы ни производились эти подсчеты, важен тот факт, что многие виды животных переживали неблагоприятные климатические условия конца третичного периода и плейстоценовых оледенений благодаря наличию убежищ-рефугиумов. Дальнейшая судьба этих видов складывалась по-разному. В одних случаях послеледниковое потепление климата позволило им расселиться и занять большую или меньшую часть прежнего ареала, так что ледниковые убежища стали послеледниковыми центрами расселения. В других же случаях, совсем не редких, выжившие в рефугиумах виды не смогли снова занять освобожденную от льда область и остались в местах локализации ледниковых рефугиумов, в связи с чем последние и в настоящее время отличаются более богатой фауной, чем окружающие их территории. Виды арктотретичного происхождения, не расширившие свои ареалы в послеледниковое время, являются третичными реликтами. К ним относятся упомянутые выше макаки и квакши.

Пресноводная третичная фауна Европы также нашла себе ряд убежищ, в которых и пережила события плейстоцена. К ним можно отнести Италию, Балканский полуостров, Румынию, ни-

зовья Днепра, Дона и Волги, Понто-Каспийский бассейн. Следует помнить, что плейстоценовые оледенения и межледниковые привели к перестройке речной сети и создали условия для перехода многих видов из одного бассейна в другой.

События четвертичного периода не следует представлять односторонне, хотя они и привели в отдельных местах или даже повсеместно к вымиранию многих видов животных. Колебания климата в ледниковые и межледниковые эпохи вызвали прежде всего серьезные изменения в размерах видовых ареалов, причем холодолюбивые виды расселились на огромных территориях, а теплолюбивые, наоборот, сузили свои ареалы при наступлении ледников. В межледниковые эпохи первые отступали на север, а вторые занимали их места. Сокращение ареалов происходило по-разному. Нередко ареалы дробились, популяции, остававшиеся в изолированных фрагментах бывшего ареала, эволюционировали в разных направлениях, что ускорило видообразование. Это и обусловило возникновение многих молодых видов, а еще больше — подвидов, которые затем расширяли свои ареалы, будучи хорошо приспособленными к новым условиям среды.

То же самое происходило и в тропиках, где оледенений не было, но чередовались влажные (плювиальные) и сухие (интерплювиальные) эпохи. Во время последних возрастающая сухость климата приводила к дроблению крупных озер на большое количество мелких, и к моменту наступления новой плювиальной эпохи в них успевали сформироваться эндемичные виды рыб. Этим и объясняется столь большое разнообразие цихлид в озере Виктория, о котором речь шла выше.

Как считают многие систематики и зоогеографы, условия ледникового периода способствовали интенсивному формообразовательному процессу. Это подтверждается тем, что к концу квартера на земном шаре оказалось больше видов чем, их было в начале данного периода.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ОСНОВНЫХ МАТЕРИКОВЫХ ФАУН

Фауна земного шара не гомогенна. При наличии общих семейств и родов животный мир каждого из материков все же очень своеобразен. Это своеобразие не может быть объяснено с точки зрения современной географической обстановки, поскольку те части материков, которые расположены под одними широтами, имеют сходный климат и даже единый тип растительности, но резко отличаются по составу фаун. Сходство фаун свидетельствует о том, что какое-то время фауны разных материков эволюционировали совместно, и чем дольше это продолжалось, тем более похожими они оказывались. Об этом свидетельствуют и многочисленные разрывы ареалов, о которых говорилось выше.

Коренные же различия между фаунами объясняются самостоятельностью путей их эволюции на разных материках.

Известный зоогеограф Н. А. Бобринский (1951) отмечает несколько основных закономерностей в распространении материкиовых животных.

1. По направлению с севера на юг фауны разных частей суши, лежащих на одной и той же широте, приобретают все большие различия.

2. Самые древние, архаические, животные из разных групп встречаются в настоящее время на территории, расположенной к югу от северного тропика.

3. Многие группы животных, обитающие сейчас только в южном полушарии, были распространены и в северном, где они обнаружены в ископаемом состоянии.

К этому следует добавить ряд более частных особенностей распространения животных, подчеркивающих большее или меньшее сходство фаун пар материков (Европы — Азии, Азии — Северной Америки, Африки — Южной Америки и т. д.), что потребовало объяснения и явилось причиной создания нескольких теорий эволюции наземной фауны нашей планеты. Для их обоснования применялись как геологические (тектонические, стратиграфические, геофизические), так и палеонтологические и биogeографические доказательства. Одни из этих теорий не допускают изменений в положении материков, другие признают их изменения в прошлом.

Одной из ранних теорий, объясняющих своеобразие географического распространения животных, была теория мостов суши, или промежуточных материков. Впервые ее предложил в XIX в. геолог Э. Зюсс. Сущность теории заключается в допущении возможности соединения материков сухопутными мостами. По Зюссу, на планете существуют твердые, устойчивые участки земной коры — платформы, или щиты, — и податливые промежуточные участки, способные прогибаться и выгибаться, так называемые геосинклинали. Такая структура Земли обусловливает изменчивость очертаний материков и океанов. Между изолированными океаном частями суши могут возникать временные соединения различной протяженности и ширины, т. е. мосты. Процесс образования мостов с точки зрения тектоники представляет собой вертикальные движения земной коры. Естественно, что существовавшие в прошлом соединения материков создавали возможность для фаунистических и флористических обменов. В свое время биогеографы для объяснения многих случаев разрывов ареалов использовали теорию мостов суши, так как она допускает, во-первых, существование центров длительной эволюции наземных животных на материкиовых щитах (никогда не являвшихся дном моря), а во-вторых, возможность перехода определенных фаунистических элементов с одного материка на другой по этим гипотетическим мостам.

В большинстве случаев были сделаны следующие допущения. Североатлантический мост соединял Северную Америку, Гренландию, Исландию и Европу. Он возникал неоднократно — в палеозое, мезозое, в начале третичного периода.

Гондванский мост, или Гондванский материк, — гигантский гипотетический материк, вероятно, существовавший с каменноугольного периода до триасового или даже до юрского. Предполагается, что он объединял Южную Америку, Африку, остров Мадагаскар, полуостров Индостан, Австралию и Антарктиду. Распад Гондваны начался в триасе и продолжался до юрского периода.

Лемурийский мост соединял остров Мадагаскар с Индией. Существовал он с триасового до конца мелового периода.

Антарктический мост, или Архинотис, как предполагается, соединял южную оконечность Южной Америки (Патагонию) с Антарктидой, через нее — с Австралией и, возможно, с Новой Зеландией. Существовал этот мост с мелового периода до первой половины третичного, точнее, до палеоцена или олигоцена.

Берингийский мост, или материк Берингия, соединял Северную Америку и Восточную Азию, причем в сравнительно недавнее геологическое время. Этим объясняется сходство животного и растительного мира двух материков, разделенных в нынешнюю эпоху морским проливом.

С современных геологических позиций подтверждение получили лишь очень немногие из гипотетических мостов суши. Так, бесспорным оказалось бывшее соединение Азии и Северной Америки, т. е. Берингия. В других случаях исследование дна океанов обнаружило наличие только морских осадков, т. е. море в этих районах всегда было морем. А это опровергло и биogeографическую теорию мостов суши.

На смену ей пришла теория постоянства материков и океанов (теория фиксизма), которую в свое время поддерживали такие выдающиеся ученые, как Ч. Дарвин и А. Уоллес, а в наше время зоогеографы Ф. Дарлингтон (1966) и Г. Делаттин (1967). По этой теории, контуры материков и океанов в основных чертах не изменились. Менялись лишь второстепенные детали их очертаний — при наступлении океана заливались какие-то участки суши или становились сушей участки океана при его отступлении. Эти события имели место только на мелководьях, т. е. в области шельфа, или континентальной ступени. Поэтому теория фиксизма допускает наличие в прошлом соединений между Чукоткой и Аляской (через Берингов пролив), Японией и Азиатским материком, Австралийским материком и островом Тасманией и т. д., но отвергает, к примеру, возможность соединения Африки с Южной Америкой через Атлантический океан.

Зоогеографы, стоящие на позициях фиксизма, для защиты данной теории приводят разные аргументы, из которых внимания заслуживают следующие.

Факторами расширения ареалов являются пассивные способы расселения животных (перенос ветром, с помощью морских течений на плавающих предметах и т. д.). Этот аргумент защищал еще А. Уоллес (1892), наблюдавший многочисленные случаи попадания животных на острова Индонезии с помощью указанных способов.

Зоогеографы Ф. Даль (1923) и В. Г. Гептиер (1936) придерживаются одной из разновидностей теории фиксизма, именно теории оттесненных реликтов. Согласно этой теории, нет необходимости допускать существование в прошлом трансокеанических соединений материков. Случай океанических разрывов ареалов, особенно при их локализации в южном полушарии, объясняются вымиранием популяций животных на больших пространствах и оттеснением выживших к югу. Названные ученые полагают, что прошлые ареалы имели в свое время соединения на севере. Это вполне допустимо, если учесть, что в третичное время в северной Евразии и Америке существовал тропический климат и соответствующая фауна. Все материки, по этой теории, можно связать через север (особенно Азию с Северной Америкой), где не было широких морских проливов. Таким образом, волны переселенцев с севера могли почти беспрепятственно отступать к югу, поскольку прямые сухопутные связи между Северной и Южной Америкой, Азией и Африкой, Азией и Северной Америкой и даже Азии с Австралией действительно имели место еще в начале ледникового периода. На вопрос, почему происходило такое движение древних форм животных с севера на юг, попытался ответить Ф. Даль (1923). Он утверждает, что северные материки (Евразия и Северная Америка) были тем основным центром, с которого уже сложившиеся фауны волнами расселялись к югу. Каждая последующая волна состояла из более эволюционно молодых и продвинутых форм. Под их натиском отступали к югу возникшие ранее примитивные и архаические животные и растения. Происходило вытеснение одних фаун другими. Но это не было простым перемещением. Многие архаические виды и группы на севере просто вымирали, от других оставались единичные представители, перешедшие на положение реликтов, третьим же удавалось мигрировать далеко на юг, найти там подходящие условия существования и дать начало новым формам, ряд которых процветает и в наше время. Взгляды Даля получили название теории оттеснения.

О том, что исчезновение архаических групп на большей части прежнего ареала имело место, говорят палеонтологические находки на территории Евразии и Северной Америки. В слоях раннетретичного (палеогенового) возраста там обнаружены сумчатые и лемуры из млекопитающих, родственники знаменитой гаттерии из рептилий и др. Как известно, эти группы животных дожили до наших дней в Австралии, на Мадагаскаре, Новой Зеландии, в Южной Америке и в других частях южного полушария.

рия. Они не только дожили, но многие из них, испытав адаптивную радиацию, образовали целый ряд экологически разнообразных родов и видов. Примером могут служить австралийские сумчатые звери.

Теория оттесненных реликтов ценна именно тем, что указывает на центры развития и распространения важнейших конкурентоспособных групп животных. Некоторые авторы, как, например, В. Мэтью (1915), считают, что важнейшим центром возникновения и эволюции доминирующих групп животных была умеренная зона северного полушария. Напротив, Ф. Дарлингтон (1957) считает, что этот центр располагался в тропиках Азии и Африки, где наблюдается радиация множества доминирующих групп животных всех классов (настоящих лягушек, ужеобразных змей, певчих птиц, полорогих зверей и др.).

П. Бэнэреску (1978) вообще считает, что главным эволюционным центром доминирующих групп животных была исключительно тропическая Азия и лишь в конце третичного периода этот центр расширился и включил Африку.

Опираясь на палеонтологические и другие доказательства, сторонники теории постоянства материков, а точнее, теории оттеснения, утверждают, что все группы животных, ныне обитающих на двух или нескольких южных материках, расселились с севера. Действительно, почти все семейства животных, обитающие в умеренных частях южного полушария, являются примитивными, в то время как семейства умеренной зоны северного полушария, а тем более его тропической зоны — эволюционно продвинутыми.

Однако эта теория не может объяснить многих океанических разрывов ареалов, которые могли возникнуть только в случае изменения взаимного расположения океанов и материков. Поэтому зоогеографы обратили внимание на теорию движения материков, разработанную А. Вегенером в 1912 г. Сейчас ее принято называть теорией дрейфа континентов, или теорией мобилизма. Согласно взглядам Вегенера, материки по обе стороны Атлантического океана (т. е. Европа и Африка, с одной стороны, и Северная и Южная Америка — с другой) когда-то были единым массивом. Затем он раскололся и материки разошлись, заняв нынешнее положение. А. Вегенер также утверждает, что все материки в отдаленном прошлом составляли части единого гигантского праматерика, названного им Пангейей.

Прежде всего А. Вегенера удивило большое сходство очертаний окраин материков, разделенных в настоящее время Атлантическим океаном. Формальная реконструкция расположения континентов в геологическом прошлом, проведенная на карте путем сближения до наилучшего совпадения их окраин, позволила Вегенеру предположить, что в начале мезозоя все материки представляли единое целое. Этот суперконтинент состоял из двух крупных частей: северной — Лавразии и южной — Гондваны.

В Лавразию входили нынешняя Европа, Азия (без Индостана) и Северная Америка, в Гондвану — Южная Америка, Африка, Антарктида, Индостан и Австралия. Между Лавразией и Гондваной находилась впадина древнего океана Тетис. Впоследствии Лавразия и Гондвана ненадолго соединились (Пангея), но вскоре снова разошлись и эволюционировали независимо друг от друга.

Сторонникам идеи Вегенера удалось собрать много доказательств в ее пользу. Из них прежде всего необходимо упомянуть сходство геологических разрезов позднепалеозойских и раннемезозойских пород на смежных материках (в частности, Африки, и Южной Америки, разделенных в настоящее время Южной Атлантикой). Сам Вегенер обратил внимание на следы древнего, позднепалеозойского покровного оледенения на южных материках, которое было бы невозможным, если бы Индостан, Бразилия и Африка находились в начале пермского периода на их современных местах. Поэтому Вегенер и сделал вывод, что единый южный материк Гондвана в каменноугольное и раннепермское время располагался в районе Южного географического полюса.

Сторонники гипотезы Вегенера привлекали и палеонтологические данные. Например, ископаемые остатки листозавров — пресмыкающихся, обитавших в пресных водоемах около 200 млн лет назад, найдены в Африке, Южной Америке, а в последнее время и в Антарктиде. Невероятно, чтобы эти пресноводные или наземные животные могли проплыть тысячи километров по океану, разделявшему Африку, Южную Америку и Антарктиду, если они и тогда были разделены океаном. Остается допустить, что в то время эти материки составляли единое целое.

Биогеографы широко использовали гипотезу Вегенера, так как она позволяет объяснить множество фактов современного распространения животных и растений, не поддававшихся истолкованию с помощью других теорий. Однако «...объяснение результата не имеет смысла, если не удается установить причину», как утверждает японский геофизик С. Уэда (1980), стоящий на позициях мобилизма.

Механизм движения материков Вегенер представлял себе следующим образом. Материковые массы, отличающиеся преобладанием кремния и алюминия (их называют «сиаль» по начальным буквам латинских названий элементов), плавают на подстилающем их слое, в котором преобладают кремний и магний («сима»), частично погружаясь в него. Благодаря тому что «сима» имеет значительную степень вязкости, положение на ней сиалических материковых масс меняется под влиянием различных сил. По мнению Вегенера, главной из них является «полюсобежная» сила, возникающая вследствие вращения Земли и толкающая материковые плиты от полюсов к экватору. Определенную роль играет и сила приливного действия Луны, которая толкает плиты на запад. Из-за передвижений материковых масс

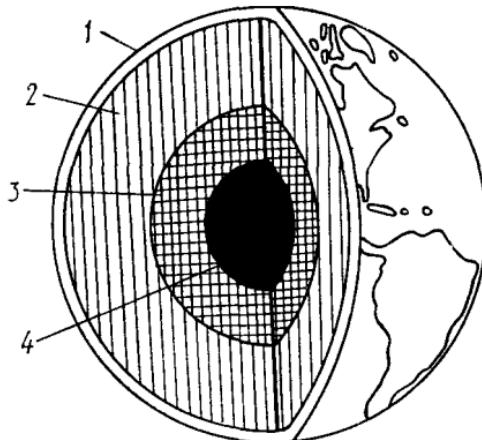


Рис. 44. Схема внутреннего строения Земли (из С. Уэда, 1980):

1 — кора; 2 — мантия; 3, 4 — соответственно внешнее и внутреннее ядра.

дрейфа. Механизм движения материков тогда не был доказан, и к 50-м годам большинство ученых от этой гипотезы отказалось.

Однако в начале 60-х годов появились новые доказательства горизонтальных перемещений материков. Их представили основатели теории тектоники плит, называемой новой глобальной тектоникой,— геологи, геофизики, палеомагнитологи и сейсмологи.

Согласно этой теории, Земля (рис. 44) имеет слоистое строение («как луковица»). Она состоит из внешней коры, твердой мантии (до глубины 2900 км от поверхности), внешнего жидкого ядра и, наконец, твердого внутреннего ядра радиусом около 1100 км (в центре Земли). Как пишет геофизик С. Уэда (1980), кора, состоящая из легкого гранита и других типов горных пород, имеет низкую плотность. Каждый последующий ее слой имеет более высокую плотность, чем находящийся над ним. Мантия состоит из еще более тяжелых пород, таких, как перидотит. Предполагается, что на некоторых глубинах плотность пород мантии настолько близка к точке плавления, что они способны к пластическому течению.

Для объяснения механизма континентального дрейфа была предложена модель конвекции в мантии (рис. 45). Согласно этой модели, в мантии происходит тепловая конвекция. Если восходящее течение направлено к середине материкового массива и при подъеме расходится в разные стороны, материк раскалывается на две половины, которые затем отходят друг от друга. Именно в подобном расколе и образовался Атлантический океан.

Доказательством правильности конвекционной модели является наличие океанических хребтов. Их можно рассматривать как трещины в плитах, заполненные поднимающейся из мантии

их края сжимаются, вследствие чего образуются складки горных систем.

Однако, как показали математические расчеты, сила, оттягивающая материки от полюсов, чрезвычайно мала — в несколько миллионов раз меньше силы тяжести. Для перемещения материков, плавающих на твердой мантии, и образования горных складок высотой в тысячи метров требуется гораздо большая сила.

Вегенер и его современники не могли достаточно убедительно обосновать «полюсограничную модель» материкового

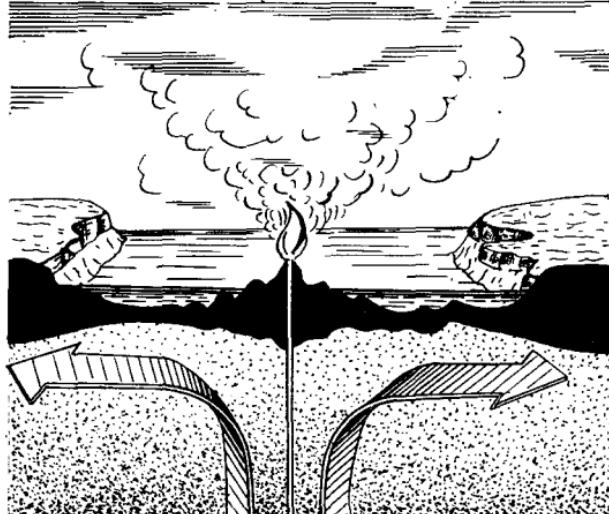


Рис. 45. Конвекция в мантии, приводящая к раздвиганию материковых плит (из С. А. Ушакова и Н. А. Ясаманова, 1984).

магмой. Излияние магмы вызывает «растекание морского дна», или спрединг. В таком случае океанические хребты могут двигаться и в конце концов сталкиваться с океаническими желобами. В этих областях плиты погружаются («тектонически засасываются») наклонно, в сторону континента, под смежные плиты на глубину до 700 км. Рассчитано, что для того чтобы океаническое дно, поднявшись в районах срединно-океанических хребтов, переместилось через весь океан и погрузилось в его желоба, требуется не более 200 млн лет. Поэтому чем больше расстояние, к примеру, от Срединно-Атлантического хребта до того или иного острова, тем больше возраст последнего. Считается, что острову Вознесения не более 1 млн лет, Св. Елены — около 20 млн лет, а Фернандо-По — 120 млн лет.

Обобщая все данные науки, можно сделать вывод, что внешняя оболочка Земли является жесткой литосферой, состоящей из нескольких плит и покрывающей размягченный слой мантии (астеносферу). Дрейф материков и разрастание морского дна можно представить как движение этих жестких плит. Взаимодействие литосферных плит служит причиной землетрясений, вулканической деятельности, образования океанических хребтов и т. д. На литосферных плитах располагаются современные материки.

Таким образом, в отличие от гениальной догадки Вегенера, не подкрепленной доказательствами в силу тогдашнего состояния наук о Земле, в настоящее время полагают, что земная кора вместе с верхней частью мантии является единым целым, передвигающимся в астеносфере. В ней развиваются конвекционные тече-

ния, вызывающие расхождение плит. Это приводит либо к их столкновению (и тогда возникают горно-складчатые сооружения типа Гималаев), либо к их уничтожению. По мнению большинства геологов, крупных тектонических плит всего шесть: евразийская, американская, африканская, австралийская, антарктическая и тихоокеанская.

Для зоогеографии теория тектоники плит дает очень много. Она прежде всего объясняет ряд закономерностей распростране-

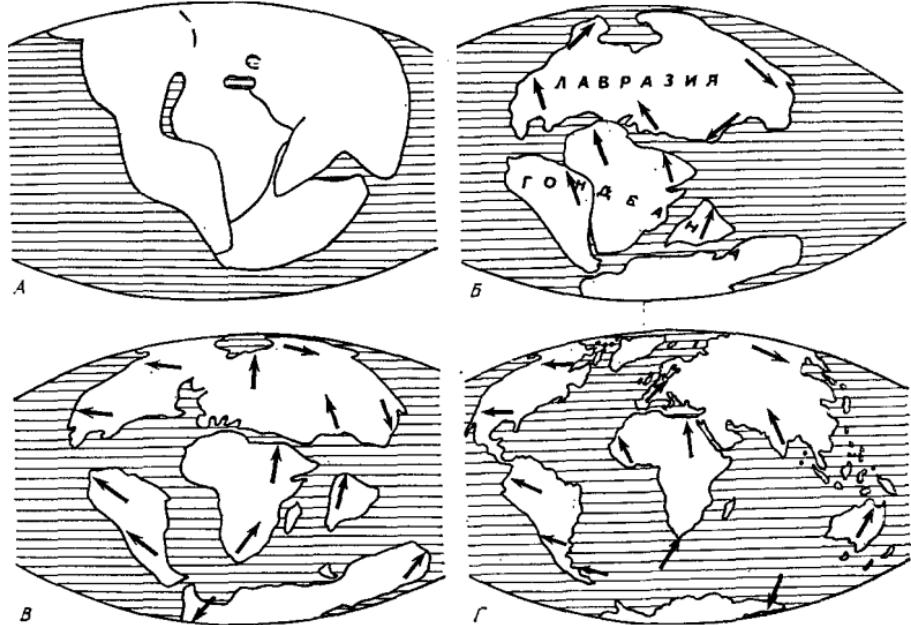


Рис. 46. Положение материков:

А — в карбоновом периоде; Б — 180 млн лет назад; В — 65 млн лет назад; Г — современное; стрелками обозначены векторы движения (из С. А. Ушакова и Н. А. Ясманова, 1984).

ния животных, которые не могут быть объяснены другими теориями.

Рассмотрим расположение древних материков в различные геологические периоды (рис. 46).

В нижнем палеозое в южном полушарии сформировался гигантский материк Гондвана, а в северном возникло несколько материков, соединившихся впоследствии в Лавразию. Около 320—325 млн лет назад произошло столкновение Гондваны с северными материками, в результате чего образовалась Пангея. Это главное событие каменноугольного периода. В пермском периоде Пангея располагалась от Южного полюса почти до Северного. На протяжении мезозоя и кайнозоя происходил распад Пангеи и переход к нынешнему расположению плит, а в их составе — материков и океанов.

В триасе (230—195 млн лет назад) Гондвана покинула район Южного географического полюса, а северный край Лавразии

(северо-восток современной Якутии) вплотную приблизился к Северному географическому полюсу. К концу триаса Пангея приобрела такой облик, как его представлял Вегенер. Но уже в этом периоде начался ее раскол и в конце периода она разделилась на две материковые плиты: северную — Лавразийскую и южную — Гондванскую.

В юрском периоде (195—137 млн лет назад) Гондвана, пропущенная как единый материк более 350 млн лет, начала распадаться. В раннеюрское время она начала раскалываться на 4 крупных фрагмента — Южную Америку, Африку с Аравией, Индостан и Антарктиду с Австралией. Затем произошла раздвижка Африки и Южной Америки. На рубеже юрского и мелового периодов (140—130 млн лет назад) Гондвана полностью раскололась. В юрском же периоде мантийный поток обусловил раскол Лавразии и начало отделения Северной Америки от Европы. Полное их разделение произошло в меловом периоде. Последний характеризуется грандиозными событиями: сокращаются Тетис и Тихий океан и, наоборот, увеличивается площадь Южной Атлантики и Индийского океана. Индостан удалился от Австрало-Антарктиды. В самом конце мела от края этого материка откололся блок, образовавший нынешнюю Новую Зеландию. Австралия же и Антарктида оставались единым материком.

В кайнозое (от 60—70 млн лет назад до наших дней) произошли следующие события. Европа и Гренландия имели сухопутную связь вплоть до позднего олигоцена. В миоцене к Европе присоединились мелкие южные блоки (Апулийский, Родопский и др.). В плиоцене Аравийская плита столкнулась с южной окраиной Иранского блока. В позднем миоцене — плиоцене в результате столкновения Большого и Малого Кавказа закрылся океанический пролив между Черным и Каспийским морями. Началось разделение Австралии и Антарктиды. В конце эоцена — начале олигоцена произошло столкновение Индостана с Азиатским континентом, вследствие чего образовались Гималаи, Памир и Тянь-Шань.

На рубеже эоцена и олигоцена разрушилось континентальное соединение между Южной Америкой и западной частью Антарктиды. В Антарктиде началось покровное оледенение. Около 3 млн лет назад появилось покровное оледенение Гренландии и Скандинавии, но первые горные ледники в северном полушарии возникли около 8—10 млн лет назад. Таким образом, в конце плиоцена в северном полушарии началось оледенение, совпавшее по времени с максимумом оледенения в южном полушарии.

Основной биогеографический вывод из теории континентального дрейфа заключается в том, что в определенные периоды развития Земли, начиная еще с докембра, эволюция органического мира проходила то на единых гигантских материках, то на них разделившихся фрагментах. Расположение этих фрагментов по отношению к экватору и полюсам, а также друг к другу меня-

лось, и пути расселения животных укорачивались или удлинялись. Многие зоogeографические феномены можно объяснить с помощью и теории континентального дрейфа, и оттеснения, отрицающей горизонтальные движения материковых масс. Определенные же биogeографические явления и факты лучше объясняются с позиций мобилизма. В первую очередь это своеобразие австралийской фауны и флоры, особенно наличие множества архаических и отсутствие эволюционно продвинутых групп. Ход рассуждений зоogeографов, стоящих на позициях мобилизма, следующий. Австралия располагается довольно близко к юго-восточной Азии, которая в течение всего третичного периода была главным эволюционным центром молодых групп животных. Острова Индонезии образовывали между Азией и Австралией неполный мост (цепочку островов), так что в неогене ряд групп, способных расселяться через узкие морские проливы, попал в Австралию. Это самый молодой фаунистический слой австралийской фауны. Если бы континенты оставались неподвижными и постоянными, то Австралия с самого начала располагалась бы по соседству с Азией и цепочкой островов соединялась бы с ней. В таком случае азиатские элементы попали бы в Австралию еще в ранние эпохи развития Земли и ее фауна и флора были бы отражением азиатских. Но Австралия, по теории материкового дрейфа, первоначально соседствовала с Африкой, Индостаном, Антарктидой и югом Южной Америки и только в середине третичного периода оказалась в соседстве с Азией.

Зоogeографическим феноменом является и то, что многие группы животных ограничены в своем распространении южными материками, где они жили и в отдаленном прошлом. Это подтверждается многочисленными ископаемыми остатками. В то же время на северных материках их нет и не было в прошлом. Этот феномен лучше объясняется с позиций теории материкового дрейфа. Примером его может служить распространение семейства наземных моллюсков *Acavidae*, особенно представителей подсемейства *Strophocheilinae*, населяющих тропическую Америку и Африку. Это крупные моллюски, и если бы они когда-нибудь входили в состав фауны северных материков, от них непременно остались бы окаменелости, но они не обнаружены. Совершенно четкий гондванский ареал имеют и многие растения, например семейство протейных.

Еще одним биogeографическим доказательством данного феномена служит распространение харациновых рыб (сем. *Characidae*), которые относятся к самым жизнеспособным представителям пресноводных костнопузырных рыб. Они живут в тропических водоемах Южной Америки и Африки. Сторонники теории оттеснения приписывают этим рыбам северное происхождение и считают, что они попали в Южную Америку из Северной, а в Африку — из Европы. Но харациновые рыбы в Центральной Америке, куда они должны были переселиться с севера, пред-

ставлены только современными вселенцами из Южной Америки. Если бы эта группа имела северное происхождение, то в Центральной Америке должны были бы сохраниться потомки харцинид, когда-то мигрировавших с севера. Однако этих потомков там нет. Следовательно, в прошлом харациновые рыбы не обитали ни в Северной, ни в Центральной Америке.

Все эти факты говорят скорее в пользу идей мобилизма, чем теории оттеснения. Однако движение материков происходило в сущности в мезозое, и к началу кайнозоя нынешние континенты уже были отделены друг от друга. В третичном периоде изменилось лишь расположение континентальных блоков относительно друг друга. Последние же прямые контакты между южными материками прекратились в начале мелового периода. Поэтому географическое распространение всех групп животных, которые развились и расселились в третичном периоде, перестало отражать дрейф континентов. Эти группы могут иметь в лучшем случае рецентные межконтинентальные связи, в первую очередь между Азией и Северной Америкой, Северной и Южной Америкой через Центральноамериканский перешеек. Так распространены плацентарные млекопитающие.

Среди позвоночных только строго пресноводные рыбы, амфибии и некоторые семейства черепах четко отражают в своем распространении дрейф континентов.

Современное распространение животных и растений является результатом общего палеогеографического развития земного шара начиная с палеозоя и до наших дней. Главные этапы этого развития можно вкратце охарактеризовать следующим образом.

1. Начиная с палеозоя и до триасового или юрского периода мезозоя Земля имела вид одного (Пангея) или двух (Лавразия и Гондвана) блоков. Группы животных, эволюционировавших к тому времени, могли свободно расселяться по южным материкам, включая Мадагаскар, Индию и Новую Зеландию. Такое же расселение было между Европой и Северной Америкой.

2. После раскола Гондваны и удаления друг от друга ее фрагментов началось независимое развитие их фаун. Фрагменты Гондваны еще до конца мезозоя были соединены, в частности тропики Южной Америки с Африкой, южные части Южной Америки с Австралией и Новой Зеландией, а также с Антарктидой.

3. В течение продолжительного третичного периода к огромному Азиатскому материку присоединились Европа и Индостан (фрагмент Гондваны). Кроме того, указанный материк постоянно сохранял связи с Северной Америкой в районе нынешнего Берингова пролива. Тропики южной Азии в третичном периоде были главным эволюционным центром доминирующих и наиболее конкурентоспособных групп животных, активно расселявшихся и вытеснявших на своем пути древнюю фауну. Так произошло с древней гондванской фауной Индии. Фауна североазиатского умеренного пояса, родственная фауне южных частей

Азии, населила Европу и Северную Америку, образовав здесь эндемичные роды и виды. Юго-восток Северной Америки стал вторичным центром эволюции многих групп, вышедших из Азии. Позднее некоторые из них продвинулись в Южную Америку.

4. В миоцене произошло соединение Африки и Азии, что открыло путь в Африку многим обитателям тропических лесов и саванн — выходцам из Южной Азии. Будучи эволюционно молодыми и прогрессивными формами, они почти полностью вытеснили гондванскую фауну, и в конце третичного периода она стала главным центром развития и расселения многих групп животных. После образования Красного моря Африка снова отделилась.

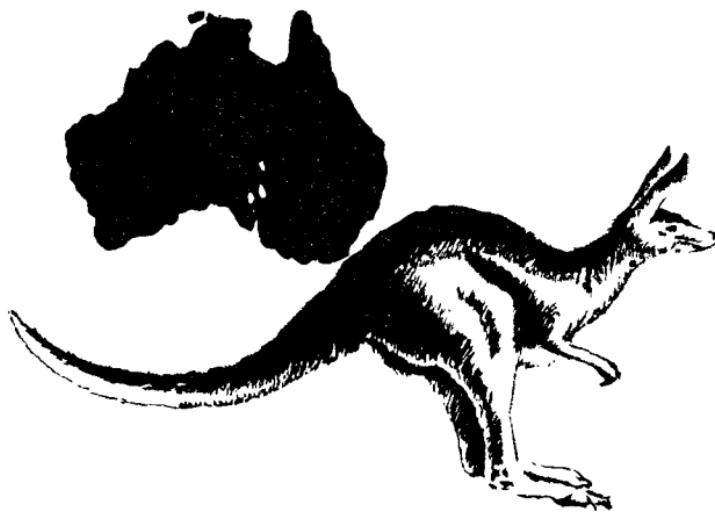
5. Южная Америка, фрагмент Гондваны, к началу третичного периода ненадолго восстановила былое соединение с Северной Америкой, что открыло путь к расселению северных групп животных, особенно млекопитающих, на юг. Это соединение вскоре нарушилось, и Южная Америка в течение большей части третичного периода оставалась изолированным континентом, вроде нынешней Австралии. В это время здесь развивались особые фгуны, состоявшие из групп гондванского происхождения, а также выходцев из Северной Америки. В плиоцене снова произошло соединение Северной и Южной Америки и новые волны переселенцев внедрились в южноамериканскую фауну. Однако они лишь частично вытеснили автохтонную фауну, так что она сохранилась гораздо полнее, чем фауна Африки.

6. Другой фрагмент Гондваны — Австралия дрейфовал на северо-восток и в миоцене приблизился к Азии. Через цепочку островов произошло вселение на север Австралии таких азиатских животных, которые были способны пересечь морские проливы. Тем не менее нелетающие звери (за исключением семейства мышиных), большинство амфибий и все строго пресноводные рыбы на австралийский материк так и не попали.

7. В течение долгих веков географической изоляции континентальных блоков их фаунистическая изоляция не была полной, так как многие животные преодолевали разделяющие их пространства активным или пассивным путем. Это расселение облегчалось и тем, что материки не были удалены друг от друга на большие расстояния. Так, с эоценом до плиоцена изоляция Северной и Южной Америки была полной и комплексы зверей, амфибий и строго пресноводных рыб развивались независимо друг от друга, но обмен между фаунами птиц был постоянным. Между южными континентами в области южной умеренной зоны и в настоящее время продолжается взаимопроникновение фаун, чему способствуют западные ветры и циркумантарктическое морское течение, несмотря на громадные расстояния. Конечно, это касается только мелких животных, особенно членистоногих.

Короче говоря, различные группы животных могли прийти к сходным типам распространения разными путями.

Систематическая
зоогеография



ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

Важнейшей задачей систематической зоогеографии является характеристика регионов суши и океана по составу их фаун. Вопрос о принципах их выделения относится к центральным вопросам современной зоогеографии, так как разработаны они до настоящего времени недостаточно. Издавна схемы зоогеографического районирования базируются на изучении ареалов видов и целых фаунистических комплексов, а различия между фаунами объясняются историческими условиями их формирования. Как уже отмечалось, в истории зоогеографии не было недостатка в попытках фаунистического подразделения земного шара, но наиболее удачную для своего времени схему зоогеографического (фаунистического) районирования суши предложил П. Л. Склетер (1875). В основу районирования он положил статистический метод. Некоторые уточнения в дальнейшем были сделаны А. Уоллесом (1876). Оба ученых пользовались данными по распространению позвоночных животных, главным образом птиц. Были предложены и другие схемы, основанные на распространении других групп животных: рыб, насекомых и т. д. Детали распространения разных групп заметно различаются между собой, поэтому и схемы районирования выглядят по-разному.

В связи с этим возникают два принципиальных вопроса: 1. Можно ли создать единую для всех групп животных схему фаунистических регионов или для каждой из них необходимо построить отдельную? 2. Каковы причины различий в характере распространения разных групп животных?

Рассматривая эти вопросы, известный советский зоогеограф О. Л. Крыжановский (1987) указывает, что система зоогеографического районирования представляет иерархическую классификацию соподчиненных единиц различного ранга (царства, или доминиона, области, подобласти, провинции, округа). Схема служит прежде всего для упорядочения, хранения и поиска информации. Поэтому разграничение регионов и их характеристики должны быть такими, чтобы районирование выполняло все эти функции и обеспечивало максимально легкий информационный поиск. Для удобства О. Л. Крыжановский предложил вместо неопределенного термина «регион», в который разные авторы вкладывают различное содержание, употреблять термин «зоохорон», применяя его для обозначения зоогеографических единиц

самого различного ранга. Отдел систематической зоогеографии, изучающий распространение целых фаун и разрабатывающий на этой основе иерархическую классификацию зоохоронов, Крыжановский предложил называть зоохорономией. Таким образом, именно зоохорономия должна дать ответы на поставленные выше вопросы.

Опыт последних лет показывает, что создание единой системы фаунистических регионов (зоохоронов) суши или океана принципиально возможно, так как существуют общие закономерности распространения животных одного биоцикла. Поэтому такая система будет отражать наиболее удачное среднее из всех разнообразных сочетаний распространения различных животных.

Причины различий в характере распространения разных групп коренятся прежде всего в их филогенетической разновозрастности. Так, современные семейства птиц и млекопитающих гораздо моложе насекомых и, вероятно, рептилий. Поэтому и распространены они по-разному. Кроме того, следует учитывать место происхождения, скорость эволюции, способность к расселению различных групп животных, характер их отношений со средой и ряд других обстоятельств.

При зоогеографическом районировании могут быть два подхода: фауногенетический и ландшафтно-зональный (зонально-климатический). Первый, примененный еще П. Склэтером (1875) и А. Уоллесом (1876), а затем широко использованный М. А. Мензбирем (1934), А. П. Семеновым-Тян-Шанским (1936), И. И. Пузановым (1938) и другими учеными, основан на детальном исследовании ареалов видов и фаунистических комплексов и на выяснении исторически обусловленных различий между фаунаами. Главную роль при выделении зоохоронов играют виды с узкими ареалами, т. е. эндемики и реликты. Именно они подчеркивают самобытность и древность определенной фауны.

Ландшафтно-зональный подход базируется на изучении животного населения, т. е. совокупности животных, связанных общностью местообитаний и разнообразными отношениями друг с другом и с компонентами растительного сообщества. Как видно, здесь используются типологические критерии (сообщество, животное население), а в первом случае зоогеограф имеет дело с уникальными категориями (фаунистический комплекс, фауна).

Фауногенетические регионы на каких-то участках могут совпадать с ландшафтными зонами или подзонами. Примером такого совпадения является арктическая фауна Евразии или даже Голарктики. Здесь общая Арктическая область (или подобласть) как фауногенетический выдел совпадает с зонально-климатическим выделом — полярными районами тундры. Но уже южнее, в Субарктике, выявляется несколько фауногенетических центров и единой Субарктической области не существует. Главную роль при выделении типологических единиц играют обычные, широко распространенные, массовые виды, а отнюдь не редкие эндемики.

При зоогеографическом районировании стоит задача отразить сходство и различия сравниваемых фаун, оценить их в количественных показателях и определить, где проходят границы между территориями, занятymi различными фаунами. До недавнего времени эта задача решалась путем подсчета семейств, родов и видов животных, обитающих в исследуемых странах, и объединения в область или подобласть тех стран, где встречается наибольшее количество общих семейств, родов и видов. Однако при этом трудно избежать субъективности, поскольку могут сравниваться различные по площади территории, выбираться для сравнения разные по степени изученности группы животных и т. д. Кроме того, существуют разногласия в том, какой ранг придавать выделенным единицам районирования, учитывать ли только современное распространение животных или принимать во внимание также историю фаун.

Большинство зоогеографов считает, что при выделении зоохоронов (регионов) высокого ранга, например царств, подцарств и областей, нужно обязательно учитывать исторический фактор (главные этапы эволюции фаун), иначе не могут быть поняты пути их становления. В противоположность этому выделение округов и районов требует в основном учета ландшафтно-зональных особенностей территории.

Поскольку в принципе зоохороны должны быть унифицированы для большинства групп животных, входящих в фауну данного биоценоза, для их выделения должны учитываться ареалы разных животных, а не только птиц и млекопитающих, как это делалось во времена Склэттера и Уоллеса. Было установлено, что распространение позвоночных, наземных моллюсков, многих отрядов и семейств насекомых очень часто оказывается сходным. Поэтому использование для целей районирования возможно большего разнообразия систематических групп позволяет создать более объективную иерархическую систему. При этом подразумевается как таксономическое, так и экологическое разнообразие животных. На практике выбор групп чаще всего определяется специализацией зоогеографа, т. е. знанием какой-то определенной группы животных. Нужно только, чтобы она была хорошо изученной в таксономическом и хорологическом отношениях и достаточно большой по числу видов, что уменьшает роль случайностей и частных моментов. Тем не менее районирование принципиально можно проводить по фактам распространения отдельных отрядов или семейств животных, что нередко и делается.

Важным моментом является ограничение территории зоохорона. Если эта территория представляет собой остров или отдельный высокогорный участок («остров на суше», по выражению Уоллеса), т. е. четкий изолят, то проблема выделения территориальных единиц решается просто. В других же случаях необходимы специальные подходы.

Ботанико-географ А. И. Толмачев (1986) предложил метод конкретных флор, который применим и в фаунистических работах. Он исходит из того, что выбранная территория должна включать все основные местообитания, характерные для данной зоны или ландшафта. Под конкретной, или элементарной, флорой подразумевается совокупность видов растений, распространенная на всем протяжении занятого флорой района, которая образует лишь различные группировки и занимает отдельные его участки в зависимости от чисто местных особенностей. По Толмачеву, минимальная площадь, занятая элементарной флорой, на равнине составляет 100 кв. км, а в горах соответствует площади водосборного бассейна одной реки. Если по мере дальнейшего расширения обследуемого района обнаруживается значительное изменение состава видов, то это значит, что исследователь вышел за пределы района, имеющего действительно единую флору. Есть необходимость применить описанный метод и в зоогеографических исследованиях.

Для ограничения территории зоохоронов используется и так называемый метод синперат. Он заключается в том, что на карту линейным способом наносятся границы ареалов возможно большего числа видов или родов. Многие границы совпадут или окажутся близко друг к другу. Полосы совпадения или сближения (так называемые сгущения границ ареалов) именуют синператами. Они и служат границами выделов. Как правило, синператы совпадают с различного рода препятствиями к расселению видов.

С этой же целью широко применяется и гораздо более формальный метод: на карту накладывают сетку квадратов с длиной стороны, соответствующей 50 или 100 км, либо ячейки широтно-меридиональной сети со стороной в 5 или 10°. Размер квадратов зависит от того, насколько полно изучен видовой состав фауны, ареалы входящих в нее видов, а также от меры детализации схемы районирования, т. е. от задачи, стоящей перед исследователем. Она может сводиться к выделению подобластей, провинций или же участков.

Что касается списков таксонов (семейств, родов и видов), используемых для районирования, они должны быть подтверждены фактическими находками, а линейные границы ареалов должны отражать пределы действительного распространения таксонов, а не являться экстраполяцией. В сравниваемых списках фаун должны фигурировать таксоны равноценного ранга (нельзя сравнивать, к примеру, списки, один из которых представляет собой перечень видов всей фауны птиц района, а другой — только воробынных). Наконец, из сравниваемых списков необходимо исключить те виды животных, которые были случайно или преднамеренно завезены человеком (например, колорадский жук или енот-полоскун в фауне СССР). Это нужно для правильного понимания географической истории группы.

Дальнейшая статистическая обработка и представление результатов количественного анализа с целью зоogeографического районирования описаны в специальных работах, обобщенных Ю. А. Песенко (1982). На основании сравнения фаун вычисляются индексы сходства. При группировке выделов по сходству их фаун в настоящее время используется кластерный метод.

Статистические методы не могут дать прямого ответа на вопрос о том, какой ранг в иерархической системе зоохоронов следует придать тому или иному выделу, т. е. считать его областью, подобластью, провинцией и т. д. И все же эти методы нередко позволяют установить на карте вероятные центры эволюции соответствующей группы животных.

Определенному центру эволюции фауны соответствует зоogeографическая область и тем более царство. И. И. Пузанов (1949) считает, что и при установлении подобластей решающим критерием должен быть не тип современного распределения биоценозов, который зависит от современных климатических особенностей, а история фауны, т. е. ее принадлежность к тому или иному центру эволюции. Подобласти, как центры эволюции фаун более низкого порядка, могут включать в себя несколько экологических зон с характерными для них биотопами.

При выделении же провинций и районов, которые трудно понять исторически, главным критерием может быть статистика видов, т. е. распределение их по климатическим зонам и ландшафтам. Границы этих зон большей частью и будут служить границами зоogeографических выделов ранга провинций и районов. Таким образом, разномасштабное зоogeографическое районирование производится на компромиссной основе: регионы (зоохорны) высокого ранга (царство, область, иногда и подобласть) определяются с учетом истории фауны, а низкого (провинция, район, участок) — главным образом экологически.

Еще один важный вопрос касается реальности границ между зоохоронами. Практически резкие линейные границы между зоogeографическими областями или провинциями встречаются редко. Они существуют там, где сильно различающиеся физико-географические регионы разделены трудно преодолимым и длительное время существующим барьером в виде морского пролива или высокого горного хребта. Так, гребень Гималаев служит зоogeографической границей между Индо-Малайской областью и Палеарктикой, а Мозамбикский пролив разделяет Эфиопскую и Мадагаскарскую фаунистические области. В нашей стране очень четкой линейной границей между фаунами Западной и Восточной Сибири служит долина Енисея в его среднем течении.

Однако гораздо чаще границы зоохоронов представляют собой переходные полосы разной ширины. Классическим примером такой полосы является так называемая Уоллесия — пограничный с Австралией район юго-восточной Азии, где осуществляется переход от азиатской к австралийской фауне.

Принятая в учебнике система фаунистических регионов суши представляет собой модернизированную схему Склэтера — Уоллеса. Схема районирования морского и пресноводного биоциклов принята соответственно по схемам Г. Делаттина (1967) и Я. И. Старобогатова (1970).

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ МИРОВОГО ОКЕАНА

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Как уже говорилось, условия обитания в море определяются вертикальным расчленением данного биоцикла, а также наличием или отсутствием субстрата для прикрепления и передвижения. Следовательно, условия расселения морских животных в литоральной, пелагической и абиссальной зонах различны. В силу этого невозможно создать единую схему зоогеографического районирования Мирового океана, что усугубляется еще и весьма широким, нередко космополитным распространением большинства систематических групп морских животных. Вот почему в качестве индикаторов определенных регионов используются роды и виды, ареалы которых изучены недостаточно. К тому же разные классы морских животных дают различную картину распространения. Учитывая все эти аргументы, подавляющее большинство зоогеографов принимают схемы районирования морской фауны отдельно для литорали, пелагиали.

ФАУНИСТИЧЕСКОЕ РАСЧЛЕНЕНИЕ ЛИТОРАЛИ

Фаунистическое расчленение литорали проявляется очень четко, так как отдельные области этого биохора достаточно сильно изолированы как сушей и климатическими зонами, так и широкими отрезками открытого моря (рис. 47, 1).

Выделяют центральный Тропический регион и расположенные к северу от него Бореальный, а к югу — Антибореальный регионы. В каждом из них выделяют разное количество областей. Последние в свою очередь подразделяются на подобласти.

Тропический регион

Этот регион характеризуется наиболее благоприятными условиями существования, что обусловило формирование здесь наиболее полной гармонически развитой фауны, не знавшей перерывов в эволюции. Подавляющее большинство классов морских животных имеют в регионе своих представителей. Тропическая зона по характеру фауны четко расчленяется на две области: Индо-Пацифическую и Тропико-Атлантическую.

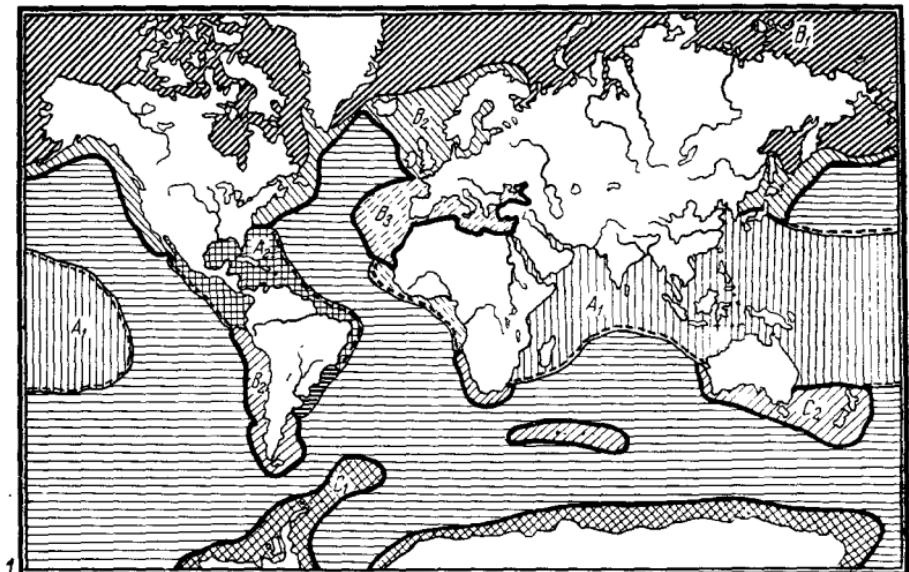


Рис. 47. Фаунистическое расчленение лitorали (1) и пелагиали (2) Мицкого океана (из Г. Делаттина, 1967):

Тропический регион: A₁ — Индо-Пацифическая область; A₂ — Тропико-Атлантическая область; Бореальный регион; B₁ — Арктическая область; B₂ — Борео-Пацифическая область; B₃ — Борео-Атлантическая область; Антибореальный регион; C₁ — Антарктическая область; C₂ — Антибореальная область.

Индо-Пацифическая область. Данная область охватывает громадное пространство Индийского и Тихого океанов между 40° с. ш. и 40° ю. ш., и только у западного побережья Южной Америки южная граница ее резко сдвинута к северу под влиянием холодного течения. Сюда же относится Красное море и Персидский залив, а также бесчисленные проливы между островами

Малайского архипелага и Тихого океана. Благоприятные температурные условия, обусловленные большой площадью мелководий, и стабильность среды на протяжении многих геологических периодов привели к развитию здесь исключительно богатой фауны.

Млекопитающие представлены дюгонями (род *Halicore*) из семейства сиреновых, один вид которых живет в Красном море, другой — в Атлантике, третий — в Тихом океане. Эти крупные животные (3—5 м в длину) обитают в мелких заливах, обильно заросших водорослями, и изредка заходят в устья тропических рек.

Из морских птиц, связанных с побережьями, для Индо-Пацифической области характерны мелкие буревестники и гигантский альбатрос *Diomedea exulans*.

Морские змеи *Hydrophiidae* представлены большим количеством (до 50) характерных видов. Все они ядовиты, многие имеют приспособления для плавания.

Рыбы морской фауны чрезвычайно разнообразны. Они чаще всего ярко окрашены, покрыты разноцветными пятнами, полосами и т. п. Из них следует упомянуть сростночелюстных рыб — дидонов, тетрадонов и кузовков, рыб-полугаев *Scaridae*, у которых зубы образуют сплошную пластинку и служат для откусывания и дробления кораллов и водорослей, а также рыб-хирургов, вооруженных ядовитыми колючками.

Громадного развития в море достигают коралловые рифы, состоящие из зарослей шестилучевых (*Madreporea*, *Fungia* и др.) и восьмилучевых (*Tubipora*) кораллов. Коралловые рифы следует считать наиболее типичным биоценозом Индо-Пацифической лitorали. С ними связаны многочисленные моллюски (*Pteroceras* и *Strombus*), отличающиеся ярко разрисованными и разнообразными по форме раковинами, гигантские тридакны массой до 250 кг, а также голотурии, служащие предметом промысла (употребляются в пищу в Китае и Японии под названием трепанга).

Из морских кольчатых червей отметим знаменитого палоло. Массы его в период размножения поднимаются на поверхность океана; употребляются в пищу полинезийцами.

Местные отличия фауны Индо-Пацифической области позволили выделить в ней *Индийско-Западнопацифическую*, *Восточно-пацифическую*, *Западноатлантическую* и *Восточноатлантическую подобласти*.

Тропико-Атлантическая область. Эта область гораздо меньше по протяженности, чем Индо-Пацифическая. Она охватывает лitorаль западного и восточного (в пределах тропической Атлантики) побережья Америки, воды Вест-Индского архипелага, а также западное побережье Африки в границах тропической зоны.

Животный мир этой области значительно беднее предыду-

щей, лишь вест-индские моря с их коралловыми рифами содержат богатую и разнообразную фауну.

Морские звери здесь представлены ламантинами (из тех же сиреновых), способными заходить далеко в реки тропической Америки и Африки. Из ластоногих встречаются белобрюхие тюлени, морские львы и галапагосский котик. Морских змей практически нет.

Фауна рыб разнообразна. Она включает гигантских скатов — мант (до 6 м в поперечнике) и крупного тарпона (до 2 м в длину), являющегося объектом спортивного лова.

Коралловые рифы достигают пышного развития лишь в Вест-Индии, но вместо тихоокеанских мадрепор здесь распространены виды рода Асгорога, а также гидроидные кораллы *Millepora*. Чрезвычайно обильны и разнообразны крабы.

Литораль западного побережья Африки отличается самой бедной фауной, почти лишенной коралловых рифов и связанных с ними коралловых рыб.

Область разделяется на две подобласти — *Западноатлантическую* и *Восточноатлантическую*.

Бореальный регион

Регион расположен к северу от Тропического региона и охватывает северные части Атлантического и Тихого океанов. Он разделяется на три области: *Арктическую*, *Борео-Пацифическую* и *Борео-Атлантическую*.

Арктическая область. К этой области относятся северные побережья Америки, Гренландии, Азии и Европы, расположенные за пределами влияния теплых течений (вне области остаются северные берега Скандинавии и Кольского полуострова, обогреваемые Гольфстримом). Охотское и Берингово моря по температурным условиям и составу фауны также относятся к Арктической области. Последняя соответствует экологической зоне, где температура воды держится на уровне 3—4 °С, а нередко и ниже. Большую часть года здесь сохраняется ледовый покров, даже летом на поверхности моря плавают льдины. Соленость Арктического бассейна относительно низкая из-за массы пресной воды, приносимой реками. Ледяной припай, характерный для данной области, препятствует развитию литорали на мелководьях.

Животный мир беден и однообразен. Наиболее типичными млекопитающими являются моржи, тюлени-хохлачи, полярный, или гренландский, кит, нарвал (дельфин с гипертрофированным в виде прямого рога левым клыком) и белый медведь, основное местообитание которого — плавающие льды.

Птицы представлены чайками (прежде всего розовой и полярной), а также чистиками.

Фауна рыб бедная: обычны сайка из тресковых, навага и полярная камбала.

Беспозвоночные более разнообразны и многочисленны. Малое количество видов крабов компенсируется богатством бокоплавов, морских тараканов и других ракообразных. Из моллюсков для арктических вод типична иольдия *Yoldia arctica*, очень много актиний и иглокожих. Особенностью арктических вод является то, что здесь на мелководьях живут морские звезды, ежи и офиуры, которые в других зонах ведут глубоководный образ жизни. В ряде районов фауна литорали более чем наполовину состоит из сидящих в известковых трубочках кольчатых червей.

Однообразие фауны данной области на всем ее протяжении делает излишним выделение в ней подобластей.

Борео-Пацифическая область. В пределы области входят прибрежные воды и мелководья Японского моря и омывающие с востока Камчатку, Сахалин и северные Японские острова части Тихого океана, а кроме того, литораль его восточной части — побережье Алеутских островов, Северной Америки от полуострова Аляска до Северной Калифорнии.

Экологические условия в этой области определяются более высокими температурами и их колебаниями в зависимости от времени года. Температурных зон несколько: северная — 5—10 °С (на поверхности), средняя — 10—15, южная — 15—20 °С.

Для Борео-Пацифической области характерны морская выдра, или калан, ушастые тюлени — морской котик, сивуч и морской лев, сравнительно недавно водилась стеллерова морская корова *Rhytina stelleri*, полностью уничтоженная человеком.

Из рыб типичны минтай, терпуг и тихookeанские лососи — кета, горбуша, чавыча.

Разнообразны и обильны беспозвоночные литорали. Они нередко достигают очень крупных размеров (например, гигантские устрицы, мидии, камчатский краб).

Многие виды и роды животных Борео-Пацифической области сходны с представителями Борео-Атлантической области либо идентичны им. Это так называемое явление амфибореальности. Данный термин обозначает тип распространения организмов: они встречаются на западе и востоке умеренных широт, но отсутствуют между ними.

Таким образом, амфибореальность представляет собой один из видов разрыва ареалов морских животных. Объясняет этот вид разрыва теория, предложенная Л. С. Бергом (1920). Согласно данной теории, расселение животных бореальных вод через арктический бассейн происходило как из Тихого океана в Атлантику, так и наоборот в эпохи, когда климат был теплее современного, а выход из морей дальнего севера через пролив между Азией и Америкой осуществлялся беспрепятственно. Такие условия существовали в конце третичного периода, именно в плиоцене. В четвертичном периоде резкое похолодание привело к исчезновению бореальных видов в высоких широтах, установилась зональность Мирового океана и сплошные ареалы превратились

в разорванные, поскольку связь жителей умеренно-теплых вод через полярный бассейн стала невозможной.

Амфибoreальное распространение имеют чистиковые птицы, обыкновенный тюлень, или ларга *Phoca vitulina*, многие рыбы — корюшка, песчанка, треска, некоторые камбалы. Оно свойственно также ряду беспозвоночных — некоторым моллюскам, червям, иглокожим и ракообразным.

Борео-Атлантическая область. Область включает большую часть Баренцева моря, Норвежское, Северное и Балтийское моря, литораль восточного побережья Гренландии, и, наконец, северо-восток Атлантического океана к югу до 36° с. ш. Вся область находится под влиянием теплого течения Гольфстрим, поэтому ее фауна носит смешанный характер, и наряду с северными сюда входят субтропические формы.

Эндемичен гренландский тюлень — лысун. Морские птицы — кайры, гагарки, топорики — образуют гигантские гнездовья (птичьи базары). Из рыб обычны тресковые, среди которых встречается эндемичная пикша. Многочисленны также камбаловые, зубатки, скорпены, морские петухи.

Среди разнообразных беспозвоночных выделяются раки — омар, различные крабы, раки-отшельники; иглокожие — красная морская звезда, красивая офиура «голова медузы»; из двухстворчатых моллюсков широко распространены мидии и сердцевидки. Кораллов много, но рифов они не образуют.

Борео-Атлантическую область обычно разделяют на 4 подобласти: *Средиземноморско-Атлантическую*, *Сарматскую*, *Атланто-Бореальную* и *Балтийскую*. К первым трем относятся моря СССР — Баренцево, Черное и Азовское.

Баренцево море располагается на стыке теплых атлантических и холодных арктических вод. В связи с этим фауна его носит смешанный характер и отличается богатством. Благодаря Гольфстриму в Баренцевом море почти океаническая соленость и благоприятный климатический режим.

Литоральное население его разнообразно. Из моллюсков здесь обитают съедобные мидии, крупные хитоны, гребешки; из иглокожих — красная морская звезда и еж *Echinus esculentus*; из кишечнополостных — многочисленные актинии и сидячие медузы *Lucernaria*; типичны также гидроиды. Колossalные скопления образует асцидия *Phallusia obliqua*.

Баренцево море относится к высококормным морям. Здесь широко развит промысел многочисленных рыб — трески, морского окуня, палтуса, пингвина. Из непромысловых рыб обитают колючие бычки, морской черт и др.

Балтийское море из-за мелководности, ограниченной связи с Северным морем, а также из-за впадающих в него рек сильно опреснено. Северная часть его зимой замерзает. Фауна моря бедная и смешанная по происхождению, так как к борео-атлантическим присоединяются арктические и даже пресноводные виды.

К первым относятся треска, сельдь-салака, килька и морская игла. Из арктических видов можно назвать бычка-рогатку и рака морского таракана. Из пресноводных рыб обитают судак, щука, хариус и ряпушка. Интересно отметить практически полное отсутствие здесь типично морских беспозвоночных — иглокожих, крабов и головоногих моллюсков. Гидроиды представлены *Cogdylophora lacustris*, морские моллюски — морским желудем *Valanus improvisus*, мидией и съедобной сердцевидкой. Встречаются и пресноводные беззубки, а также перловицы.

Черное и Азовское моря по своей фауне относятся к Сарматской подобласти. Это типичные внутренние водоемы, поскольку связь их со Средиземным морем осуществляется лишь через неглубокий пролив Босфор. На глубинах ниже 180 м вода в Черном море отравлена сероводородом и лишена органической жизни.

Фауна Черного моря исключительно бедна. Литоральная зона населена моллюсками. Здесь встречаются блюдечко *Patella pontica*, черная мидия, гребешки, сердцевидка и устрица; мелкие гидроиды, актинии (из кишечнополостных) и губки. Эндемичен ланцетник *Amphioxus lanceolatus*. Из рыб обычны губаны *Labridae*, морские собачки *Blennius*, скорпены, бычки, султанки, морские коньки и даже два вида скатов. У берегов держатся дельфины — пыхтун и афалина.

Смешанность фауны Черного моря выражается присутствием определенного количества средиземноморских видов наряду с черноморско-каспийскими реликтами и видами пресноводного происхождения. Средиземноморские иммигранты здесь явно преобладают, и «медiterrанизация» Черного моря, как установил И. И. Пузанов, продолжается.

Антибoreальный регион

К югу от Тропического региона, аналогично Бореальному на севере, располагается Антибoreальный регион. К нему относится литораль Антарктиды и субантарктических островов и архипелагов: Южно-Шетландского, Оркнейского, Южной Георгии и других, а также прибрежные воды Новой Зеландии, Южной Америки, юга Австралии и Африки. Именно вдоль тихоокеанского побережья Южной Америки из-за холодного южного течения граница Антибoreального региона продвинута далеко на север, до 6° ю. ш.

На основании разобщенности участков литорали региона в нем выделяют 2 области: Антарктическую и Антибoreальную.

Антарктическая область. Область включает воды трех океанов, омывающих берега Антарктиды и расположенные вблизи архипелаги. Условия здесь близки к арктическим, но еще более суровы. Граница плавающих льдов проходит примерно между 60—50° ю. ш., иногда несколько севернее.

Фауна области характеризуется наличием ряда морских млекопитающих: гривистого сивуча, южного котика, настоящих тюленей (морской леопард, тюлень Уэделла, морской слон). В отличие от фауны Бореального региона здесь совершенно отсутствуют моржи. Из птиц прибрежных вод следует назвать в первую очередь пингвинов, обитающих громадными колониями по берегам всех материков и архипелагов Антарктической области и питающихся рыбой и ракообразными. Особенно известны императорский пингвин *Aptenodytes forsteri* и пингвин Адели *Pygoscelis adeliae*.

Антарктическая лitorаль весьма своеобразна из-за большого количества эндемичных видов и родов животных. Как это часто наблюдается в экстремальных условиях, сравнительно малому видовому разнообразию соответствует огромная плотность популяций отдельных видов. Так, подводные камни здесь бывают сплошь покрыты скоплениями сидячего червя *Cephalodiscus*, в большом количестве можно обнаружить ползающих по дну морских ежей, звезд и голотурий, а также скопления губок. Рачки-амфиподы весьма разнообразны, и около 75 % их эндемичны. Вообще антарктическая лitorаль, по данным советских антарктических экспедиций, оказалась намного богаче, чем можно было предположить, судя по суровым температурным условиям.

И среди лitorальных, и среди пелагических животных Антарктической области встречаются виды, которые обитают и в Арктике. Такое распространение получило название биполярного. Под биполярностью, как уже отмечалось, подразумевается особый тип дизъюнктивного расселения животных, при котором ареалы сходных или близких видов располагаются в полярных или чаще в умеренно-холодных водах северного и южного полушарий с перерывом в тропических и субтропических водах (см. рис. 25). При исследовании глубоководной фауны Мирового океана обнаружено, что для организмов, считавшихся ранее биполярными, характерно сплошное распространение. Только в пределах тропической зоны они встречаются на больших глубинах, а в умеренно-холодных водах — в лitorальной зоне. Тем не менее случаи истинной биполярности (табл. 3) не так уж редки.

Для объяснения причин, вызвавших биполярное распространение, были предложены две гипотезы — реликтовая и миграционная. Согласно первой, биполярные ареалы были некогда сплошными и охватывали также тропическую зону, в которой произошло вымирание популяций определенных видов. Вторая гипотеза была сформулирована еще Ч. Дарвином и развита Л. С. Бергом. По данной гипотезе, биполярность — результат событий ледникового периода, когда охлаждение коснулось не только арктических и умеренно-холодных вод, но и тропиков, что дало возможность северным формам распространиться до экватора и дальше к югу. Окончание ледникового периода и новое потепление вод тропической зоны вынудило многих животных

Таблица 3. Животные с биполярным ареалом (по Г. Делаттину, 1967)

Классы	Виды
Китообразные	<i>Balaenoptera borealis</i> , <i>B. physalus</i>
Рыбы	<i>Lamna cornubica</i>
Офиуры	<i>Ophiothrix fragilis</i>
Ракообразные	<i>Macropodia rostrata</i> , <i>Inachus dorsettensis</i>
Головоногие	<i>Rossia glauropsis</i> , <i>Gonatus fabricii</i>
Брюхоногие	<i>Retusa truncatula</i> , <i>Limacina helicina</i>
Полихеты	<i>Sabella pavonina</i>
Коралловые полипы	<i>Bolocera tuediae</i>

выселиться за ее пределы к северу и к югу или вымереть. Таким путем образовались разрывы. За время существования в изоляции северные и южные популяции успели преобразоваться в самостоятельные подвиды или даже близкие, но викарирующие виды.

Антибoreальная область. Собственно Антибoreальная область охватывает побережья южных материков, расположенных в переходной зоне между Антарктической областью и Тропическим регионом. Положение ее аналогично таковому Борео-Атлантической и Борео-Пацифической областей в северном полушарии.

Условия обитания животных этой области по сравнению с условиями других областей значительно лучше, фауна ее достаточно богата. К тому же она постоянно пополняется за счет выходцев из прилежащих частей Тропического региона.

Наиболее типична и богата антибoreальная фауна Южноавстралийской подобласти. Морские звери здесь представлены южными котиками (род *Arctocephalus*), морским слоном, тюленями — крабоедом и морским леопардом; птицы — несколькими видами пингвинов из родов *Eudiptes* (хохлатым и малым) и *Rugoscelis* (*P. rara*). Из беспозвоночных следует назвать эндемичных плеченогих (6 родов), червей *Terebellidae* и *Arenicola*, крабов рода *Cancer*, которые встречаются и в Борео-Атлантической подобласти северного полушария.

Южноамериканская подобласть характеризуется тем, что литоральная антибoreальная фауна ее распространена вдоль берегов Южной Америки далеко на север. Один из видов котиков *Arctocephalus australis* и пингвин Гумбольдта доходят до Галапагосских островов. Продвижение этих и многих других морских животных на север вдоль восточного побережья материка облегчается Перуанским холодным течением и поднятием на поверхность придонных вод. Перемешивание слоев воды обуславливает развитие богатого животного населения. Одних только десятиных раков здесь свыше 150 видов, и половина из них эндемична. Случай биполярности известны и в этой подобласти.

Южноафриканская подобласть по площади невелика. Она охватывает атлантическое и индоокеанское побережья Южной Аф-

рики. В Атлантике граница ее доходит до 17° ю. ш. (холодное течение!), а в Индийском океане лишь до 24°.

Для фауны этой подобласти характерен южный котик *Arctocephalus pusillus*, пингвин *Spheniscus demersus*, масса эндемичных моллюсков, из крупных раков — особый вид омары *Nomaricus capensis*, многочисленные асцидии и др.

ФАУНИСТИЧЕСКОЕ РАСЧЛЕНЕНИЕ ПЕЛАГИАЛИ

Открытые части Мирового океана, где жизнь протекает вне связи с субстратом, называются пелагиалью. Выделяют верхнюю зону пелагиали — эпипелагиаль — и глубоководную — батипелагиаль.

Эпипелагиальная зона расчленяется по своеобразию фауны на Тропический, Бореальный и Антибореальный регионы, которые в свою очередь подразделяются на ряд областей (рис. 47, 2).

Тропический регион

Регион характеризуется стабильно высокой температурой верхних слоев воды. Годовые амплитуды ее в среднем не превышают 2 °С. Температура слоев, располагающихся глубже, гораздо более низкая. В водах региона наблюдается довольно значительное видовое разнообразие животных, но огромных скоплений особей одного вида почти не бывает (рис. 48). Многие виды медуз, моллюсков (крылоногих и других пелагических форм), почти все аппендикулярии и сальпы встречаются только в пределах Тропического региона.

Атлантическая область. Отличается эта область следующими характерными чертами фауны. Китообразные представлены полосатиком Брайда *Balaenoptera edeni*, а из рыб типичны макрели *Scomber*, угри, летучие рыбы, акулы. Из животных плейстона встречается ярко окрашенная сифонофора — сильно жалящая физалия, или португальский кораблик.

Участок тропической Атлантики, названный Саргассовым морем, населен особым сообществом пелагических животных. Кроме уже упоминавшихся при общей характеристике моря обитателей нейстона, на свободно плавающих саргассовых водорослях находят приют своеобразные морские коньки *Hippocampus gamulosus* и рыба-игла, причудливая рыба-антениарий *Antennarius maculatus*, множество червей и моллюсков. Замечательно, что биоценоз Саргассова моря представляет собой в сущности лitorальное сообщество, размещенное в пелагической зоне.

Индо-Пацифическая область. Для пелагической фауны этой области свойствен вид кита — индийский полосатик *Balaenoptera indica*. Вместе с тем здесь есть и другие более широко распространенные китообразные. Среди рыб обращает на себя внимание парусник *Istiophorus platypterus*, отличающийся громад-



Рис. 48. Фауна теплых морей (из А. Г. Воронова, 1963):

1 — фаэтон; 2 — рыба-динодон; 3 — мечехвост; 4 — каури; 5 — каретта; 6 — морской еж; 7 — сростночелюстная рыба-балистес; 8 — электрический скат; 9 — летучая рыба; 10 — жемчужница; 11 — меч-рыба; 12 — червь палоло; 13 — сифонофора; 14 — морская змия; 15 — кашалот; 16 — коралл-фунгия; 17 — тунец; 18 — парусник.

ным спинным плавником и способностью развивать скорость до 100—130 км в час; обитает также его родственник — меч-рыба *Xiphias gladius* (с мечевидной верхней челюстью), которая встречается и в тропических водах Атлантики.

Бореальный регион

Данный регион объединяет холодные и умеренно холодные воды северного полушария. На Крайнем Севере большая часть их зимой покрывается льдами и даже летом всюду видны отдельные льдины. Соленость из-за огромных масс пресной воды, приносимой реками, относительно низка. Животный мир беден и однобразен. Южнее, примерно до 40° с. ш., простирается полоса вод, где их температура сильно колеблется и животный мир сравнительно богаче. Основной район добычи промысловых рыб располагается именно здесь.

Акваторию региона можно разделить на 2 области — Арктическую и Эвбореальную.

Арктическая область. Фауна пелагиали данной области бедна, но весьма выразительна. В ней выделяются китообразные: гренландский кит *Balaena mysticetus*, финвал *Balaenoptera physalus* и дельфин-единорог, или нарвал *Monodon monoceros*. Рыбы представлены полярной акулой *Somniosus microcephalus*, мойвой *Mallotus villosus*, которой питаются чайки, треска и даже киты, и несколькими формами восточной сельди *Clupea pallasi*. Моллюски-клионы и ракчи-каланусы, размножающиеся громадными массами, составляют обычную пищу беззубых китов (рис. 49).

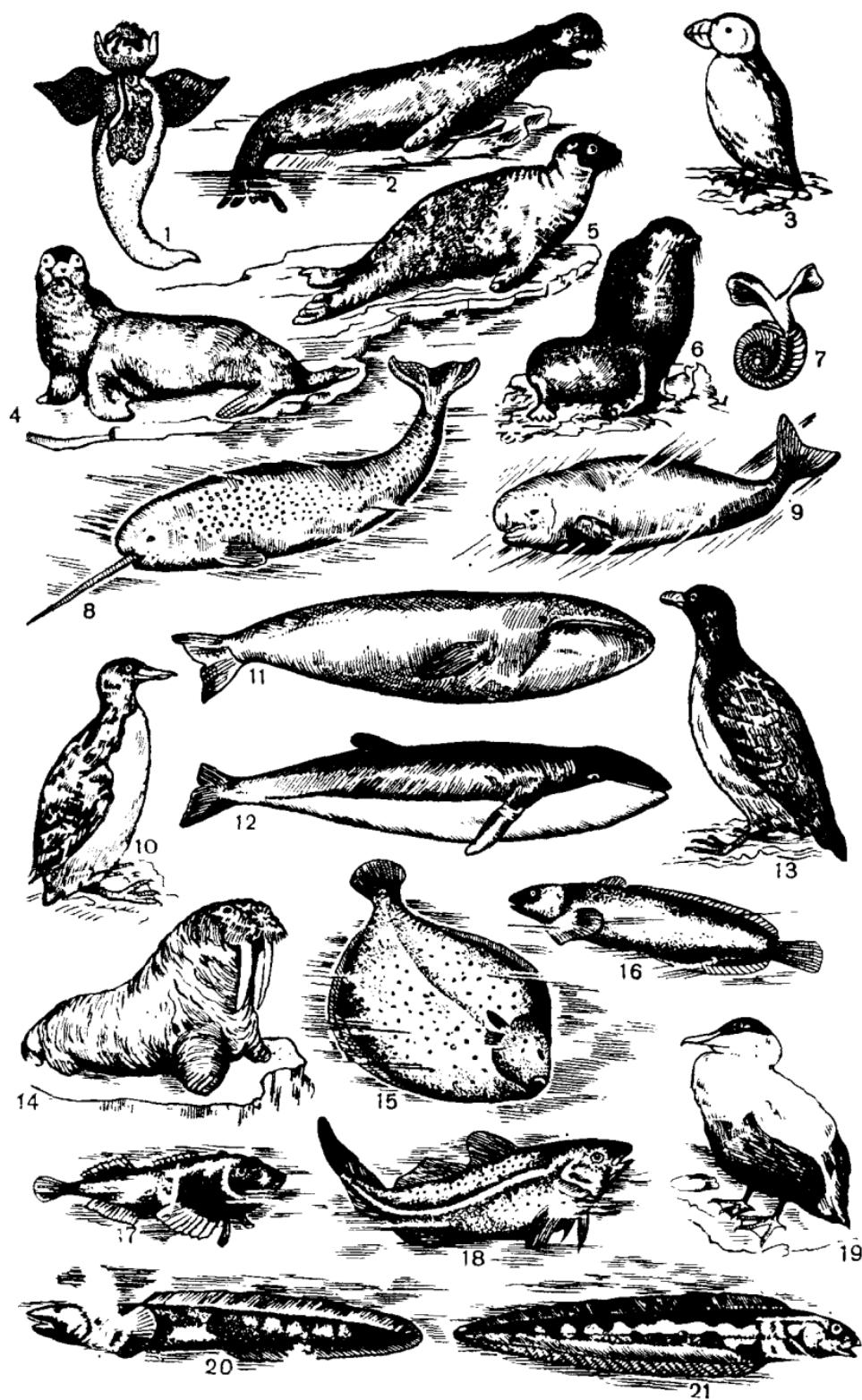
Эвбореальная область. Пелагиаль области охватывает северные части Атлантики и Тихого океана к югу от Арктической области и к северу от тропиков. Колебания температуры в водах этой области весьма значительны, что отличает их от арктических и тропических вод. В видовом составе фауны бореальных частей Атлантического и Тихого океанов наблюдаются различия, но число общих видов велико (амфибореальность).

Фауна пелагиали Атлантики включает несколько видов китов (бискайский, горбач, бутылконос) и дельфинов (гринда и афалина). Из пелагических рыб обычны атлантическая сельдь *Clupea harengus*, скумбрия, или макрель, тунец *Thunnus thynnus*, нередкий и в других частях Мирового океана, меч-рыба, треска, пикша, морской окунь, шпрот, а на юге — сардина и анчоус. Здесь же встречается гигантская акула *Cetorhinus maximus*, питающаяся планктоном, подобно усатым китам. Из беспозвоночных пелагиали отметим медуз сердцевидку и корнерота.

В пелагиали бореальной части Тихого океана, кроме амфибореальных видов, обитают киты — японский и серый, а также многие рыбы — дальневосточная сельдь *Clupea pallasi*, сардины

Рис. 49. Фауна холодных морей (из А. Г. Воронова, 1963):

1 — северный клион; 2 — хохлач; 3 — топорик; 4 — сивуч; 5 — нерпа; 6 — котик; 7 — лимацина; 8 — нарвал; 9 — белуга; 10 — кайра; 11 — гренландский кит; 12 — большой полосатик; 13 — чистик; 14 — морж; 15 — палтус; 16 — липарис; 17 — четырехрогий бычок; 18 — треска; 19 — гага; 20 — ликод сетчатый; 21 — живородящая бельдюга.



(дальневосточный *Sardinops sagax* и калифорнийский *S. s. coerulea* виды), обычны японская скумбрия *Scomber japonicus* и королевские макрели *Scomberomorus*, из дальневосточных лососей — кета, горбуша, чавыча, нерка. Среди беспозвоночных широко распространены медузы *Chrysaora* и *Cyanea*, сифонофоры, сальпы.

Антибореальный регион

К югу от Тропического региона расположен пояс Мирового океана, который выделяется в Антибореальный регион. Подобно своему аналогу на севере, он также характеризуется суровыми условиями среды.

Пелагическая зона этого региона населена единой фауной, так как между водами океанов здесь нет преград. Китообразные представлены южным *Eubalaena australis* и карликовым *Сарегея marginata* китами, горбачом *Megaptera novaeangliae*, кашалотом *Physeter catodon* и полосатиками, которые, как и многие другие киты, широко мигрируют по всем океанам. Среди рыб необходимо назвать биполярных — анчоуса, сардину особого подвида *S. s. neopilchardus*, а также присущих только антибореальной фауне нототений *Notothenia rossi*, *N. squamifrons*, *N. larseni*, имеющих важное промысловое значение. Как и в литоральной зоне, здесь можно выделить Антибореальную и Антарктическую области, но рассматривать их мы не будем, поскольку фаунистические отличия между ними невелики.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ

Среди схем фаунистического расчленения континентальных водоемов наибольшего внимания заслуживают две. Одна из них была предложена Л. С. Бергом (1934, 1949), исследовавшим географическое распространение пресноводных рыб, другая — Я. И. Старобогатовым (1970, 1986), изучавшим распространение моллюсков внутриматериковых вод. При некоторых различиях в оценке ранга соответствующих выделов (подобласть или провинция и т. д.) схемы, разработанные Бергом и Старобогатовым, во многом сходны и выгодно отличаются от других схем фаунистического расчленения континентальных водоемов тем, что в них учитывается фауна гигантских озер и выделяются соответствующие самостоятельные области.

Согласно схеме Старобогатова, континентальные воды земного шара группируются в 9 областей: Палеарктическую, Сино-Индийскую, Эфиопскую, Неарктическую, Неотропическую, Австралийскую, Понто-Каспийскую, Байкальскую и Танганьикскую (рис. 50).

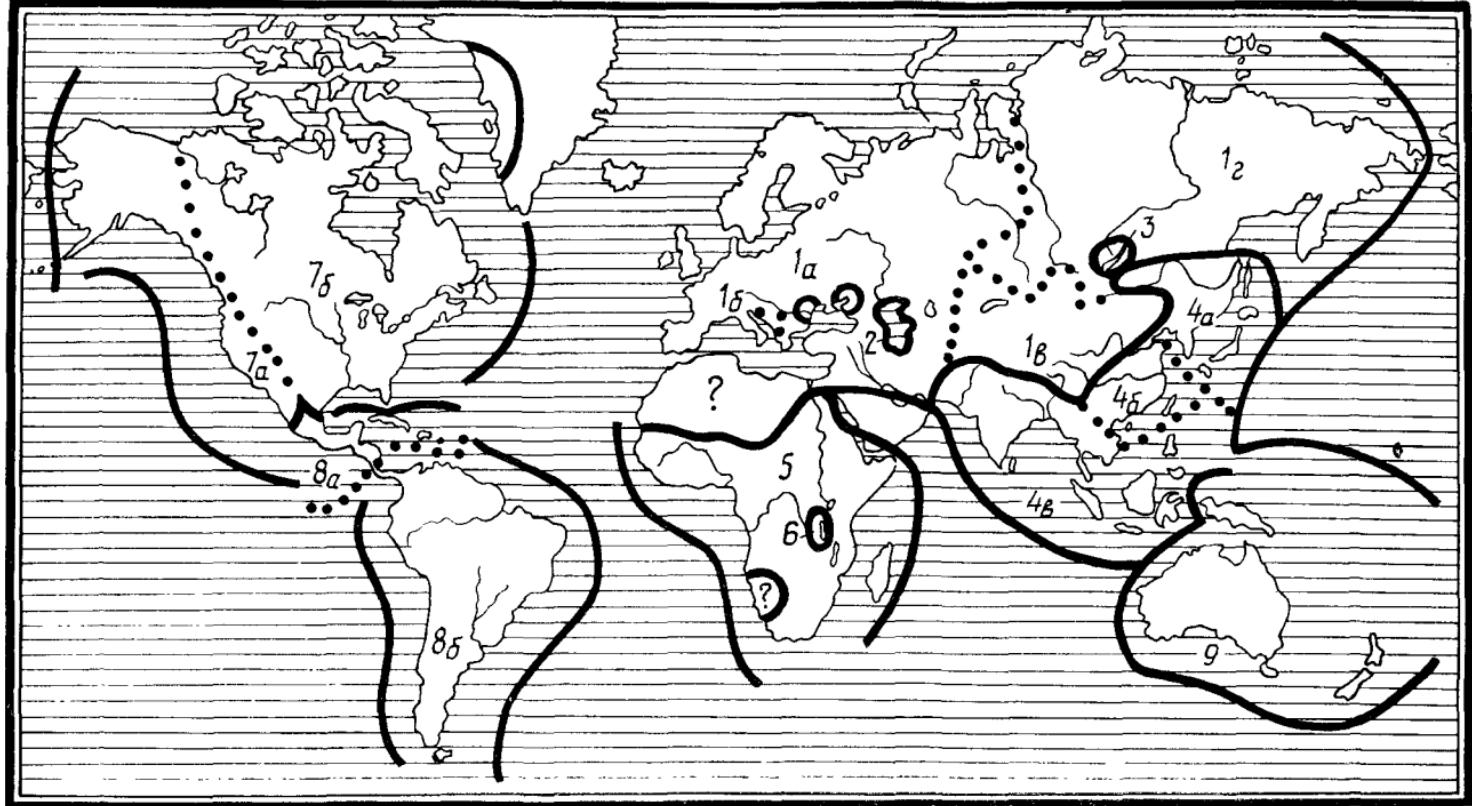


Рис. 50. Зоогеографические области Земли (фауна континентальных водоемов):

Палеарктическая область, подобласти: 1а — Европейско-Сибирская; 1б — Охридская; 1в — Нагорно-азиатская; 1г — Восточно-Сибирская; 2 — Понто-Каспийская солоноватоводная область; 3 — Байкальская область; Сино-Индийская область, подобласти: 4а — Амуро-Японская; 4б — Китайская; 4в — Индо-Малайская; 5 — Эфиопская область; 6 — Танганьикская область; Неарктическая область, подобласти: 7а — Тихookeанская; 7б — Атлантическая; Неотропическая область, подобласти: 8а — Центральноамериканская; 8б — Южноамериканская; 9 — Австралийская область (по Я. И. Старобогатову, 1969).

Палеарктическая область. Эта область занимает всю Европу, запад Северной Африки, Переднюю Азию (кроме юго-востока), Центральную Азию и весь север Азии, за исключением бассейна Амура и рек, находящихся южнее хребта Джугджур. В состав области не входят Байкал и Каспий, а также лиманы и приусտевые части крупных рек, впадающих в Черное и Азовское моря.

В области обитают два эндемичных рода моллюсков — *Bythinella* и *Marstoniopsis* из семейства *Bithyniidae*, много эндемичных родов из семейств *Pyrgulidae* и *Lithoglyphidae*, очень характерны представители семейства *Melanopsidae*, а из легочных моллюсков — семейства *Acroloxidae*. Что касается двустворчатых моллюсков — наяд, то большинство из них встречается лишь на юге области.

Для фауны области характерен ряд эндемичных родов рыб, таких, например, как карась, горчак, ерш и др.

В связи с неоднородностью фауны Палеарктической области в ней выделяются 4 подобласти: Европейско-Сибирская, Охридская, Нагорно-Азиатская и Восточносибирская. В последнее же время ее предлагается делить на 3 подобласти — Европейско-Центральноазиатскую, Охридскую и Сибирскую.

Понто-Каспийская солоноватоводная область. Данная область включает Каспий (кроме залива Кара-Богаз-Гол), лиманы и приусстевые части рек, впадающих в Черное и Азовское моря. Для области характерны такие эндемичные подсемейства двустворчатых моллюсков, как *Didacinae* и *Nuculaninae*, много эндемиков более низкого ранга (из дрейссен — подрод *Pontodreissena*, из пиргулид — роды *Turgicaspia*, *Caspia* и *Caspiohydobia*). Благодаря солоноватой воде и связи в прошлом с морем в области обитают некоторые морские моллюски, отличающиеся своей эвригалинностью (например, *Mytilaster lineatus* и *Abra ovata*, занесенные человеком).

Следует отметить, что в четвертичном периоде Черное и Каспийское моря неоднократно соединялись, образуя единый бассейн. Это способствовало обмену их фаун и развитию общих групп животных.

Байкальская область. Область включает озеро Байкал и верхний участок реки Ангары. Фауна Байкала богата и крайне своеобразна, что говорит о ее длительной и сложной истории. Только здесь мы встречаем представителей двух эндемичных семейств рыб — голомянковых (*Scomophoridae*) с двумя видами и широколобковых, или байкальских, бычков (*Cottoscomophoridae*) с 24 видами. Первые живут на глубине 100—250 м, вторые заселяют все озеро — от мелководий до больших глубин.

Много в области эндемичных ракообразных (бокоплавов), ресничных червей (трикладид), а также моллюсков. Среди последних выделяются эндемичные семейства *Baicaliidae* и *Benedictiidae*, а также множество эндемичных родов и видов.

Сино-Индийская область. Область занимает водоемы южной и восточной Азии, а также островов Зондского архипелага. В нее не входят только высокогорные верховья крупных рек — Инда, Ганга, Брахмапутры, Меконга, Янцзы и Хуанхэ. Фаунистически она одна из самых богатых областей, причем фауна (в частности, моллюски) имеет тропический облик. Здесь очень разнообразны двустворчатые моллюски. Среди них масса эндемиков. Это большинство родов подсемейства *Pseudodontinae*, многочисленные *Ablemidae*. Из *Unionidae* встречается 5 подсемейств из 6, причем 2 являются эндемиками. Особый облик фауне придают пресноводные и эстuarные (приусьевые) митилиды, которых нет в других областях, за исключением Австралийской.

Свообразны в данной области пресноводные рыбы. Из древних аравановых рыб, распространенных в тропиках, обитают склеропагесы, инкутирующие свою икру во рту. В реках Индии, Бирмы, в горных ручьях Индонезии обычны разнообразные представители семейства плоскоперых. Необычны стеклянные сомы из рода *Cryptopterus*. К примеру, тело индийского стеклянного сома прозрачно и в отраженном свете переливается как стекло мыльного пузыря. Замечательны своим поведением рыбы-брэзгуны, живущие не только в пресной, но и в соленой воде. Они охотятся за летающими насекомыми, выбрасывая капли воды изо рта и сбивая мух и бабочек с надводных растений или прямо в воздухе.

Сино-Индийская область подразделяется на 4 подобласти: *Амурскую, Японскую, Китайскую и Indo-Малайскую*.

Эфиопская область. Данная область объединяет водоемы Африки (южнее Сахары), за исключением озера Танганьика, Мадагаскара и крайнего юго-запада Аравийского полуострова. Пресноводная фауна области целиком тропическая и несколько напоминает фауну южных частей Сино-Индийской области. Здесь среди моллюсков встречается эндемичное семейство двустворчатых — *Etheriidae*, множество эндемичных родов — *Sauvagea*, *Afropotus* из пилид, *Soapitia*, *Sierraia* и других из битиний, *Lentorbis* и *Acutorbia* из планорбид и т. д.

Из рыб в области много цихловых — только в Малави более 200 видов из 20 родов, причем 180 из них эндемичны. В озере Виктория 170 эндемичных видов цихловых. Среди африканских цихловых есть много видов, широко известных любителям аквариумных рыб, например цихласомы, а тилапий разводят теперь в ряде стран ради вкусного мяса. Замечателен у мозамбикской тилапии способ охраны потомства: самка вынашивает его во рту и выпускает лишь подросших рыбок. Из двоякодышащих рыб в Эфиопской области обитает 4 вида чешуйчатников — протоптеров, которых иногда выделяют в особое эндемичное семейство *Protopteridae*. Один из них — бурый протоптер — живет во временных водоемах. В дождливый сезон он активно питается, растет, размножается, а в сухой — вырывает ртом гнездо сначала

в илистом, затем в глинистом дне, складывается пополам, окружается коконом из затвердевшей слизи и впадает в спячку. Как только водоем высыхает, протоптер начинает дышать атмосферным воздухом, который поступает в камеру через мелкие трещины и отверстия в пробке, закрывающей камеру. С наступлением очередного сезона дождей протоптерусы возвращаются к активной жизни.

Разнообразны в области и сомовые, включающие несколько семейств — клариевых, перистоусых, электрических. Обитающий в Ниле электрический сом способен вырабатывать импульсы тока, достигающие 360 В.

Танганьикская область. В состав области входит только одно озеро Танганьика глубиной до 1470 м (второе по глубине после Байкала), расположенное в экваториальной Африке. Оно отличается богатой ихтиофауной. Среди рыб в области многочисленны эндемичные цихлиды — 40 родов и свыше 140 видов встречаются только здесь.

Моллюски, живущие в озере, представлены эндемичными семействами *Syrnolopsidae*, эндемичным подсемейством *Tiphobiinae* из палюдомид, многочисленными эндемичными родами и видами. Богатство фауны и высокий процент эндемизма отличают Танганьику от других озер Африки и объясняются древностью озера. По мнению многих ученых, его фауна развивалась без перерывов с начала третичного периода.

Неарктическая область. Эта область занимает Северную Америку от арктического побережья на севере до 26—27-й параллели на юге. Фауна ее по ряду признаков напоминает палеарктическую. Из моллюсков здесь обычны вивипариды, среди которых есть как широко распространенные (*Viviparus*), так и эндемичные роды (из подсемейства *Campelominae*). Очень много в области битиний, но большинство из них относится к эндемичным подсемействам *Nymrophilinae* и *Fontigeninae*. Обитает также эндемичное семейство *Lepuriidae*. Легочных моллюсков в Неарктической области много, причем планорбиды представлены эндемичным подсемейством *Planorbilinae*. Перловицы и беззубки (из двустворчатых моллюсков) также многочисленны.

Среди рыб прежде всего нужно отметить эндемичное семейство центрарховых (из окуневидных). Их 12 родов, включающих 30 видов. Эндемичные семейства перкопсовые (лососеокуны) и афредодеровые (окуни-пираты) содержат всего 3 вида. Щуковые и умбровые, обитающие также в Палеарктике, в Неарктической области представлены эндемичными видами.

Область отчетливо делится на две подобласти — *Тихоокеанскую* и *Атлантическую*. Фауна второй более богата и разнообразна.

Неотропическая область. Область охватывает водоемы Южной и Центральной Америки, а также Антильских островов. Отличительными чертами ее фауны является отсутствие среди

моллюсков таких семейств, как вальватиды и вивипариды. Зато богато представлены здесь литторидиниды (16 эндемичных родов). Очень разнообразна и многочисленна группа двустворчатых моллюсков — наяд, насчитывающая среди прочих и два эндемичных семейства — *Mycetopodidae* и *Mulleriidae*. Много эндемичных родов из более широко распространенных семейств. Обращает на себя внимание тот факт, что весь состав моллюсков носит четко выраженный тропический характер.

Пресноводные рыбы весьма разнообразны. Среди них следует отметить эндемичное семейство речных скатов-хвостоколов, 2 рода которых живут в бассейне Амазонки и других рек, впадающих в Атлантический океан. Есть также эндемичный представитель двоякодышащих рыб — лепидосирен, сходный по экологии со своим африканским сородичем протоптером. Из тропикополитных очень древних аравановых рыб в области живут эндемичные роды аравана и арапайма. Последняя относится к числу самых крупных пресноводных рыб в мире — до 3 м в длину при массе 150—180 кг. Наибольшей численности и разнообразия в Неотропической области достигают харациновые рыбы (5 семейств, 100 родов и более чем 800 видов). К ним относится знаменитая пиранья и множество красивых ярких рыбок, которых охотно содержат в аквариумах,— неоны, лебиасы, клинобрюшки и др. Пираньи являются прожорливыми хищниками и охотятся за всем, что движется в воде. Нападают они стаями, в том числе и на купающихся людей, особенно если на теле у них есть кровоточащие ранки. Неглубокие реки северо-восточной части области населяют широко известные электрические угри, относящиеся к эндемичному семейству *Electrophoridae*. Эта крупная (до 1,5 м) рыба имеет в ротовой полости особые участки сосудистой ткани, которая позволяет ей усваивать кислород непосредственно из атмосферного воздуха. Для захвата новой порции воздуха угорь поднимается к поверхности воды не реже одного раза в 15 мин, а то и чаще. Наиболее интересная особенность электрических угрей — громадные электрические органы, занимающие около $\frac{4}{5}$ длины тела. Напряжение разряда у рыб метровой длины обычно достигает 350 В. Указанные органы используются угрем для защиты от врагов и парализования добычи — небольших рыб.

Половину пресноводных рыб Неотропической области составляют различные сомы. Их около 1000 видов из 12 эндемичных семейств. Однако карповые рыбы в области отсутствуют.

Неотропическая область делится на две подобласти — Центрально-Американскую и Южно-Американскую.

Австралийская область. Область включает водоемы Австралии, Тасмании, Новой Гвинеи с прилегающими к ней островами, а также водоемы Новой Зеландии, Новой Каледонии и островов Фиджи.

Пресноводные моллюски представлены здесь эндемичными семействами брюхоногих Tateidae и Latiidae. Из двустворчательных — наяд обитают только виды семейства Нугидae, в частности два эндемичных подсемейства. Среди других, неэндемичных семейств, в области много эндемичных родов.

Пресноводные рыбы Австралийской области весьма оригинальны. В первую очередь следует отметить рогозуба — двоякодышащую рыбу эндемичного семейства рогозубовых, или однолегочных Ceratodontidae. Рогозуб *Neoceratodus forsteri* — единственный современный представитель семейства. Встречается он лишь в Северо-Восточной Австралии, где населяет бассейны рек Бёрнетт и Мэри. Это крупная рыба, достигающая в длину 175 см и массы свыше 10 кг. Как и все рыбы, она дышит жабрами, но, кроме того, каждые 40—50 мин поднимается к поверхности, чтобы захватить атмосферный воздух. Вдох и выдох производят через ноздри. Легочное дыхание для рогозуба обязательно, особенно когда в перегретой стоячей воде развиваются гнилостные процессы и исчезает весь кислород. Рогозуба употребляют в пищу, мясо его очень ценится.

Среди круглоротых и рыб Австралийской области есть эндемичные представители миног, сомов, бычков и атеринок. С зоогеографической стороны интересно наличие в области солевыносливых рыб семейства галаксиевых. Они распространены только в южном полушарии. Всего их насчитывают 46—48 видов, из которых более 30 населяет водоемы Австралийской области. Большинство галаксиевых — мелкие рыбы, имеющие длину 10—15 см, только новозеландская гигантская галаксия достигает 30 см. Для объяснения замечательного характера распространения галаксиевых предлагались разные гипотезы. Присутствие их в пресных водоемах широко разобщенных океанами материков южного полушария — Австралии, Новой Зеландии, Южной Америке, Южной Африке — можно объяснить наличием в прошлом соединения этих материков. Но некоторые зоогеографы считают, что солевыносливые рыбы могли быть разнесены морскими течениями из района своего происхождения. Вопрос этот остается дискуссионным.

Из отрицательных черт фауны водоемов Австралийской области следует назвать отсутствие карповых рыб.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ СУШИ

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Районирование суши имеет долгую историю. В 1858 г. П. Склэттер предложил 6 основных фаунистических областей: Палеарктическую, Эфиопскую, Индийскую, Австралийскую, Неарктическую и Неотропическую. В 1876 г. А. Уоллес, приняв фау-

нистическое районирование Склэтера, стал называть Индийскую область Восточной. Склэтеровская классификация областей многими признается и сейчас. Однако она неоднократно подвергалась корректировке.

Были попытки создать единицы более высокого ранга, отражающие исторические связи фаун. Так, в 1890 г. А. Бленфорд объединил склэтеровские области в 3 группы: Аркточайскую

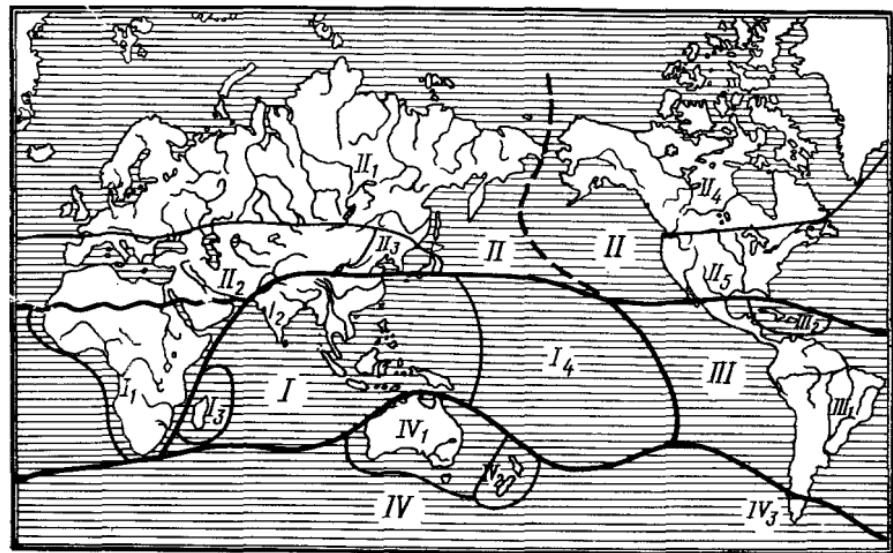


Рис. 51. Фаунистические области суши:

I — Царство Палеогея, области: I₁ — Эфиопская; I₂ — Индо-Малайская; I₃ — Мадагаскарская; I₄ — Полинезийская; II — Царство Аркточайя, области: II₁ — Европейско-Сибирская; II₂ — Древнего Средиземья; II₃ — Восточно-Азиатская; II₄ — Канадская; II₅ — Сонорская; III — Царство Неогея, области: III₁ — Неотропическая; III₂ — Карибская; IV — Царство Нотогея, области: IV₁ — Австралийская; IV₂ — Новозеландская; IV₃ — Патагонская.

(с областями Эфиопской, Восточной, Палеарктической и Неарктической), Южноамериканскую и Австралийскую. Этим группам Р. Лидеккер присвоил ранг царств. Два последних царства были впоследствии названы соответственно Неогейским и Нотогейским. Аркточайя в 1957 г. переименована Ф. Дарлингтоном в Мегагею. Такой классификацией зоогеографических областей пользуются чаще всего. При этом системы фаунистических и флористических областей земного шара во многом не совпадают, хотя общее районирование весьма сходно.

В последние годы особое внимание уделяется системе флористического районирования суши, предложенной в 1970 г. А. Л. Тахтаджяном. Она включает 6 царств: Голарктическое, Палеотропическое, Неотропическое, Капское, Австралийское и Антарктическое. Лишь Капское царство с его своеобразной и высокоэндемичной флорой, выделяемое ботаниками, не находит аналогий в зоогеографическом районировании, где ему отводится

ранг подобласти. В свете новейших фаунистических данных и при использовании сведений о распространении насекомых, моллюсков и других групп беспозвоночных есть все основания пересмотреть существующую систему фаунистических областей. Это и было сделано в 1976 г. О. Л. Крыжановским. Но наиболее приемлемо следующее районирование (рис. 51):

Царство Палеогея
Эфиопская область
Индо-Малайская область
Мадагаскарская область
Полинезийская область

Царство Арктогея
Подцарство Палеарктическое
Европейско-Сибирская область
Область Древнего Средиземья
Восточно-Азиатская область
Подцарство Неарктическое
Канадская область
Сонорская область

Царство Неогея
Неотропическая область
Карибская область

Царство Нотогея
Австралийская область
Новозеландская область
Патагонская область

ЦАРСТВО ПАЛЕОГЕЯ

Это царство включает тропики и частично субтропики Старого Света: материк Африки к югу от Сахары, крайний юг Аравии, остров Мадагаскар, юг и юго-восток Азиатского материка — полуострова Индостан и Индокитай, Зондские острова, остров Новая Гвинея и архипелаги Полинезии. Северо-западная граница его проходит по югу Сахары, юго-восточная — через архипелаги тропической зоны Тихого океана. Эти границы представляют собой переходные территории и отличаются смешанной фауной.

Эфиопская область. Область охватывает материк Африки к югу от пустыни Сахары, южную (гористую) часть Аравийского полуострова и остров Сокотру в Индийском океане. Природные условия ее определяются рельефом и географическим положением Африки, большая часть которой находится в пределах тропической зоны. По характеру поверхности Африка представляет собой гигантское плоскогорье. На востоке над ним возвышаются Эфиопское нагорье и цепь вулканических гор Центральной Африки, на крайнем юге — Драконовы горы, а на западе высоты Камеруна и Гвинеи. Эти горы, расположенные на периферии материка, служат преградой для влажных морских ветров, так что в центральных районах Африки господствует засушливый тропический климат. Крайний юг отличается умеренно-теплым климатом средиземноморского типа.

Большая часть Эфиопской области занята саваннами различного типа — от редколесий и парковых лесов до высокотравных и опустыненных саванн. Саванны развиваются в условиях периодического увлажнения при высоких круглогодовых температурах. В сухой сезон влаги здесь испаряется больше, чем поступает, во влажный — наоборот. Древесные породы в сухой сезон теряют листву, устойчивы к пожарам. Безлесные пространства саванн покрыты зарослями злаков, особенно так называемой слоновой травы. Из деревьев наиболее распространены баобаб, акации с зонтиковидными кронами, масличная пальма и древовидные молочай.

Влажные экваториальные, или дождевые, леса занимают в Африке западную и центральную части экваториальной области в бассейне Конго и на южном побережье Гвинейского залива. В горах произрастают дождевые леса, требующие высокой стабильной температуры и хорошего увлажнения в течение всего года (не менее 2000 мм), по долинам рек располагаются галерейные леса. Растительный мир экваториальных лесов чрезвычайно богат и разнообразен. На площади в 1 га можно насчитать до 50 видов деревьев, а в среднем здесь их примерно 600 видов. Общее богатство флоры цветковых африканских дождевых лесов оценивается более чем в 11 тыс. видов.

Фауна Эфиопской области (рис. 52, 53) также очень богата и разнообразна. Это прежде всего касается тропических, особенно лесных районов.

Из млекопитающих здесь обитают эндемичные отряды даманов (*Nugacoidea*) и трубкозубов с единственным семейством *Ogucteropodidae*, представленным одним видом — африканским трубкозубом *Oguctegorus afer*, питающимся термитами и муравьями. Даманы включают как лесных, так и горных животных размером с зайца. Это растительноядные звери с оригинальными присосками на подошвах, позволяющими им карабкаться по стволам деревьев и отвесным скалам. Встречаются также эндемичные семейства выдровых землероек, златокротов, бегемотов, жираф, иглохвостых белок, долгоногов и некоторые другие.

Для этой области характерно обилие копытных. Жвачные включают примерно 40 родов антилоп — от мелких дукеров (голубой дукер высотой 30 см) до крупных (канны, куду и гну, размером с лошадь). Большинство из них насчитывает много видов. Быки представлены кафрским буйволом, распространенным по всему материкову, за исключением пустынь севера. Оленьки и жирафы — еще два типичных семейства африканских жвачных. Оленьки — самые мелкие из копытных (размером с зайца). Самцы у них не имеют рогов, но зато обладают развитыми верхними клыками. Обитают оленьки в дождевых лесах. Жирафы являются эндемичным семейством, насчитывающим всего 2 вида, относящихся к 2 родам: *Okapia johnstoni* (высотой до 2 м, жи-

вет в густых лесах Конго) и жираф *Giraffa camelopardalis* (до 6 м в высоту, обитает в саваннах и редколесьях).

Из нежвачных в Африке обитают бегемоты (гиппопотамы) и свиньи. Бегемоты *Hippopotamidae* представлены 2 видами: огромным бегемотом *Hippopotamus amphibius*, самцы которого достигают массы 3 т при длине тела 400—420 см, и карликовым бегемотом *Choeropsis liberiensis*, длиной всего около 150 см и массой 250—260 кг. Близкие к бегемотам свиньи в Эфиопской области обычны. Это бородавочники *Phacochoerus* с большой плоской мордой, покрытой выростами в виде бородавок, и громадными изогнутыми клыками, а также кистеухие свиньи *Potamochoerus* — ярко-рыжие животные с кисточками белых волос на ушах. Настоящих свиней (род *Sus*) в Африке нет.

Из непарнокопытных в Эфиопской области обитают носороги (2 вида их отличаются отсутствием передних зубов и наличием двух рогов), а также зебры *Hippotigris*, многочисленные стада которых еще и сегодня бродят в саванне. Всего в Африке 3 вида зебр. Из отряда хоботных встречается только африканский слон (в отличие от индийского бивни у него имеют и самец и самка). Стада его живут в саванне и лесах, нередко поднимаются и в горы.

Хищники данной области не менее разнообразны и характерны, особенно виверровые *Viverridae*. Их около 10 родов. Гиены распространены всюду и выполняют санитарную роль, поедая трупы. Кроме гиен (3 вида), здесь обитает их родственник гризливый волк *Proteles cristatus*. Впрочем, он близок и к виверрам. Некоторые же систематики выделяют его в отдельное семейство. Волков в Африке нет. Их заменяют стаи эндемичных для области гиеновых собак *Lycaon pictus*. Лисицы встречаются повсеместно, кошачьих мало, и они в своем распространении, как правило, выходят за пределы Африки. Это лев, живущий в саванне или даже в полупустыне (во многих районах уже истреблен), леопард, гепард, сервал и мелкие виды кошек. Африканская дикая кошка была одним из прародителей домашних пород.

Среди грызунов в этой области выделяются дикобразы *Histrichidae* (распространены и в Азии) и представители следующих эндемичных семейств: шипохвостые белки *Anomaluridae*, длинноноги *Pedetidae*, тростниковые крысы *Thryonomyidae*, горные мыши *Petromyidae*, гребнепалые крысы *Ctenodactylidae* и пескорой *Bathyergidae*. Последние ведут подземный образ жизни.

Отряд насекомоядных состоит здесь из 3 эндемичных семейств. Особого внимания заслуживает семейство златокротов *Chrysocloridae*, получивших свое название за металлический отлив меха. В семействе около 30 видов. Оно распространено главным образом в Южной Африке вплоть до Уганды. Сходство его с настоящими кротами чисто конвергентное. Живут златокроты в песчаных местах, где роют поверхностные ходы. Эндемичны также выдровые землеройки *Potamogalidae*, обитающие

в Западной Африке у воды. Они хорошо плавают и ныряют в поисках рыбы и ракообразных. Последнее из эндемичных семейств — слоновые землеройки, или хоботные прыгунчики *Mascocelididae*; они насчитывают до 40 видов, похожих на тушканчиков, но отличающихся вытянутой в хоботок мордочкой. Питаются они насекомыми.

Полуобезьяны в Эфиопской области относятся к семейству лори *Lorisidae*. Встречаются они и в Индо-Малайской области. Замечательно, что африканские полуобезьяны весьма далеки от мадагаскарских лемуров и близки к индийским. Всего здесь 2 эндемичных рода — потто и галаго, включающих незначительное количество видов. Обезьяны же в этой области многочисленны и разнообразны. Все они относятся к 2 семействам — *Cercopithecidae* (обезьяны Старого Света) и *Pongidae* (человекообразные). Последние представлены родами горилла и шимпанзе, и в каждом из них по 1 виду с подвидами. Гориллы и шимпанзе — лесные обезьяны, причем первая ведет семейный, а вторая — стадный образ жизни. Из обезьян Старого Света в Африке обитают мартышки (около 100 видов), павианы, мандрилы и колобусы. Образ жизни у них весьма различный. Мартышки живут в лесах большими стаями и чрезвычайно подвижны. Павианы обитают в горах и в лесах. Они также ведут стадный образ жизни. В стаде обычно существует строгая иерархия, и возглавляет его сильный старый самец.

В целом фауна млекопитающих Эфиопской области представляет собой пеструю смесь эндемичных семейств, семейств, общих с Индо-Малайской областью, с которой она тесно связана, и более или менее широко распространенных семейств. Однако следует отметить, что здесь нет семейств настоящих кротов, медведей, енотов, бобров, оленей и верблюдов. Одногорбый верблюд — домашнее животное в Северной Африке. В диком состоянии он, возможно, встречался в доисторические времена.

В отличие от млекопитающих птицы Эфиопской области, хотя и чрезвычайно разнообразны и многочисленны, но относятся в основном к широко распространенным семействам. Эндемичных родов и видов много, но ареалы их ограничены, и для характеристики области в целом они мало пригодны. К чисто африканским нужно отнести страусов *Struthionidae*, представленных 1 видом — двупальмым страусом; птиц-секретарей *Sagittariidae* — тоже 1 вид; турако *Musophagidae*, близких к кукушкам; птиц-мышей *Coliidae*, оригинальных китоглавов *Balaenicipitidae* и молотоглавов *Scopidae*. Более широко распространены цесарки (свыше 20 видов), ткачики, нектарницы, медоуказчики, крупные птицы-носороги. Чаще всего ареал этих групп включает Африку и Индию. Немало здесь и тропиков политных птиц — попугаев, трогонов, бородаток, питт, а также космополитных — кукушек, дятлов, сизоворонок, зимородков и др. В зимнее время орнитофауна Африки обогащается за счет многочисленных зимующих

птиц, прилетающих из Европы, например аистов, журавлей, ласточек и т. д.

Рептилии Эфиопской области весьма многочисленны, но эндемиков высокого ранга мало. Из отряда чешуйчатых чрезвычайно характерны хамелеоны. Однако они встречаются также на Мадагаскаре (здесь обитает самый крупный вид), в Южной Испании, в Аравии, Индии и на Цейлоне (Шри-Ланка).

Много в этой области ящериц, гекконов, эндемичных поясных (Cordylidae) и безногих червеобразных (слепые сцинки Feylinidae) ящериц, агам и громадных варанов (нильский достигает 2-метровой длины), а также змей. В Эфиопской области обитают крупный вид тропикополитного семейства — слепозмейки *Turhlops humbo* (длина до 80 см) и ряд более мелких видов. Питоны *Pythoninae*, живущие в тропиках Старого Света и Австралии, представлены несколькими видами рода *Python*, начиная с мелких (длина 1—1,5 м) королевского и карликового и кончая крупным иероглифовым питоном, достигающим 7—9 м. В лесах Западной Африки живет род калабария. Единственный вид его *Calabaria reinhardti* приспособлен к роющему образу жизни.

Свообразны яичные змеи *Dipsaspeltidae*; 2 рода их встречаются в Африке, 1 — в Индии. Эти змеи питаются птичьими яйцами, причем скорлупу они разрушают так называемой яичной пилой — отростками передних позвонков, прободающих сверху стенку пищевода. В Африке многочисленны и ядовитые аспидовые змеи (более 20 видов из 10 родов). К ним относятся настоящие кобры (черношейная и ошейниковая — так называемые плюющие кобры), водяные кобры, мамбы и пестрые аспиды *Elaps*. Настоящие гадюки *Viperinae*, обитающие только в Старом Свете, имеют в Эфиопской области центр распространения, но отсутствуют на Мадагаскаре. Для Африки характерны виды родов *Causus* (жабы гадюки), *Atractaspis* (земляные гадюки), *Bitis* (африканские гадюки), среди которых ярко окрашенная габонская гадюка достигает 2 м. Типичны здесь и эфы, а также рогатые *Cerastes* и древесные *Atheris* гадюки, обитающие на деревьях.

В Африке живут сухопутные *Testudinidae* (4 рода с несколькими видами) и мягкокожистые *Trionychidae* (2 эндемичных рода) черепахи, пеломедузы *Pelomedusinae*. Последние распространены в Африке, на Мадагаскаре и в Южной Америке.

Все еще многочисленны в этой области и крокодилы. Африканские крокодилы относятся к 2 родам и ведут преимущественно водный образ жизни, изредка заходя и в соленые воды.

Из амфибий, обитающих в Эфиопской области, следует назвать эндемичных *Rhynomeridae* (род шпорцевых лягушек *Xenopus* из пиповых), своеобразных жаб (например, лазающая ночная жаба *Nectophryne* с липкими дисками на пальцах и живородящая жаба *Nectophrynoides*), многочисленных настоящих лягушек, ракофорид, или веслоногих, встречающихся также в

Азии, узкоротов *Breviceps* и крайне необычных волосатых лягушек *Astylosternus* (у самцов в брачный период по бокам и на бедрах появляются длинные волосовидные выросты кожи). Хвостатых амфибий здесь нет, их заменяют червяги, характерные для тропиков всего мира, кроме Австралии.

Удивительны пресноводные рыбы Эфиопской области. Это представители древних групп — кистеперые *Polypteridae*, эндемичное семейство с родами многопер и каламоихт. Свообразие этих рыб так велико, что специалисты относят их к особому отряду или даже подклассу. Живут в водоемах Африки и двоякодышащие рыбы рода *Protopterus*. В засушливый период, когда вода во временных водоемах пересыхает, протоптеры, зарываясь в ил, впадают в спячку, которая продолжается 6—9 месяцев. Протоптеры относятся к семейству чешуйчатниковых *Lepidosirenidae*. Один род этого семейства *Lepidosiren* живет в пресных водах Южной Америки.

Немало в Эфиопской области и эндемичных семейств рыб, принадлежащих к примитивному подотряду *Isospondyli* (кнериевые, кромериевые, фрактолемовые и др.). Из костноязычных рыб в Африке живут рыбы-бабочки *Pantodontidae*, узкорылые *Mormyridae*, гимнарховые *Gymnarchidae*. Гимнархи могут испускать электрические импульсы. Такой же способностью обладают электрические сомы *Malapteruridae*, единственный представитель которых живет в Ниле и в водоемах Конго. Сомы вообще чрезвычайно обильно представлены в Африке, их не менее 6 семейств и около 250 видов. Многочисленные семейства пресноводных рыб Эфиопской области указывают на фаунистические связи ее с Южной Америкой (*Characidae*, *Cichlidae*) или с Индо-Малайской областью (*Anabantidae* — лабиринтовые). Как и везде в тропиках, в области нет лососевых и щуковых.

Беспозвоночные Эфиопской области настолько разнообразны, что охарактеризовать их можно только в общих чертах. Много здесь скорпионов. Они относятся к древнему подсемейству *Isometrinae* (представитель его встречается и в Южной Америке) семейства *Scorpionidae*, преимущественно африканскому. Один из скорпионов пандинус-император достигает 16 см. По всей Африке распространены сольпуги (на Мадагаскаре их нет). Разнообразны пауки: крупные ядовитые птицеяды *Theraphosa*, различные кругопряды, плетущие огромные тенета в лесах, и пр. Встречаются и громадные многоножки-кивсяки, употребляемые местным населением в пищу. Большой численности достигают ядовитые сколопендры. Иногда они весьма ярко окрашены или имеют измененные в виде пластинок задние конечности — своеобразный звуковой орган.

Из насекомых обращают на себя внимание термиты. В дождевых лесах Африки их не менее 500 видов. Гнезда их напоминают большой гриб. Термиты — главные разрушители растительных остатков. Если бы они вдруг исчезли, деревья быстро бы исчезли.

пали запасы минеральных веществ. В результате накопилось бы много неразложившегося листового опада и лес прекратил бы существование. В саваннах термиты не менее многочисленны, но их гнезда сделаны из глины в виде высоких конусов (выше 2 м). С этими гнездами связан целый ряд животных, использующих термитники как убежища или поедающих их хозяев (трубкузуб).

Исключительным богатством отличается фауна саранчовых. Среди них есть стадные виды (шистоцерка, расселяющаяся на тысячи километров и съедающая на своем пути всю растительность). Из жуков в аридных районах Африки преобладают разнообразные чернотелки *Tenebrionidae*, а в лесах — громадные бронзовки (голиафы — длиной 10—11 см), жуки-олени, усачи и др. Распространена здесь и широко известная муха це-це — переносчик возбудителя сонной болезни.

Дневных бабочек в области сравнительно немного, и им не свойственна роскошная окраска, как это наблюдается у бабочек в тропиках Азии или Южной Америки.

Среди наземных моллюсков выделяются своей величиной (с крупное яблоко) растительноядные виды рода ахатина.

Эфиопская область по характеру ландшафтов, особенностям растительного покрова и, конечно, дифференциации фауны может быть разделена на 3 подобласти: Восточно-Африканскую, Западно-Африканскую и Южно-Африканскую, или Капскую.

Восточно-Африканская подобласть занимает большую часть материка к югу от пустыни Сахары и до южного тропика. Это страна саванн и горных хребтов, развитых на северо-востоке и в районе великих озер. Африканские саванны внешне похожи на наши лесостепи, но коренным образом отличаются незначительным разнообразием трав и сравнительным богатством видового состава деревьев, хотя здесь и нет сомкнутых древостоев. Среди бескрайних просторов, заросших высокой травой, разбросаны отдельные деревья или группы громадных баобабов, высоких акаций с зонтикообразными кронами, мимоз, древовидных молочаев и т. п. В более увлажненных районах развиты редколесья и парковые леса, в засушливых — низкотравные, опустыненные саванны. Особенностью всех этих формаций является периодичность увлажнения. Чередование сухого и влажного сезонов определяется ритмом жизни обитателей саванн.

Фауна подобласти богата и разнообразна. Для саванны характерны крупные травоядные звери — антилопы, буйволы, жирафы, слоны, носороги, зебры, а также хищники — лев, леопард, гепард. До настоящего времени обычен, а местами многочисленен бегемот, оба вида гиен — пятнистая и полосатая. Преимущественно здесь встречаются трубкузуб и разнообразные павианы, в скалах — даманы.

Из птиц типичны китоглавы, рогатый ворон, многочисленные рябки, дрофы, цесарки, аисты-марабу, ткачики (квелии, амаран-

ты, огненные ткачики), африканский страус. Хищные птицы представлены орлом-скоморохом.

Из пресмыкающихся распространены агамы, гекконы и различные змеи — кобры, мамбы, шумящие гадюки. В реках местами еще нередки крокодилы. В водоемах обитают самые оригинальные рыбы Африки — многопер и двоякодышащая рыба протоптер.

Животный мир Восточно-Африканской подобласти за последнее столетие сильно пострадал от хищнического истребления человеком. Заметно уменьшились, а местами перестали существовать стада крупных копытных. Наиболее типичные звери Эфиопской фауны сохраняются теперь в больших национальных парках.

Западно-Африканская подобласть расположена в западной и центральной частях экваториальной зоны — на южном побережье Гвинейского залива и в бассейне Конго. Основной растительной формацией ее является влажный тропический лес. В связи с многоярусностью лесов животные распределены «по этажам».

На земле обитают кистеухие свиньи, карликовый, или либерийский, бегемот, африканский оленек, лесные антилопы-дукеры. Из крупных антилоп характерен один вид — бонго. Лесная жирафа — окапи чаще встречается на опушках и вырубках. Здесь же кормится и самая крупная из человекообразных обезьян Африки — горилла. В восточной части бассейна Конго в лесу встречается африканский павлин.

В древесных ярусах многочисленные обезьяны-колобусы, мартышки-дианы и моны, шимпанзе и полуобезьяны — галаго и потто. Между деревьями планируют шипохвостые и настоящие белки, летучие мыши-крыланы. В чаще ветвей охотятся ящеры и разнообразные виверры.

Птицы представлены голубями, попугаями (особенно характерен серый жако), бананоедами, птицами-носорогами, бородатками. Основу рациона этих птиц составляют плоды разнообразнейших деревьев. Многочисленны в лесу и птицы, питающиеся насекомыми или вообще животной пищей. Таковы зимородки (здесь не связанные с водой), бюль-були, щурки, дронго, личинкоеды. Обезьяний орел охотится в кронах деревьев на мартышек и колобусов. Постоянно цветущие деревья посещают нектарницы, добывающие, кроме нектара и пыльцы, мелких насекомых. Из интересных по своим повадкам птиц следует отметить медоуказчиков, питающихся насекомыми и воском пчелиных гнезд.

Из рептилий в лесах Африки наиболее разнообразны хамелеоны. Многие рептилии, охотящиеся среди листвы, окрашены в зеленый цвет. Таковы змеи-хлорофисы, зеленая мамба и древесные гадюки. С водоемами связан тупорылый крокодил.

Наконец, подавляющее большинство бабочек Эфиопской об-

ласти обитает именно в тропических лесах Западной Африки. Три четверти из них эндемичны.

Большой интерес представляет то, что многие западноафриканские роды и некоторые семейства животных распространены в лесах Индо-Малайской области, но в восточной Африке отсутствуют. Так, человекообразные обезьяны населяют Западную Африку и юго-восток Азии (орангутан, гиббоны). Это касается и птиц-носорогов, а также других животных. Разрывы ареалов свидетельствуют о том, что в третичном периоде массивы дождевых лесов занимали громадные пространства в Африке и южной Азии и соединялись друг с другом.

Капская подобласть, начинаясь переходной полосой к югу от южного тропика, имеет разнообразные ландшафты. Флористическое своеобразие ее настолько велико, что она выделяется в особое царство. С зоогеографической же точки зрения этот регион нельзя обособить даже в самостоятельную область.

Основу растительности здесь составляют заросли специфичных суккулентов (вересковые, амарилловые и др.). Благодаря большому развитию полупустынь и пустынь в Калахари, Карру и Намибии широко распространены пустынные группировки растений.

Фауна Капской подобласти близка к восточноафриканской, но эндемизм ее выражен довольно резко. Из млекопитающих наиболее характерны долгоноги (один вид, напоминающий гигантского тушканчика) и златокроты. Среди антилоп есть эндемичные роды так называемых шпрингбоков. Эндемичные роды есть и среди виверр (суриката), а также грызунов. Эндемичными видами представлены зебры (горная зебра, бурчеллова зебра с несколькими подвидами), гиена (бурая гиена) и ряд других зверей.

Птицы-медоуказчики и птицы-мыши распространены в Южной Африке больше, чем где-либо на материке. Здесь же обитают шпорцевые лягушки *Xenopus* и волосатая лягушка.

Чрезвычайно своеобразны в Капской подобласти беспозвоночные. Это знаменитый перипат из первичнотрахейных *Proterochaeta*, имеющих антибореальное распространение; многочисленные саранчовые, представленные эндемичными родами, виды которых бескрылы и имитируют веточки суккулентных растений; жуки-олени *Chiasognathidae*.

Мадагаскарская область. К данной области относятся остров Мадагаскар, а также ряд архипелагов и отдельных островов Индийского океана: Коморские, Сейшельские, Маскаренские и другие более мелкие острова.

Громадный остров Мадагаскар (587 тыс. кв. км) достаточно разнообразен по природным условиям. Центральные части его гористы, прибрежные — равнинны. Плоскогорья в центре острова высотой в среднем 1000—1500 м (отдельные вершины до 2600 м), лишены леса, восточные же равнины покрыты густой

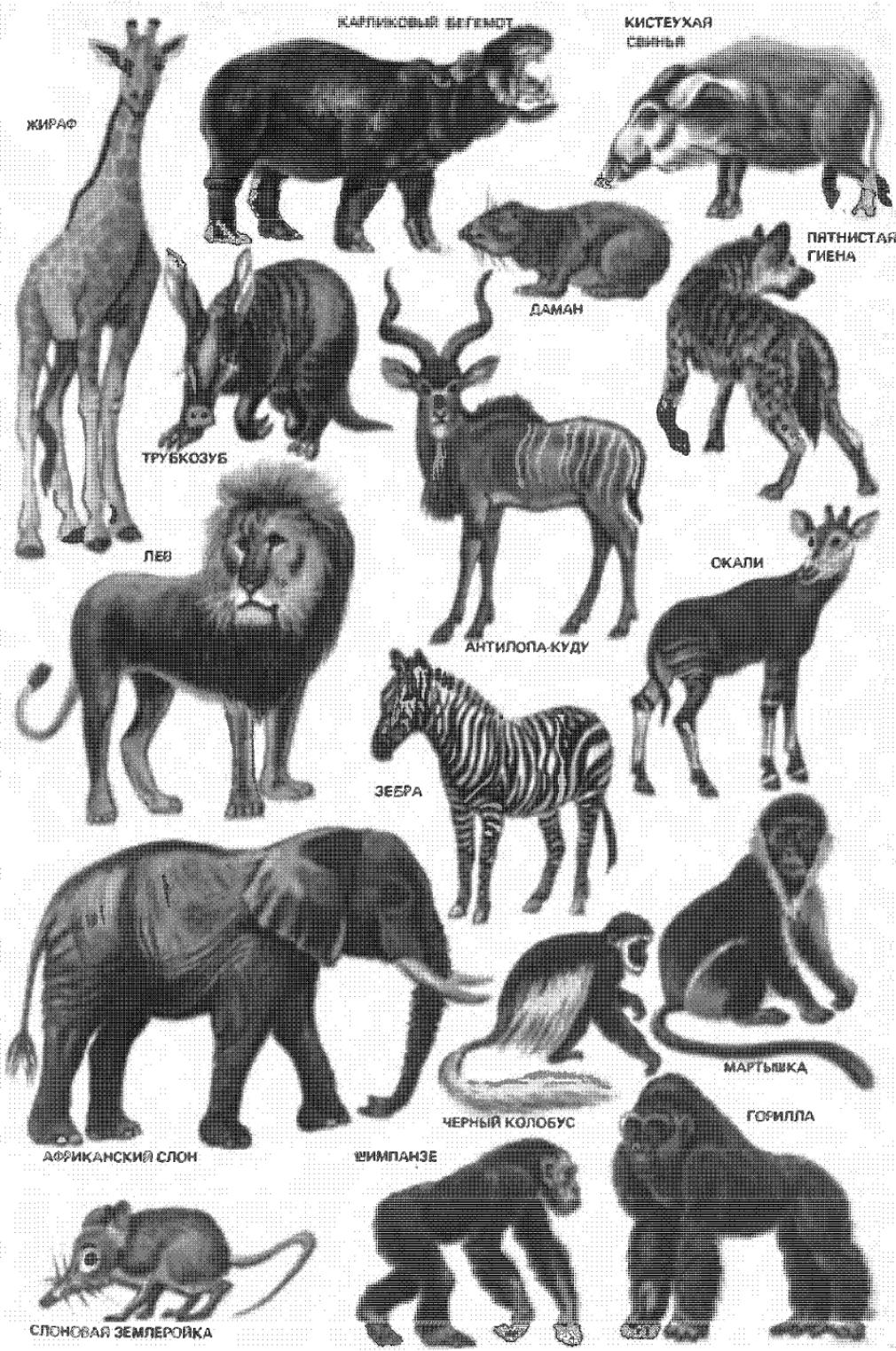


Рис. 52. Характерные представители фауны Эфиопской области (млекопитающие).

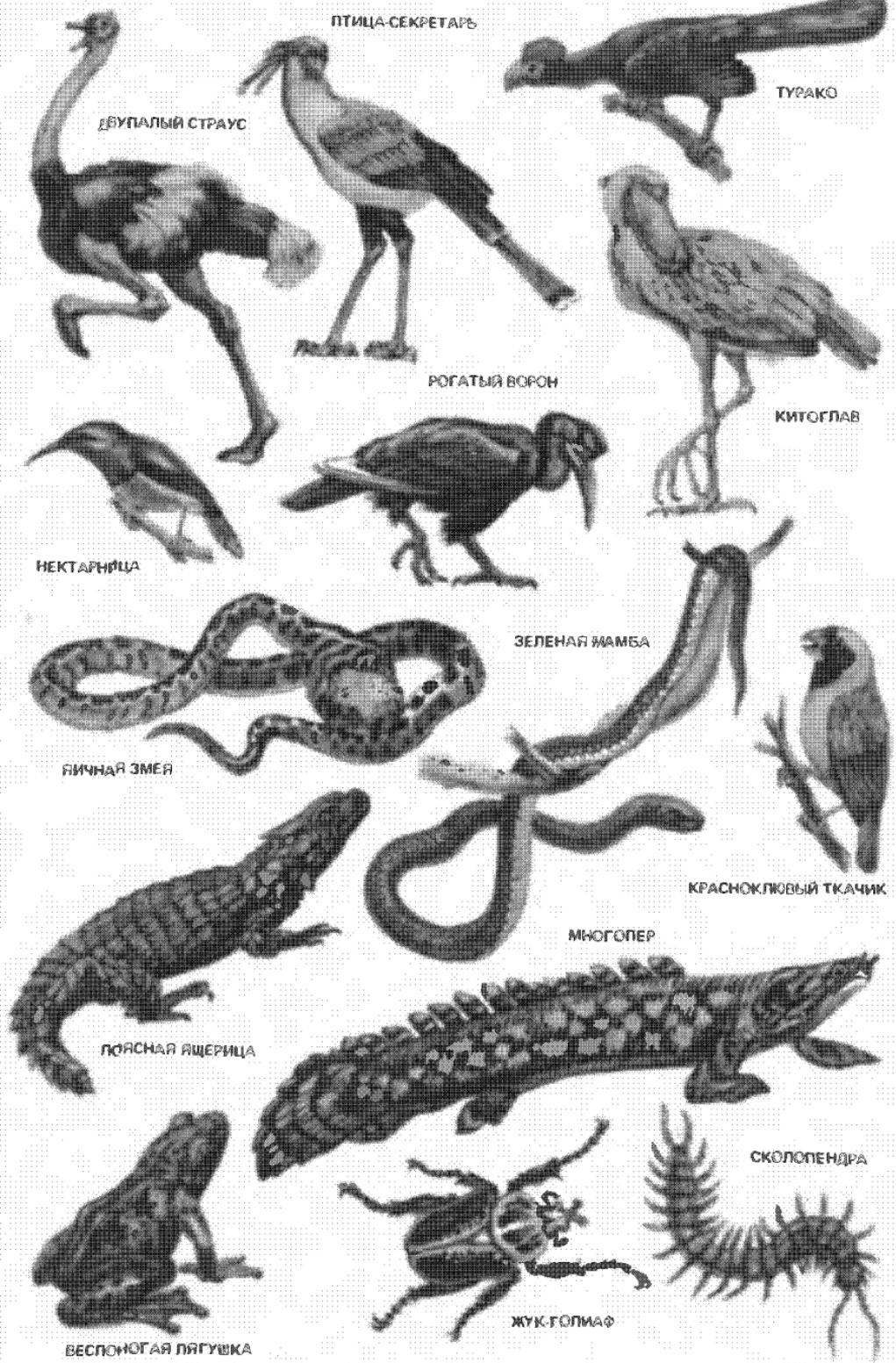
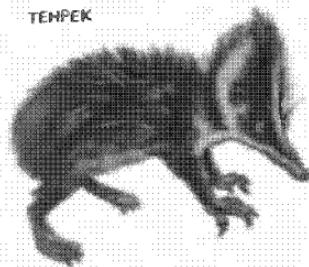
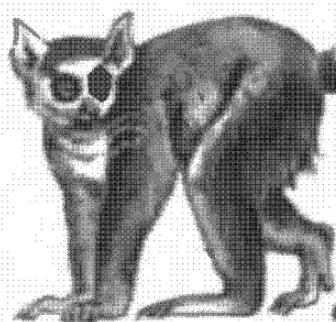


Рис. 53. Характерные представители фауны Эфипской области (от птиц до насекомых).

ТЕМРЕК



ЛЕМУР-КАТТА



ЛЕМУР-ВАРИ



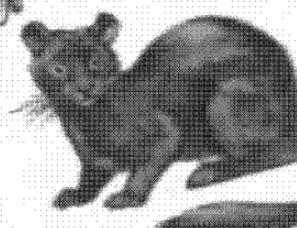
РУКОНОЖКА



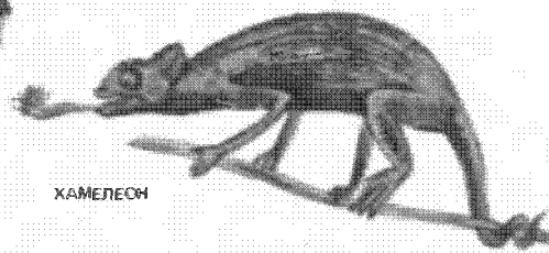
ВАНГА



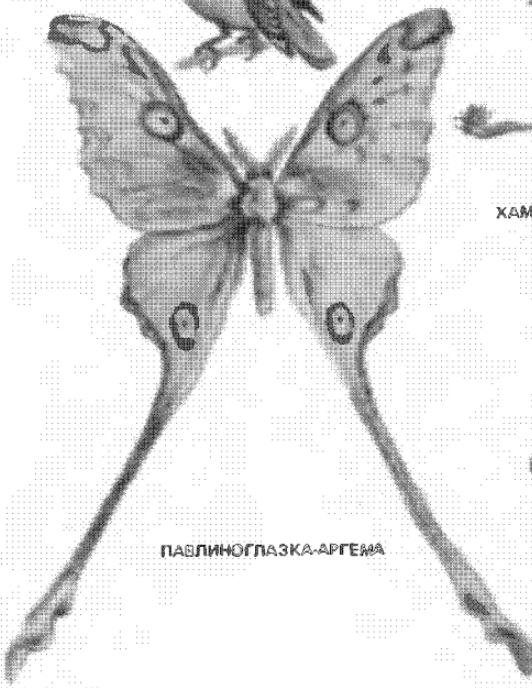
ФОССА



ХАМЕЛЕОН



ПАВЛИНОГЛАЗКА-АРГЕНА



ГИГАНТСКАЯ ЧЕРЕПАХА

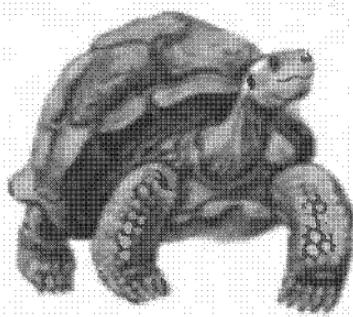


Рис. 54. Характерные представители фауны Мадагаскарской области.

ПРОЕХИДНА



Рис. 55. Характерные представители фауны Индо-Малайской области (млекопитающие).

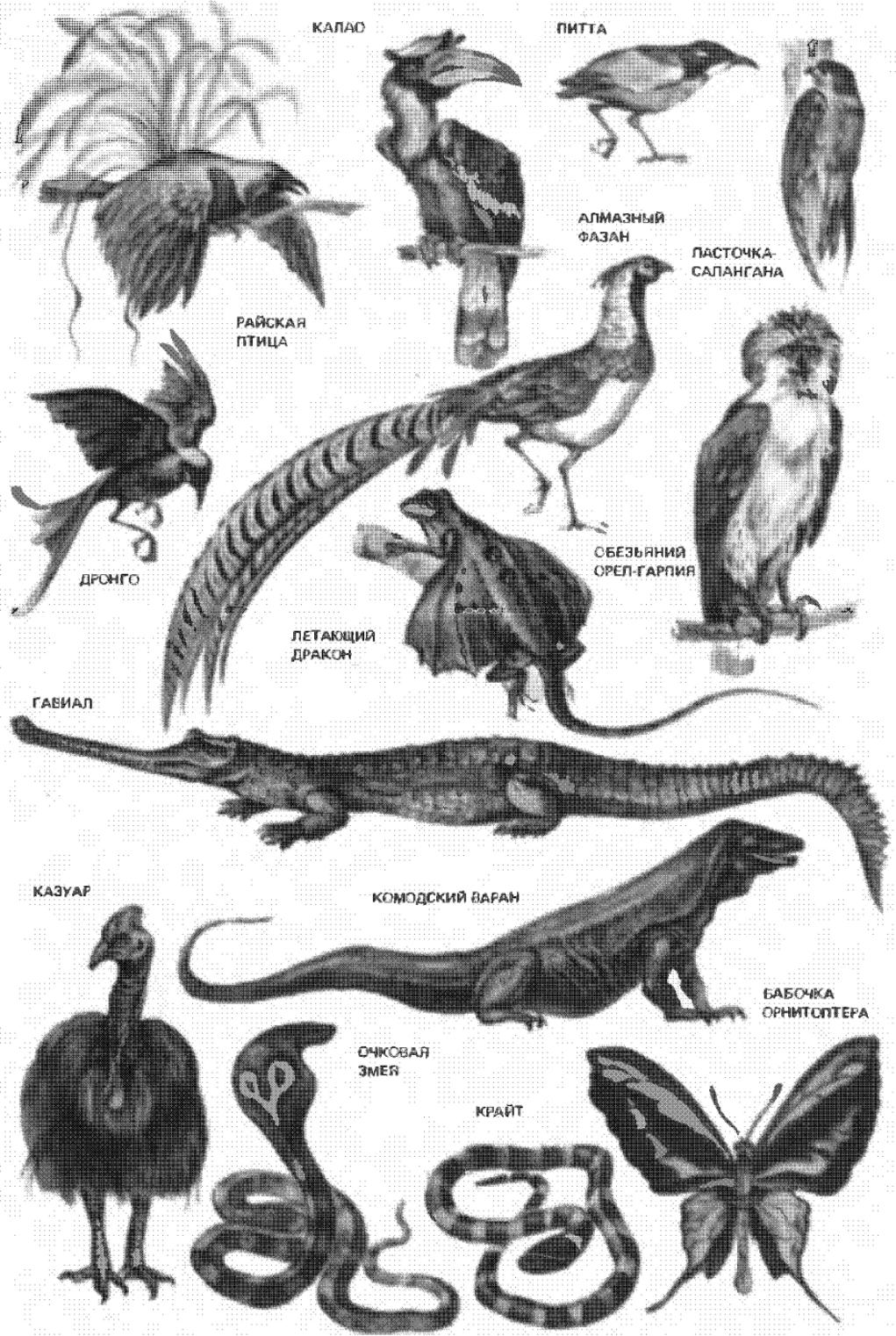
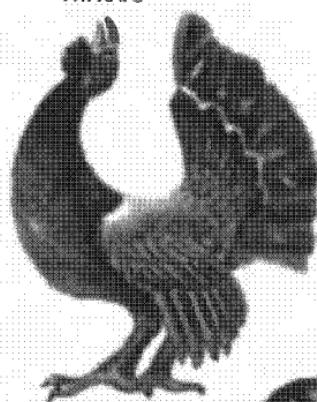


Рис. 56. Характерные представители фауны Индо-Малайской области (от птиц до насекомых).

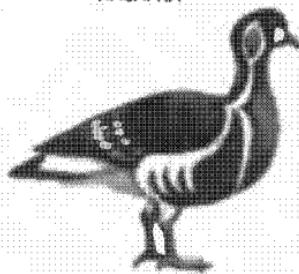


Рис. 57. Характерные представители фауны Европейско-Сибирской области (млекопитающие).

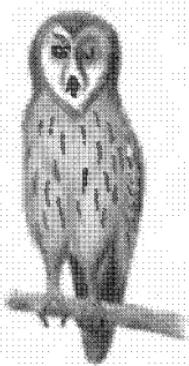
ГЛУХАРЬ



КРАСНОЗОБАЯ
КАЗАРКА



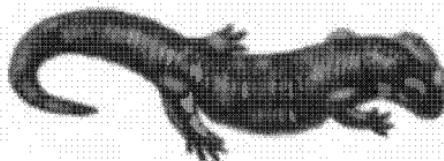
СИПУХА



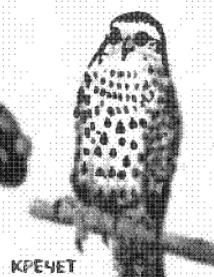
ОРЕЛ-МОГИЛЬНИК



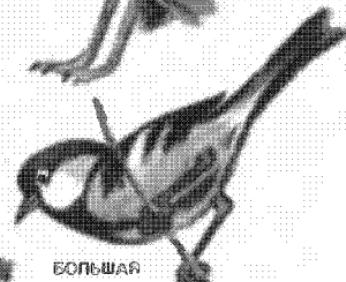
ДРОЗА



ОГНЕННАЯ САЛАМАНДРА



КРЕЧЕТ



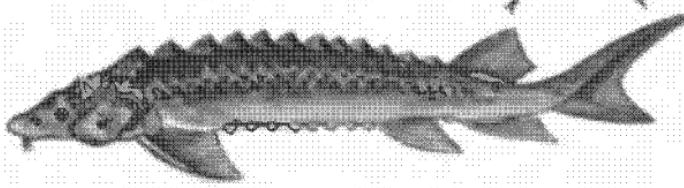
БОЛЬШАЯ
СИНИЦА



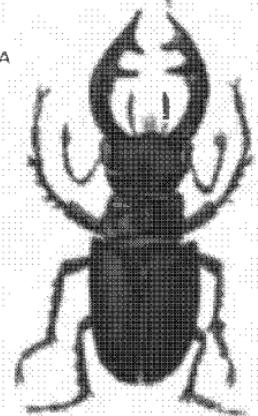
ЗЕЛЕНЫЙ
ДЯТЕЛ



ЖУЖЕЛИЦА



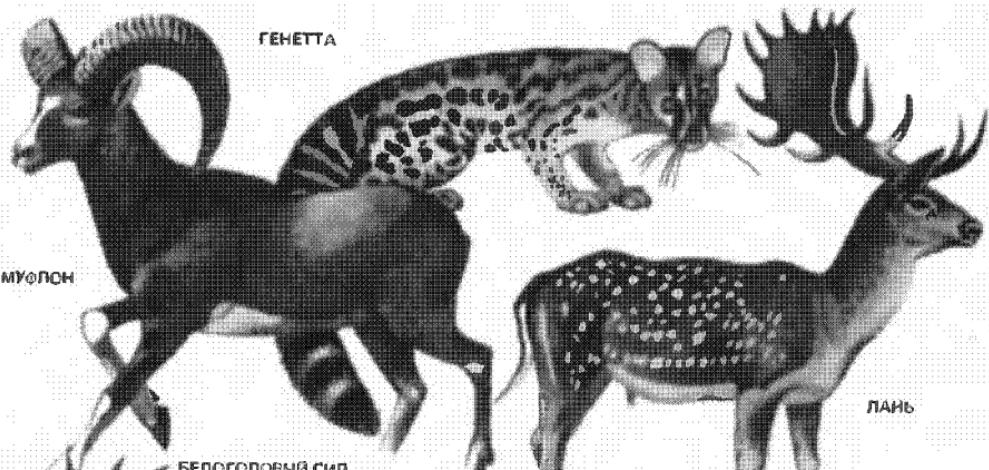
СТЕРПИДЬ



ЖУК-ОЛЕНЬ

Рис. 58. Характерные представители фауны Европейско-Сибирской области (от птиц до насекомых).

ГЕНЕТТА



МУФОН

ЛАНЬ

БЕЛОГОЛОВЫЙ СИЛ

ГОЛУБАЯ
СОРОКА

ЖЕМЧУЖНАЯ ЯЩЕРИЦА

ГРЕЧЕСКАЯ ЧЕРЕПАХА

ПРОТЕЙ

ПЕЧЕРНАЯ
САЛАМАНДРА

ШЕЛКОПРЯД ИЗАБЕЛЛЫ

БАБОЧКА-АРХОН

ФЕНЕК



Рис. 59. Характерные представители фауны Области Древнего Средиземья.

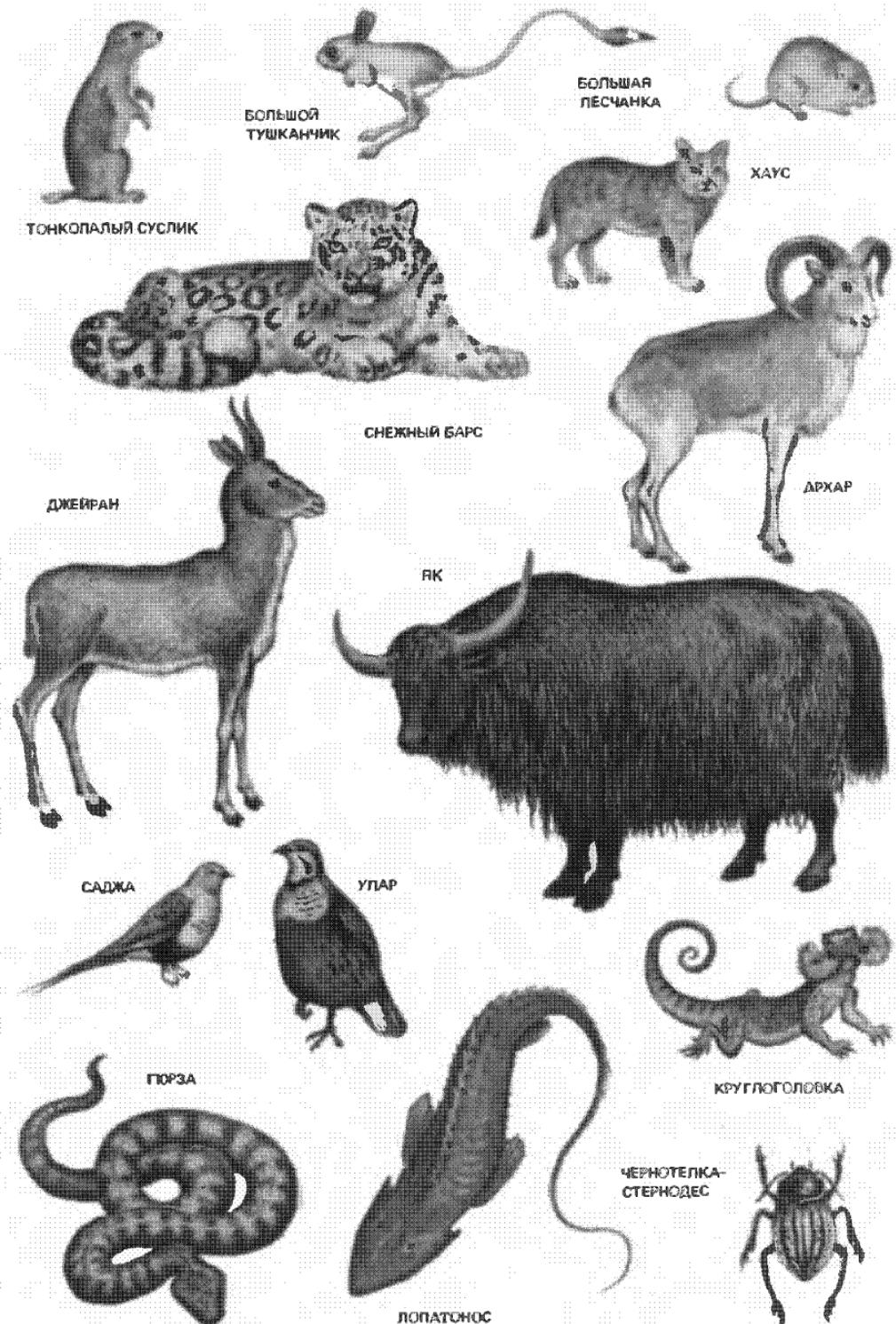
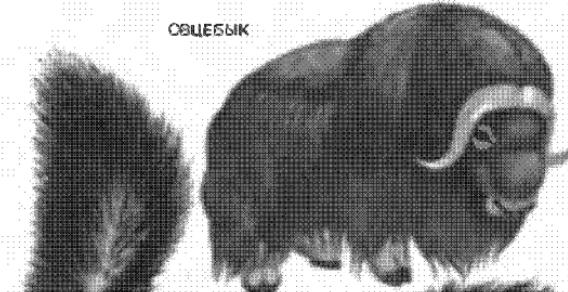


Рис. 60. Характерные представители фауны Области Древнего Средиземья (Сахаро-Гобийская подобласть).

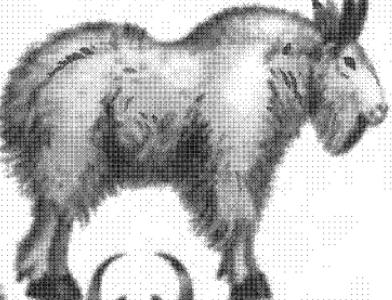


Рис. 61. Характерные представители фауны Восточно-Азиатской области.

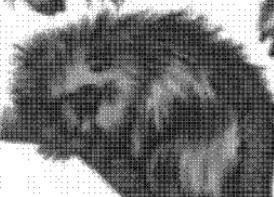
ОВЦЕБЫК



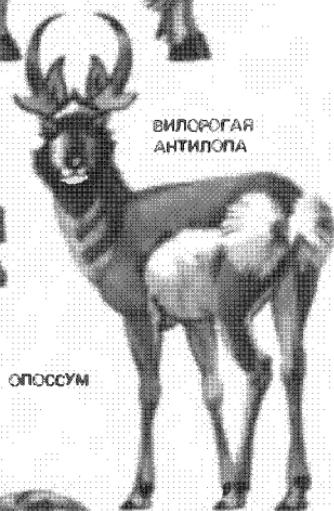
СНЕЖНАЯ КОЗА



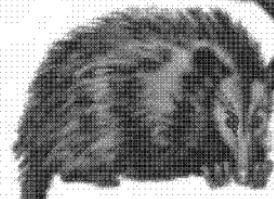
СКУНС



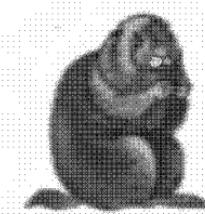
ПОРКУПИН

ВИЛОРОГАЯ
АНТИЛОПА

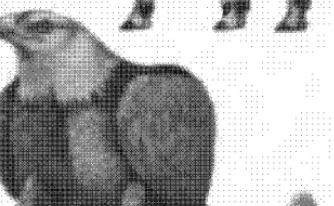
КРОТ-ЗВЕЗДОРЫЛ



ОПОССУМ

ЛУГОВАЯ
СОБАЧКА

КАРДИНАЛ

АМЕРИКАНСКИЙ
ЖУРАВЛЬЛУГОВОЙ
ТЕТЕРЕВ

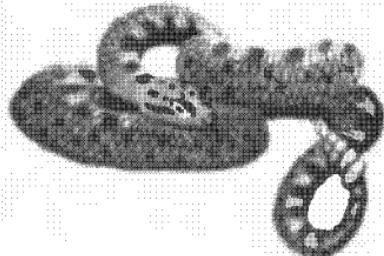
БЕЛОГОЛОВЫЙ ОРЕЛ



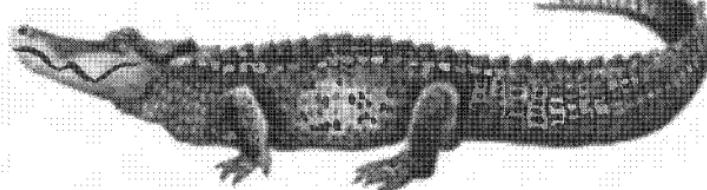
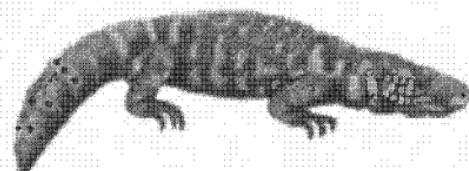
КОНДОР

Рис. 62. Характерные представители фауны Неарктики (млекопитающие и птицы).

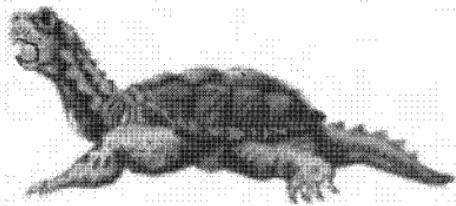
ГРЕМУЧАЯ ЗМЕЯ



ЯДОУБ



МИССИСИПСКИЙ АЛЛИГАТОР



КАЙМАНОВАЯ ЧЕРЕЛАХА



ЛЯГУШКА-БЫК



ПОЛОСАТЫЙ СИРЕН

Рис. 63. Характерные представители фауны Неарктики (рептилии и амфибии).



Рис. 64. Характерные представители фауны Неотропической области (млекопитающие).

ГЕЛИКОНИДА



КАМЕННЫЙ
ПЕТУШОК



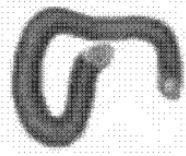
ТУКАН



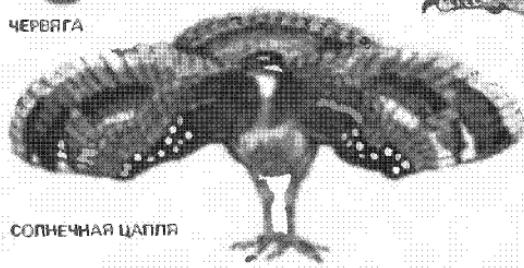
КОРОЛЕВСКИЙ
ГРИФ



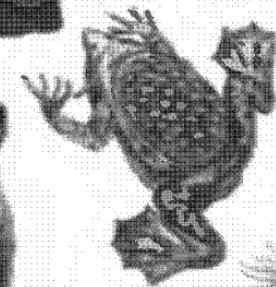
КОЛИБРИ



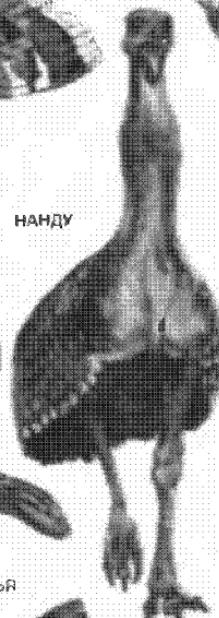
ЧЕРЫГА



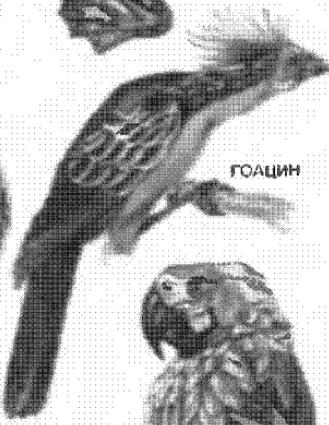
СОЛНЕЧНАЯ ЦАПЛЯ



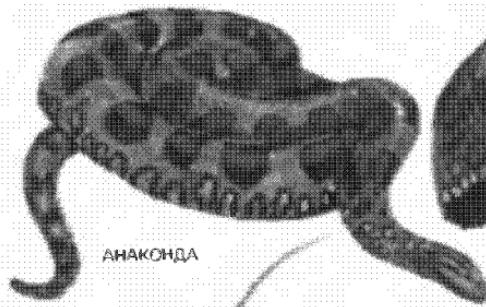
ПИЛА



НАНДУ



ГОАЦИН

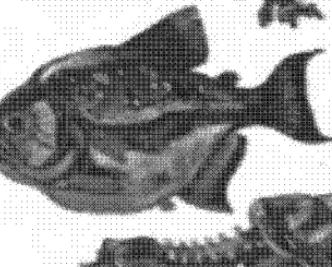


АНАКОНДА



ПАЛАМЕДЕЯ

ПИРАНЬЯ



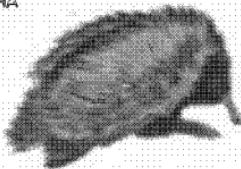
ПОПУГАЙ-АРА



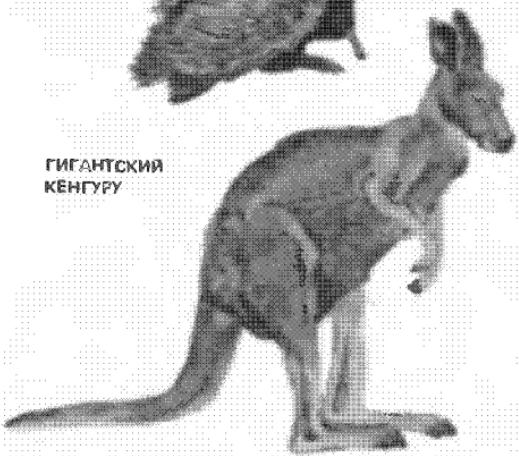
ЧЕРЕЛАХА-МАТАМАТА

Рис. 65. Характерные представители фауны Неотропической области (от птиц до насекомых).

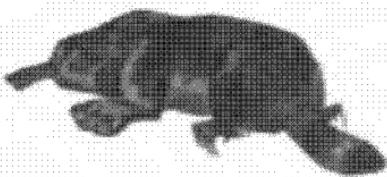
ЕХИДНА



ГИГАНТСКИЙ
КЕНГУРУ



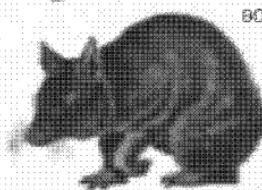
УТКОНОС



КОАЛА



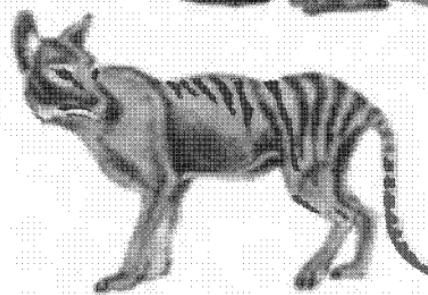
ВОМБАТ



СУМЧАТЫЙ ДЬЯВОЛ



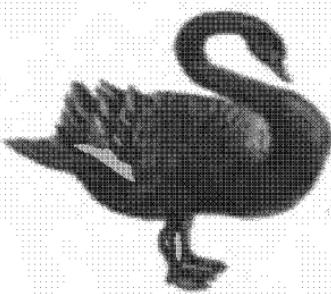
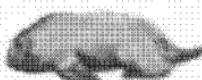
СУМЧАТЫЙ
ВОЛК



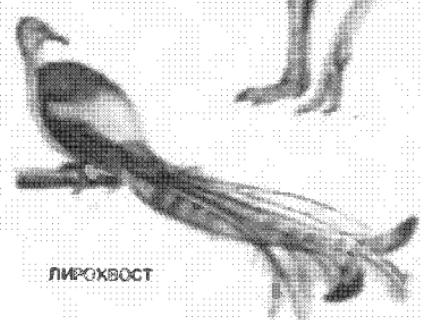
ЗМУ



СУМЧАТЫЙ КРОТ



ЧЕРНЫЙ ЛЕБЕДЬ



ЛИРОХВОСТ

Рис. 66. Характерные представители фауны Нотогеи (Австралийская область).



Рис. 67. Характерные представители фауны Нотогеи (Австралийская, Новозеландская и Патагонская области).

тропической растительностью, а южная оконечность острова имеет пустынный облик. Мозамбикский пролив (ширина 420 км) отделяет Мадагаскар от Африки, а Индийский океан — от Индо-Малайской области (расстояние 3700 км).

Флора Мадагаскарской области очень богата. В ней насчитывается около 6000 видов растений. Приблизительно 1500 из них встречаются и в Африке. Но в отличие от последней на Мадагаскаре хорошо представлены пальмы, бамбуки и орхидеи. Крайне необычно так называемое дерево путешественников — эндемик острова. В углублениях у черешков крупных листьев его удерживается дождевая вода в таком количестве, что ею можно напиться. В этих своего рода водоемах обитают даже древесные лягушки.

Фауна Мадагаскара типично островная со значительным количеством эндемиков и наряду с этим с большими дефектами в составе, что весьма заметно при сравнении ее с эфиопской материковой фауной. Животное население Мадагаскара очень своеобразно: среди фитофагов абсолютно преобладают плодоядные древесные формы, травоядных почти нет, вообще отсутствуют крупные виды хищников (рис. 54), нет также грифов — потребителей трупов. Напомним, что для эфиопской фауны характерно обратное соотношение жизненных форм.

Специфика мадагаскарской фауны четко выявляется при обзоре аборигенных нелетающих зверей. Они представлены только 4 отрядами, причем все виды эндемичны.

Насекомоядные включают одно семейство щетинистых ежей, или тенреков *Tenrecidae*, состоящее из 13 родов с 30 видами. Экологически тенреки вследствие их адаптивной радиации весьма разнообразны. Есть тенреки типа ежей, кротов, землероек, встречаются даже плавающие тенреки — аналоги выдр.

Отряд приматов на Мадагаскаре состоит из 3 семейств — настоящие лемуры *Lemuridae*, индри *Indridae* и ай-ай *Daubentonidae*. Настоящих лемуров 15 видов из 6 родов, среди них следует отметить крупных вари и катта. Семейство индри включает 4 вида, а ай-ай — всего 1 вид — руконожку — крошечную полуобезьянку с пышным хвостом. Лемуры и индри известны на Мадагаскаре и в ископаемом состоянии по крайней мере с плейстоцена.

Из отряда грызунов типично эндемичное подсемейство хомяков — мадагаскарские хомяки *Nesomyinae* (12 видов).

Все хищники области относятся к семейству виверр (7 эндемичных родов). Самым интересным из них, безусловно, является фосса *Cryptoprocta ferox* — зверь настолько загадочный, что некоторые специалисты относят его к кошкам. Это крайне примитивное животное напоминает нижнетретичных ископаемых хищников — предков виверр и кошек.

Что касается других млекопитающих, то они представляют собой переселенцев из Африки (результат, вероятно, завоза или случайного заноса) и мало изменились с тех времен. Это мыши,

крысы и один вид кистеухой свиньи. Впрочем, последняя уже стала самостоятельным видом. Летучих мышей в Мадагаскарской области много, но они не оригинальны. В прошлом жил и бегемот. Остатки его найдены в плейстоценовых отложениях. Следует сказать, что здесь совершенно отсутствуют слоны, носороги, обезьяны, кошки, собаки, гиены, трубковые, антилопы.

Птицы Мадагаскара на 50 % состоят из эндемичных видов, остальные — в основном те же, что и в Эфиопской области (моголотглавы, рябки, дронго, ткачики, нектарницы и т. д.) или в Индо-Малайской (белоглазки, стрижи-саланганы и др.). Но дефектность орнитофауны на Мадагаскаре еще более выражена. Здесь отсутствуют страусы, секретари, турако, птицы-носороги, бородатки, медоуказчики и многие другие. Типичными же обитателями являются три эндемичных семейства: мадагаскарские питты *Philepittidae*, пастушковые куропатки *Mesoenatidae* и ванги *Vangidae* (последние включают 11 видов из 9 родов — случай островной дифференциации эндемичных форм). Вымершие в плейстоцене гигантские нелетающие птицы — эпиорнисы и додо (последние жили на Маскаренских островах) — тоже были эндемиками области. Как и везде, здесь распространены виды космополитных семейств: поганок, бакланов, ястребиных (но орлов нет), цапель, аистов, кукушек, голубей, сов, зимородков и ласточек.

Фауна рептилий на Мадагаскаре довольно богата. Много хамелеонов, гекконов, черепах (сухопутных и бокошнейных). Крокодилы, так же как и в Африке, представлены нильским крокодилом, причем он встречается и на Сейшельских и Коморских островах, что не удивительно, поскольку крокодилы отлично плавают и не избегают соленой воды. Настоящие ящерицы, как и ядовитые змеи, в области отсутствуют. Нет на Мадагаскаре и настоящих удавов *Constrictor*, а также питонов. Из удавовых *Boidae* обитают только мадагаскарские удавы (подсемейство *Sanciniinae*) — эндемичная группа, включающая 4 рода, 2 из которых живут на самом Мадагаскаре, остальные — на Реюньоне и острове Раунд близ Маврикия. Сведения о присутствии в Мадагаскарской области южноамериканских родов *Boa* (*Constrictor*) и *Crotalus* ошибочны.

Земноводных мало, и все они относятся к лягушкам (около 150 видов, большинство эндемики). Это веслоногие лягушки, или ракофориды, а также узкоротые *Brevicipitidae*. Последние более разнообразны.

Настоящих пресноводных рыб на Мадагаскаре нет, но встречаются несколько видов хромисов и карпозубых, а также различные солевыеносливые формы.

Беспозвоночные животные Мадагаскара в большинстве своем явно эфиопского происхождения, в том числе и скорпионы, отдельные роды которых (*Grosphus*, *Heteroscorpious*) эндемичны. Сольпуг на Мадагаскаре нет совсем. В энтомофауне Мадагаска-

ра нередки и индо-малайские фаунистические связи. Многие представители имеют причудливую форму или великолепную окраску. Богомол *Brancsikia aeroplana* отличается необычайным листовидным расширением переднеспинки и напоминает фантастический летательный аппарат. Крупнейшая из всех павлино-глазок мира — ярко-желтая *Argema mittrei* (длина бабочки около 26 см) — весьма типична здесь. Большинство же бабочек относится к семействам и родам, распространенным на материке.

Чрезвычайно интересна фауна Маскаренских островов. Это тропические острова вулканического происхождения, когда-то покрытые лесами. Здесь отсутствуют наземные млекопитающие (есть только летучие мыши), нет амфибий и строго пресноводных рыб. Рептилии, однако, необычны. На островах некогда водились гигантские наземные черепахи, уничтоженные человеком. Из змей есть 2 эндемичных рода удавов — *Casarea* и *Bolyeria* — из мадагаскарского подсемейства. Обитают также местные виды гекконов и сцинков.

Как считает Дарлингтон, ни одна часть земного шара не имеет более необычайной орнитофауны, чем Маскаренские острова, и нигде в другом месте местные птицы не уничтожались столь быстро и опустошающе, как здесь. Среди них додо — на острове Маврикий, пустынник — на Реюньоне и белый додо — на Родригесе, уничтоженные около 200 лет назад. Они происходили от голубей, кормящихся на земле и утративших способность к полету. Сейчас на островах встречаются некоторые водные птицы, хищники, совы, голуби, немногочисленные попугаи и воробы.

Фауна Сейшельских островов содержит несколько древних групп амфибий, нелетающих птиц там не было, насекомые носят четкий индийский отпечаток, птицы по фаунистическим связям либо эфиопские, либо индо-малайские, наземные млекопитающие вообще отсутствуют, а летучие мыши — индо-малайского происхождения. Интересно, что эфиопские связи фауны Сейшельских островов выражены значительно резче, чем мадагаскарские. Видимо, эти острова являются остатками большого архипелага, соединявшего Африку с Индией, минуя Мадагаскар.

Индо-Малайская область. Область включает тропическую и субтропическую части Азии, а также ряд архипелагов и островов Индийского и Тихого океанов. Западная граница ее представляет широкую проходящую по пустыне Тар полосу, где индийская фауна смешивается с переднеазиатской. Северная граница четка лишь на западе, где она идет по гребню Гималаев. На востоке же выраженность ее теряется, а на территории Китая она приобретает характер широкой полосы. Большинство зоогеографов считает, что тут граница проходит между бассейнами рек Хуанхэ и Янцзы, совпадая с северной границей субтропических лесов. Особенно спорна юго-восточная граница области. Со времен Уоллеса ее проводили по проливу, разделяющему острова Бали и Ломбок, Калимантан и Сулавеси. Позднее Гексли назвал

эту границу «линией Уоллеса», утверждая, что она должна разделять Филиппины, оставляя многие острова архипелага Австралийской области. По мнению других, границу следует проводить значительно восточнее, включая в Индо-Малайскую область как Сулавеси, так и Малые Зондские и Молуккские острова. Это так называемая «линия Вебера». Она определена статистически и делит территорию на части с примерно равным соотношением азиатских и австралийских элементов фауны. Ботанико-географы к Палеотропическому доминиону относят также Новую Гвинею и острова и архипелаги Тихого океана, лежащие в пределах тропической зоны, кроме Полинезии. Серьезным аргументом для этого служит сходство их флористического состава, в связи с чем и зоологи начинают пересматривать свои взгляды.

Ясно, что фауна Новой Гвинеи, Молуккских и других островов (до Фиджи на востоке) носит переходный характер. Но изучение распространения сравнительно большого количества групп животных, в том числе рептилий и насекомых, дает основания для включения этого района в состав Индо-Малайской, а не Австралийской области. Убедительные доказательства тому приводят Б. Ф. Бельшев (1961) и О. Л. Крыжановский (1976). Оказалось, что многочисленные эндемики Папуасской подобласти по происхождению и родственным связям являются палеотропическими, а не австралийскими. С нашей точки зрения, Индо-Малайской области принадлежат Филиппины, Зондские острова и Новая Гвинея. В таком виде граница совпадает с линией, отделяющей Индо-Малезийское подцарство флористов от Австралии. В восточной части области размещаются огромные массивы экваториальных лесов, на востоке Гималаев и в Индо-Китае находятся высокие горы, покрытые богатой лесной растительностью. В Индостане они сменяются сухими и открытыми пространствами и даже пустынями. Такому разнообразию ландшафтов соответствует богатая фауна, одна из самых гармоничных на земном шаре (рис. 55, 56).

Млекопитающие Индо-Малайской области включают 46 семейств (по классификации Симпсона, 1945), 5 из них — сумчатые и однопроходные — встречаются только в Папуасской подобласти, представляя здесь австралийский элемент. Эндемичных же семейств всего 4. Остальные — общие для Эфиопской области, Голарктики и даже Неотропического царства.

Из отряда однопроходных, или яйцекладущих, на юго-востоке области встречаются новогвинейские проехиды *Proechidna* и ехидны *Tachyglossus*, из сумчатых — семейства сумчатые мыши *Dasyuridae*, бандикуты *Pegamidae*, фалангисты *Phalangeridae* и кенгуру *Macropodidae*, причем часть родов последнего семейства более характерна для Новой Гвинеи, чем для Австралии.

Из насекомоядных в области водятся ежи (подсемейство щетинистых ежей *Echinorhicidae* эндемично), кроты, шерстокрылы (эндемичны), плодоядные летучие мыши *Pteropidae* и некоторые

другие. Из отряда приматов особенно интересно эндемичное семейство тупайи Tarsiidae — мелкие, похожие на белку животные, близкие к лемурам. Полубезьяны родственны африканским, а не мадагаскарским и включают роды *Loris* и *Nycticebus* (тонкий и толстый лори). Представители семейства долгопятов Tarsiidae водятся только на Малайском архипелаге и Филиппинах. Настоящих обезьян очень много. Это макаки, тонкотельные обезьяны и, наконец, человекообразные — гиббоны и орангутаны. Следует отметить, что ни один род обезьян тропической Азии не встречается в Африке и наоборот.

Ящеры, или панголины Manidae, подчеркивают афроазиатские фаунистические связи. Грызунов много, особенно белок, но большинство родов в Азии и Африке разные. Распространены также дикобразы, песчанки, летяги, многочисленные мыши и крысы, встречающиеся даже на мелких островах.

Хищные представлены богато. Среди них выделяются волки и прежде всего эндемичный род Сиоп (красный волк), куницы, виверровые (к ним относится и индийская мангуста — истребитель змей), кошки, из которых наиболее известен тигр, нередок леопард, гепард, а также более мелкие виды. На западе области еще сохранился лев.

Слоны представлены индийским видом, тапиры — одним видом, обитающим на Суматре и полуострове Малакка (3 вида живут в Южной Америке), носороги — 3 видами (все они с резцами в отличие от африканских сородичей). Свиньи встречаются везде, но на юго-восточные острова, видимо, завезены человеком. Из быков характерны буйвол, бантенг, гайял и мелкие островные виды. Антилоп, в противоположность Африке, мало. Настоящие козлы и бараны — голарктические вселенцы с севера.

Фауна птиц богата и сложна по составу. Эндемизм в ней проявляется умеренно. Из «бескилевых» на юго-востоке области встречается несколько видов казуаров Casuariidae, которые вместе с сорными курами, или мегаподами, возможно, являются выходцами из Австралийской области. Фазаны, павлины и настоящие куры достигают в Индо-Малайской области подлинного разнообразия и богатства. Авдотки Burhinidae и рябки Pteroclidae — обитатели открытых пространств, попугаи водятся в лесах. Последних, впрочем, немного. Заслуживают упоминания рыбные совы Ketupa с неоперенными пальцами, питающиеся рыбой. Нередки в области птицы-носороги Bucerotidae, достигающие крупных размеров; длина индийского калао, например, 120 см, а размах крыльев больше метра. Многочисленны и разнообразны здесь бородатки и дятлы. К эндемичному семейству относятся синие птицы Irenidae, близкие к бюль-бульям. Они живут в лесах. Большинство из них хорошие певцы. Очень много ярких полностью или почти тропикополитных птиц (трогоны, нектарницы, зимородки, цветососы, ткачики и др.). На северо-

востоке четко выявляются фаунистические связи области с Голарктикой.

Богатая фауна рептилий Индо-Малайской области представлена черепахами, ящерицами, змеями и крокодилами. Черепахи включают 2 эндемичных семейства: большеголовых черепах *Platysternidae* с несоразмерной огромной невтяжной головой (единственный вид живет на Индокитайском полуострове) и двукоготных *Carettochelyidae* (тоже один вид, обитающий на Новой Гвинее). Остальные распространены значительно шире. Водные *Trionychidae* и сухопутные *Testudinidae* насчитывают массу видов.

Изобилие здесь и ящериц, но эндемичных семейств только 2. Это оригинальные червеобразные, роющиеся в земле *Dibamidae* (3 вида) и распространенные лишь на Калимантане *Lanthanotidae* — безухие вараны (этот единственный вид без основания сближали с американскими ядовузами). Особенно обильны в области агамы, гекконы, сцинки. Среди агамовых ящериц выделяются своеобразные летучие драконы *Draco volans*, широкие кожистые складки на боках тела позволяют им планировать при прыжках с деревьев на расстояние до 25—30 м. Обращают на себя внимание вараны (комодский достигает длины 3 м), ведущие наземный, древесный и полуводный образ жизни.

Из змей многочисленны слепозмейки *Typhlopidae*, роющие вальковатые змеи *Apiliidae* (один род их — коралловая сверташка — населяет Южную Америку, а 2 других — цилиндрическая змея и аммохилус — живут в Индо-Малайской области), близкие к ним щитохвостые змеи *Uropeltidae* (многими зоологами они рассматриваются как подсемейство предыдущих). Из всех змей 45 видов эндемичны для области. Разнообразны здесь и питоны. Крупный сетчатый питон (до 10 м) — одна из 2 гигантских змей мира — великолепно плавает и лазает по деревьям. Немало и ядовитых змей из семейств ужовых *Colubridae*, аспидовых *Elapidae* (к ним относятся королевская и настоящая кобры, а также ужасные кraitы из рода *Bungarus*), гадюковых *Viperidae* и ямколовых *Crotalidae* (род *Trimetopon* — куфии, или кольцоловые змеи).

Крокодилы, встречающиеся в области, относятся к настоящим крокодилам, узкорылым рыбоядным гавиалам и аллигаторам, 1 вид которых живет в низовьях Янцзы в Китае. Из амфибий в области обитают все 3 отряда: безногие, хвостатые и бесхвостые. Эндемичных семейств среди них нет. Червяги представлены рыбозмелями (род *Ichtyophis*). Живут они в земле по берегам рек, а отнюдь не в воде. Хвостатые амфибии имеют интересные фаунистические связи: семейство скрытожаберников распространено в Восточном Китае и в Северной Америке, а саламандры — в Европе, Азии, Северной Африке и в Северной Америке. Бесхвостые амфибии очень разнообразны и многочисленны. Это настоящие (*Rana*) и веслоногие (*Rhacophoridae*) ля-

гушки, представленные 150 видами, замещающими квакш по образу жизни, а также узкоротые лягушки и чесночницы.

Пресноводные рыбы в Индо-Малайской области в общих чертах близки к эфиопским, но архаические группы здесь отсутствуют, 3 семейства эндемичны. Главная черта ихтиофауны — необычайное развитие карповых (Surginidae) и отсутствие лососевых.

Индо-Малайская область имеет красочную и пышную фауну насекомых. Среди огромного количества бабочек особенно красиво семейство кавалеров Papilionidae. К ним в первую очередь относятся громадные птицекрылы *Troides*, или *Ognithoptera*, живущие на Зондских островах и Новой Гвинеи. Окраска крыльев у самцов поразительна — бархатисто-черная с изумрудно-зеленым и золотисто-желтым, красно-черная и т. д. В Индии обитает знаменитая бабочка-каллима, или так называемый сухой лист, обладающая миметической окраской и формой. Несъедобные данаиды, собравшись роями, совершают миграции за сотни километров. В Индии и Индокитае живут гигантские павлиноглазки — атласы *Attacus atlas* с прозрачными «окошками» на крыльях.

Среди жуков типичны ярко окрашенные листоеды, златки, усачи, снабженные «рогами» олени, жуки-носороги *Chalcosoma*. У многих насекомых тело сверху сплющено в виде сухого или зеленого листа. Такая покровительственная форма и окраска наблюдается у палочников, богомолов и даже у жуков. Жужелицы эндемичного рода *Mogmolus* совершенно плоские и, несмотря на крупные размеры, прекрасно имитируют сухой лист, лежащий на земле.

Так же, как и в Африке, в этой области обитает масса термитов и муравьев. Среди последних немало видов, вступающих в симбиотические отношения с растениями. Муравьи-портные *Oecophylla smaragdina* славятся способностью «сшивать» из листьев большие гнезда.

Из других членистоногих заслуживают упоминания первично-трахейные *Peripatidae*, распространенные в южном полушарии, скорпионы эндемичных семейств *Cherilinidae* и др. Свообразны телефоны, сольпуги и громадные пауки-птицееды (яванский мохнатый птицеед достигает 9 см).

Очень интересно присутствие в Индии и на Цейлоне (Шри-Ланка) гигантских дождевых червей *Megascolecidae*, встречающихся, подобно первично-трахейным, на южных материках.

Индо-Малайская область по составу фауны подразделяется на Индийскую, Малайскую, Индокитайскую и Папуасскую подобласти. Типичные черты фауны этой области ярче всего выражены в Малайской подобласти, Индийская сравнительно обделена, а две последние представляют собой переходные зоны со смешанной фауной, но с явным преобладанием индо-малайских элементов.

К Индийской подобласти относится Передняя Индия и остров

Шри-Ланка. Западная и северная границы ее совпадают с границами области, а восточная проходит от дельты Ганга до верховьев Брахмапуты. Эту территорию в основном занимают плоскогорья и низменности. На севере ее поднимаются Гималаи — высочайшие горы мира. С запада и востока южная часть Индии ограждена горными хребтами — Западными и Восточными Гатами.

Природа Индийской подобласти относительно бедна. Северо-западные равнины ее представляют собой пустыню, покрытую редкой травянистой растительностью с отдельными кустарниками. В долине Инда на месте бывших когда-то тугайных лесов расположены поля с рощами пальм между ними. Долина Ганга отличается густой пышной древесной растительностью, состоящей из пальм и бамбука. У подножий Гималаев тянутся непрходимые болотистые джунгли, а выше — влажные тропические леса. Они произрастают и на Западных Гатах. В верхних поясах Гималаев располагаются уже субтропические, а еще выше — умеренные леса.

Центр Индостана — Деканская плоскогорье — имеет сухой климат и занят саванной. В Индии, Пакистане и Шри-Ланка большинство пригодных для сельскохозяйственного использования земель распахано, а леса в значительной степени вырублены.

В фауне подобласти к характерным индо-малайским видам примешиваются эфиопские и палеарктические формы, проникающие с запада. Эндемиками здесь являются некоторые антилопы (нильгау, гарна, четырехрогая антилопа), медведь-губач, тонкотелая обезьяна хульман, считающаяся в Индии священным животным.

Крупные хищники — тигр и лев — занимают противоположные районы полуострова. Тигр еще нередок, особенно в Бенгалии, лев же доживает последние дни на крайнем западе. Считается, что он, а также мелкие кошки — каракал и хаус проникли, подобно полосатой гиене и шакалу, из Передней Азии. Выходцем из Эфиопской области, как предполагается, является гепард — представитель кошек, имеющий длинные «собачьи» ноги и способный развивать большую скорость при охоте на равнинах.

И в фауне птиц наблюдается пестрая смесь выходцев из Африки, Юго-Западной (голарктической) Азии и местных видов, среди которых типичны обыкновенный павлин, синий дрозд, великолепная райская мухоловка и др. Последние 2 вида уже расселились в долинах рек Средней Азии, и скворец майна, столь обычный в нашей Средней Азии, тоже родом из Индии.

Из рептилий в подобласти широко распространен хамелеон, в реках живет узкорылый гавиал.

Отличительной особенностью фауны крайнего юга Индостана и острова Шри-Ланка является отсутствие переднеазиатских элементов, примесь малайских форм, наличие своеобразных эндемиков. Только здесь встречаются щитохвостые змеи *Uropeltis*.

tidae, ведущие в горных лесах роющий образ жизни. Это семейство включает около 45 эндемичных видов. Очень интересны гигантские дождевые черви — мегасколециды, распространенные антибoreально. Многие индостанские животные на Шри-Ланка отсутствуют: нет носорога, антилоп, тигра, тупайи; местный слон значительно меньше материкового.

Малайская подобласть включает полуостров Малакку, Филиппинский архипелаг и Зондские острова до острова Бали. Восточная граница ее проходит по Макассарскому проливу, не включая Сулавеси и Малые Зондские острова.

Климат подобласти влажнотропический. Основной растительной формацией ее является дождевой лес. По богатству флоры экваториальные леса здесь превосходят леса Африки и даже Южной Америки. Только на Малаккском полуострове насчитывается до 10 тыс. видов растений, всего же в подобласти их не менее 40 тыс. Одних орхидей приблизительно 5 тыс. видов. Oko-ло половины деревьев относится к семейству диптерокарповых, среди которых почти все лесные великаны малайских джунглей. Деревья перевиты лианами. Пышностью и разнообразием поражают эпифиты. Знаменит эндемичный род растений раффлезия. У одного его вида — раффлезии Арнольда — самый крупный в мире цветок — до 90 см в поперечнике, но пахнет он гнилым мясом и опыляется падальными мухами и трупоядными жуками. Раффлезия — растение-паразит.

Несмотря на то что подобласть расположена на островах, фауна здесь целиком носит материковый характер. Это говорит о былых связях ее с материком и о сравнительно недавнем отделении.

Млекопитающие Малайской подобласти представлены чепрачным тапиром — единственным тапиром восточного полушария, 2 видами носорогов (суматранским и яванским), слоном, быком-бантенгом, большим разнообразием свиней, а также хищниками — тигром и леопардом. Столь же характерен здесь и малайский солнечный медведь, а также своеобразная виверра — бинтуонг, обладающий цепким хвостом.

Из приматов типичны гиббоны (на Суматре и полуострове Малакка эндемичен крупный гибbon сиаманг) и орангутан, а на Калимантане живет мартышка-носач.

Представители семейства долгопятов (3 вида) встречаются на Суматре, Калимантане и Филиппинах. Белок чрезвычайно много. Из насекомоядных распространены щетинистые ежи гимнурсы.

Птицы подобласти весьма эффектны и разнообразны. В связи с абсолютным преобладанием лесных биотопов многочисленны дятлы, дронго, бородатики, голуби, птицы-носороги. Из фазанов обращает на себя внимание великолепный аргус, из павлинов — особый вид его, живущий на Яве. Эндемичных птиц больше всего на острове Калимантан.

Из рептилий следует отметить летучих драконов, небольших агамовых ящериц, имеющих на удлиненных ребрах тонкую летательную перепонку. Ребра во время прыжка отгибаются под прямым углом к позвоночнику и растягивают перепонку, образуя своего рода парашют. На островах водится и гигантский комодский варан — самый крупный представитель группы (более 3 м в длину). Варан хорошо плавает и посещает мелкие островки, но постоянно живет только на островах Комодо, Риндж и Падар. Этот хищник, питающийся дикими свиньями и молодыми оленями, не брезгует и падалью.

Разнообразны в подобласти и змеи. Под камнями и упавшими деревьями живут питоны (в том числе и сетчатый), мелкие каламарии, встречаются и древесные змеи *Chrysopela*, способные совершать планирующие прыжки, плетевидки — дриофисы (толщиной с карандаш при длине до 1 м), а также кобры. Гадюки малочисленны, шире всего распространена цепочная гадюка *Vipera russeli*, издающая необычайно громкое шипение. Яд ее очень токсичен. Из ямкоголовых змей в подобласти обитают копьеголовые куфии. Из крокодилов обычен гребнистый крокодил, а на Суматре и Калимантане водится гавиаловый крокодил, представитель особого рода *Tomistoma*, питающийся рыбой.

Из амфибий есть веслоногие лягушки — ракофориды, к которым относится знаменитая летающая лягушка. Между пальцами передних и задних лап ее имеются перепонки, с помощью которых она, прыгая, скользит в воздухе, как планер, растопырив лапы. Таких планирующих животных в индо-малайских лесах немало.

Мир беспозвоночных Малайской подобласти необычайно богат. Особенno великолепны здесь бабочки. Среди них птицекрылы и другие представители кавалеров поражают размерами и окраской. Палочки либо очень велики (гигантский индонезийский палочник имитирует крупную ветку), либо имеют своеобразную «вспыхивающую» окраску, заметную при развернутых крыльях. Покровительственная окраска свойственна многим кузнецикам, имитирующими то лист, то кору, покрытую лишайниками. Из хищных жуков — скакунов прежде всего следует отметить охотящихся на деревьях длинношеих трикондилов и коллирисов. Как известно, вне тропиков скакуны охотятся на земле. «Бродячие» муравьи — дорилины не строят гнезд, а кочуют большими колоннами, пожирая на своем пути насекомых и их личинок. В сырьих тропических лесах местами обильны пиявки — гемадиспы.

Филиппинский архипелаг состоит из тропических островов с различными экологическими условиями. Некоторые из них гористы. Фауна здесь островная, сильно обедненная по сравнению с фауной Зондских островов, хотя и явно связанная с ней. Эндемиков много, в том числе и среди млекопитающих. Это миндорский буйвол, несколько видов оленей, филиппинский долгопят (сири-

хта), филиппинский шерстокрыл. Есть несколько виверровых. Белки встречаются только на южных островах. Единственный представитель приматов — крабоядная обезьяна распространена почти на всех островах. Крайне своеобразны эндемичные мышиные, вероятно, родственные австралийским. Австралийские связи подчеркиваются также наличием сорных кур, полукаев какаду и лори.

Следует отметить, что большинство групп животных распределены на Филиппинах так, будто их расселение шло с Калимантана.

Индокитайская (Бирмано-Китайская) подобласть расположена на крайнем юго-востоке азиатского материка. На западе она граничит с Индийской подобластью, а на северо-востоке с Голарктикой. К этой подобласти относятся также острова Тайвань и Хайнань.

Рельеф подобласти определяется меридиональными хребтами, между которыми в глубоких долинах текут крупные реки — Меконг и Иравади. Климат влажный, тропический. Основная растительность — леса тропического и субтропического вечнозеленого типа, болотистые джунгли, а в долине Меконга располагаются бескрайние культурные поля. Весьма характерны террасированные склоны, занятые посевами риса.

Фауна подобласти богата, но наряду с типичными индо-малайскими животными, как то: обезьяны (гиббоны, макаки и др.), тупайи, полуобезьяны лори, носороги и слоны,— много голарктических видов и родов. Из других млекопитающих следует отметить малую панду из енотов, живущую в бамбуковых лесах, антилоп горала и такина, напоминающих коз, мелкого оленя элафодуса.

Более характерны в подобласти птицы, особенно куриные. Много фазанов из родов *Tragopan* и *Lophura*. Эндемичен 1 вид фазанов — аргусы. Пока в большом количестве встречаются эндемичные банкивские куры — прародители нашей домашней курицы.

Выходцами из Голарктики, кроме енота, о котором уже говорилось, являются клесты и чечевицы. У северной границы подобласти в реке Янцзы водится китайский аллигатор. Его ближайший родич живет в Северной Америке.

Папуасская подобласть, состоящая из нескольких провинций, соответствует Индо-Австралийской подобласти Уоллеса, но с включением Новой Гвинеи. Границы ее, особенно восточная, спорны. Если ботанико-географы не сомневаются в принадлежности всех индо-австралийских островов и архипелагов, включая и Новую Гвинею, к Палеотропическому царству, то зоогеографы предпочитают относить большую их часть (к востоку от «линии Уоллеса») к Нотогее, выделяя все же Папуасскую подобласть. Между тем новые данные о распространении беспозвоночных противоречат этому. В качестве южной границы Палео-

тропического царства принимается воображаемая линия, проходящая через Тиморское и Арафурское моря, Торресов пролив и Коралловое море. Таким образом, к Папуасской подобласти относятся острова, лежащие к востоку от Макассарского пролива (Ломбок, Сумбава, Флорес, Тимор, Сулавеси, Молуккские, Новая Гвинея). Восточная граница ее весьма неопределенна. По некоторым данным, она проходит восточнее Соломоновых островов и Новой Ирландии, по другим — западнее их.

Природа Папуасской подобласти в целом такая же пышная и богатая, как и в Малайской. Остров Новая Гвинея (площадь 829 тыс. кв. км) в северной части горист, и отдельные вершины достигают высоты 5 тыс. м. Юг представляет собой обширную равнину. Большая часть острова покрыта тропическими лесами малайского типа. Подобные ландшафты встречаются и на меньших островах — Тиморе, Сулавеси и др.

Фауна Папуасской подобласти отличается рядом специфических черт. Прежде всего здесь необычайно высок процент эндемиков. Наблюдается тесная связь с малайской фауной: одни и те же виды, разные виды одних и тех же родов, близкие роды и т. д. И, наконец, следует отметить подчиненную роль австралийских элементов фауны.

Самое же убедительное свидетельство принадлежности Папуасской подобласти к Палеотропическому региону заключается в том, что здесь большинство эндемичных родов, по крайней мере среди насекомых, обладает индо-малайским или вообще палеотропическим родством. Напротив, роды, генетически связанные с австралийской фауной, в основном не богаты видами и их немного.

Охарактеризовать фауну подобласти в целом довольно трудно главным образом из-за ее различий на отдельных островах. В общем, при движении с запада на восток число малайских видов постепенно убывает, но тем не менее в зоне перехода преобладают группы животных Индо-Малайской области.

На Сулавеси очень мало млекопитающих, причем большинство из них эндемичны. Из обезьян здесь водятся макаки. Много белок, есть виверры, землеройки, ящеры, обитает и долгопят. Копытные представлены эндемичным видом быков — мелким буйволом аноа, своеобразной свиньей бабируссой (самцы ее имеют длинные верхние клыки, прободающие кожу и загибающиеся дугой ко лбу), а также оленем, близким к калимантанскому виду.

Из сумчатых типичны кус-кусы, или фалангисты *Phalanger*, нередкие также на Новой Гвинее, Соломоновых островах и в Северной Австралии.

Среди птиц больше половины составляют эндемики. Наряду с дятлами и нектарицами, т. е. с палеотропическими группами, распространены медососы, попугаи лори и сорные куры — австралийский элемент местной орнитофауны.

Из рептилий необходимо упомянуть сухопутных черепах рода *Testudo*, из амфибий — лягушек, большинство которых связано с малайской фауной.

В ископаемом состоянии на Сулавеси найден слон.

Новая Гвинея — тропический остров с разнообразными экологическими условиями и богатой фауной. Беспозвоночные здесь в большинстве случаев индо-малайского типа. Таковы дождевые черви, многие группы жуков, бабочек (как и в Малайской области, водятся великолепные кавалеры и птицекрылы), стрекозы, муравьи. Новогвинейские ящерицы из позвоночных в основном также индо-малайского типа, хотя многие относятся к палеотропическим группам. Из варанов, кроме древесных, окрашенных в зеленый цвет, на острове живет гигантский эндемичный вид. К эндемичному семейству *Carettochelyidae* относится и 1 вид пресноводной черепахи. Гекконы и сцинков много. Лягушки представлены лишь несколькими семействами, но многочисленны и, как правило, эндемичны. Таковы узкоротые подсемейства *Sphenophrynpinae* (5 родов, 36 видов) и *Asterophrypinae* (4 рода, 24 вида). Причудлива рогатая лягушка *Ceratobatrachus guntheri*, имеющая на кончике морды и на верхних вехах острые выросты. Интересно, что все развитие ее проходит в яйце.

Большинство птиц Новой Гвинеи роскошно окрашено. Наиболее типичны для нее, а также для ряда более мелких островов райские птицы *Paradiseidae*. В семействе около 40 видов, в основном эндемичных для Новой Гвинеи. Только отдельные представители живут на Молуккских островах, а также на северо-востоке Австралии. Не менее характерны и голуби, в том числе эндемичное подсемейство *Gouripinae*, куда относится крупный венценосный голубь. Довольно многочисленны питты, нектарницы и даже птицы-носороги, свойственные индийской фауне.

Из разнообразных попугаев важно отметить эндемичных дятловых попугаев *Micropsittinae* с 6 видами, какаду и лори, среди которых тоже немало эндемиков.

Семейство казуаров *Casuariidae* (1 род, 6 видов) распространено на Новой Гвинеи, несколько заходит на северо-восток Австралии. Это крупные тяжеловесные птицы, имеющие сжатый с боков клюв и роговой «шлем» на голове. Живут казуары в лесах, гнездятся на земле, некоторые хорошо плавают и даже ловят рыбу, но основная пища их — опавшие с деревьев плоды. Сорные куры — австралийский элемент в орнитофауне Новой Гвинеи, хотя роды *Talegalla* и *Aerupodius* (кустарные индейки) характерны именно для этого острова.

Что касается млекопитающих, то типичные для Австралии группы здесь явно преобладают. Из однопроходных, кроме ехидны, встречается ряд видов эндемичного рода проехидна *Proechidna*. Они отличаются длинной, изогнутой мордой, высокими трехпалыми ногами и небольшими наружными ушами. Питаются проехидны муравьями и термитами. Кенгуру представлены дре-

весными формами *Dendrolagus* (около 10 видов), питающимися листьями и плодами. Есть на Новой Гвинеи и другие сумчатые. Это многочисленные древесные кус-кусы, 3 рода бандикутов, или сумчатых барсуков (все эндемичные), и хищные сумчатые мыши.

Из плацентарных млекопитающих обитают грызуны, общие и для Австралии или эндемичные (все они из подсемейства водяных мышей *Hydromyinae*); дикий кабан, вероятно, одичавший потомок домашней свиньи.

Полинезийская область. К Полинезийской области относят громадное количество островов Тихого океана, исключая Новую Зеландию и острова Кермадек. В западном направлении подобласть простирается до островов Палау, архипелага Бисмарка и Соломоновых островов, в восточном — до островов Пасхи и Сала-и-Гомес, в северном — до Гавайских островов, а в южном — до островов Норфолк и Лорд-Хау.

Все острова Океании можно подразделить на вулканические (высокие), коралловые (низкие) и известняковые.

К первым относятся Фиджи, Самоа, острова Товарищества и Маркизские. Они гористы, достигают 1,5—2 тыс. м, иногда и выше. На склонах их можно увидеть потоки застывшей лавы. Берега этих островов обрывисты либо имеют вид песчаных пляжей, либо низменны и их окаймляет полоска мангровых зарослей. Обычно берега вулканических островов на большом протяжении сопровождаются коралловыми рифами (береговыми или барьерными). Наветренные склоны таких островов благодаря пассатам, несущим влагу, покрыты густой тропической растительностью. Растительность подветренных склонов гораздо беднее и состоит лишь из зарослей кустарников или трав.

Коралловые острова, как говорит само название, представляют собой продукт деятельности рифообразующих кораллов. Они либо узки и вытянуты в длину, либо имеют вид кольца (атоллы) с лагуной посередине. Растительность здесь скучная — встречаются только кокосовые пальмы, панданусы и галофильные кустарники.

Известняковые острова возникают в результате поднятия дна океана, поверхность их изрезана крупными оврагами и покрыта скалами, а берега круты. Как правило, здесь развиваются густые древесно-кустарниковые заросли.

Географически острова Океании делят на три большие группы: Полинезию на востоке, Меланезию на западе и Микронезию на севере.

Фауна островов Океании имеет ярко выраженный иммиграционный характер и крайне дефектна. Из млекопитающих встречаются летучие мыши и немногочисленные, большей частью мелкие, грызуны. (Нелетающие наземные млекопитающие достигают только Соломоновых островов.) Нет здесь крокодилов и сухопутных черепах. Змеи представлены очень немногими группами (на Фиджи обитает эндемичный аспид, а на Тонга и Самоа — неболь-

шой удав рода *Gandoia*), да и те к востоку от Соломоновых островов становятся все более редкими. Квакши и лягушки достигают архипелага Бисмарка, а 2 вида эндемичных лягушек есть на Фиджи. Жабы обитают только на Гавайских островах. Местные эндемичные ящерицы нередки на Новой Каледонии, Фиджи, Тонга и др. Большинство из них относится к гекконам и сцинкам. Лишь на Фиджи и Тонга встречается реликтовый эндемичный род игуан.

В направлении от Новой Гвинеи на восток четко прослеживается тенденция обеднения фауны. Это одно из доказательств расселения животных с Азиатского материка через водные преграды. Ширина преград и различные способы к их преодолению — основные условия успешного расселения.

Фауна млекопитающих в Полинезийской области, если не принимать во внимание мышей и крыс, связанных с человеком, ограничивается плодоядными рукокрылыми, доходящими до Самоа. Это представители индийских родов *Pteropus* и *Emballonura*, палеарктического *Myotis*, а также тропикополитного длиннокрыла *Miniopterus*.

Основное ядро фауны позвоночных составляют птицы. Около 100 родов птиц Полинезийской области подразделяются на несколько групп. Не менее 35 из них эндемичны, 40 родов общи с малайскими, остальные близки или тождественны папуасским. Доминируют различные плодоядные голуби из подсемейств *Trogoninae* и *Gourinae*. На острове Самоа живет *Didunculus* — единственный в подсемействе *Didunculinae* монотипичный род. Кроме этого, есть стрижи-салангены, белоглазки, зимородки и небольшое количество других семейств. Присутствуют и представители очень широко распространенных родов — ласточек *Hirundo*, сов *Asio*, кукушек *Cuculus* и др. На Новой Каледонии обитает кагу *Rhinocryptes jubatus*, относящийся к эндемичному отряду *Rhinocetti*, близкому к южноамериканским солнечным цаплям. Численность этой лесной птицы неуклонно уменьшается в связи с вырубкой лесов и неумеренной охотой.

Совершенно своеобразны птицы Гавайских островов. Это прежде всего эндемичное семейство гавайских цветочниц *Drepanidae*. Считается, что все 22 вида его являются потомками американских пищух-медососов. Находясь в условиях изоляции, семейство образовало несколько экологических типов. Гавайские цветочницы — ярко окрашенные птички с разнообразными клювами. У одних видов он короткий толстый, у других — длинный изогнутый, у третьих — надклювье вдвое длиннее подклювья и т. д. Некоторые виды из-за красоты оперения сильно истреблены человеком.

Для беспозвоночных островов Океании характерна та же тенденция: они богато представлены в западной части, но к востоку разнообразие их убывает. На Фиджи и Новой Каледонии (до 80 % беспозвоночных Новой Каледонии — эндемики) есть

бабочки кавалеры, они доходят и до островов Самоа. Жуки на $\frac{1}{3}$ — $\frac{3}{4}$ эндемичны, и среди них много нелетающих форм. Моллюски Гавайских островов чаще всего принадлежат к эндемичному семейству *Achatinellidae* с огромным количеством видов и еще большим — географических рас, строго локализованных по отдельным горным хребтам и долинам.

ЦАРСТВО АРКТОГЕЯ

Арктогейское, или Голарктическое, царство — огромная территория, охватывающая всю северную внетропическую часть земного шара, т. е. Европу, Северную Африку, большую часть Азии и Северную Америку. Сюда же относятся все острова полярного бассейна, Азорские, Мадейра, Зеленого Мыса, а также Японские, кроме самого южного из них. Южная граница царства соответствует границе, разделяющей пояса умеренного и жаркого климатов.

Ландшафты Арктогеи разнообразны. Вдоль северных побережий Евразии и Северной Америки протянулась зона тундры, на юге она сменяется зоной тайги, или хвойных лесов, а еще южнее расположены зоны лиственных лесов, степей и пустынь. Местами зональный характер имеют заросли ксерофитов. В пределах Арктогеи расположены грандиозные горные системы с вертикальной зональностью климатов и растительности.

Фауна Арктогеи, несмотря на громадность территории, сравнительно бедна, что объясняется однородностью основных ландшафтов и исторической молодостью самой фауны. В целом она характеризуется следующими признаками.

Млекопитающие насчитывают 7 эндемичных семейств. Это выхухоли *Desmanidae*, бобры *Castoridae*, тушканчики *Dipodidae*, селевинии *Seleviniidae*, пищухи, или сеноставки *Lagomyidae*, аплодонтовые *Aplodontidae*, вилороги *Antilocapridae*. Есть здесь и субэндемичные семейства — кроты *Talpidae*, гоферовые *Geomyidae* и мешотчатопрыгуновые *Heteromyidae*, входящие в пределы Индо-Малайской и Неотропической областей.

Эндемичных семейств птиц еще меньше. К ним относятся тетеревиные *Tetraonidae*, гагары *Gaviidae*, образующие отдельный отряд, и чистиковые *Alcidae*, также составляющие самостоятельный эндемичный отряд. Эндемичных же родов немало (соловка, турухтан, подорожник, пуночка и др.).

Рептилии крайне малочисленны на севере, но к югу их количество и разнообразие возрастают. Есть среди них и одно эндемичное семейство ядовузов, число же эндемичных родов довольно велико.

Амфибии представлены эндемичными семействами углозубов *Hypobiidae*, скрытожаберных гигантских саламандр *Cryptobranchidae*, амбистом *Ambystomidae*, саламандр *Salamandridae*, амфиум *Amphiumidae*, протеев *Proteidae* и сирен *Sirenidae*. Все

они относятся к хвостатым, но среди бесхвостых эндемиков высокого ранга нет.

Пресноводные рыбы, хотя и уступают по разнообразию тропическим, включают эндемичные семейства осетровых *Acipenseridae*, веслоносов *Polyodontidae*, панцирных щук *Lepidosteidae*, ильных рыб *Amiidae*, лососевых *Salmonidae*, сиговых *Coregonidae*, хариусов *Thymallidae*, чукчановых *Catostomidae*, умбровых *Umbridae*, далий *Daliidae*, щук *Esocidae*, пещерных рыб *Amblyopsidae*, перкопсид *Percopsidae* афредодерусов *Aphrododeridae*, ушастых окуней *Centrarchidae*, окуневых *Percidae*, байкальских голомянок *Cottoperchidae* и широколобок *Cottocottoperchidae*.

Беспозвоночные Арктогея далеко не так разнообразны и красочны, как в тропиках. Мало тут и эндемиков высокого ранга. Из насекомых обитают отряд грилlobлатид *Grylloblattida*, или *Notoptera*, реликтовая группа из Северной Америки, Японии и Советского Приморья, ряд семейств насекомых, известных лишь энтомологам, пауков и др. Из эндемичных или почти эндемичных следует назвать виды бабочек аполлонов (род *Parnassius*), жука-желиц-брьзгунов (*Carabus*).

В целом для фауны Арктогеи характерно отсутствие тропических групп, а если они и представлены, то лишь единичными видами широко распространенных родов.

Царство Арктогея состоит из Палеарктического и Неарктического подцарств, расположенных соответственно в восточном и западном полушариях.

Палеарктическое подцарство

Подцарство охватывает умеренные и холодные части Евразии и Северной Африки, лежащие к северу от Палеогейского царства, а также ряд архипелагов и островов Атлантического и Тихого океанов (острова Зеленого Мыса, Канарские, Азорские, Исландию — в Атлантике, Командорские, Курильские и Японские — в Тихом океане).

Природные условия Палеарктики достаточно разнообразны. Более детально они будут охарактеризованы при описании областей. Отметим только четко проявляющуюся зональность в распределении климатов и растительности. С севера на юг простираются зоны тундры, тайги, лиственных лесов, степей, субтропических лесных и жестколиственных формаций, пустынь и полупустынь. Значительные пространства занимают горные хребты с присущей им поясной зональностью, во многом аналогичной широтной зональности.

Фауну Палеарктического подцарства можно считать древней тропической фауной Евразии, сильно измененной в результате аридизации конца третичного периода и особенно четвертичного оледенения. Потому она, во-первых, сильно обеднена, во-вторых, ей свойственно множество филогенетически молодых групп,

обладающих сухо- и холдоустойчивостью. Наличие сравнительно небольшого количества реликтов указывает на бывшие фаунистические связи этого подцарства с районами Палеогея.

Поскольку большая часть Палеарктики входит в состав Советского Союза, изучение ее представляет практический интерес.

Среди млекопитающих Палеарктики есть 2 эндемичных семейства — выхухоли и селевинки. Эндемичных родов много. Из копытных это серна (*Rupicapra*), косуля (*Capreolus*), верблюд (*Camelus*), хомяк (*Cricetus*) и др.

Насекомоядные, кроме названных выхухолей, включают кротов, ежей и землероек. Среди последних самыми обычными являются бурозубки (*Sorex*). Летучих мышей немного, и основная их масса сосредоточена на юге и юго-западе. Из грызунов наиболее типичны беличьи (белки, суслики, сурки, бурундуки), сони, мыши, слепыши и тушканчики. Из зайцеобразных распространены зайцы и пищухи.

Из непарнокопытных в Палеарктике встречаются только виды семейства лошадей — лошадь Пржевальского и кулан, который в числе нескольких подвидов населяет пространство от Ирана до Монголии и Тибета. Парнокопытных здесь тоже сравнительно немного. Это дикий кабан, верблюды, овцы (род *Ovis*) и козы, зубр и разнообразные олени.

Хищные не очень характерны для данного подцарства. Гиены и виверры заходят лишь в южные его районы. Центр тяжести падает на собак, кошек, куниц и медведей. Последних особенно много.

В Палеарктике отсутствуют хоботные, носороги, жирафы, человекообразные обезьяны и некоторые другие группы,ственные фауны Эфиопской и Индо-Малайской областей, с которыми она граничит.

Фауна птиц Палеарктического подцарства значительно уступает орнитофауне тропических стран. Тем не менее отдельные группы их эволюционировали в последние геологические эпохи именно здесь и достигли расцвета. Таковы, например, воробьиные — семейства славковых *Sylviidae* (свыше 300 видов их населяет древесные и кустарниковые насаждения), овсянковые *Emberizidae*, вьюрковые *Fringillidae*. Часто встречаются здесь и вороновые. Среди них есть эндемичные роды — *Pica* (сорока), *Podoces* (саксаульная сойка) и др. Обычны также тетеревиные и куриные, к примеру фазаны. Зато кукушки, дятлы, голуби, сизоворонки распространены значительно меньше, чем в тропиках. А тропикополитные попугаи, нектарницы, птицы-носороги и многие другие семейства либо отсутствуют вообще, либо представлены единичными видами.

Фауна рептилий и амфибий в Палеарктике несравненно беднее, чем в тропических районах Африки или Азии, но в южных частях подцарства достаточно разнообразна и самобытна.

Из чешуйчатых характерны ящерицы — настоящие *Lacert-*

tidae и агамы Agamidae. На крайнем юге встречаются отдельные виды хамелеонов. Ядовитые змеи относятся главным образом к гадюковым. К ним присоединяются единичные виды ямкоголовых (щитомордники) и аспидовых (кобры). Удавы, столь широко распространенные в тропиках, в Палеарктике представлены лишь мелкими удавчиками Египта. Крокодилы, слепозмейки и кожистые черепахи встречаются на юге и то единично.

Амфибии в Палеарктике сравнительно оригинальны. Это выражается в наличии эндемичного семейства углозубов Нупобиidae. Но отряд хвостатых населяет всю Арктику. Лягушки и жабы здесь обычны, а из квакш есть только 2 вида.

Пресноводные рыбы в большинстве состоят из видов семейств карповых и лососевых, причем первые преобладают на юге, а вторые на севере. Два эндемичных семейства — голомянковых и широколобок — населяют озеро Байкал. Из эндемичных родов заслуживают упоминания караси *Carassius*, горчаки *Rhodeus*, ерши *Acergina*. Их в Палеарктике немало.

Беспозвоночные включают массу эндемичных родов и видов, но они не столь разнообразны и красочны, как в тропиках. Почти не выходят за пределы области хищные жуки-брэзгуны рода *Carabus*. То же можно сказать и о красивых бабочках аполлонах, летающих в горах. Термиты и палочники встречаются на юге и являются тропическим элементом фауны, равно как и скорпионы.

Более подробно беспозвоночные будут охарактеризованы при описании областей.

Районирование Палеарктики (какой бы ранг ни придавался этому региону) различные зоogeографы проводят по-разному. Схемы Склэтера и Уоллеса базируются на зоogeографических критериях (распространение животных с учетом уровня эндемизма). Н. А. Северцов же в 1877 г. предложил другой принцип районирования — зонально-климатический. Однако, как правильно подчеркивает Ю. И. Чернов (1975), при выделении фаунистических областей необходимо основываться на характеристике фауны, а не климата. Поэтому для зоogeографических целей принцип, предложенный Северцовым, не подходит.

М. А. Мензбир (1934) разделял Палеарктику на 3 подобласти: Сибирско-Европейскую, Средиземноморскую и Среднеазиатскую. А. П. Семенов-Тян-Шанский (1936) на востоке региона выделил еще одну подобласть — Палеарктическую. Подобного деления придерживался и В. Г. Гептнер (1936), назвав подобласти Европейско-Сибирской, Средиземноморской, Центральноазиатской и Маньчжурско-Китайской. Для районирования Палеарктики по Мензбиру — Семенову — Гептнеру характерно то, что весь север Евразии — от побережья полярного бассейна до южных степей — относится к единой подобласти.

Между тем еще Уоллес подметил факт фаунистической неоднородности западной и восточной частей Сибири. Учитывая это

обстоятельство, И. И. Пузанов (1949) разделил Европейско-Сибирскую подобласть на Европейско-Обскую и Ангарскую, или Восточно-Сибирскую, проводя границу между ними по Енисею. Енисейский фаунистический рубеж признан в настоящее время не только у нас в стране, но и за рубежом (Lattin, 1967).

Кроме того, следует отметить, что Средиземноморская и Среднеазиатская (или Центральноазиатская, по другим авторам) подобласти представляют собой части единой громадной территории, где с верхнемелового или, возможно, палеогенового времени формировались ксерофильные флора и фауна. Первым, кто подчеркнул значение этого генетического центра для развития современной флоры, был М. Г. Попов (1927). Он предложил называть его областью Древнего Средиземья, которая вскоре получила «права гражданства» и в фаунистическом делении Палеарктики. Данное предложение поддержал Е. М. Лавренко (1962) и О. Л. Крыжановский (1965).

Вместе с тем выделение особой Евразиатской степной области неправомочно. Как показал Ю. И. Чернов (1975), степной фаунистический комплекс представляет конгломерат видов — выходцев из нескольких региональных генетических очагов — и не имеет целостности.

Таким образом, фаунистическое подразделение Палеарктического подцарства можно представить следующей схемой:

Подцарство Палеарктика
Европейско-Сибирская область
 Европейско-Обская подобласть
 Ангарская подобласть
 Область Древнего Средиземья
 Средиземноморская подобласть
 Сахаро-Гобийская подобласть
 Восточноазиатская область

Европейско-Сибирская область. Эта область включает весь север Евразиатского материка — от Британских островов и Западной Европы до Чукотки и Камчатки, где господствует умеренно-холодный и арктический климат. Данная область больше, чем любая другая часть северного полушария, испытала влияние четвертичного оледенения. Это привело к обеднению и видоизменению древней третичной фауны Евразии. Южная граница области проходит по северу Пиренейского полуострова, вдоль Альп и Балкан, через горы Крыма и Главный Кавказский хребет и, не достигая западного побережья Каспия, поворачивает к северу. Далее она идет по полупустыням и степям Поволжья и Северного Казахстана к верховьям Иртыша и Енисея, через Северную Монголию до северо-западных частей хребта Большой Хинган и долины Амура.

Природные условия такой громадной территории чрезвычайно разнообразны. Они будут описаны при характеристике подобластей.

Фауна области (рис. 57, 58) крайне бедна на севере и значительно обогащается к югу. В ней четко проявляется дифференциация по широте (зональная) и несколько слабее по долготе. В Субарктике ареалы животных нередко носят кругоарктический характер, в зоне тайги это проявляется реже, а еще южнее практически отсутствует.

Европейско-Обская подобласть объединяет западную половину Европейско-Сибирской области до Енисея. Природные условия и фаунистические особенности ее опишем по ландшафтным зонам. Однако следует подчеркнуть, что в подобласти строгого совпадения границ ареалов и зон почти не бывает.

1. Зона тундры включает типичную тундуру, занимающую побережье Северного Ледовитого океана и некоторые острова, а также лесотундуру, которую можно рассматривать как переходную полосу к следующей таежной зоне. Условия обитания животных в тундре уже рассматривались, поэтому остановимся на них кратко.

В растительном покрове тундры мхи и лишайники (около 800 видов) преобладают над цветковыми (200—300 видов). На западе зоны развита ягельная тундра, где господствуют кладонии. Многие растения образуют подушки. Таковы, например, камнеломка и крупка. На болотистых участках растут осоки и пушница. Корневая система растений в данной зоне располагается в верхних ярусах почвы, а надземные части их прижаты к земле. Это говорит о том, что наиболее благоприятным для жизни является ярус у «линии раздела» двух сред — атмосферы и почвы (П. П. Второв, Н. Н. Дроздов, 1974). Здесь же концентрируется большинство педобионтов — червей, личинок насекомых и т. д.

Млекопитающие тундры в пределах подобласти немногочисленны. Из копытных здесь распространен северный олень, встречающийся и на островах Новой Земли. Среди хищников в первую очередь следует отметить песца *Alopex lagopus* — единственного представителя собачьих, которому свойствен сезонный диморфизм окраски. Летом он грязно-бурый, а зимой снежно-белый, причем у так называемых голубых песцов зимний наряд может быть темно-серым с голубым отливом или коричневым с серебром. Эта форма встречается вместе с белыми и не имеет значения в систематическом отношении. Во время зимних перекочевок песцы доходят до островов Северного Ледовитого океана. Песцы населяют тундуру с холмистым рельефом, так как норы роют летом на возвышенных местах и береговых террасах, зимой же — прямо в снегу. Питаются песцы в основном леммингами, но не брезгуют и другой как животной, так и растительной пищей.

Кроме песца, в тундре можно встретить ведущего полуводный образ жизни белого медведя, где он охотится на леммингов, добывает яйца птиц и птенцов, поедает растительные корма. И все же белый медведь — житель дрейфующих льдов. Только

беременные самки долгое время придерживаются безлюдных островов, рождая там в середине зимы медвежат, а в апрелепускаются в странствие по льдам.

Еще несколько видов хищников живет в тундре. Это горностай, ласка, росомаха *Gulo gulo*. Последняя выполняет здесь важную санитарную роль — поедает трупы северного оленя либо нападает на больных или раненых животных.

Из грызунов в тундре Европейско-Обской подобласти наиболее типичны лемминги (род *Lemmus*): норвежский *L. lemmus* и обский *L. obensis*. Эти зверьки известны тем, что через определенные промежутки времени размножаются в огромном количестве и сразу же предпринимают далекие миграции, переплывая при этом реки и даже узкие морские проливы.

Встречается в подобласти и несколько видов полевок (например, красная *Clethrionomys rutilus* и красно-серая *C. tufocanus*).

Главную массу позвоночных тундры составляют птицы. Большинство из них посещают тундру только в теплое время года для гнездования и вывода птенцов. Особенно это касается птиц, связанных с водоемами. Летом в тундре обычны казарки (*Bagatula*) — краснозобая и белощекая, гусь гуменник *Anser fabalis*, малый лебедь *Cygnus bewickii*, различные ржанки — туlessы *Squatarola squatarola*, галстучники (*Charadrius*) и прежде всего хрустан *Ch. morinellus*, плавунчики *Phalaropus* и др. Из птиц, не связанных с водоемами, в тундре обитают куропатки (белая *Lagopus lagopus* и тундряная *L. mutus*), белая, или полярная, сова *Nyctea scandiaca*, кречет *Falco gyrfalco*, некоторые овсянковые (подорожник лапландский *Calcarius lapponicus*, пуночка *Plectrophenax nivalis*), а также трясогузковые, особенно краснозобый конек *Anthus cervinus*.

Пресноводные рыбы представлены лососевыми. Из них типичны семга *Salmo salar*, гольцы (*Salvelinus*) — арктический и другие, несколько видов сигов (*Coregonus*) и хариусы (*(Thymallus)*). Нередки также щука, окунь, карась.

Беспозвоночные тундры однообразны, фауна их бедна. По биомассе первое место занимает дождевой червь эйзения норденшельда *Eisenia nordenskioldi*. Особи этого широко распространенного не только в тундре, но и в тайге вида на севере довольно мелки, но численность их велика. Лучше других представлены в тундре членистоногие — мелкие панцирные клещи, первично бескрылые насекомые, комары кровососы, мухи и шмели, опыляющие цветы. Тундряные шмели отличаются густым опушением. Дневные бабочки немногочисленны. Чаще встречаются перламутровки *Clossiana freia*, *C. polaris*, *C. frigga*, сатиры *Oeneis pigna*, *Erebia embla*, *E. disa* и желтушки (*Colias*). Следует отметить, что для ряда бабочек тундры характерно арктоальпийское распространение.

Особую группировку животного мира арктических побережий составляют морские птицы и звери. В массе на гнездовьях встре-

чаются кайры, чайки-моевки, туники, чистики, поморники, обра-
зующие птичьи базары.

2. Зона тайги включает хвойные и хвойно-мелколиственные леса, простирающиеся широкой сплошной полосой от Атлантики до Тихого океана. Европейская тайга образована главным образом темнохвойными лесами (ельник, пихтарник). На местах бывших пожарищ или вырубок к ним присоединяются береза, ольха и осина. Часто встречаются моховые болота. Из-за вечной мерзлоты корневая система деревьев расположена в поверхностном слое земли.

Животный мир тайги несравненно богаче, чем в тундре, и не только за счет улучшения климатических условий, но и благодаря обилию кормов, а также многоярусности.

Тайга Европейско-Обской подобласти характеризуется наличием нескольких видов зверей, не распространяющихся на восток, в Заенисейскую часть. Это лесная куница, норка и черный хорек. Очень характерны также соболь *Martes zibellina*, белка-летяга *Pteromys volans*, лесной лемминг *Myopus schisticolor* — потребитель мхов и лишайников, что очень редко встречается среди зверей, бурундук (*Eutamias*), запасающий на зиму семена хвойных. Остальные звери менее типичны, поскольку встречаются либо в широколиственных лесах (бурый медведь, косуля, бобр, белка обыкновенная), либо заходят в тундру (заяц-беляк, росомаха, полевки).

Орнитофауна тайги связана с лесными и болотными формациями, где птицы находят кров и пищу. К таковым относится прежде всего глухарь *Tetrao urogallus*. Этот самый крупный представитель европейских куриных (размером с индюка) отличается резким половым диморфизмом: самец темный, издали кажется черным, брюхо и хвост с белыми пятнами, самка желтовато-рыжая с белым брюхом. Живет глухарь в крупных массивах старых лесов, гнездится на земле, токует, как известно, на одних и тех же местах из года в год. Глухарь — оседлая птица. Зимой она может зарыватьсь в снег на ночь, а то и днем. Нередок здесь и рябчик *Tetrastes bonasia*. В отличие от глухаря он хорошо летает, лавируя между стволами и ветками. Селится в еловых лесах с примесью березы, ивы и осины, особенно охотно во влажных захламленных лесах с ягодниками. Гнездо, как и глухарь, вьет на земле. Самцы рябчиков токуют и дерутся из-за самок в марте — апреле.

Типично таежными птицами являются клесты. В европейской тайге их 2 вида — еловик *Loxia curvirostra* и сосновик *L. pytourosittacus*. Клесты интересны тем, что время гнездования может приходиться и на зиму, если достаточно пищи. Вместе с клестами в тайге гнездится щур *Pinicola enucleator*. Наличие клестов и щуров зависит от урожая семян хвойных пород. В неурожайные годы они предпринимают более или менее далекие перекочевки в поисках пищи. Это касается и кедровки *Nucifraga ca-*

гусацаетес — не менее типичного обитателя тайги. Однако она, как и близкая к ней ронжа, или кукша *Craetes infaustus*, может питаться ягодами, насекомыми и даже амфибиями.

Обычна в тайге также свиристель *Bombycilla garrulus*. Эта прокорливая птица зимой появляется в средних широтах. Питается она ягодами рябины, калины, боярышника и можжевельника, способствуя тем самым распространению данных растений, так как семена их часто не перевариваются в желудке птиц и сохраняют всхожесть. Распространены и белобровый дрозд *Turdus musicus*, юрок *Fringilla montifringilla*, синицы и хищники — беркуты *Aquila chysaetus*, мохноногий сыч *Aegolius funereus*, длиннохвостая неясыть *Strix uralensis*. Часто встречаются трехпалые дятлы *Picoides tridactylus*, не имеющие первого пальца на ногах. Живут они в дуплах, которые выдалбливают в елях или лиственницах. Дятлы приносят огромную пользу лесу, истребляя насекомых-вредителей, обитающих под корой, особенно личинок короедов.

С многочисленными водоемами таежной зоны связаны чирок-свиристунок *Anas crecca*, большой крохаль *Mergus merganser* и чернозобая гагара *Gavia arctica*.

Рептилий и амфибий из-за холодного климата в тайге мало. Из них следует назвать живородящую ящерицу *Lacerta vivipara*, остромордую лягушку *Rana terrestris* и реже встречающегося тритона (*Molge*).

Пресноводные рыбы в тайге те же, что и в тундре, но ихтиофауна здесь богаче за счет многочисленных сигов (*Coregonus*).

Большинство растительноядных насекомых тайги приурочены к хвойным породам и в период массового размножения наносят им большой ущерб. Таковы шелкопряд-монашенка *Ospertia monacha*, сосновый шелкопряд *Dendrolimus pini*, еловая огневка *Dioctria abietella* (гусеницы ее поедают семена ели), пилильщики (*Cephaleia*) и рогохвосты (*Sirex*). Большое количество в тайге жуков-короедов из родов *Ips*, *Pityogenes*, *Polygraphus*. Очень характерен для европейской тайги жук-восковик *Trichius fasciatus*, родственник наших бронзовок.

Среди менее известных насекомых есть типичные «указатели тайги», т. е. встречающиеся только в таежных условиях. К их числу относятся жужелицы *Pelophila borealis* и *Trachypachis zetterstedti*; усач *Leptura rubra*; клопы *Adelginae*, вызывающие образование на деревьях специфических галлов, и др.

В тайге немало и кровососущих двукрылых — комаров, мух, мокрецов. Выпложиваясь в массе, они делают жизнь животных и людей трудно переносимой.

3. Зона лиственных лесов включает западный массив широколиственного леса, расположенный в виде полосы в Европе и частично в Западной Сибири между тайгой и лесостепью. Эта зона считается переходной между лесными и травянистыми зо-

нами. Широколиственные леса в умеренных широтах относятся к числу наиболее многоярусных и богатых сообществ. Флористический состав здесь гораздо разнобразнее, чем в зоне тайги. Преобладают дуб, липа, ясень, клен, а в Западной Европе к ним присоединяется бук. Большинство древесных пород регулярно плодоносит. Поскольку желуди, орешки и семена содержат много питательных веществ, в лесах подобного типа широко распространены семеноядные животные. Богатый растительный опад дает обильную пищу педобионтам — дождевым червям, личинкам двукрылых и жуков, мелким нематодам, коллемболам и панцирным клещикам. Масса насекомых привлекает в леса насекомоядных птиц и зверьков.

Фауна широколиственных лесов очень богата. Из млекопитающих для зоны характерны благородный олень *Cervus elaphus*, образующий в своем ареале много подвидов, косуля *Capreolus*, дикий кабан *Sus scrofa*, в историческое время обитал зубр *Bison bonasus*, а еще раньше тур *Bos primigenius*. Небольшая популяция зубра обосновалась сегодня в заповедниках СССР и ПНР.

Наиболее типичным хищником зоны до недавнего времени являлся дикий лесной кот *Felis silvestris*, которого сегодня становится все меньше, а в ряде районов ареала его совсем не стало. Обычны волк, лиса и барсук, а из куньих — черный хорек *Mustela putorius* и европейская норка *Mustela lutreola*, придерживающаяся берегов рек и других водоемов.

Огромное количество в данной зоне и грызунов. Заяц-русак *Lepus europaeus* в настоящее время расселяется через зону широколиственного леса на север, вытесняя белка. Это связано с вырубкой лесов — русак придерживается открытых пространств. Самыми характерными жителями лиственного леса следует считать соня — садовую *Elyomys quercinus*, лесную *Dryomys nitedula* и полочка *Glis glis*. Все они ведут ночной образ жизни, питаются орехами, желудями и плодами, а зимой впадают в спячку. В этой же зоне находится основная часть ареала бобра *Castor fiber*, связанного с водой и питающегося побегами и корой лиственных пород.

Из мышевидных грызунов наиболее обычна рыжая полевка *Clethrionomys glareolus*, лесная *Apodemus sylvaticus* и желтогорлая *A. flavicollis* мыши.

Из насекомоядных самым многочисленным видом становится обыкновенный еж *Echinaceus europaeus*. Он широко распространен также в лесостепи и даже в степи. Сохранившаяся популяция русской выхухоли обитает главным образом в этой же зоне.

Можно перечислить и типичных для широколиственных лесов птиц, разнообразие которых постоянно растет. Это сугубо лесные птицы. Например, несколько видов дятлов, самым характерным из которых является зеленый дятел *Picus viridis*. Из

голубей вяхирь *Columba palumbus* (его иногда называют витютнем), клинтух *Columba oenas* и обыкновенная горлица *Streptopelia turtur*. Последняя нередко встречается на полях, где собирает опавшие при уборке зерна. Соры представлены рядом видов и прежде всего неясытью *Strix aluco*, сплюшкой *Otus scops* и сипухой *Tyto alba*.

Из хищников следует назвать осоеда *Pernis apivorus*, орла-карлика *Hieraetus pennatus*, змееяды *Circaetus gallicus* и мелкого сокола-пустельгу *Falco tinnuculus* — очень полезную птицу, основным кормом которой являются насекомые и грызуны.

Воробьиные настолько многочисленны, что можно отметить лишь наиболее привязанных к широколиственным лесам. Это лесной жаворонок, или юла *Lullula arborea*, красноголовый сорокопут *Lanius senator*, певчий *Turdus philomelos* и черный *Turdus merula* дрозды. Последний охотно селится в парках и даже на улицах, что обычно для Западной Европы. Соловей *Luscinia luscinia* — лучший певец среди европейских птиц — также весьма обычен на опушках леса или в парках. К ним присоединяются зарянка *Erythacus rubecula*, пеночка-трещотка *Phylloscopus sibilator*, синица-лазоревка *Parus coeruleus*. Из вьюрковых с широколиственными лесами связаны дубонос *Coccothraustes coccothraustes*, зеленушка *Chloris chloris* и прекрасная иволга *Oriolus oriolus* — украшение европейской орнитофауны. Иволги приносят огромную пользу, истребляя вредителей леса — воло-сатых гусениц.

Преимущественно к зоне лиственных лесов приурочены и вороновые — грач, серая и черная вороны, галка. Эти птицы давно уже стали спутниками человека, и их чаще можно увидеть в городах и селах, чем в лесу.

Разнообразие и численность рептилий и амфибий в зоне постоянно растут.

Болотная черепаха *Emys orbicularis* распространена всюду, хотя в густонаселенных областях Западной Европы она становится все более редкой. Из ящериц на западе зоны встречается зеленая *Lacerta viridis*. Прыткая же ящерица *L. agilis* доминирует всюду. Из безногих ящериц обычна веретенница *Anguis fragilis*, которую благодаря змеевидным движениям нередко принимают за змею. Эта совершенно безобидная рептилия приносит пользу, уничтожая слизней и личинок насекомых. Змеи представлены обыкновенной гадюкой *Vipera berus*, ужом *Natrix* и медянкой *Coronella austriaca*. Медянку часто несправедливо считают ядовитой и уничтожают.

Среди амфибий очень распространены квакша *Hyla arborea* — единственный европейский вид этого семейства, краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina*, жаба-повитуха *Alytes obstetricans* (самцы ее носят выметанную самками икру на своих бедрах до вылупления головастиков), прудовая *Rana esculenta* и озерная *Rana ridibunda* лягушки. Последняя поедает главным образом

насекомых, но иногда нападает и на мелких птиц. В рыболовных прудах озерная лягушка питается мальками рыб и, таким образом, наносит определенный вред.

Пресноводные рыбы представлены осетровыми (немецкий осетр, белуга, стерлядь и др.) и карповыми (густера, плотва, лещ, голавль, европейский горчак и др.).

Беспозвоночные, особенно насекомые, достигают в подобласти наибольшего разнообразия. Перечислим только самых типичных. Из бабочек это переливницы *Apatela iris*, *A. ilia*, *Limenitis camilla*, левана *Araschnia levana*, известная своим сезонным диморфизмом, перламутровки *Brenthis ino*, *Clossiana dia*, сатиры *Minois dryas*, *Erebia medusa*, голубянка-коридон *Lysandra coridon* и масса других. Из жуков характерны хищные красоты (*Calosoma*), охотящиеся на гусениц бабочек, жужелицы рода *Carabus*, особенно луговая *C. arcensis* и жужелица-прокруст *C. coriaceus*, рогач *Lucanus cervus* — украшение европейских дубрав, красивый усач *Rosalia alpina*, многочисленные листоеды, долгоносики и др.

Следует остановиться и на особенностях фауны лесостепи — переходной полосы, или подзоны, отделяющей лесную зону от открытых пространств степей. Существующий в области контакта различных сред пограничный эффект приводит, как известно, к интенсификации формообразовательного процесса. Это проявляется и в лесостепи в виде особенного фаунистического богатства и высокой насыщенности ценозов. К. В. Арнольди (1965) изучал вопрос о специфичности лесостепной фауны и привел большой список видов насекомых, характерных именно для лесостепи (жужелицы-брязгуны — 7 видов, листоеды *Chrysochus asclepiadeus*, ряд многоножек и наземных моллюсков). Подобные факты отмечаются и для птиц. Проблема самобытности и автохтонности животного мира лесостепи требует дальнейшего анализа, но его богатство бесспорно.

Подразделение зоны широколиственных лесов по фаунистическому принципу (в отличие от зоны тайги) сводится к выделению 2 провинций — Западноевропейской и Восточноевропейской. Граница между ними проходит в западных частях Белоруссии, Украины и на востоке Молдавии. Она примерно совпадает с границей распространения буков и грабов. Отличия в фауне этих провинций выражаются в следующем. В Западноевропейской провинции распространены такие виды, как косуля, лесная кошка, малый подорлик, западный сарыч, сипуха, канареечный выорок, красноголовый сорокопут, мухоловка-белошайка, пятнистая саламандра, жаба-повитуха, немецкий осетр и масса эндемичных для Западной Европы насекомых: сатиры — альциона и статилинус; золотая жужелица и др. Восточноевропейская провинция имеет смешанную фауну. Некоторые западноевропейские виды проникают и сюда, но чаще они заменены викарными видами или даже сибирскими фаунистическими элементами. Для

этой провинции характерны выхухоль, сибирская косуля, черный коршун, восточный соловей, овсянка-дубровник и специфичные виды насекомых.

Следует сказать, что зона европейских широколиственных лесов относится к территориям, издавна освоенным и преобразованным человеком. Поэтому в большинстве районов аборигенная фауна сохранилась только частично (особенно в Западной Европе). Ее можно наблюдать в заповедниках и резерватах, имеющихся в большинстве европейских стран.

4. Зона степей почти полностью видоизменена деятельностью человека. Еще в исторические времена степи тянулись относительно узкой полосой от Венгерской низменности (пушты больше походили на лесостепь) до Барабы в Сибири. Южной границей степной зоны служит побережье Черного моря, горы Крыма и Кавказа, полупустыни и пустыни Казахстана и Средней Азии.

Степная фауна характеризуется прежде всего отсутствием настоящих лесных видов. Отдельные же представители мезофильных групп, связанные с древесными породами, размещаются в интразональных биотопах — лесных балках, пойменных лесах вдоль рек и т. д.

Среди млекопитающих копытные в наше время совершенно вытеснены из степей человеком, но ранее здесь были большие стада диких лошадей (тарпанов), сайгаков и диких быков, или турлов. Из хищников в степях существуют только эвритопные волк и лиса, а также специфические для этой зоны степной хорек *Rutilus eversmanni*, истребляющий сусликов, и перевязка *Vormela peregusna*.

Наиболее же характерными для степи зверьками должны считаться грызуны и прежде всего суслики — малый *Citellus pygmaeus*, крапчатый *C. suslicus*, а на крайнем западе зоны серый *C. citellus*. Кое-где сохранился и самый крупный грызун европейских степей — байбак, или степной сурок *Marmota bobak*. Но на большей части наших степей остались только сурчины — холмы высотой до 1 м, а в поперечнике 8—15 м. Они возникли в результате рытья животными сложных нор. Ночной образ жизни ведут тушканчики — прыгающие зверьки с мощными задними ногами и длинным хвостом с кисточкой на конце. В степной зоне подобласти их несколько видов: земляной заяц *Allactaga major*, малый тушканчик *A. elater*, емуранчик *Styloctopus telum*. Очень характерны ведущие подземный образ жизни слепыш обыкновенный *Spalax microphthalmus*, любитель целинных степей, и слепушонка *Ellobius talpinus*. Из мышевидных грызунов обычны полевки *Microtus socialis*. Заяц-русак представлен особым западным подвидом. Из насекомоядных повсюду встречается обыкновенный еж, и лишь на востоке подобласти появляется ушастый еж *Eriphaceus auritus*, широко распространенный на равнинах Средней Азии.

Орнитофауна степей содержит, кроме широко распространенных эвритопных видов или же спутников человека, многие типичные именно для этой зоны виды. Из куриных в степи встречается серая куропатка *Perdix perdix* и перепел *Coturnix coturnix*, который активно расселяется и в другие зоны. Крупная дрофа *Otis tarda* в прошлом была здесь одной из очень многочисленных птиц, табуны ее насчитывали до 200—300 особей; с распашкой целинных степей и интенсивной охотой, в том числе и браконьерской, от былого обилия ничего не осталось, и дрофа теперь стала очень редкой. Та же судьба постигла и стрепета *Otis tarda*. Если дрофа еще где-где гнездится среди посевов озимых, то стрепет на распаханных и освоенных землях не живет.

Журавль-красавка *Anthropoides virgo* — житель степного юга. Когда-то он был широко распространен от низовьев Дуная до Казахстана и Юго-Восточной Сибири. Сейчас это крайне редкая на западе степной зоны птица, а на Украине она практически исчезла.

Хищные птицы представлены степным орлом *Aquila* гарах (гнездится на земле, питается грызунами), степным лунем *Circus macrourus* (также гнездится на земле) и степной пустельгой *Falco naumanni* (истребляет в большом количестве насекомых, особенно саранчовых).

Из птиц других семейств заслуживают упоминания золотистая щурка *Megops apiaster*, селящаяся колониями в глинистых обрывах, удод *Upupa epops* и, безусловно, жаворонки. В степях Европейско-Обской подобласти их несколько видов: полевой *Alauda arvensis*, хохлатый *Galerida cristata*, малый *Calandrella cinerea*, а на востоке — черный *Melanocorypha yeltoniensis*. Песня жаворонка знакома всем, кто бывал в степи.

Богата и фауна водоплавающих птиц, населяющих водоемы степной зоны. На побережье Черного моря встречаются своеобразные утки — пеганка *Tadorna tadorna* и огарь *T. ferruginea*.

Из рептилий распространены крупные полозы, особенно желтобрюх *Coluber jugularis*, достигающий 2-метровой длины, степная гадюка *Vipera ursini*, ящурка разноцветная *Eremias arguta*, которая, как правило, приурочена к пескам.

Из амфибий в степи чаще всего встречаются озерная лягушка и зеленая жаба, отличающаяся большой эвритопностью. Оба вида истребляют много вредных насекомых и их личинок.

Пресноводные рыбы бассейна Черного и Каспийского морей практически те же, что и в водоемах зоны широколиственных лесов. Особенно характерны осетровые, а среди них — стерлядь.

Беспозвоночные степной зоны включают уже виды средиземноморского и среднеазиатского распространения. Таковы паукообразные — сольпуга *Galeodes*, крупные пауки тарантулы *Lycosa singoriensis*, роющие вертикальные норки в земле, ядовитые каракурты. В степной зоне найдены пауки семейств

Atypidae (четырехлегочные) и *Zoropsidae*, не обнаруженные в других зонах.

Из насекомых в степях обычны и многочисленны саранчовые. Ряд видов их серьезно вредит сельскохозяйственным растениям. Это итальянский прус, мароккская, а также перелетная саранча. Однако чаще встречаются одиночные саранчовые, или кобылки,— коньки и травянки. Появляются и богомолы из родов *Mantis*, *Bolivaria* и *Iris*. Тараканы также имеют своего представителя — степного таракана *Ectobius duskei* — единственного степняка в этой мезофильной и лесной группе.

Типично степные виды жуков есть среди чернотелок, златок, листоедов, усачей, жужелиц и других семейств. Многие из них являются «указателями степи», или индикаторными видами. Таховы крупные жужелицы из рода *Carabus* — *C. bessarabicus*, *C. besseri*, *C. hungaricus*, усачи рода *Dorcadion*, листоеды *Gyrtocephalus gamma* и *C. lateralis* и др.

Из бабочек отметим лугового мотылька — известного вредителя, степную зорьку *Zegris eupheme*, сатира-бризенду, совок (яровая, стеблевая и др.).

Среди мух значительное место в степной фауне занимают хищные ктыри, особенно выделяется гигантский ктырь *Satanas gigas* — самая крупная муха в нашей фауне.

В степной зоне много муравьев из родов *Camponotus*, *Proformica*, *Cataglyphis* (бегунки) и *Polyergus* (амазонки).

Наземные моллюски придерживаются в основном интразональных биотопов, но около 15 видов их (из 71) можно отнести к типичным обитателям степей европейской части подобласти. Это виды рода *Helicella* (ксерофилы по природе), несколько видов рода *Helix* (к ним относится и виноградная улитка) и др. Степные моллюски являются промежуточными хозяевами паразита скота — ланцетовидной двуустки.

Большинство дождевых червей степной зоны относится к широко распространенным видам, иногда с всесветным распространением. Но 2 вида — *Eisenia gordejeffi* и *Dendrobaena intermedius* — характерны только для зоны степей. Полезная роль дождевых червей в почвообразовательном процессе общеизвестна. Но они могутносить определенный вред, поскольку являются носителями и передатчиками паразитарных заболеваний домашних животных (свиней, птиц).

Итак, необходимо подчеркнуть, что степь как тип ландшафта формировалась при активном участии животного населения. Это в первую очередь относится к почвообразованию, в котором принимали участие дождевые черви, насекомые, крупные пауки, роющие грызуны. В заволжских степях выбросы сурков в прошлом столетии занимали 39,9 куб. м на гектар. Если почву сурчин распределить равномерно на этой площади, то она образовала бы слой в 4 мм. Большой объем занимают выбросы сусликов, слепышей и других землероев. Все эти выбросы играют важную роль

в создании микрорельефа степей, а также в смене растительного покрова. Существенным является воздействие на растительность ряда насекомых. К примеру, при массовых размножениях молдавской огневки гусеницы объедают типчак и его место занимают вероника и другие двудольные. Весьма заметны изменения степной растительности, вызываемые пасущимися в степях копытными. У водопоев, вдоль троп и на местах стоянок в прошлом и в настоящее время происходит чрезмерный выпас и уничтожение растительности. Однако если в доисторические времена это делали стада тарпанов, сайгаков и, может быть, зубров, то сейчас пастищная дигressия — результат выпаса овец.

Длинная и узкая степная зона, естественно, подразделяется по фаунистическому принципу по меньшей мере на 2 провинции. Понтийская провинция охватывает степи Восточной Европы и юга европейской части СССР, куда входят степи Крыма, Предкавказья, Донецкие и правобережной Украины. В последних водится крот и малый слепец, многие насекомые (например, жук-кравчик, жужелица Бессера). Все они не распространяются к востоку за Днепр. Это подчеркивает значение нижнего течения Днепра как фаунистической границы. Река здесь служит и западной границей ареалов малого суслика, степной пеструшки, тушканчика. В степном Крыму отсутствует ряд видов, характерных для Донецких степей. Там, к примеру, нет слепца, степной пеструшки, байбака, полевой мыши и т. д. В предкавказских степях снова появляется крот и особый вид хомяка. Восстановился здесь ареал сайгака.

Восточная часть степной зоны в пределах подобласти относится к Урало-Барабинской провинции, которая постепенно переходит в полупустыни и пустыни, относящиеся уже к другой области Палеарктики. Фауна ее обогащается за счет среднеазиатских элементов. Появляется лисица корсак, гигантский слепец заменяет обыкновенного, суслики представлены особыми видами (или формами большого суслика) — рыжеватым и краснощеким. Очень характерна степная пищуха *Ochotona pusilla*, а из птиц — кречетка, или степная пигалица *Cheftusia gregaria*, и черный жаворонок.

Ангарская подобласть охватывает Восточную Сибирь. Ее западная граница проходит по долине Енисея («линия Иогансена»). Южная — от Алтая до северной оконечности Большого Хингана и далее вплоть до Охотского моря. Остров Сахалин большинство зоогеографов тоже относят к Ангарской подобласти.

Отличия животного мира Восточной Сибири отмечались еще во времена А. Ф. Миддендорфа (1869). Очень четко показал различие в составе орнитофауны таежной зоны Восточной и Западной Сибири П. П. Сушкин (1925). Выделение же этого региона в самостоятельную подобласть и уточнение ее границ принадлежит И. И. Пузанову (1949).

Фауна Ангарской подобласти аналогично Европейско-Обской подразделяется на ландшафтные зоны.

1. Зона тундр Восточной Сибири содержит большое количество циркумполярных элементов — видов, распространение которых охватывает безлесные районы Крайнего Севера материков Евразии и Северной Америки. И все же, как ни похожи природные условия этой зоны в обеих подобластях, фаунистические различия их достаточно выразительны.

Млекопитающие представлены леммингами либо тех же видов, что и на западе (но другими подвидами), либо своим видом — желтобрюхим леммингом *Lemmus chrysogaster*. В тунду заходят и виды, характерные больше для альпийской (гольцовой) зоны восточносибирских хребтов. Это северная пищуха *Ochotona alpina*, черношапочный сурок *Marmota camschatica* и суслик длиннохвостый *Citellus undulatus raggii*. Белый медведь и волк представлены самостоятельными подвидами.

Среди водоплавающих птиц, для которых тоже свойствен циркумполярный ареал, есть и типичные восточносибирские виды: гусь-белошерстый *Anser canadicus*, белый гусь *A. coeruleoalbus*, черная казарка *Brant bernicola*, сохранившаяся в немногочисленных районах тундры, кулик-дутыш *Calidris melanotos* и др.

Необходимо отметить, что к фауне крайнего северо-востока Азии (Чукотка, бассейн р. Анадырь) примешивается много американских видов. Число их постепенно убывает к западу. Но уже в низовьях Лены вместо американских элементов появляются западносибирские.

2. Зона восточносибирской тайги при всем сходстве с европейской и западносибирской имеет ряд специфических отличий. Огромную площадь здесь занимают леса из даурской лиственницы. На юге они сменяются лиственнично-сосновыми лесами. Ель встречается спорадически и только в условиях местного более влажного климата.

Распределение широтных зон в Восточной Сибири такое, что тайга, поднимаясь по хребтам, переходит в альпийскую зону, а на юге наблюдается чередование тайги с участками степей. Таким образом, широколиственные леса как зона отсутствуют.

Заенисейская тайга населена особыми формами копытных — оленем-маралом *Cervus elaphus sibiricus*, близким к канадскому оленю, восточносибирскими подвидами лося и северного оленя. Самым характерным видом из копытных этой зоны следует считать кабаргу *Moschus moschiferus* — безрогого оленя с саблеобразно выступающими верхними клыками. Кабарга населяет горную тайгу и питается хвоей пихты, сосны и кедра, а также травянистыми растениями и лишайниками. Кабарга — промысловый зверь. Ее добывают ради мяса, шкуры и главным образом ради мускусной железы, секрет которой применяется в парфюмерии.

Хищники в зоне представлены несколькими местными подви-

дами соболя *Martes zibellina*. Особенно ценится баргузинский соболь. Колонок *Mustela sibirica* и солонгой *Mustela altaica* широко распространены, но обычно не встречаются совместно. Рысь отличается крупными размерами и выделяется в особый забайкальский подвид. Лесной куница, норки и черного хоря в Восточной Сибири нет.

Из грызунов здесь обитают бурундук (очень многочисленный в тайге Ангарской подобласти), лемминги *Lemmus amurensis* и *Myopus schisticolor*, белки и летяги. Насекомоядные отличаются большим своеобразием. В зоне водится особый вид крота *Talpa altaica* и даурский еж, несколько эндемичных видов землероек — бурозубок (*Sorex*).

Специфична и орнитофауна заенисейской тайги. Вместо европейского глухаря здесь встречается каменный глухарь *Tetrao parvirostris*, рябчика обыкновенного сменяет дикиша *Falcipennis falcipennis*. Обращает на себя внимание поведение этой птицы: будучи потревожена, она не пытается скрыться, а взлетает на нижние ветки и спокойно усаживается, глядя на человека. За такую доверчивость местные жители называют ее «смиренным рябчиком». Добывают дикишу без выстрела — снимают с ветки петлей, привязанной к палке.

Воробыниные восточносибирской тайги включают как широко распространенные таежные виды, так и характерные только для нее. Из последних назовем сибирского *Turdus sibiricus* и темного *T. obscurus*, дроздов, серого снегиря *Rugihula cinerea*, розовую чечевицу *Erythrina rosea*, сибирскую мухоловку *Muscicapa sibirica*, толстоклювую пеночку *Herbivocula schwarzi*, синего соловья *Luscinia cyanopis*. Ангарская подобласть — родина овсянки-дубровника *Emberiza aureola*. О расселении ее на запад уже говорилось.

Амфибии и рептилии из-за сурового климата в тайге Восточной Сибири встречаются крайне редко. Сибирский углозуб, или четырехпалый тритон *Hynobius keyserlingi* — единственный в Палеарктике представитель восточноазиатского рода *Hynobius* из подотряда скрытохаберных. Обыкновенная жаба представлена местным подвидом *Bufo bufo asiaticus*. Из змей есть гадюка и щитомордник *Ancistrodon halys*, а из ящериц — только живородящая.

Фауне пресноводных рыб свойственно прежде всего наличие эндемичных байкальских семейств голомянок и широколобок, или байкальских бычков. Последних в водах Байкала 24 вида из 8 родов. Голомянок же всего 2 вида, из них большая голомянка дает ценный жир. Чрезвычайно интересно также присутствие чукучанов из американского семейства чукучановых рыб *Catostomidae*. В реках Восточной Сибири из этого семейства встречается всего 1 вид, в Северной Америке же оно представлено 18 родами и 84 видами. Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* — кета, горбуша, чавыча, красная, кижуч и семга — проходные

рыбы, нерестящиеся в реках Восточной Сибири, относятся к ценным промысловым рыбам. Большинство других рыб входит в циркумполярную зону.

Беспозвоночные тайги Ангарской подобласти включают массу эндемичных видов. Среди насекомых можно отметить сибирского аполлона *Parnassius stubbendorfi*, желтушку *Colias vilensis*, кедрового шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* — серьезного вредителя хвойных пород, несколько своеобразных жужелиц-брызгунов *Carabus meander*, *C. hummeli*, усачей *Proscocera brevicollis* и *Xylotrechus altaicus*, рогохвостов *Raetigus ermak* и многих других, не известных широко. Большое количество видов не идет на восток дальше долины Енисея, например бабочка черный аполлон *Parnassius tenebrosyne*.

3. Зона лесостепи и степи выделена довольно условно. Под ней подразумеваются отдельные пятна степей среди тайги, с одной стороны, и более или менее длинные языки тайги либо сосново-березовых лесов в окружении полупустынь или сухих степей Северной Монголии, с другой. В Забайкалье встречаются разнотравные степи с холмистым рельефом. Степь богата водоемами — речками, озерами. Зима здесь малоснежна и сурова. Соответственно и животный мир весьма пестр и не составляется единого целого. Тем не менее ряд видов придерживается именно таких ландшафтов.

Млекопитающие представлены антилопой дзереном *Rucervus gutturosa*, многочисленными сурками тарбаганами *Marmota sibirica*, даурской пищухой *Ochotona daurica* и даурским сусликом *Citellus dauricus*, нередок заяц-толай *Lepus tolai*, распространенный также и в пустынях Средней Азии и даже в Аравии и Северо-Восточной Африке. Цокор *Myospalax myospalax* сменяет слепыша и ведет также подземный образ жизни, питаясь сочными клубнями и корешками растений. Другие виды расселены значительно шире, и степи Ангарской подобласти — только часть их ареала (волк, лисица корсак, ушастый еж, джунгарский хомячок и др.).

Орнитофауну заенисейских степей нельзя назвать слишком бедной, но типичных видов птиц здесь немного. Если полевой жаворонок и журавль-красавка обитают по открытым пространствам умеренной Евразии, то саджа, или копытка *Syrrhaptes paradoxus*, дрофа Дыбовского *Otis dybovskii*, бородатая куропатка *Perdix daurica* и некоторые другие птицы характерны в основном для этой зоны.

То же относится и к рептилиям. Среди них есть и широко распространенные виды, и степные монгольско-сибирские типа монгольской ящурки *Eremias argus*.

Большие горные хребты Ангарской подобласти нарушают зональность ландшафтов и приводят к фаунистическим инверсиям. Хребты Алтая, Саян, Хэнтей, Яблоновый и Становой пересекают лесостепи и степи или окружены ими. Альпийская зона этих гор

ных сооружений похожа своей растительностью на тундру и на севере сливается с ней. Зато на юге в высокогорья длинными языками проникают степные формации вместе со свойственными им животными.

В высокогорьях юга Ангарской подобласти из копытных обитает баран аргали *Ovis ammon*, а в восточной ее части — снежный баран, или чубук *Ovis canadensis*, точнее, азиатские подвиды его, так как ареал вида охватывает не только северо-восток Азии, но и северо-запад Америки. Сибирский козерог, или горный козел *Capra sibirica*, живет не только в указанных районах подобласти, но и в горах Средней Азии, Афганистана и Северо-Западного Китая.

Весьма обычны и многочисленны в горах грызуны. Это камчатский сурок *Marmota kamtschatica* с подвидами, пищуха *Ochotona alpina* и даже суслики, заходящие из степей. Только для альпийской зоны Ангарской подобласти характерны каменные полевки (род *Alticola*) — представители самых высокогорных млекопитающих. Один из видов их — лемминговидная полевка *A. macrotis lemminus* — интересен тем, что на зиму белеет. Питаются полевки травами и лишайниками.

Среди птиц высокогорий распространены бекас-отшельник, или горный дупель *Gallinago solitaria*, алтайский улар *Tetraogallus altaicus*, белая и тундряная куропатки и другие птицы, усиливающие сходство альпийской тундры с зональной. Это сходство особенно подчеркивается насекомыми, имеющими типичные арктоальпийские ареалы (бабочки рода *Erebia*). В ряде случаев арктоальпийские виды на юге Ангариды выступают в качестве ледниковых реликтов.

Продвижение степных элементов фауны в высокогорья, а через них и в тундру можно рассматривать как последствия аридизации климата в послеледниковую эпоху.

Область Древнего Средиземья. Область Древнего Средиземья лежит к северу от Северного тропика, охватывает аридные и субаридные территории, окружающие Средиземное море и входящие в состав Средней и Центральной Азии.

Природные условия ее при всем разнообразии характеризуются прежде всего аридностью климата. Осадки выпадают главным образом в холодное время года, лето сухое, что обусловило развитие пустынь, протянувшихся широкой полосой от Северной Африки до Центральной Азии.

На западе области (в странах, окружающих Средиземное море) произрастают вечнозеленые жестколиственные леса, а в районах, подвергшихся воздействию человека, — ксерофитные кустарники и полукустарнички (так называемые маквис и томилляры). Южнее и восточнее уже встречаются полупустыни и настоящие пустыни, занятые ксерофильными полукустарничками (полыни, солянки, парнолистник) и древовидными растениями (саксаулы, песчаная акация), среди которых в зимне-весенне

время вегетируют эфемероиды (мятлики, луки, тюльпаны, ферулы) и эфемеры (костры, вероники, малькольмии).

Чередование в рельефе области депрессий и гор обуславливает большое разнообразие растительности, что сказывается и на распределении животного мира. Здесь преобладают виды, связанные с открытыми ландшафтами. Из млекопитающих распространены семейства селевиниевых, тушканчиковых, многие песчанки, из грызунов — слепыши, обитают также виверровые, гиеновые, кошки (степная, барханная, манул, каракал), из копытных характерны ослы, горные бараны (муфлоны), антилопы, лань, из населяющих Палеарктику родов немало и эндемиков. Благодаря обилию пещер в горах многочисленны летучие мыши, в том числе подковоносы и длиннокрылы.

Орнитофауну составляют рябки, дрофы, жаворонки, пустынные сойки, из воробьиных — своеобразные выюрки особенно канареечный (родоначальник комнатной канарейки), испанский воробей, сорокопуты, славки *Sylvia undata*, *S. hortensis*, каменки *Oenanthe hispanica* и *O. deserti*. В условиях горного рельефа живут грифы из родов *Gyps*, *Aegypius* и *Neophron*, горные куропатки, или кеклики *Alectoris graeca*. Обитатели водоемов имеют явно тропический или субтропический облик, как, например, фламинго и пеликаны.

Рептилий здесь значительно больше, чем в других областях Палеарктического подцарства. В основном это семейства гекконов (роды сцинковых гекконов *Tegatoscincus* и геккончиков *Alloophylax*, эндемичных для области), агамовых (среди них роды змееящериц *Ophiomorus* и круглоголовок *Rhynosephalus* распространены только в пределах области) и настоящих ящериц. Последние особенно разнообразны, а род *Lacerta* богат видами именно в Средиземноморье, что дает основание считать этот район местом происхождения представителей рода. Много в области также ящурок *Eremias*. Семейство веретеницевых представлено крупным желтопузиком *Ophisaurus apodus* с восточно-средиземноморским ареалом.

Среди змей довольно разнообразны ужи и полозы. Заслуживает упоминания эскулапов полоз, изображение которого (чаша с обвившейся вокруг змеей) служит эмблемой медицины. Из удавчиков Египта, распространенных в Африке и Азии, встречаются степной, или западный, восточный и песчаный. Настоящие ужи *Colubrinae* представлены как широко распространенными, так и присущими только области родами. К последним относятся роды медянок *Coronella*, литоринхов *Lytorhynchus*, ринокаламусов *Rhynchoscalamus*, эйренисов *Eirenis*. Лишь обыкновенная медянка выходит в Европе за пределы области на север. Среди ядовитых змей на первом месте стоят гадюковые и именно род *Vipera* (гадюка-носорог, гюрза, кавказская, курносая и др.), насчитывающий здесь не менее 10 видов. Из других гадюковых следует назвать виды родов *Pseudocerastes* и *Echis* (эфи). Есть и

кобры Naja — очковая (некоторые подвиды не имеют очкового рисунка) и египетская, или гая. В области Древнего Средиземья встречается единственный палеарктический вид семейства слепозмеек *Typhlopidae*.

В отличие от рептилий состав амфибий здесь беден. Из отряда хвостатых семейства протеев *Proteidae* в пещерных водоемах Югославии обитает европейский протей *Proteus anguinus*. Этот вид живет в полной темноте (глаза скрыты под кожей). У ближайшего же родственника его — американского протея (правда, из другого рода) глаза развиты и хорошо заметны. В области Древнего Средиземья распространено и несколько родов настоящих саламандр — *Salamandra*, *Martensielea*, *Chioglossa*, *Salamandrina*. Безлегочные саламандры *Plethodontidae*, подавляющее большинство которых обитает в Северной Америке, представлены только одним родом, живущим в Южной Европе. Есть в области также эндемичные роды тритонов.

Из бесхвостых амфибий встречаются чесночницы (сирийская и испанская); из жаб и настоящих лягушек — несколько эндемичных (закавказская, малоазиатская лягушки) и ряд широко распространенных видов, но они немногочисленны.

В реках и озерах области много пресноводных рыб. Однако следует сказать, что запад и восток ее значительно различаются по составу ихтиофауны. Запад Средиземноморья характеризуется присутствием карповых — тропических рыб, таких, как афани *Aphanius* и цихлиды, что придает фауне несколько экзотический облик. В основном же здесь распространены карловые, лососевые, осетровые, в том числе севрюга, осетры, ложные лопатоносы *Pseudoscaphirhynchus*, живущие в бассейне Арала. Обыкновенные сомы *Siluridae*, кроме европейского, представлены эндемичным родом *Parasilurus*, один вид которого — сом Аристотеля — живет в реках Греции. В составе ихтиофауны области встречаются также горные (роды *Glyptosternum* и *Glyptothonax*) и клариевые (*Clarias*) сомы. Последние населяют водоемы африканской части Средиземья.

Беспозвоночные области Древнего Средиземья отличаются обилием теплолюбивых южных групп и вообще многочисленны и разнообразны. Здесь встречаются и тропические группы, находящие в область с юга: скорпионы, сольпуги, пауки-тарантулы и др. Множество родов насекомых имеют типичные древнесредиземноморские ареалы. Из бабочек, это *Zerynthia*, из жуков — *Broscus*, *Duvalius*, *Pimelia*, *Lethrus* (кравчики), *Dorcadion* (усачики), *Lachnaia*, *Stylosomus* (листоеды). Еще большее число родов эндемичны для отдельных частей области. То же можно сказать о наземных моллюсках.

Область Древнего Средиземья расчленяется на две подобласти: Средиземноморскую и Сахаро-Гобийскую.

К Средиземноморской подобласти относятся горные районы Южной Европы (Пиренейский, Апеннинский и Балканский полу-

острова), север Африки (горные части Алжира, Туниса и Марокко), а также прилегающие к Средиземному морю части Малой Азии и Ближнего Востока.

Средиземноморская подобласть в основном покрыта лесами. Как уже говорилось, доминирующая растительная формация здесь — вечнозеленые жестколистные леса, а маквис и томилляры составляют вторичную формацию. В среднегорном поясе господствуют листопадные полуксерофитные кустарники, получившие название шибляк. В более высоких поясах развиты хвойные леса.

Из млекопитающих для фауны Средиземноморской подобласти (рис. 59) в целом характерны некоторые копытные, например виды рода *Ovis* (муфлоны), лань *Cervus dama*, которую завезли и в страны Западной Европы, Новую Зеландию, а также в Америку, виверровые хищники (*генетта Genetta genetta*, ихневмон *Hephestes ichneumon*), мелкие кошки (*Felis ocreata* — на Сардинии). Медведи сохранились в горах Марокко, в Пиренеях и на Балканском полуострове. Из насекомоядных следует отметить пиренейскую выхухоль *Calemus rupicola*.

Из многочисленных и разнообразных птиц в первую очередь необходимо назвать голубую сороку *Cyanocephala cyanea*, имеющую разорванный ареал, западная часть которого охватывает Пиренейский полуостров, а восточная — Дальний Восток. Обычны воробы рода *Petronia*, канареечные выюрки, славки *Sylvia undata*, *S. hortensis* и *S. cantillans*, пересмешки *Hippolais polyglotta*, каменки *Oenanthe hispanica*, тугайные соловьи *Erythrocercus galactotes*, средиземноморская славка-портной *Cisticola juncidis*. Из водоплавающих птиц типичен мраморный чирок *Anas angustirostris*.

Неотъемлемым элементом средиземноморского горного ландшафта являются грифы и стервятники. Черный гриф *Aegypius monachus* и белоголовый сип *Gyps fulvus* наиболее свойственны этой подобласти, а обыкновенный стервятник *Neophron percnopterus* распространен до Средней Азии и Индии. Фламинго, пеликаны и змеешейки составляют экзотический элемент средиземноморской орнитофауны.

Рептилии приспособлены к сухому и теплому климату. Они представлены большим количеством специфических видов, черепахи — родами *Clemmys* (водяные черепахи), *Emys* (болотная черепаха) и *Testudo* (наземные черепахи), в котором наиболее известна греческая черепаха *Testudo graeca*. Балканская *T. hermanni* и окаймленная *T. marginata* черепахи местами также обычны.

Хамелеоны являются выходцами из Эфиопской области. Встречаются они только в Южном Средиземноморье (*Chamaeleo chamaeleon* и другие виды). Гекконы же гораздо многочисленнее и нередко поселяются даже в домах. Они принадлежат к родам *Eublepharis*, *Gymnodactylus*, *Tarentola*. Есть в подобласти также

агамы, но только на южном и восточном побережье Средиземного моря. Среди них выделяются шипохвосты *Uromastix*, находящиеся по окраинам песков из соседней Сахаро-Гобийской подобласти. Группа сцинков представлена на островах Средиземного моря красивой золотистой мабуей *Mabuya aurata*, а также ветеренообразными *Chalcides* и длинноногими сцинками *Eumeces*. Многочисленны в Средиземноморье широко распространенные в Старом Свете настоящие ящерицы *Lacertidae*. Среди них эндемична жемчужная *Lacerta lepida* (до 75 см в длину), населяющая Пиренейский полуостров, Южную Францию, Италию и Северо-Западную Африку. Особенно много так называемых «степных ящериц», живущих на скалах и в населенных пунктах (*L. tigralis*, *L. saxicola* и др.). Желтопузик, или блавор, как его называют на Адриатике, не менее обычен. Вараны же для Средиземноморья (в узком смысле) совершенно не характерны. Зато в Северо-Западной Африке встречается амфисбена *Tropidophis wiegmanni* из подотряда двухходок, широко распространенного в тропиках Старого и Нового Света. Ведет она наземный и роющий образ жизни и похожа на пестроокрашенного дождевого червя.

Среди змей масса ужей и полозов *Coluber* и *Elaphe*. К последним относится эскулапова змея, а также красивый леопардовый полоз *Elaphe leopardina*, из ядовитых — виперы, или настоящие гадюки (аспидовая, курносая, носатая, гюрза).

Из малочисленных амфибий, безусловно, наибольшего внимания заслуживают протей — эндемик западной части Югославии — и пещерные саламандры рода *Hydromantes*, обитающие в Южной Европе. Они относятся к семейству, распространенному в основном в Америке.

Богат и красочен мир насекомых Средиземноморья. Среди бабочек много эндемиков, как локальных, так и более широко распространенных. Это кавалеры *Papilio hospiton*, *Zerynthia rumina* и *Archon apollinus*, белянки *Pieris atlantica*, *Euchloe belemnia*, *Anthocharis belia* и *Gonepteryx cleopatra*, нимфалида *Charaxes jasius*, сатиры *Melanargia larissa*, *M. occitanica*, *M. ines*, *Satyrus actaea* и *Pyronia cecilia*, а также замечательный коконо-пряд Изабеллы *Attacus isabellae* — локальный эндемик Испании. Немало эндемиков среди жуков: крупные жужелицы рода *Cagabus* — *C. gigas*, *C. splendens*, *C. rutilans* и другие, светляки рода *Luciola*, своеобразные чернотелки, навозники и т. д.

Следует назвать и эфиопских по происхождению термитов, а также скорпионов, которых особенно много на африканском побережье Средиземного моря.

Средиземноморская подобласть, исходя из фаунистического своеобразия составляющих ее территорий, может быть разделена на провинции: Макаронезийскую (острова Азорские, Канарские, Зеленого Мыса и Мадейра), Тирренскую, или Западно-Средиземноморскую, и Восточно-Средиземноморскую, куда относится Балканский полуостров, часть Малой Азии, горные районы

Сирии и Ливана, остров Кипр. Естественно, что соответствующие провинции содержат, кроме эндемичного ядра и широкосредиземноморских видов, примесь эфиопских (на юго-западе) и сахаро-гобийских видов.

Сахаро-Гобийская подобласть занимает громадную территорию от атлантического побережья Сахары на западе до пустыни Алашань на востоке. Таким образом, в ее пределы входят: Северная и Центральная Сахара от Марокко до Египта, Синайский полуостров, Северная Аравия, пустыни Сирии, Палестины, Месопотамии, Средняя, Передняя и большая часть Центральной Азии, внутренняя часть Малой Азии, Восточное и Юго-Восточное Закавказье, северный и частично западный Прикаспий.

Ландшафты равнин, низкогорий, плоскогорий и отдельных хребтов носят здесь характер пустынь. Впрочем, в горных странах нередки и экстразональные растительные формации (даже острова леса в горах). Разнообразие природных особенностей и фаунистические отличия требуют разделения подобласти на три надпровинции (группы провинций согласно ботанико-географическим рангам): Сахаро-Синдскую, Ирано-Туранскую и Центральноазиатскую.

Климат подобласти характеризуется очень большой солнечной радиацией, крайне незначительным количеством осадков и очень жарким летом. Среднемесячная температура июля приблизительно 30°C (25 — 35°C). Почти вся Сахаро-Синдская территория подобласти лежит в пределах пояса тропического воздуха, или пояса пассатов. Условия существования здесь чрезвычайно суровы. На большей части пустынь Северной Африки выпадает меньше 50 мм осадков в год, а в ряде районов дождей вообще не бывает в течение нескольких лет. Зима теплая: средние температуры января 10 — 15°C , суточные колебания их в среднем достигают 15 — 20°C и больше.

Климат Центральной Азии резко континентальный: суточная амплитуда температур 35°C , а годовая — до 90°C . Осадков меньше 100 мм в год, и выпадают они в большинстве пустынь летом. Зима холодная, среднеянварская температура от -16 до -18°C , лето жаркое — в июле 20 — 32°C . Сухость воздуха очень велика.

В Ирано-Туранской части более благоприятный климат, зима и весна сравнительно мягкие, суточные и годовые колебания температур меньше, осадков выше 100 мм в год, выпадают они преимущественно зимой и весной. Лето жаркое, среднеиюльские температуры 24 — 27°C . Осень теплая и сухая. Таким образом, в Ирано-Туранской надпровинции в основном средиземноморский тип климата.

Эти особенности климата, в частности его аридность, определяют преобладание в подобласти ксерофильных форм или обуславливают выработку у животных таких приспособлений, кото-

ые помогают избежать отрицательного воздействия жары и сухости, а в некоторых районах — и низких температур. Об этом уже говорилось при характеристике ландшафтных зон и основных биотопов суши.

Рассмотрим главные группы животного мира подобласти (рис. 60) и попытаемся показать смену видового состава при переходе от одной надпровинции к другой.

Млекопитающие представлены прежде всего грызунами и копытными, играющими важную роль в местных биоценозах. В фауне Сахаро-Синской надпровинции присутствует оригинальный род африканских сусликовелок *Xerus*, живущих в норах, но похожих на белок. В Ирано-Туранской надпровинции распространен родственный сусликовелкам тонкопалый суслик из рода *Spermophilopsis* — *S. leptodactylus* — обитатель песчаных пустынь. Очень типичны для подобласти тушканчики, хорошо приспособленные к специфическим условиям пустынь и полупустынь. Этоочные животные, выходящие из нор с наступлением темноты. Зиму тушканчики проводят в спячке. Роль их в пустынных биоценозах велика. Они оказывают большое влияние на почвенный покров и растительность, служат пищей многим хищникам. С запада на восток происходит смена систематического состава: в Сахаре обитают представители только одного рода *Jaculus* (песчаные тушканчики), в Средней Азии и Иране к ним добавляются гребнепалые *Paradipus*, толстохвостые *Rygerethmus* и мохноногие *Dipus* тушканчики, а также земляные зайцы *Allactaga*. В Центральной Азии преобладают трехпалые карликовые тушканчики *Salpingotus*, длинноухий *Euchoreutes naso* и карликовый пятипалый *Cardiocranus paradoxus* тушканчики и весьма распространенный тушканчик-прыгун *Allactaga saltator*, заходящий в горы до высоты 2000 м.

Не менее часто в подобласти встречается подсемейство хомяковых — песчанки. Они напоминают крыс, но имеют опущенный хвост. Род *Gerbillus* (карликовые песчанки) живет в пустынях Северной Африки, Аравии и Передней Азии. В Сахаре это самые массовые млекопитающие. В тех же местах обитают и татэры, или голоподошвенные песчанки, — основной в Африке природный резервуар чумы. Только для североафриканских пустынь характерен род жирнохвостых *Pachyurotus* и малых *Psammomys* песчанок. Однако малые песчанки рода *Meriones* доходят до Средней Азии, а большая песчанка *Rhomomys opimus* отмечается в Средней и Центральной Азии, в то время как род *Brachiones* живет лишь в пустынях Центральной Азии.

Подобные примеры систематического викиариата в пустынях подобласти весьма типичны.

Подсемейство хомяков на западе подобласти вообще отсутствует. Но в Передней, Средней и Центральной Азии встречаются виды родов *Phodopus* (мохноногие хомячки) и *Mesocricetus* (средние хомячки). Представитель последнего — сирийский, или

золотистый хомячок,— разводится в лабораториях и в домашних условиях.

Немало в подобласти хищных зверей. В густых зарослях камыши кое-где сохранился тигр (в Средней Азии он исчез в 40-е годы); в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая изредка попадается снежный барс, или ирбис *Panthera uncia*; леопард, весьма распространенный в Африке и южной половине Азии, иногда появляется в Средней Азии. Мелкие кошки *Felis* характерны для всей подобласти, особенно степная *F. lybica*; барханный кот *F. taggagita* и каракал *F. caracal* не заходят в центральноазиатскую часть, а хас *F. chaus* — в сахарскую. Резко отличается от кошек гепард, встречающийся иногда во всех пустынях подобласти.

Виверровые, столь типичные для Палеотропического царства, на западе Сахаро-Гобийской подобласти представлены генеттой *Genetta genetta*. Чрезвычайно интересен медоед *Mellivora capensis*. Это сравнительно крупное животное с черным брюшком и седой спинкой. Питается он рептилиями, песчанками, насекомыми. Ареал его — Южная и Центральная Африка, Передняя и Средняя Азия до Индостана включительно. В СССР медоед — редкий зверь. Встречается только в Туркмении и находится под государственной охраной.

Свообразно распространение лисиц *Vulpes* и их родственников фенеков. *F. zerda* живет в пустынях Северной Африки, Синайского и Аравийского полуостровов, ведет ночной образ жизни, способен зарываться в песок. Эта миниатюрная лисичка (1,5 кг) имеет очень длинные уши (более 15 см при общей высоте 30 см). В Иране, Афганистане и на северо-западе Индостана живет небольшая афганская лисица *V. cana*. Лисица корсак *V. corsac* обитает в полупустынях и сухих степях от Ирана до Монголии.

Выходцем из Эфиопской области следует считать полосатую гиену Нуаепа *hyaena*, которая отсутствует только в центральноазиатской части подобласти.

Группа копытных в подобласти довольно многочисленна. Антилопы, по меньшей мере 6 родов, представлены в Сахаро-Синдской части белым ориксом *Oryx gazella leucogaster*, саблерогой антилопой *O. dammah*, аддаксом *Addax nasomaculatus* и 3 видами газелей *Gazella*. В Ирано-Туранской части живет джейран *Gazella subgutturosa*, а в Центральной Азии, кроме него, монгольский *Procapra gutturosa* и тибетский *P. picticaudata* дзерены, оронго *Pantholops hodsoni*, такин *Budorcas taxicolor* и сайгак *Saiga tatarica*.

Горные козлы и бараны расселены по горным системам от Северной Африки и Аравии до Тибета: на западе — нубийский козел *Capra nubiana*, в Ирано-Туранской надпровинции — безоаровый *C. aegagrus*, винторогий *C. falconeri* и сибирский *C. sibirica* козел, или козерог (последний заходит в центральноазиатскую часть). Грилистый баран *Ammotragus lervia* живет в Северной

Африке, различные подвиды горного барана *Ovis ammon*, так называемые муфлоны, архары и аргали,— в Передней, Средней и Центральной Азии. Из быков встречается лишь тибетский як.

Орнитофауну равнин и гор Сахаро-Гобийской подобласти лучше охарактеризовать раздельно.

Типичными для пустынь птицами считаются саксаульные сойки *Podoces*, 2 вида которых населяют пустыни Средней Азии (*P. panderi*) и Монголии (*P. hendersoni*). Будучи близкими родичами лесной птицы кедровки, саксаульные сойки приобрели ряд адаптаций, позволивших им освоить новую экологическую нишу. К жизни в пустынях хорошо приспособлены также многие рябки *Pterocles*, но особенно саджи, или копытки. В пустынях и полупустынях Средней и Центральной Азии живет обыкновенная саджа *Syrinx paradoxus*. Свое второе название — копытка — птица получила благодаря сращению оперенных пальцев ног, в результате чего образовалось подобие заячьей лапы. Толстые кожистые подошвы предохраняют ноги от ожогов при бегании по раскаленной почве в пустыне. В Тибете и на Восточном Памире, т. е. уже в Центральной Азии, водится горная саджа, придерживающаяся горных пустынь. Встречаются в пустынях и дрофы, особенно вихляи, или джек *Chlamydotis undulata* (ареал его охватывает все равнинные части подобласти), а также куропатки, из которых пустынная *Amphiperdix griseogularis* обитает в Передней и на юге Средней Азии. Много на равнинах и жаворонков (малый, хохлатый и др.). Из других воробьиных «пустынниками» являются пустынный сорокопут, славка-скотоцерка, саксаульный воробей, пустынная каменка.

Особую группу биотопов на равнинах Сахаро-Гобийской подобласти представляют оазисы, тугай и орошаемые участки. Наличие здесь древесно-кустарниковых насаждений и лучшие микроклиматические условия привлекают самых различных животных, и птицы среди них играют далеко не последнюю роль. Это прежде всего заметно в тугаях — ленточных лесах, располагающихся вдоль рек, текущих в пустыне. Тут встречаются фазаны (подвиды колхицкого фазана), испанский воробей, тонкоклювая камышевка, большая бухарская синица, зимородок, изредка орел-змеяед. Большая часть птиц, населяющих тугай, по крайней мере в среднеазиатской части подобласти, относится к широко распространенным. По ленточным лесам — своеобразным «экологическим желобам» — происходит расселение птиц с юга на север. Это касается великолепной райской мухоловки *Tergusiphone paradisi* и синего дрозда, или синей птицы *Myophonus coeruleus*, из Индии. В более отдаленном прошлом такими путями пользовался розовый скворец *Pastor roseus*. Многие из тугайных птиц переселяются в оазисы и становятся спутниками человека. Белый аист и египетская горлица *Streptopelia senegalensis*, например, обитают только в населенных пунктах африканской и среднеазиатской частей подобласти.

Очень большим своеобразием отличается горная орнитофауна Сахаро-Гобийской подобласти, особенно ее альпийские районы, лучше выраженные на востоке. Характерными высокогорными птицами из отряда куриных являются улары *Tetraogallus*. В Передней Азии это каспийский *T. caspicus* улар. В СССР он встречается в горах Малого Кавказа и Копет-Дага. В горах Средней Азии живут еще 2 вида — гималайский *T. himalayensis* и тибетский *T. tibetaicus* улары, распространенные и в хребтах центральной Азии. Улары — крупные птицы, легко и ловко бегающие по крутым склонам. В полете они громко свистят. Улары не пьют воду, а ограничиваются влагой растений. У нас на Памире оба вида улара живут на высоте выше 4000 м, причем тибетский встречается в СССР только здесь. В многоснежные зимы улары пасутся вместе со стадами козерогов и архаров, собирая семена на раскопанных ими участках. Птенцы уларов легко приручаются. Р. Потапов (1973) пишет, что в кишлаках Бадахшана и Памира часто встречаются вполне ручные взрослые улары, выращенные в неволе.

Обильны в подобласти клушицы *Rugghosogah rugghosogah*, населяющие альпийскую зону, а также альпийские галки *Rugghosogah graculus*, которые отсутствуют только в Северной Африке. Хищные птицы представлены черным грифом, типичным для высокогорий, белоголовым сипом, не заходящим в Центральную Азию, снежным грифом, или кумаем *Gyps himalayensis*, обитателем Средней и Центральной Азии, кое-где к нему присоединяется бородач, или ягнятник *Gypaetus barbatus*, единственный гриф с оперенной головой и шеей. Среди воробыиных выделяются вьюрки — альпийский *Montifringilla nivalis* и горные *Leucosticte*, характерные для Средней и Центральной Азии.

Водоемы альпийской зоны привлекают на период гнездования оригинального индийского гуся *Anser indicus*. Ареал его охватывает Среднюю и Центральную Азию, где высоко в горах гнездится также кулик-серпоклюв *Ibidorhyncha struthersi* — единственный представитель особого подсемейства куликов. Он хорошо плавает.

Из-за хорошей способности птиц к расселению местный эндемизм их выражен гораздо слабее, чем в фауне зверей.

Рептилии в Сахаро-Гобийской подобласти представлены более богато, чем в других палеарктических подобластях. (Причины этого указывались при описании Средиземноморья.) Главным образом здесь распространены ящерицы и змеи. Отметим самых характерных из них.

Семейство гекконов, распространенное на всех материках, в Сахаро-Гобийской подобласти представлено большим количеством видов из разных родов. Из примитивного подсемейства эублефаров в Передней Азии обитает иранский эублефар *Eublepharis angustainipu*. Сцинковые гекконы *Tegatoscincus* живут в пустынях Средней и Центральной Азии, особенно в барханных песках. Для

среднеазиатских песчаных пустынь типичен и гребнепалый геккон *Crossobatop*. В пустынях Сахаро-Синской надпровинции распространены тонкопалые гекконы *Stenodactylus*, а виды геккончиков *Alsophylax* и голопалых гекконов *Gymnodactylus* встречаются по всей подобласти. Широко распространены в подобласти и агамы. В отличие от гекконов их нет в западном полуширье. К пустыням и полупустыням приурочены 2 рода — агамы и круглоголовки. Настоящих агам больше всего в Африке, но викарирующие виды сменяют друг друга на всем протяжении подобласти — от Сахары до Центральной Азии. Круглоголовки *Rhupocephalus*, отличающиеся оригинальной способностью закручивать колечком кончик хвоста, встречаются от Восточного Закавказья до Северо-Западного Китая. В песчаных пустынях Средней Азии обитает крупная ушастая круглоголовка. Пожалуй, наиболее интересны из агамовых так называемые шипохвосты *Uromastix*, населяющие сухие пустынные и скалистые местности Северной Африки, Юго-Западной и Центральной Азии. В Сахаре они обитают на окраинах оазисов и среди холмов на границе с песчаной пустыней. Хвост у этих ящериц короткий, плоский и покрыт сверху большими колючими чешуями. Крупные виды достигают 75 см в длину.

Есть в подобласти и представители семейства сцинков. Это мабуи (золотистая мабуя распространена в Аравии, Передней и Малой Азии, а также на юге Средней Азии), гологлазы *Ablepharus* со сросшимися, как у змей, веками в виде прозрачного окошка, змеящерицы *Ophiotogus* с редуцированными конечностями, настоящие сцинки *Scincus* и др. Из настоящих ящериц в подобласти широко распространен род *Egernias* (ящурки), хотя есть и другие роды (змееголовки *Ophisops* из Северной Африки, Малой и Передней Азии, гребнепалые ящерицы *Acanthodactylus*). Ящерицы, живущие в песках, имеют своеобразные приспособления для передвижения по рыхлому субстрату или же закапывания в песок — пальцы у них снабжены роговыми чешуйками и выростами, увеличивающими их площадь.

В Передней и Средней Азии по речным долинам и в предгорьях живет крупная безногая ящерица желтопузик. Есть она, как уже отмечалось, и в Средиземноморской подобласти.

Один род семейства варанов представлен крупным серым вараном *Varanus griseus*. Ареал его охватывает всю подобласть, за исключением Центральной Азии.

Змеи подобласти не менее разнообразны. Это семейства слепунов (единственный вид подобласти — обыкновенная слепозмейка — встречается и у нас на юге Средней Азии), узкоротов змей (в Передней Азии), удавов рода *Echis* (удавчики), ужеобразных, аспидовых, гадюковых и ямкоголовых. Среди ужеобразных выделяется род полозов *Coluber*. Одни виды его широко распространены в подобласти (разноцветный *C. revergierii* и пятнистый *C. tigris*), другие имеют малые ареалы, приуроченные

в основном к Сахаро-Синдрской (*C. rhodogachis*) или к Ирано-Туранской (*C. karelini*) надпровинции. В пустынях Северной Африки и Передней Азии встречаются остромордые ужи, или литоринхи *Lytorhynchus*, ведущие полуночный образ жизни. Из них венценосный литоринх живет только в Сахаре и Ливийской пустыне, а афганский — в Передней Азии. Из других ужеобразных отметим еще род *Psammophis*, к которому относится знаменитая стрела-змея *P. lineolatus* — житель песчаных пустынь Ирано-Туранской и Центральноазиатской надпровинций. Это стремительно передвигающееся животное питается только ящерицами, молодые особи — насекомыми. Аспидовые представлены кобра-ми *Naja* — индийской (среднеазиатский подвид без очкового рисунка) и египетской, а гадюковые — рядом видов, среди которых наиболее известны степная гадюка, гюрза, рогатые гадюки и эфи. Рогатые гадюки *Cerastes* и эфи *Echis* передвигаются «боковым ходом»: задняя половина туловища забрасывается вперед и вбок, а затем к ней подтягивается передняя. При этом змея опирается только на концы туловища и на песке остается след в виде косых полосок. Гадюки и эфи способны зарываться в песок и издавать «шипение» трением боковых чешуек тела. Виды рода *Cerastes* живут лишь в Сахаре и на Аравийском полуострове, *Echis* — в Северной Африке, Передней и Средней Азии, Индии. Ямкоголовые змеи представлены щитомордником обыкновенным. Ареал его захватывает также часть Средней и Центральной Азии.

Что касается черепах, их в подобласти мало. Из водяных черепах *Clemmys* каспийская *C. caspica* обитает от Северо-Западной Африки до Туркмении, болотные *Emys* с единственным видом *E. orbicularis* — в Северо-Западной Африке, Европе, Турции, Северном Иране, на Кавказе и западе Туркмении. Встречаются и сухопутные черепахи *Testudinidae*. В пустынях Северной Африки живут 2 вида — египетская и средиземноморская. Последняя распространена до Ирана и Азербайджана. В Ирано-Туранской надпровинции обычна степная черепаха *T. horsfieldi*. Мясо ее вполне съедобно. Вместе с тем, поедая культурные растения, она иногда наносит заметный ущерб. Сухопутные черепахи подобласти растительноядны. Весной они ведут активный образ жизни, а затем впадают в спячку.

Состав амфибий в Сахаро-Гобийской подобласти довольно беден. Из хвостатых в Центральноазиатской надпровинции живут только углозубы *Hypobius* — сибирский и семиреченский. Саламандра заходит лишь на запад Малой Азии. Там же попадается и малоазиатский тритон *Triturus vittatus*.

Бесхвостые представлены лягушками и жабами, из которых наиболее обычна серая жаба. В Северо-Восточной Африке живет нильская лягушка, ведущая водный образ жизни.

Среди пресноводных рыб выделяются своеобразные осетровые — аральские лопатоносы *Pseudoscaphirhynchus*, эндемики

Амудары и Сырдарьи. Всего их 3 вида. Из лососей есть аральский лосось, нерестящийся в Амударье, ручьевая форель (в верхнем течении Амудары), хариусы (в Монголии). В нижнем течении Нила, т. е. в Северо-Западной Африке, обитает единственный представитель особого семейства — гимнарх *Gymnarchus niloticus*, способный испускать электрические импульсы. Это явный экзот в палеарктической фауне рыб. Для рек и озер подобласти типичны карловые рыбы — плотва, кутум, ельцы (промышленное значение имеют чебаки), алтайские османы (в Центральной Азии), пескари *Gobio*, усачи *Barbus* и храмули *Vaironi*, средне- и центральноазиатские маринки *Schizothorax* и османы *Diptychus*. В Центральной Азии, реже в других районах восточной и центральной частей подобласти многочисленны голицы *Nemacheilus*. Некоторые из них живут только в высокогорных водоемах (например, тибетский голец *N. stoliczkanii*). Нередки в подобласти и сомы. Так, верховья рек Средней и Центральной Азии населяет тибетский сомик *Glyptosternum reticulatum*, водоемы Сахары — сомы семейства *Clariidae*. По всей Сахаро-Синдской надпровинции распространены рыбки семейства карпозубых *Surgnodontidae*. Только там встречаются представители тропического семейства цихlid.

Многочисленны и разнообразны насекомые Сахаро-Гобийской подобласти. Вкратце их охарактеризовать нелегко. Остановимся лишь на некоторых самых распространенных группах.

Для аридных территорий подобласти, включая и полупустыни, чрезвычайно типично обилие жуков-чернотелок *Tenebrionidae*. По всей подобласти обитают крупные *Pimelia*, роды *Pachyscelis*, *Catomus*, в песках живут *Sphenaria*. На западе подобласти из чернотелок очень характерен род *Mesostenus*, а также *Asida* и *Erodius*.

Фауна Ирано-Туранской надпровинции отличается наличием эндемичных родов и даже своеобразных эндемичных подсемейств. *Kuhitangiinae* с единственным родом и видом *Kuhitangia kryzhanovskii*. В пустынях Турана большинство чернотелок составляют эндемичные виды. Многие из них относятся к родам *Sternodes*, *Pisterotarsa* (черные с белым восковидным налетом), *Trigonoscelis* и др. В Центральной Азии есть свои эндемики, в основном обитатели пустынных плоскогорий (*Colposcelis*, *Anatolica*, *Platyope*, *Platyscelis* и др.).

Подобная картина распространения свойственна большинству хрущей, листоедов, жужелиц и других семейств жуков. Укажем их наиболее характерных представителей. В песчаных пустынях живут жуки-хрущи из родов *Phagaopus*, *Chioneosoma* (белые хрущи), *Achrapoxia*, очень своеобразны *Dupatorus* и *Thyrapoguster* — все с глубоко зашедшими морфологическими адаптациями к среде.

Пустынные предгорья и низкогорья населены многочисленными жуками-кравчиками *Lethrus*, из которых только в Средней Азии 60 эндемичных видов. Чрезвычайно характерны также

представители древнесредиземноморского рода листоедов *Thelypterotarsus*. В горах Сахаро-Гобийской подобласти развит очень богатый и высокоэндемичный мир насекомых. Это бабочки аполлоны *Parnassius*, сатиры *Hypopophaele* и *Chazara*, саранчовые и кузнечики *Gomphomastax* и *Coprophyma*, листоеды *Oreomela*, *Xenomela* и *Sternoplatus* и др.

Субтропический характер биоценозов подобласти подчеркивается наличием термитов, палочников, скорпионов, сольпуг и т. д.

Зоогеографическое деление Сахаро-Гобийской подобласти до настоящего времени не завершено и достаточно спорно — за основу берутся фаунистические центры, а количество их, согласно разным авторам, различно.

Восточно-азиатская, или Гималайско-Китайская, область. Область включает юго-восток внутропической части азиатского материка: Приморье, Северный и Средний Китай, Корею, Японию (кроме северного острова Хоккайдо), Восточный Тибет и восточную часть южного склона Гималаев. Граница области не везде отчетлива, особенно на севере и юго-востоке, в то время как на западе она вполне четко идет по хребту Большой Хинган.

Природные условия области вкратце сводятся к следующему. Климат здесь теплый или умеренно теплый, выпадает много осадков, особенно летом. Смягчающее и увлажняющее влияние океана чувствуется почти везде. Основной растительной формацией является лиственный лес, снова появляющийся на Дальнем Востоке после перерыва в Сибири. Южные районы области расположены в зоне вечнозеленого леса. Большую территорию области занимают горы, причем ряд хребтов имеет хорошо выраженную альпийскую зону. Естественно, что в таких районах распределение климата и растительности подчиняется правилу вертикальной зональности.

Животный мир области очень разнообразен (рис. 61). Это объясняется географическим положением — она граничит с тропиками Юго-Восточной Азии. Примесь индо-малайских форм местами весьма значительна. Кроме того, здесь можно встретить и американские группы, расселившиеся в период материального соединения на севере. Известную «экзотичность» придают фауне мартышкообразные обезьяны — макака и тонкотелы. Первые представлены в горах Юго-Восточного Китая медвежьим макаком, а в Японии — японским *Macacus fuscata*. Медвежий макак населяет не только равнинные леса, но и горные районы с суровыми зимами, где ему приходится в поисках пищи раскапывать снег. В хвойных и бамбуковых лесах Западного Китая на высоте до 3000 м можно встретить гималайских тонкотелов *Rhinopithecus*. Только после установления в горах снежного покрова обезьяны спускаются в долины и кормятся в садах и на огородах.

Восточноазиатская область нередко рассматривается как возможный центр происхождения оленей. Действительно, в ней есть

разные их группы — от мелких *Elaphodus* с торчащими клыками и водяных оленей эндемичного в Китае рода *Hydropotes* до крупных пятнистых *Cervus pipporensis* и беломордого оленя *C. albirostris*, открытого Пржевальским в Тибете. Крупный олень Давида, или Милу (*Elaphurus davidianus*), сохранился в настоящее время только в неволе, хотя в историческое время был очень многочислен в Северо-Восточном Китае.

В горах Западного Китая обитают оригинальные копытные из подсемейства козлов. Внешне они напоминают мускусного быка или некоторых антилоп. Речь идет о горалах *Nemorhaedus goral*, серау *Capricornis sumatraensis* и такинах *Budorcas taxicolor*. Впрочем, особый подвид серау живет и в Японии. Обычна в области также косуля.

Насекомоядные включают большое число эндемиков. Это своеобразные виды семейства гимнуровых — китайский гимнур *Neotetrachus sinensis*, живущий в горах Сычуани, кротовые из рода могера — большая *M. robusta* и малая *M. wagura* могеры, распространенные в Китае, Японии и у нас в Приморье, а также оригинальный землеройкокрот *Uropsyllus soricipes* из Сычуани.

Из грызунов распространены несколько видов пищух, эндемичные южноазиатские полевки *Eothenomys* и крысовидные хомячки *Cricetulus*. Индо-малайский элемент в фауне представляют белки рода *Dremomys*. Обитает в Японии и крайне примитивный древесный заяц *Pentolagus furnessi*.

Хищников в области много, и среди них, кроме широко распространенных волков и лисиц, немало оригинальных форм. В первую очередь это енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides*, обитающая в лесах Юго-Восточной Азии. Она несколько напоминает американского енота-полоскуна (с «маской» на морде). Этот практически всеядный зверь неоднократно акклиматизировался в Европе, в том числе и в европейской части СССР. В горах живет красный волк *Canis alpinus* из восточноазиатского рода. Медведи имеют несколько представителей. Из них наиболее типичен гималайский, или черный, медведь *Ursus thibetanus*.

Оригинальны восточноазиатские панды, близкие к енотам, распространенным в Америке. Ареал малой панды *Ailurus fulgens* выходит за пределы области на юге, но родина этого горного вида — Юго-Западный Китай. Он активен ночью, а днем спит на деревьях, кормится побегами бамбука, травой, фруктами, иногда поедает яйца и птенцов. Большая панда *Ailuropoda melanoleuca* похожа на медвежонка, имеет массивное тело с короткими широкими ногами. Подушечки на пальцах и голая подошва помогают ей удерживаться на гладких стеблях бамбука. От медведей панду отличает довольно длинный хвост. Окраска большой панды белая с черными пятнами (вокруг глаз так называемые очки). Панда из-за скрытого образа жизни изучена слабо. Она внесена в «Красную книгу». По новым данным, большую панду следует относить кциальному семейству *Ailuridae*, за-

нимающему промежуточное положение между медведями и енотами. Таким образом, в фауне млекопитающих Восточноазиатской области есть эндемик высокого ранга.

Из других хищников назовем тигра, дымчатого леопарда, снежного барса, крупную куницу харзу. Индо-малайский элемент представляет здесь трехполосная циветта *Arctogalidia trivirgata* из виверровых.

В богатую орнитофауну Восточноазиатской области входят разнообразные фазаны из родов *Phasianus*, *Chrysophorus* (золотой и алмазный), *Syrmaticus* (королевский), *Tragopan* (рогатые фазаны) и *Lophophorus* (моналы). Фазаны различных родов и видов в основном принадлежат китайской горной фауне. Своебразны журавли, считающиеся в ряде районов священными птицами. Японский журавль *Grus japonensis* еще держится в нашем Приморье в Приханкайской низменности, но в самой Японии он крайне редок. Этот вид занесен в «Красную книгу». На грани исчезновения находится и красногорий ибис *Nipponia nippon*. Аисты представлены эндемичным *Ciconia boyciana*, а утки — очень красивой мандаринкой *Aix galericulata*.

Много в области выходцев из соседней Индо-Малайской области. Это многочисленные зимородки из родов *Halcyon*, *Ceryle* и *Alcedo*, стрижи рода *Chaetura* (иглохвосты), широкороты *Eurystomus* из сизоворонковых, белоглазки и даже питты, бюльбюли и рыбный филин *Ketupa*.

Типично палеарктические птицы включают самостоятельные виды. Перечислить их из-за большого разнообразия невозможно. Отметим только, что уже упоминавшаяся при описании фауны Средиземноморья голубая сорока после громадного перерыва снова появляется в Приморье, Китае и Японии.

Среди рептилий обращают на себя внимание трехгоготные черепахи *Tropidophorus* (съедобный китайский трионикс).

Из змей обычны и разнообразны полозы рода *Elaphe* (амурский, красноспинный, тонкохвостый, японский и др.), почти эндемичны виды рода *Dipsodon*, попадающиеся и в Приморье и на Южном Сахалине, в Японии есть ксенодермы. Аспидовые змеи отсутствуют. Гадюковые представлены крайне примитивной бирманской гадюкой *Azemiops feae* с короткими ядовитыми зубами и красивой, но смертельно ядовитой цепочной гадюкой *Vipera russelli*, заходящей из Индии и Южного Китая. Из ямкоголовых змей обычен щитомордник восточный *Ancistronodon blomhoffi*.

Среди ящериц замечательны лесные долгохвостки *Tachydromus*, отличающиеся чрезвычайно длинным хвостом, которым они могут цепляться за ветки деревьев и в таком состоянии проводить целые ночи. Из гекконов и сцинков здесь встречаются несколько видов.

Среди амфибий наибольший интерес представляют хвостатые. Когтистые тритоны рода *Opuchodactylus*, распространенные

в Китае, Корее, Японии, и заходящие к нам в Приморье *O. fischeri*, снабжены роговыми когтями, что не свойственно амфибиям. У нашего вида нет легких, и дышит он через кожу. Исполинская саламандра *Megalobatrachus japonicus*, живущая в горных реках Японии и Восточного Китая, считается самым крупным современным земноводным (достигает 160 см). Мясо ее съедобно и употребляется в пищу, поэтому саламандр всюду преследуют. Вид стал очень редким. Среди лягушек и жаб есть эндемичные виды.

Пресноводные рыбы на севере области представлены викарными видами палеарктических родов (горчак, калуга, китайский сом и др.), но уже в Китае ихтиофауна приобретает своеобразные черты. Касатковые сомы *Bagridae*, опасные из-за выделяющей ими ядовитой слизи и острых колючек, обитают и в бассейне Амура. Из карповых, достигающих в Юго-Восточной Азии особого разнообразия, в первую очередь следует упомянуть китайского серебряного карася. Эта обычная в Китае рыба послужила материалом для селекции декоративных, так называемых золотых рыбок (вуалехвостов, телескопов, комет и др.). Промысловое значение имеют черный *Mylopharindodon piceus* и белый *Ctenopharindodon idella* амуры, близкие к усачам полуэндемичные кони *Hemibarbus*, желтоперы *Plagiognathops*, белые и черные лещи, хищные желтощеки *Elophichthys bambusa* и целый ряд других. Среди мелких рыб многие обладают красивой расцветкой и интересным поведением, за что их охотно держат в аквариумах. Таковы лабиринтовые и некоторые карпозубые.

Насекомые Восточноазиатской области интересны не только из-за эндемизма многих из них, но и главным образом благодаря их фаунистическим связям. Здешняя фауна насекомых включает много третичных реликтов. Только здесь встречается род *Cupes* из семейства жуков *Cupedidae*, представители которого живут и в тропиках, и в Северной Америке; только здесь обитают семейства *Cephaloidea* (с североамериканскими связями) и *Helotidae* (с индо-малайскими связями). Представителей палеотропических или индо-малайских семейств, проникающих в Палеарктику через Восточноазиатскую подобласть, немало. Эндемичны для подобласти крупные и очень красивые металлически окрашенные жуки-брьзгуны рода *Carabus* из подрода *Coptolabrus*, к которому относятся *C. ignimetalla* и *C. rufulifer* из Китая, *C. gehini* из Японии, *C. constricticollis* из Кореи и Приморья. Самым интересным жуком считается громадный реликтовый усач *Callipogon relictus*, относящийся к роду, распространенному в Центральной и Южной Америке.

Из бабочек отметим кавалеров-хвостоносцев *Papilio helenus*, *P. bianor* явно тропического облика. Для многих шмелей (*Bombus sapporoensis*, *B. ussuricensis*) характерны ареалы, уходящие в южные районы Восточной Азии.

Хотя энтомофауна Китая, Японии и нашего Приморья изучена далеко не полностью, можно полагать, что не менее 50 % видов ее эндемичны.

Неарктическое подцарство

К этому региону относится та часть Северной Америки, которая лежит севернее тропика, острова Алеутские и Ванкувер (в Тихом океане), Ньюфаундленд, Гренландия и Бермудские (в Атлантике). Южная граница подцарства является одновременно северной границей Неогейского царства.

Рельеф Северной Америки определяется меридиональным хребтом Кордильер, тянущимся от Аляски до Панамского перешейка. На распределении животных оказывается дивергенция Кордильер, начинающаяся с широты 52°, в результате которой образуются два хребта: восточный, именуемый Скалистыми горами, и западный, названный Сьерра-Невада. Между ними располагается плоскогорье Большого бассейна, изрезанное каньонами. На востоке материка возвышаются горы Аппалачи. К северо-западу от них находится котловина Великих озер (Верхнее, Мичиган, Гурон, Эри и Онтарио).

В связи с громадной протяженностью материка с севера на юг в Северной Америке встречаются все типы климатов, кроме тропического. Климат тихоокеанского побережья мягче, чем атлантического.

По характеру растительности выделяются зоны тундры, тайги, широколиственных лесов, прерий. Субтропические хвойно-широколиственные леса простираются вдоль тихоокеанского побережья на западных склонах Сьерра-Невады и в Калифорнии. Субтропические пустыни занимают Мексиканское нагорье и прилежащие районы к северу от него. Это страна кактусов. Растительный покров здесь сильно нарушен деятельностью человека, в особенности в зоне широколиственных лесов на востоке и в прериях. Нетронутая природа в большинстве случаев сохранилась в национальных парках США и Канады.

Наиболее разнообразная фауна, в частности позвоночных, сосредоточена в южных районах, где самые благоприятные условия обитания (рис. 62, 63). К северу это разнообразие постепенно, хотя и неравномерно, уменьшается до тех пор, пока не ограничится очень обедненной северной фауной, сходной с таковой в северной Палеарктике. На юге фауна Неарктики образует сложный переход к неотропической фауне.

Млекопитающие Северной Америки представлены 3 эндемичными и большим количеством широко распространенных семейств. Из сумчатых присутствует американский опоссум (*Didelphis*), распространенный от Южной Канады до севера Южной Америки. Насекомоядные очень своеобразны. Это многочисленные кротовые из родов, не встречающихся в Старом Свете: *Sca-*

panus, Scalopus, Neurotrichus и др. Причудливый звездонос *Centrolypha cristata* имеет на рыльце 22 мягких мясистых подвижных голых луча.

Среди грызунов выделяются эндемичные семейства гоферовых Geomyidae и аплодонтовых Aplodontidae. Много зайцев, в том числе обычный беляк, несколько видов диких кроликов *Sylvilagus*, среди которых водяной и болотный хорошо плавают и даже ныряют. Один вид пищух населяет северо-запад страны. Мешотчатопрыгуновые Heteromyidae содержат ряд эндемичных родов из юго-западных штатов США. Это семейство распространено до северных частей Южной Америки. Беличьи представлены сурками, эндемичными луговыми собачками *Cynomys*, сусликами и эндемичными родами антилоповых сусликов *Ammospermophilus* и бурундуковых белок *Tamiasciurus*. Настоящих белок также много, а летяги представлены эндемичным родом *Glaucostomus*. Немало эндемиков и среди мышовок, хомяковых, полевковых. Выделяется род белоногих хомячков, или оленевых мышей, как их называют американцы.

Хищники, кроме волка и лисицы, населяющих и Евразию, имеют своих представителей из семейства собачьих. Это эндемичный рыжий волк, американские карликовые лисицы (из них *Vulpes macrotis* отличается громадными ушами) и эндемичный род серых лисиц *Urocyon*, ведущих полудревесный образ жизни. Медведи представлены крупным бурым медведем (гризли) и барибалом *Ursus americanus*, близким к гималайскому. Из енотов типичен полоскун, акклиматизированный и в Старом Свете. Многочисленны куньи. Среди них выделяются голаркты — ласка, горностай, росомаха, эндемичный американский барсук *Taxidea* — и оригинальные скунсы, или вонючки *Mephitis*. Из кошек можно назвать пуму (хищник панамериканского распространения), заходящую из Южной Америки ягуарунди, и голарктическую рысь.

Копытные представлены эндемичным семейством вилорогов Antilocapridae, населяющим прерии запада Северной Америки. Из оленей распространены уже известные нам северный олень, или карибу, благородный олень и ряд видов американских оленей *Odocoileus*. Лось представлен очень крупным подвидом, а быки — бизоном. Палеарктических свиней заменяют пекари.

Ежи, крысы, настоящие мыши отсутствуют. Непарнокопытных тоже нет, хотя первые этапы эволюции лошадей протекали в Новом Свете.

Трудно в краткой форме охарактеризовать орнитофауну Непарктики. Среди водоплавающих и околоводных птиц процент голарктов особенно велик. Таковы гагары и поганки, утки (в том числе кряква, широконоска, шилохвость и др.), гаги. Среди гусей встречаются эндемики: американский лебедь, канадская казарка, очень красивая каролинская утка, заменяющая здесь мандаринку и относящаяся к тому же роду *Aix*. Среди дневных хищ-

ников, с одной стороны, встречаются роды и виды, общие и для Палеарктики (беркут, ястреб-перепелятник, кречет), а с другой — эндемичные: белоголовый орлан *Haliaetus leucoscephalus*, коршун-слизнеед *Rosthramus*, вилохвостый коршун *Elanoides*. Вместо стервятников в Северной Америке распространены грифы-индейки *Cathartes*, а на юго-западе даже калифорнийский кондор *Gymnogyps*.

Из тетеревиных здесь обитает обыкновенная индейка *Meleagris gallopavo*, родоначальник домашних индеек. Живут и американские кукушки (*Coccuzus*, *Geococcyz*). Они интересны тем, что сами насиживают яйца, а не паразитируют, как европейская кукушка. Дятлы представлены яркими и красивыми видами (золотой, медный).

Воробьиные крайне разнообразны и красочны из-за обилия южно-американских семейств. Это тирановые *Tyrannidae*, котинги, пересмешники *Mimidae*, древесницы *Parulidae*, трупиалы *Icteridae*. На севере подцарства много палеарктических видов: свиристели, крапивники, корольки, пищухи, чечетки и др. Домового воробья завезли сюда из Европы. Обращает на себя внимание отсутствие скворцов.

На крайнем юге к неарктической орнитофауне присоединяются экзотические колибри и попугай.

Фауна рептилий отличается полным отсутствием настоящих ящериц и гадюковых змей. Место агам здесь занимают игуановые — анолисы *Anolis* и фринозомы *Phrynosoma*. Амфибены, которых много в Южной Америке, в Северной Америке также имеют своего представителя — пятнистую двуходку, обитающую в гнездах муравьев и термитов. Эндемичное семейство ядовузов *Helodermatidae* объединяет всего 2 вида североамериканских ядовитых ящериц, единственных ящериц в мире, обладающих настоящими ядовитыми железами. Укус ядовуза опасен и для человека. Обитающие здесь безногие ящерицы семейства *Anniellidae* также эндемичны.

Среди змей подавляющее большинство относится к американским семействам и родам. Наиболее характерны ямкоголовые — щитомордники *Ancistrodon* и гремучие змеи *Sistrurus* и *Crotalus* (последние отличаются наличием «трещотки» на конце хвоста). Все они очень ядовиты и опасны для домашних животных и человека. Аспидовых мало, причем кобры вообще отсутствуют. Удавы (калифорнийский, резиновая змея), обитающие в этом подцарстве, небольших размеров.

Несколько неожиданным кажется разнообразие черепах. Встречаются представители семейств каймановых *Chelydridae*, пресноводных, сухопутных и трехкоготных черепах. Из сухопутных наибольшее значение имеют так называемые гоферовые черепахи *Gopherus*, живущие на юге США. Черепаха-гофер, населяющая сухие песчаные местности, роет длинные (до 12 м)

норы. В этих норах селятся также лягушки, змеи, кролики, опоссумы и даже еноты. Мясо гоффера съедобно и вкусно.

В бассейне Миссисипи живет аллигатор — близкий родственник китайского аллигатора.

Амфибии замечательны большим, чем в других частях северного полушария, обилием хвостатых. Это скрытожаберники *Cryptobranchus*, амбистомы, сиреновые *Sirenidae*, настоящие и безлегочные саламандры и, наконец, эндемичное семейство амфиум. Но самой оригинальной амфибией следует считать хвостатую лягушку *Ascaphus tricei*, относящуюся к семейству гладконогих, или лиопельмид *. Кроме того, есть представители чесночниц, жаб, квакш и настоящих лягушек, среди которых лягушка-бык достигает больших размеров (до 20 см в длину).

Пресноводные рыбы Неарктики включают эндемичный отряд амнеобразных, или ильных, рыб *Amiiformes* с одним семейством *Amiidae* и видом *Amia calva*. Это одно из самых примитивных семейств среди ганоидных рыб. Осетровые, населяющие воды северного полушария, представлены осетрами (атлантическим, тупорылым, озерным, белым) и американскими лопатоносами (*Scaphirhynchus*) — близкими родичами аральских лопатоносов Палеарктики. Семейство веслоносовых *Polyodontidae* имеет одного представителя в бассейне Миссисипи (веслонос *Polyodon*), а другого в Китае (*Psephurus*). Разрывы ареалов подобного типа характерны и для других животных.

Неарктике свойственны рыбы монотипичного субэндемичного отряда панциркообразных *Lepidosteiformes* с одним семейством каймановых рыб, или панцирников, известных с мелового периода. Наиболее обычна панцирная щука *Lepidosteus osseus*.

Лососи и сиги распространены в основном на севере, как и в Палеарктике. Из настоящих костистых рыб отряда карпообразных чукчаны *Catostomidae* преобладают в реках Северной Америки (12 родов), встречаются они и на северо-востоке Сибири, в Китае (по одному роду). На крайнем севере Неарктики живет далия *Dallia*, которую можно встретить и на северо-востоке Азии. В бассейнах Великих озер и Миссисипи обитает еще один замечательный эндемик — афредодер из эндемичного семейства *Aphredoderidae*. Наконец, совершенно необычно выглядят слепоглазковые *Amblyopsidae* — тоже эндемичное семейство с 3 родами и 5 видами. Живут они в подземных водах карстовых пещер средней части Северной Америки и лишены зрения.

Некоторые беспозвоночные Неарктики указывают на родство ее фауны с палеарктической, другие же весьма своеобразны или связаны с фауной Неотропики.

Для пресноводных моллюсков характерно семейство *Unionidae* с несколькими сотнями видов. Два десятка из них обитают в водах Палеарктики.

*Лиопельмы представлены на земном шаре всего 2 видами из 2 родов; второй вид живет в Новой Зеландии.

Оригинальная фауна насекомых проявляется главным образом среди жуков, в то время как бабочки, особенно дневные, маловыразительны. Есть в Северной Америке представители таких тропических групп, как термиты и привиденьевые.

Фаунистическое деление Неарктики впервые было произведено Уоллесом, вычленившим в ней 4 области (или подобласти, если принимать Неарктику за область). Мы же выделяем только Канадскую и Сонорскую.

Канадская область. К области относится север материка, испытавший на себе четвертичное оледенение. Южную границу ее можно провести по 50° с. ш. Основными ландшафтными зонами области являются тундра и тайга.

Тундра Северной Америки чрезвычайно сходна с тундрой Евразии. Тайга при общем сходстве с евразиатской отличается большой примесью лиственных пород и по видовому разнообразию растений превосходит тайгу Евразии. Особенно богатый набор видов деревьев и кустарников наблюдается в темнохвойных лесах тихоокеанского гористого побережья с его мягким климатом. Здесь много видов елей и пихт. Восточная часть американской тайги похожа на северные леса Евразии.

Животный мир также наиболее богат в западном тихоокеанском секторе таежной зоны Канадской области.

Из всех районов Неарктики именно в Канадской области особенно проявляется фаунистическое сходство ее с Палеарктикой, главным образом за счет циркумполярных и циркумбореальных видов. К ним относятся белый медведь, заяц-беляк, северный олень (карибу), белая и тундряная куропатки, полярная сова и т. д. Однако следует отметить, что это сходство убывает к югу, и уже в тайге Северной Америки встречаются викарирующие виды и не свойственные Палеарктике формы.

Лемминги, столь характерные для тундры Евразии, представлены здесь двумя видами, эндемичными для области, есть и леммингова мышь рода *Synaptomys*, устраивающая массу сложных нор. В горной тундре среди скал и осыпей селится седой суров *Marmota caligata*. Из грызунов самым обычным видом оказывается длиннохвостый суслик. В Канаде его называют арктическим. Это один из подвидов голарктического вида, широко распространенного в Центральной Азии, Сибири, вплоть до Чукотки. Сравнительно недавно в тундре Северной Америки жил овцебык *Ovibos moschatus*. На Аляске он исчез в середине прошлого века, но вновь был завезен сюда в 1930 г. В настоящее время он размножился и в естественных условиях живет на острове Гренландия, достигая численности 20 тыс. голов.

На крайнем севере Америки гнездится много птиц, улетающих по окончании полярного лета на юг. Некоторые виды проделывают колоссальный миграционный путь, как, например, полярная крачка *Sterna paradisea*, зимующая в южном полушарии у берегов Антарктиды.

В североамериканской тайге животный мир гораздо богаче. Копытных представляет лось, из тундры заходит северный олень, а из более южных лесов — белохвостый олень и вапити (подвид нашего марала). В горах запада области на скалистых участках обитают снежные бараны *Ovis canadensis* и лучшие скалолазы из копытных — снежные козы *Oreamnos americanus*. Они населяют Скалистые горы (уже за пределами области), но акклиматизированы в заповедниках Канады и даже на Аляске. Высоко ценятся шерсть и пух снежных коз, и в прошлом, когда их было много, линную шерсть собирали со скал, не убивая животных. Пока сохранился здесь лесной бизон *Bison bison athabascae*. От типичной формы из прерий он отличается крупными размерами и длинными рогами.

Из хищных млекопитающих для тайги характерны медведи (гризли и барибал), рысь, пума, енот-полоскун и американская куница *Martes americanus*, которую иногда считают подвидом соболя.

Среди грызунов Канадской области выделяются лесной сурок *Marmota flaviventris*, белки и бурундуковые белки *Tamiasciurus*, бурундуки *Tamias striatus*, эндемичный род летяг *Glaucomys*. В значительных количествах еще сохранился канадский бобр. Обыкновенная ондатра *Ondatra zibethica* — житель болот и водоемов Северной Америки от Аляски и Лабрадора до Калифорнии и Техаса — акклиматизирована во многих районах Евразии как ценный пушной зверь. Представитель южноамериканского семейства древеснодикобразовых, единственный в Северной Америке вид, так называемый поркупин *Erethizon dorsatum*, заселяет лесные районы от Аляски до Мексики. Его считают вредным, так как он грызет кору деревьев и портит посевы зерновых.

Обычными птицами Канадской области следует считать обитателей хвойных и смешанных лесов. В первую очередь это тетеревиные, свойственные только Голарктике. Рябчики и дикии близкородственны евразиатским видам. Многие виды птиц зависят от урожая семян хвойных (клесты, щур). Корольки и синицы ведут оседлый или кочевой (в зимнее время) образ жизни.

Сугубо американские группы и виды птиц придают орнитофауне области оригинальный характер. Это древесницы, или американские славки *Dendroica* и *Seturus*, голубая сойка, тираны и даже колибри (здесь их всего 2 вида: рубиногорлая *Archilochus colubris* и огненная *Selasphorus rufus*). На зиму они улетают на юг.

Как и в других странах с холодным климатом, в Канадской области слабо представлены рептилии и амфибии. Это немногочисленные саламандры и тритоны, пресноводные черепахи, уже-образные змеи.

Пресноводные рыбы в основном относятся к циркумполярным формам с преобладанием лососевых. Однако в водоемах большей части Канады живет лососеокунь *Percopsis* из эндемичного

семейства перкопсовых, а чукучаны представлены многими формами, в том числе эндемичными.

Фауна запада и востока Канадской области имеет определенные отличия, что позволяет разделить ее на *Аляскинскую* и *Лабрадорскую подобласти* (или провинции). Гренландия также выделяется в особую провинцию. Фауна ее очень бедна, что и понятно — ведь вся внутренняя часть острова покрыта сплошным ледяным щитом.

Сонорская область. Эта область располагается к югу от Канадской области. Фауна ее в зоогеографическом отношении составляет единое целое и резко отличается от предыдущей. Тем не менее отдельные территории Сонорской области имеют свои индивидуальные черты, что позволяет разделить ее на 3 подобласти (это было сделано еще Уоллесом): Калифорнийскую, подобласть Скалистых гор, или Центральную, и Восточную, или Атлантическую.

К *Калифорнийской подобласти* относится полоса тихоокеанского побережья Северной Америки примерно от Ванкувера на севере до границы США с Мексикой на юге. Южная оконечность полуострова Калифорния находится за пределами Неарктического подцарства и Арктоидов вообще. Площадь Калифорнийской подобласти небольшая. Ей свойствен средиземноморский климат с мягкой зимой и сухим солнечным летом. Растительность здесь своеобразна. В целом она ксерофитна, на юге хвойно-широколиственные леса (с примесью вечнозеленых лиственных пород) носят субтропический характер. До сих пор сохранились реликтовые секвойи — деревья колоссальной высоты, а также тузи, псевдотузи и туи. Обычны различные виды сосен. Аналогично средиземноморской формации маквиса в Калифорнийской подобласти Неарктики развиты заросли колючих кустарников — чаппараль. Достопримечательностью здешних пустынь являются кактусы (от плоских опунций до толстых кактусов-бочонков и столбовидных сагуаро).

Особенность фауны заключается в том, что тут сталкиваются животные разного происхождения: распространяющиеся с севера палеарктические, с юга неотропические и составляющие ядро фауны области в целом общесонорские с явным преобладанием последних.

Из млекопитающих в подобласти обитают эндемичные аплодонтовые с одним видом *Aplodontia rufa*. Здесь его называют горным бобром. Это грызун, близкий к белочкам. Живет он в густых лесах, роет сложные подземные ходы протяженностью до десятков метров, где поселяется только одна особь. Зверек хорошо плавает. Питается папоротниками, реже другими растениями, а зимой грызет кору. Иногда вредит молодым насаждениям. Здесь же обитает единственная в Северной Америке пищуха *Ochotona princeps*, занимающая верхние пояса гор. Как известно, пищухи, или сеноставки, распространены в Евразии, где их не-

сколько видов. На севере подобласти встречаются крот-звездонос — обитатель сырых лесов и влажных лугов, оригинальный скапанус *Skapanus townsendi* и американский землеройкокрот *Neotrichus gibbsi* — самый мелкий из американских кротовых. Эти примитивные кроты ведут такой же образ жизни, как и наш европейский. Из хищников в подобласть заходит с юга енот-ка-комицли *Bassariscus*, только здесь встречается серая лисица *Urocyon littoralis*, а пума вообще обычна как в горах, так и на равнине. Среди грызунов выделяются олены мыши *Romomyscus*.

В подобласти много эндемиков среди птиц. Это крупный калифорнийский гриф, или кондор *Gymnogyps californianus*, калифорнийская перепелка *Lophotryx californicus*, земляная кукушка *Geositta*, проводящая жизнь на земле и питающаяся ящерицами, мышевидными грызунами и насекомыми, спящий козодой *Phalaenoptilus*, впадающий зимой в оцепенение, некоторые колибри и много других.

Из рептилий можно отметить мелких удавов *Lichanura*, резиновую змею *Charina bottae* и особенно гремучих змей — рогатого, зеленого и некоторых других гремучников.

Что касается амфибий, в подобласти обитают амбистомы *Dicamptodon* и *Rhyacotriton*, тритоны *Taricha*, саламандры *Ensatina* и червеобразные саламандры *Batrachoseps*. Все они относятся к отряду *Urodella*. Из отряда Анига здесь живет замечательная хвостатая лягушка *Ascaphus truei* (самец имеет хвост). О разорванном ареале лиопельмид, к которым принадлежит хвостатая лягушка, уже говорилось.

Таким образом, Калифорнийская подобласть отличается достаточно оригинальной фауной.

Подобласть Скалистых гор географически занимает центральное место в области. Ее основные ландшафты — прерии и горы, а также большие пустыни штатов Аризона, Колорадо и Вайоминг — имеют меридиональное протяжение. Горные леса представлены различными сосновыми и дубовыми.

У животных прерий степной облик. Когда-то здесь бродили неисчислимые стада бизонов, являя собой грандиозное зрелище. С конца 30-х годов прошлого века началось их истребление, и к 1889 г. из 60 млн голов осталось всего 835. Тем не менее бизон спасен, и сейчас в США его насчитывается более 10 тыс. Замечательным животным является вилорог *Antilocapra americana* — самое древнее из копытных Америки. Голова самца вилорога увенчана своеобразными вильчато-разветвленными рогами; роговой чехол с них ежегодно спадает, а костное основание сохраняется (уникальное исключение среди копытных мира). Питаются вилороги травой и побегами кустарников. В неволе не живут.

Очень характерны для прерий эндемичные луговые собачки *Cyonoides* и суслики *Citellus*, кенгуровые крысы *Dipodomys* и похожие на азиатских песчанок перогнаты *Perognathus*, вредящие пастбищной растительности.

Из хищников наиболее выделяются койоты, или луговые волки *Canis latrans*, напоминающие азиатских шакалов своей внешностью и повадками. Питаются койоты зайцами, кроликами, луговыми собачками, птицами и ящерицами, не брезгуют и падалью, иногда едят рыбу, плоды. Несмотря на преследования со стороны человека (их считают вредителями скотоводства, хотя это и неверно), численность их даже увеличивается.

Птицы прерий, как и в наших степях, гнездятся на земле, реже на отдельных кустах. Это луговые трупиалы *Sturnella* из семейства трупиалов, луговой тетерев *Tympanuchus americanus*, напоминающий по облику глухаря, а по движениям — домашних кур. Как и обыкновенный, луговой тетерев устраивает групповые тока, где происходят драки между самцами. Характерной хищной птицей является каракара, или каранчо *Roiborus planus*, относящаяся к обособленной группе соколов. Однако по внешнему виду и образу жизни каракары похожи на грифов. Держатся они на земле и кормятся падалью, хотя могут питаться и живой добычей.

Из рептилий в прериях юга обращает на себя внимание знаменитая ящерица ядовитый *Heloderma*. При опасности ядовитые не убегают и не прячутся, а остаются на месте, полагаясь на свою яркую предупреждающую окраску, сочетающую в себе черный, желтый и розовые цвета. Укус ядовитого может вызвать тяжелое отравление у человека. В пустынных районах многочисленны рогатые, или жабовидные, ящерицы *Rhynchosoma*, похожие на азиатских агам, но относящиеся к игуанам.

Горные леса, альпийские луга и осьпи среди скал населены другой фауной, причем с явной примесью канадских элементов, что объясняется меридиональным простиранием гор, служащих своеобразными проводниками северной фауны на юг. В альпийской зоне Скалистых гор живут снежная коза, снежный баран, пищухи, из птиц — трехпалый дятел и кукша. Очень типичны грифы-индейки *Cathartes* с голыми красными пятнами на голове и шее и красным клювом. Гнездятся они на скалах и в пещерах, кормятся падалью.

К Атлантической, или Восточной, подобласти относится восточная часть материка Северной Америки от атлантического побережья приблизительно до меридиана 95°. Она занимает котловину Великих озер, хребты Аппалачей, Великие равнины, район стока речного бассейна низменности в Мексиканский залив и полуостров Флориду. Ландшафты подобласти образованы широколиственными лесами (на юге субтропическими), прериями, горными лесами, состоящими из хвойных пород, а в настоящее время — и плантациями хлопчатника, а также посевами сельскохозяйственных культур. Фауна богата и разнообразна, причем специфические сонорские черты в ней преобладают.

Из млекопитающих здесь обитает белохвостый олень *Odocoileus virginianus* (американцы называют его виргинским оленем).

Хотя в общем этот вид многочислен и является обычным охотничьим зверем, ряд южных подвидов его относится к исчезающим животным. Свиньи представлены ошейниковым пекари *Tayassu tajacu*, которого ежегодно добывают десятками тысяч. Из хищников встречаются пума, скунсы, черный медведь, а на крайнем юге — южноамериканские кошки: ягуар, оцелот и ягуарundi. В лесах живет куница-рыболов, или пекан *Martes pennanti*, нападающий на древесных дикобразов и молодых оленей.

Среди грызунов выделяются восточные гоферы, похожие на индийских пластинчатозубых крыс. Местами они вредят полевым культурам и сахарному тростнику. Эндемичны флоридская ондатра *Neofiber alleni*, золотистые хомячки *Ochrotomys*, ведущие древесный образ жизни, своеобразная хлопковая крыса *Sigmodon hispidus* и многие другие. Очень типичен американский опоссум *Didelphis marsupialis*, отличающийся наличием хватательного хвоста. Ростом он с домашнюю кошку. Опоссумы почти всеядны. Мясо их пригодно в пищу, а мех используется для изготовления верхней одежды. Совершенным экзотом выглядит девятипоясный броненосец *Dasypus novemcinctus*, расселяющийся из Южной Америки вплоть до штатов Флорида, Техас, Луизиана и Оклахома. Кстати, его завозят и человек для борьбы с вредными насекомыми.

Среди птиц не менее 32 видов являются эндемиками. Особенно характерны каролинская утка, дикая индейка, обитающая в лесистых районах, вилохвостый коршун, сохранившийся местами только в Южной Флориде, но когда-то широко распространенный на юге США. Здесь же водился странствующий голубь, уничтоженный человеком.

Воробышковые птицы представлены многочисленными кардиналами *Cardinalis virginianus*, отличающимися ярко-красным оперением и хохолком на голове, трупиалами (балтиморская иволга *Icterus galbula*; великолепный певец долихоникс, или рисовка *Dolichonyx*, истребитель риса) и другими видами, не уступающими по красоте южноамериканским птицам. С водоемами связаны обыкновенный фламинго, бурые пеликаны и даже змеешейки-анхинги.

Фауна рептилий замечательна наличием аллигатора *Alligator mississippiensis*, достигающего в длину 5 м. Ныне количество этих животных резко снизилось из-за неумеренной добычи ради шкур. Между тем они выполняют важную функцию: выкапывают на болотах пруды, очищают их от излишней растительности и создают тем самым особые биоценозы.

Для подобласти характерны также каймановые черепахи *Chelydridae* — самые крупные черепахи Северной Америки. Из змей распространены коралловые аспиды *Micruroides fulvius* и водяные щитомордники *Ancistroides piscivorus*, питающиеся рыбой, лягушками и ящерицами. Водяной щитомордник часто кусает

людей (95 % всех змеиных укусов в США приходится на его долю), но смертельные случаи редки. Из игуановых на юге встречается красногорлый анолис *Anolis carolinensis*. На юго-востоке США и в северной части Флориды живет флоридская двухходка *Rhineura floridana* из особого подотряда двухходок, обитающего в тропиках Южной Америки и Африки.

Амфибии представлены аллеганским скрытожаберником *Sturtobatrachus alleghaniensis*, близким к японской гигантской саламандре; амбистомами, знакомыми нам по их личинкам-аксолотлям, которых часто держат в аквариумах; эндемичными сиреновыми *Siren* и *Pseudobatrachus* с зачаточными передними ногами и эндемичными амфиумами *Amphiuma means*, метровыми хвостатыми амфибиями с конечностями длиной 2—3 см.

Из бесхвостых амфибий стоит упомянуть громадную лягушку-быка *Rana catesbeiana*, поедающую насекомых, моллюсков, других земноводных и даже рыб, а также птенцов.

Среди пресноводных рыб оригинальны осетровые, ильные рыбы и панцирники, но особенно многочисленны и разнообразны карпозубые.

Именно в широколиственные леса Атлантической подобласти из Европы были случайно завезены многие насекомые — лесные вредители, а затем уже специально для борьбы с ними — и хищники. Поэтому состав фауны здесь подвергся искусственной «европеизации».

ЦАРСТВО НЕОГЕЯ

К этому царству относится Центральная и Южная Америка, за исключением ее крайнего юга (Патагонии, Огненной Земли и Фолклендских — Мальвинских островов). Северная граница проходит по южному краю Мексиканского плоскогорья. К Неогею также относятся острова: Большие Антильские, Багамские, Малые Антильские, Галапагос, Хуан-Фернандес и ряд мелких островков.

Фауна Южной Америки долгое время развивалась в изоляции от других фаунистических центров. Это и обусловило фаунистическое своеобразие Неогеи. В данном регионе распространены примитивные группы млекопитающих, в том числе сумчатые, эндемичные отряды и семейства птиц, рептилий, амфибий, пресноводных рыб, насекомых и других беспозвоночных.

В пределах царства выделяются две фаунистические области — Неотропическая и Карибская.

Неотропическая область. Северная граница области совпадает с границей всего царства. Южная проходит по умеренным широтам юга материка, оставляя за пределами области (и царства) юг Чили и Аргентины (в том числе Огненную Землю, Фолклендские и другие группы островов), а также острова Карибского моря, образующие самостоятельную область.

Природные условия Неотропической области разнообразны. Через нее вдоль западного края материка тянется система гигантских хребтов — Кордильер, или Анд, отдельные вершины которых превышают 7000 м. На северо-востоке Южной Америки располагается сравнительно невысокое Гвианское нагорье, а на востоке — Бразильское нагорье, где берут начало правые притоки Амазонки. Остальные части материка представляют собой равнины. Климат области разнообразный: влажный тропический — в Центральной Америке и в бассейне Амазонки; периодически засушливый, жаркий, субтропический и даже пустынный — в южной части материка.

Распределение растительности зависит от характера климата. Аллювиальные равнины в бассейне Амазонки, а также ряд других районов тропической зоны покрыты влажными экваториальными лесами (гилеями). Общая площадь южноамериканских гиляй превышает 5 млн кв. км. Годовое количество осадков здесь равно 2500—3000 мм, среднемесячные температуры колеблются в пределах 23—29 °С, а среднегодовые — 24—27 °С. Послеполуденные ливни в гилее — обычное явление. Характерная особенность амазонского леса — обилие заболоченных или периодически затопляемых участков.

По облику экваториальные влажные леса Южной Америки сходны с африканскими лесами этого же типа, хотя по составу флоры богаче (более 15 тыс. видов цветковых растений!). Необычайно обильны семейства бромелиевых и кактусовых, почти не встречающиеся в Старом Свете. Особенно пышно развиты эпифиты, орхидеи, папоротники. В заболоченных лесах растут цекропии с ходульными корнями и полыми стволами. Везде масса пальм.

При продвижении с севера на юг и увеличении продолжительности сухого периода дождевые леса сменяются полувечнозелеными сезонными лесами, затем появляются лиственые, после них — колючее редколесье, далее — заросли кактусов и, наконец, саванны, или льяносы.

Западные склоны Кордильер и прибрежная равнина покрыты редкой пустынной растительностью.

Фауна Неотропической области (рис. 64, 65) отличается высоким уровнем эндемизма, большой оригинальностью и наряду с этим дефектностью.

Среди млекопитающих обращает на себя внимание эндемичный отряд неполнозубых Edentata, включающий семейства муравьев Мугмесопхагиды, броненосцев Dasypodidae и ленивцев Bradypodidae. Приматы все без исключения относятся к надсемейству широконосых обезьян Ceboidea, эндемичному для Центральной и Южной Америки. Оно состоит из 2 семейств — игрунковых Callitrichidae и цебид Cebidae. Почти все их представители имеют цепкий хвост, типичный для лесных зверей области. Грызуны разнообразны, причем ядро их фауны составляет 10 энде-

мичных семейств подотряда дикобразоподобных, не считая более широко распространенных беличьих и мышей. Это оригинальные древесные дикобразы Erethizontidae, свинковые Caviidae, к которым относится известная «морская свинка», водосвинковые Hydrochoeridae с самым крупным в мире грызуном калибарой, агутиевые Dasyprotidae, шиншилловые Chinchillidae, восьмизубые Octodontidae и др. Рукокрылые представлены 9 семействами; из них зайцеротые, дискокрылые, листоносые, дымчатые летучие мыши и кровососы вампиры эндемичны.

Прочие отряды и семейства млекопитающих являются относительно молодыми вселенцами и включают небольшое количество родов, где немало эндемичных видов.

Из непарнокопытных в Неотропической области встречаются только тапиры, состоящие из 3 видов. Парнокопытные включают следующие семейства: пекари Tayassuidae, обитающие и в Северной Америке, верблюдовые Camelidae, куда входят своеобразные ламы (род *Lama* с 2 дикими и 2 одомашненными видами), и олени (5 родов), относящиеся к подсемейству американских оленей Odocoileinae. Некоторые из оленей (пуду и мазама) живут в лесах и на высокогорьях.

Отряд хищных представлен несколькими семействами, среди которых наиболее многочисленны енотовые Procyonidae — носуха *Nasua*, кинкажу *Potos* и др. Из кошек обычны оцелот *Felis pardalis*, мелкая онцилла, ягуарundi, панамериканская пума *Felis concolor* и крупный ягуар *Panthera onca*, житель густых лесов, нападающий даже на крупных тапиров.

Из медведей распространен Tremarctos ornatus, имеющий узкий ареал. Из псовых следует отметить гривистого волка рода *Chrysocyon*.

Птицы Неотропики необычайно разнообразны и оригинальны. Эндемичных семейств среди них не менее 25. Не зря Дарлингтон называет Южную Америку «континентом птиц».

В орнитофауне материка присутствуют цапли, ибисы, аисты, утки, хищные птицы, кукушки, совы, голуби, попугаи, дятлы, стрижи и некоторые другие тропикополитные и более широко распространенные семейства. В то же время здесь нет журавлей, дроф, птиц-носорогов, т. е. групп, типичных для Старого Света, незначительно и количество певчих птиц Oscines, что, вообще говоря, противоречит характеру материковой фауны.

Однако наибольший интерес, безусловно, представляют эндемичные семейства, насчитывающие около 1500 видов (1/6 всей фауны птиц области). К их числу относятся 2 вида из эндемичного семейства и отряда американских страусов нанду Rheidae. Обитают нанду в открытых ландшафтах. Также эндемичен отряд Сгуртугу с семейством тинаму Tinamidae, включающий плохо летающих лесных или степных птиц — отдаленных родственников американских страусов. Из куриных эндемичны семейства краксов, или гокко Cracidae, гнездящихся на деревьях, и гоаци-

нов Opisthocomidae. Гоаины — странные птицы с сомнительными родственными связями. Некоторые выделяют их в особый отряд. Будучи близок к куриным, гоаин одновременно сходен с некоторыми кукушками. Летает он плохо. У птенцов на каждом крыле есть два развитых когтя, которыми они пользуются при лазании по веткам. В отличие от других куриных птенцы гоаина умеют плавать.

Журавлиные в области представлены эндемичными семействами кариам Cariamidae, трубачей Psophiidae и солнечных цапель Eurylaimidae, образующие эндемичный подотряд гусеобразных. Это крупные грузные птицы, величиной с лебедя, без плавательной перепонки между пальцами. На сгибе крыла имеются две мощные шпоры, из-за которых паламедей называют шпорцевыми гусями. Эти шпоры птицы используют для защиты от хищников, в драках в брачный период.

Из козодоев эндемично семейство жиряков Steatornithidae, относящееся к особому подотряду. Единственный вид жиряков, так называемый гуахаро, — крупная птица (до 1 м в размахе крыльев), устраивающая гнезда в глубоких пещерах. Гуахаро — колониальная птица. Она ведет ночной образ жизни и питается фруктами, обычно плодами пальм. Способность к эхолокации позволяет жирякам передвигаться в пещерах при полной темноте. Птенцы гуахаро, усиленно откармливаемые родителями, накапливают огромные жировые запасы и весят больше, чем взрослые. Местные жители используют жир гуахаро в пищу и для освещения.

Наиболее известными птицами Южной Америки являются колибри Trochilidae. В этом семействе, насчитывающем массу родов и около 320 видов, собраны чрезвычайно ярко окрашенные мелкие и мельчайшие птички Нового Света, причем подавляющее большинство их живет в Неотропической области. Многие виды обитают в горах, даже выше лесной зоны. Колибри — великолепные летуны, способные, подобно ночным бабочкам, «зависеть» над цветками. Питаются они нектаром и мелкими насекомыми, добывая их из глубины цветка.

Попугаи Psittacidae, будучи тропикополитными птицами, достигают в Неотропике особого разнообразия. Только здесь встречаются короткохвостые амазона Amazona и крупные яркие ара Ага с длинными хвостами.

Эндемичны также момоты Momotidae из отряда ракшевых, роющие, подобно зимородкам, норы в береговых обрывах.

Дятловые представлены не только настоящими дятлами, но и туканами Ramphastidae, которые отличаются непропорционально большим клювом яркой окраски. Питаются они плодами.

Воробьиные птицы Неотропики исключительно своеобразны. Они относятся к подотряду кричащих Tugappi и включают ряд

эндемичных семейств: топоколо, гусеницеедов, муравьеловок, печников, древолазов, манакинов, котинг, траворезов и др.

У древолазов *Dendrocolaptidae* передние пальцы срашены у основания, а заостренный хвост при лазании по стволам деревьев создает хорошую опору. Клюв у них бывает самой различной формы — от короткого прямого до длинного серповидного.

Печники *Furnariidae* получили название из-за способности отдельных видов строить из глины громадные гнезда, похожие на печи. Манакины *Pipridae* замечательны своим токованием, иногда коллективным, при котором они кричат и щелкают крыльями. Среди котинговых *Cotingidae* — лесных птиц, иногда называемых также звонарями, — выделяются формы с необычайным оперением (с хохлами на голове, перьевыми гребнями, кисточками и т. п.). Другие котинговые, как, например, скалистые, или каменные, петушки (род *Rupicola*) привлекают внимание брачным поведением. У них бывает групповой ток, и тогда ярко-оранжевые самцы распускают хохолок, вытягивают крылья и хвосты и проделывают своеобразные движения — «танцы».

В целом орнитофауна Южной Америки резко отличается от фаун Старого Света, хотя в ее составе есть и представители широко распространенных групп.

Рептилии Неотропической области менее оригинальны, что объясняется большой древностью класса и в связи с этим давностью расселения на земном шаре.

Из черепах распространены семейства каймановых, или мускусных, черепах *Chelydridae*, встречающиеся и в Северной Америке; немногочисленные водные черепахи *Emydidae*, большинство которых живет в тропиках Восточной Азии, и сухопутные *Testudinidae*, включающие всего 2 вида. Из подотряда бокошнейных черепах *Pleurodira* 2 семейства — пеломедузы *Pelomedusidae* и змеиношейные *Chelyidae* — имеют представителей в Неотропике. Напомним, что другие виды семейств живут в Африке и на Мадагаскаре (пеломедузы) или же в Австралийской области (змеиношейные черепахи).

Из ящериц необыкновенного разнообразия достигают игуаны *Iguanidae*. Их здесь сотни видов, большинство характерно для тропиков. О реликтовом распространении двух родов на Мадагаскаре и одного в Полинезии уже говорилось раньше. Среди американских игuan встречаются крупные древесные формы, мелкие горные, скальные, степные, полуводные и др. У рода варанов самцы имеют на голове и спине кожистые выросты в виде гребней, что придает им фантастический вид. Морские игуаны *Amblyrgyrhynchus* живут только на Галапагосских островах и питаются водорослями.

Есть в Южной Америке также сцинки и гекконы, но их меньше, чем в Старом Свете. Настоящих ящериц и варанов нет.

Из змей заслуживают упоминания вальковатые *Anilidae* сrudimentами задних ног. Они встречаются в бассейне Амазонки,

а также в Индо-Малайской области. Южно-американский род *Anilis* (сверташки) представлен очень красивым видом — коралловой сверташкой. В окраске ее чередуются ярко-красные и черные цвета в виде колец. Удавовые относятся к подсемейству *Boinae*, характерному только для Нового Света. Среди них отметим настоящего удава *Constrictor*, анаконду *Eunectes murinus* (крупнейший удав земного шара, связанный с водоемами бассейна Амазонки и Ориноко и нападающий на приходящих на водопой животных) и узкобрюхих удавов *Corallus*.

Семейство аспидовых *Elapidae*, распространенное в тропиках и субтропиках земного шара, представлено в Неотропике немногими видами — стройным и коралловым аспидами (род *Micruroides*). Своей яркой окраской они очень похожи на сверташек.

Настоящих гадюк в Новом Свете нет, но их с успехом замещают ямкоголовые гадюки *Crotalinae*, включая гремучих змей. Последние являются строго американскими формами. У всех ямкоголовых имеется термолокаторный орган в виде двух ямок между ноздрями и глазами. Тепловая (инфракрасная) радиация действует на термолокатор и позволяет охотящейся ночью змее точно определять местоположение своей жертвы. В Центральной и Южной Америке насчитывается около 40 видов ямкоголовых, среди которых жаарарака, бушмейстер и каскавела крайне ядовиты.

Крокодилы и кайманы весьма многочисленны в реках Неотропической области.

Из земноводных в Центральной и Южной Америке распространены отряды безногих, бесхвостых и хвостатых, причем последние представлены исключительно бедно. Безногие из семейства червяг *Caeciliidae* — тропиковолитные животные. В Южной Америке их 16 видов из 3 эндемичных родов. Живут червяги в почве, нередко в муравейниках и терmitниках, иногда в воде. Кормятся червями и насекомыми. Из хвостатых и в Северной и в Южной Америке обитают безлегочные саламандры *Plethodontidae*.

Очень многочисленны и разнообразны лягушки и жабы. В Неотропической области встречаются знаменитые пипы *Pipa*, откладывающие яйца в ячейки на спине и вынашивающие их до выхода молодых животных, свистуны *Leptodactylidae*, настоящие жабы *Bufoidea*, секрет кожных желез которых ядовит. Среди последних выделяется громадная ага, не избегающая и солоноватых вод. Древесные лягушки, или квакши *Hylidae*, разнообразны и красивы. Среди них следует отметить квакшу-кузнеца, отгораживающую глиняными валиками специальные участки в водоемах для икрометания; бразильскую квакшу, смазывающую дупла на деревьях особой смолой для их водонепроницаемости (дождевая вода попадает в дупло, и в нее самка откладывает яйца); квакш-филломедуз, поселяющихся в кронах высоких деревьев, где они склеивают листья в виде сумки и от-

кладывают в нее яйца. Развившиеся из них головастики падают в воду, и там метаморфоз завершается. Наконец, сумчатые квакши имеют на спине особую выводковую сумку, в которой вынашивают яйца. Настоящие же лягушки Ranidae отсутствуют в южной половине материка, а в северную проникли сравнительно недавно.

Пресноводные рыбы Неотропической области достигают огромного богатства при полном, однако, отсутствии карповых, столь характерных для троликов Азии. Среди южноамериканских рыб выделяются двоякодышащие из семейства Lepidosirenidae. Близкие родственники их живут в Африке. Из тропико-политных костноязычных Osteoglossidae встречаются представители родов аравана и арапайма с большим ячеистым плавательным пузырем, стенки которого пронизаны густой сетью капилляров. Такой пузырь может действовать как легкое, усваивая кислород. Арапайма — самая крупная из пресноводных рыб (длина до 3 м, масса до 180 кг).

Эндемичное семейство электрических угрей Electrophoridae содержит единственный вид, населяющий небольшие реки северо-востока Южной Америки и притоков Амазонки. Громадные электрические органы этой крупной рыбы служат для защиты и нападения — они способны давать разряд 350—500 вольт при силе тока всего 1/2—3/4 ампер. Питается электрический угорь рыбой.

Из карпообразных (не карповых) многочисленны харациновидные (около 800 видов). Среди них широкую известность получила пиранья — представитель семейства пираньевых Serrasalmidae. Острые зубы и сильные челюсти позволяют им выхватывать куски мяса из тела животных любой величины. Пираньи мгновенно собираются в стаи и нападают на плывущих через реку животных, а запах крови чрезвычайно их возбуждает. Мелкие харациновые Characidae — красивые рыбки, которых охотно держат в аквариумах. Это так называемые тетры, неоны и пр. Представители харациновых живут также в водоемах Африки.

Необыкновенно разнообразны сомовые — семейства Doradidae, Pimelodidae, Pygididae (ведут паразитический образ жизни), Aspredinidae и другие (всего 12 семейств). Они эндемичны. Сомиков каллихтов нередко держат в аквариумах.

Из колючеперых для области типичны семейства нандовых Nandidae и хромисов Cichlidae, обитающих также в тропической Африке. К последним относится замечательная скалярия, которую часто разводят в аквариумах.

Наземных беспозвоночных Неотропики, особенно насекомых, невозможно охарактеризовать кратко. Здесь обитают роскошно окрашенные бабочки — кавалеры Papilionidae и морфи Morphidae; знаменитые своей мимикрией геликониды; огромные бражники и урания. Еще Уоллес писал, что в окрестностях города Пара можно собрать не менее 700 видов дневных бабочек, тогда как

во всей Европе их не более 70. Среди жуков встречаются настоящие гиганты — рогачи, дровосеки-титаны, многие златки. Щелкуны рода *Rugophorus* способны излучать яркий свет — это самые знаменитые «светляки» в мире. Перечислить все группы насекомых Южной Америки здесь невозможно, для этого потребовалось бы издание отдельного тома. Отметим лишь немногих. Нежалящие пчелы — мелипоны устраивают гнезда открыто на ветках деревьев. Очень велико разнообразие муравьев, их тут больше, чем в тропиках других частей земного шара. Наиболее известны бродячие эцитоны — пугало сельвы. О них Г. Бэйтс (1859), живший в Бразилии долгое время, сказал: «В долине Амазонки господствует не человек, а муравей». Действительно, колонны этих хищников отпугивают все живое. Муравьи сауба, относящиеся к листорезам, вырезают на листьях низкорослых деревьев круглые кусочки и затем переносят их в подземные гнезда. На пережеванной массе листьев сауба «разводят» грибы, которыми и питаются. При основании новой колонии молодая самка вылетает из гнезда с кусочком грибницы в челюстях, чтобы на новом месте «заложить плантацию грибов» для будущего муравейника.

Местные сколопендры выделяются гигантскими размерами (до 25 см длиной). В Южной Америке многочисленны крупные пауки птицеяды. Их жертвами оказываются не только насекомые, но и ящерицы, лягушки и даже птенцы. В лесах масса наземных пиявок.

В целом необходимо сказать, что современная фауна Неотропической области, точнее, ее позвоночные животные, — результат смешения древней эндемичной фауны третичного времени и новой фауны, проникшей из Азии через Северную Америку.

На основании особенностей фауны данной области в ней можно выделить 3 подобласти: Гвиано-Бразильскую, Центральноамериканскую и Чилийскую, или подобласть пампасов.

Гвиано-Бразильская подобласть занимает большую часть Неотропической области. Она охватывает покрытые тропическими лесами территории от Панамского перешейка на севере до 30° ю. ш. на юге. Сюда же относятся саванны и пампасы Бразилии, травяные степи Венесуэлы и горные леса восточных склонов Кордильер, вкрапленные в массивы дождевых лесов.

Для подобласти характерны широконосые обезьяны (ревуны, сапажу и мирикины). Из неполнозубых здесь обычны ленивцы, большой муравьед и броненосец-великан. Еще нередок американский тапир. Из хищников в лесах живет кустарниковая собака *Speothos venaticus*. Опоссумы здесь достигают наибольшей численности.

Из птиц типичны гоацины, солнечные цапли, туканы, попугай ара и амазона, каменные петушки; среди рептилий —アナconda и ядовитый бушмейстер, а также древесные игуаны.

Жаба-пипа и большинство квакш — обычные амфибии этого региона. В реках водятся двоякодышащая рыба лепидосирен, электрический угорь и страшная пиранья.

В целом Гвиано-Бразильскую подобласть населяет специфическая лесная фауна Южной Америки с преобладанием эндемичных групп и с многочисленными реликтами.

Центральноамериканская подобласть простирается от Панамского перешейка до северной границы царства, т. е. до южной окраины Мексиканского нагорья. Рельеф подобласти гористый, хотя огромных высот Кордильеры здесь не достигают. Основной растительной формацией является тропический лес с обилием пальм.

Фауна подобласти носит в известной мере переходный характер, поскольку в Южной Мексике и в Центральной Америке наблюдается перекрывание ареалов неотропических и неарктических животных. Однако, несмотря на определенное количество общих видов и групп, своеобразие фауны достаточно велико.

Из млекопитающих встречаются цепкохвостые медведи — кинкажу (из енотовых) и эндемичный енот — какомицли *Jentinkia sumichrasi*, центральноамериканский тапир *Tapirus bairdi*, девятипоясный броненосец и др. Местные птицы представлены громадным королевским грифом, эндемичным родом тинаму *Nothocercus*, своеобразной зонтичной птицей-звонярем, многочисленными эндемичными колибри и т. д. Из рептилий характерна игуана-vasилиск, а пресноводные рыбы включают множество карпозубых.

Североамериканские элементы фауны состоят из землероек, полевок, к ним также относятся индейки, пищухи, синицы, каймановые черепахи, ямкоголовые змеи и рыбы чукучаны.

Замечательно присутствие в фауне насекомых Центральной Америки жуков-усачей рода *Callipogon*, один вид которых встречается в СССР (в Южном Приморье).

Чилийская подобласть занимает южную часть материка до границы Неогейского царства. Это район умеренного климата, занятый обширными степными пространствами — пампасами, безлесными плоскогорьями, настоящими пустынями и горными хребтами.

Среди свойственных подобласти животных в первую очередь необходимо упомянуть лам, горных и пампасных оленей, очкового медведя *Tremarctos ornatus* (единственного медведя Южной Америки), а также оригинальных грызунов: шиншиллу, нутрию, морскую свинку. Есть здесь и свои виды броненосцев и сумчатых.

Птицы подобласти включают нанду, или американского страуса, паламедей, тинаму и многих других. Среди амфибий выделяется ринодерма Дарвина — оригинальная лягушка из семейства короткоголовых, живущая в горах Чили. Самцы ринодермы вынашивают икру в горловом мешке, со стенкой которого срастаются эмбрионы, и через нее происходит их питание.

Среди насекомых, наряду с присущими области группами, встречаются представители северных, голарктических родов, распространяющихся вдоль высокогорий.

Карибская, или Антильская, область. К данной области относятся Большие Антильские (Куба, Ямайка, Гаити и Пуэрто-Рико), Багамские, Малые Антильские острова, Тринидад. Это настоящая островная область, поскольку фауна ее обладает типичными для острова чертами.

Природные условия Карибской области вполне благоприятны. Большая часть островов покрыта (или была покрыта в недалеком прошлом) тропическими лесами, вместе с тем здесь есть и другие формации растительности.

Наземных млекопитающих в области очень мало. Насекомоядные представлены удивительными щелезубами *Solenodon*, живущими на Кубе и Гаити; 2 вида их — кубинский *Atopogale cubana* и гаитянский *Solenodon paradoxus* — образуют эндемичное семейство *Solenodontidae*, близкое к землеройкам. Из грызунов есть нутриевые — хутии (роды *Caryomys* и *Geocaryomys*), а также загути (*Plagiodontia*). Островной опоссум и 1 вид енота (на Багамских островах) дополняют короткий список наземных млекопитающих. Зато рукокрылых очень много: это плодоядные листоносые, вампиры, зайцеобразные, рыбоядные, листобородые. Названные семейства нередки в Карибской области.

Орнитофауна области интересна благодаря присутствию на Большых Антильских островах эндемичного семейства тоди *Todidae* из отряда ракш. Клюв у тоди приплюснутый сверху вниз, за что их еще называют плоскоклювами. Ярко окрашенные птички живут большей частью в лесах, питаются насекомыми, схватывая их на лету. На каждом из островов имеется по эндемичному виду, на Гаити их два. Много эндемиков среди колибри, трогонов, кукушек, тираннов и других семейств. Всего зарегистрировано около 140 видов, из которых 25 % эндемики. Больше всего эндемиков на Ямайке.

Рептилии представлены несколькими видами черепах, 2 видами крокодилов (один из них эндемик Кубы), многочисленными ящерицами (в том числе роющими амфисбенами) и немногими змеями. Ядовитая копьеголовая змея *Bothrops atrox* встречается только на Малых Антильских островах.

Из амфибий нет ни безногих, ни хвостатых. Здесь обитает лишь 5 родов лягушек, среди которых — квакши, южноамериканские свистуны и короткоголовые лягушки (только на Кубе).

Пресноводные рыбы представлены североамериканской панцирной щукой (на Кубе), хромисами, а также живородящими и яйцеродящими карпозубыми (на Кубе и Гаити). Здесь обычна и знаменитая рыбка гамбузия, истребляющая личинок малярийных комаров.

Насекомые не столь разнообразны, как можно было ожидать, а самые характерные для Неотропики бабочки-морфо в этой об-

ласти отсутствуют. Зато необычайно богато представлены наземные моллюски, обладающие интересными связями с африканскими или даже с азиатскими видами. Это было известно еще Уоллесу, который считал, что фауна моллюсков развивалась здесь благодаря обилию выходов известняка.

Поскольку естественные ландшафты Карибской области сильно нарушены в результате неправильного ведения хозяйства (выжигание и вырубка лесов, распашка горных склонов, монокультура и т. п.), многие местные виды животных исчезли или находятся на грани вымирания.

ЦАРСТВО НОТОГЕЯ

Это царство включает крайний юг материка Южной Америки (Патагонию и Огненную Землю), Австралию, Тасманию, Новую Зеландию и субантарктические острова Мирового океана. Таким образом, Нотогея — настоящее островное царство, для которого невозможно дать единую фаунистическую характеристику. Единственное, что объединяет входящие в Нотогею земли (кроме сходства, обусловленного древностью их происхождения), — это чисто негативный признак: бедность и одностороннее развитие животного мира.

В царстве Нотогея выделяются 3 области: Австралийская, Новозеландская и Патагонская (Голантарктическая).

Австралийская область. Сюда относятся Австралия, крупный остров Тасмания и ряд мелких островов (Кенгуру, Кинг, Флиндерс и др.).

Характер природных условий Австралии определяется ее географическим положением, рельефом и климатом. Северная часть материка находится в тропическом поясе, центральная — в субтропическом, а южная — в умеренном. Горные хребты располагаются по периферии, перехватывая основную массу осадков, и центральные части материка испытывают недостаток увлажнения. Западное побережье окаймлено низкими горами Дарлинг и Виктория, по восточному побережью тянется Большой Водораздельный хребет, отдельные вершины которого достигают 2200 м. Наибольшее количество дождей выпадает на северо-востоке Австралии (в Квинсленде), достаточно их и на острове Тасмания. В связи с этим в указанных районах растительность представлена лесами: на северо-востоке тропическими, к югу от них субтропическими, еще южнее хвойно-широколиственными (вечнозелеными). Во влажных субтропиках Австралии растут своеобразные крупные эвкалипты. На Тасмании распространены широколиственные леса из южного бука нотофагуса и древовидных папоротников.

Юго-запад Австралии покрыт относительно сухими и редкостойными лесами. В остальной же части материка — самой за-

сушливой — встречается либо своеобразная растительность из низкорослых жестколиственных эвкалиптов или вечнозеленых акаций (так называемых скрэб), либо редкие кустарниковые солянки. Большие пространства в Австралии занимают пустыни, где растения встречаются только вдоль лощин, по берегам соленых озер или временных водотоков. Австралийские пустыни довольно разнообразны: песчаные, глинистые, галечниковые, солончаковые и всевозможные их варианты. Для песчаных пустынь типичны заросли ксероморфных жестколиственных злаков из рода спинифекс и триодия.

Самой характерной особенностью австралийской фауны (рис. 66, 67) является присутствие однопроходных и сумчатых млекопитающих.

Однопроходные, или первозвани, представляют собой эндемичный подкласс с крайне примитивными признаками: у них имеется клоака, отсутствуют соски, размножение осуществляется путем откладки яиц. В этом подклассе и единственном отряде *Monotremata* всего 2 семейства: утконосы *Oornithorhynchidae* и ехидны *Tachyglossidae*, причем к последнему относится и новогвинейский род проехидна. Однопроходные — звери специализированные. Утконос благодаря густому непромокаемому меху, плавательным перепонкам на ногах, роговому чехлу на челюстях («клюв») ведет водный образ жизни. Ехидны приспособлены к рытью, питаются муравьями и термитами. В связи с этим ноги у них крепкие, когти мощные, морда вытянута в клюв, язык длинный и клейкий. Ехидны найдены в Австралии и в ископаемом состоянии.

Что касается сумчатых (отряд *Marsupialia*), их в Австралийской области насчитывается 8 семейств: хищные сумчатые *Dasyuridae*; намбаты, или сумчатые муравьеды *Mugnecobiidae*; сумчатые кроты *Notoryctidae*; бандикуты *Pagameliidae*, относящиеся к подотряду многорезцов; из подотряда двурезцовых — семейства поссумов, или фалангистов *Phalangeridae*; сумчатых медведей, или коала *Phascolarctidae*; вомбатов *Vombatidae* и кенгуру *Macropodidae*. Разнообразие и богатство сумчатых в области поразительны. Занимая те же экологические ниши, что и плацентарные звери в других областях земного шара, сумчатые приобрели с ними большое конвергентное сходство. На собачьих похожи сумчатый волк и сумчатый дьявол, на настоящих кротов — сумчатые кроты, тушканчиков имитирует сумчатый прыгун, сурков — неуклюжие вомбаты, общеизвестный коала напоминает игрушечного медведя, хотя и занимает ту же экологическую нишу, что и южноамериканский ленивец. Тем не менее при всем разнообразии представителей отдельных семейств они обладают четко выраженным признаками отряда: у них нет плаценты, детеныши рождаются мелкими и недоразвитыми, имеются сумчатые кости, а у большинства и сумка, строение мозга простое, температура тела ниже, чем у плацентарных.

В Австралийской области обитают и высшие звери, но они представлены только грызунами и рукокрылыми. Собака же динго — недавний вселенец в фауну Австралии.

Грызуны в Австралии относятся к семейству мышиных. Кроме крыс, широко расселившихся по всему земному шару, на материке выделяется субэндемичное подсемейство полуводных *Hydromyinae* (бобровых крыс), отдельные представители которых доходят до Новой Гвинеи. Рукокрылые состоят как из плодоядных, так и из насекомоядных летучих мышей. Среди них много эндемичных видов.

В настоящее время фауна млекопитающих Австралии сильно изменена человеком и в известной мере «европеизирована» благодаря завозу европейских видов.

Птицы Австралийской области разнообразны и распределяются среди 50 семейств. К «бескилевым» принадлежит семейство эму *Dromaeidae*, эндемичное для материка, а также казуары. Впрочем, казуары населяют только северо-восточную часть Австралии, занятую тропическими дождевыми лесами. Основная же масса их видов живет на Новой Гвинее, т. е. за пределами Нотогеи. Из гусеобразных в Австралии водится красивый черный лебедь, которого разводят в декоративных целях в парках Европы. Из видов семейств, родина которых лежит за пределами Австралии, следует назвать белого ястреба, скопу, аистов и др. Семейство сорных кур *Megapodiidae* представлено в Австралии многими видами, населяющими и засушливые местности центра материка, и леса его северо-восточной части. Как известно, сорные куры зарывают свои яйца в песок, почву, вулканический пепел или в кучи гниющего растительного мусора, и инкубация их происходит за счет тепла, поступающего извне. У австралийской сорной индейки и глазчатой курицы самцы создают из листвьев с прослойками песка сложные «инкубаторы» и в зависимости от температуры, которую проверяют при помощи клюва, по мере надобности снимают или добавляют слои. Самка же только приходит время от времени откладывать яйца.

Очень своеобразны австралийские попугаи. Среди них выделяются какаду, некоторые лори (например, щеткоязычный горный попугай), плоскохвостые, к которым относится ночной попугай *Geopsittacus occidentalis*, строящий настоящее гнездо, что для попугаев не характерно. На юге Австралии живет элегантный попугайчик из рода *Neophema*, обитающего исключительно в Австралии и Новой Зеландии. Широко известен попугай розелла, ставший спутником человека. Местами он наносит ущерб урожаю пшеницы, клевера, а также фруктов. Но наиболее известен из плоскохвостых все-таки волнистый попугайчик, которого часто содержат в клетках как комнатную птицу.

Среди многочисленных зимородков выделяется громадный смеющийся зимородок *Dacelo gigas*, буровато-серой окраски, питающийся змеями и ящерицами.

Эндемичны для Австралии семейства лирохвостов *Menuridae* и кустарниковых птиц *Atrichornithidae*. Виды лирохвостов получили название из-за того, что крайняя пара рулевых перьев у них лентообразная, изогнутая, длиной до 60 см, средняя — длинная, узкая, напоминает струны. Благодаря этому хвост похож на струнный музыкальный инструмент — лиру. Населяют лирохвосты леса и кустарниковые заросли юго-востока материка.

Медососовые *Meliphagidae* — также весьма характерное семейство птиц, распространенное в Австралии и Полинезии. Виды его отличаются большим разнообразием, напоминающим адаптивную радиацию сумчатых. Медососы — потребители нектара, пыльцы и насекомых. Чаще всего они ведут древесный образ жизни и только изредка опускаются на землю в поисках корма. Многие из них играют важную роль в опылении эвкалиптов.

Преимущественно в Австралии живут виды семейств *Crallidae* (сорочки жаворонки), *Artamidae* (лесные ласточки) и *Cracticidae* (австралийские сороки).

В общем островные черты проявляются и на материке, что выражается в известной дефектности фауны при высоком уровне эндемизма.

Своебразные черты присущи и фауне рептилий. На австралийском материке обитают змеиношейные черепахи *Chelyidae*, распространенные также в Южной Америке и на Новой Гвинее. Представители этого семейства не втягивают шею, а закладывают ее сбоку под панцирь. Питаются они пресноводной рыбой и беспозвоночными, активно преследуя их в реках и озерах. Гекконы разнообразны и зачастую внешне причудливы из-за расплющенного или сильно утолщенного хвоста. У австралийского голопалого геккона в хвосте откладывается запас жира. Почти эндемично семейство чешуеногов *Rygodidae*, обладающих змееобразно вытянутым туловищем. Передние ноги у них отсутствуют, а задние часто редуцированы. В семействе 13 видов, 12 из них найдено в Австралии, один — на Новой Гвинее.

Из широко распространенного семейства агам несколько представителей имеют крайне своеобразный вид. На севере и северо-западе Австралии живет плащеносная ящерица *Chlamydosaurus kingi*, имеющая вокруг шеи кожную перепонку («воротник»), которую ящерица поднимает и опускает при помощи особого мускула. У самцов развернутый воротник представляет собой круг диаметром до 15 см, а его яркая расцветка отпугивает врага или соперника. Замечательна способность плащеносной ящерицы бегать на задних ногах, держа туловище почти вертикально над землей.

В Австралии водится еще один интересный вид ящериц — молох *Moloch horridus* — единственный вид своего рода. Живет он в песчаных пустынях, питается муравьями. Все тело этой небольшой (около 20 см) ящерицы покрыто многочисленными ши-

пами и колючками. Кожа очень гигроскопична и впитывает воду, как фильтровальная бумага. При этом масса ящерицы возрастает почти на 30 %. Благодаря такому приспособлению молох запасает влагу редко выпадающих дождей и выживает в крайне засушливых условиях.

Сцинки представлены в Австралии эндемичными родами (колючие сцинки, или егерни, и др.). Короткохвостый сцинк *Tgachysaurus rugosa* — животное живородящее: развивающиеся в яйцеводах самки эмбрионы не покрыты яйцевыми оболочками и получают питание из крови матери через зачаточную плаценту.

Настоящих ящериц в области нет, зато много варанов, и среди них самый мелкий в семействе короткохвостый варан не превышает 20 см в длину.

Среди австралийских змей часть относится к широко распространенным группам, часть к эндемикам. Это тропикополитные слепуны, питоны (например, ромбический питон, аметистовый и др.), ужеобразные и главным образом аспидовые змеи. Причем по численности ядовитые формы явно преобладают над неядовитыми. В Австралии аспидовые змеи (других ядовитых змей здесь нет) представлены наиболее древними и примитивными видами, и следует отметить, что эволюция их привела к возникновению форм, конвергентно сходных с гадюками и ямкоголовыми. Из 22 родов аспидовых, характерных для области, отметим денисоний, ехидн, страшных тайпанов (длина до 3,5 м) и тигровых змей, похожих на гадюк акантофисов и др. Считается, что у тигровой змеи наиболее сильный яд среди всех наземных змей.

Крокодилы встречаются только в северной части Австралии.

Из амфибий распространены лишь бесхвостые — жабы, свистуны и квакши. Среди свистунов выделяется эндемичное подсемейство *Craugastoridae*, включающее 56 видов. Квакши, обычно живущие в лесах, имеют в Австралии и пустынных представителей, пользующихся временными водоемами (красная квакша). Австралийская жаба *Chiroleptes platycephalus* обитает в пустынях центральной части материка и отличается своей способностью запасать воду в полости тела и в подкожных полостях. Местные жители используют ее как источник питьевой воды. Единственный вид рода австралийских жаб — *Myobatrachus* живет в терmitниках.

Среди пресноводных рыб Австралии особенно замечательны двоякодышащие и костноязычные, или аравановые. Среди первых известен рогозуб *Neoselatodus forsteri* — представитель эндемичного семейства. Эта крупная рыба (до 175 см и выше 10 кг) населяет медленно текущие реки северо-востока. В засушливые сезоны, когда реки пересыхают, рогозуб поселяется в углублениях дна, где сосредоточивается перегретая гниющая вода, и переходит там к дыханию атмосферным воздухом при помощи единственного легкого. К семейству костноязычных относится склеропагес *Scleropages leichhardti*. Он также способен

ышать атмосферным воздухом, но уже с помощью плавательного пузыря, стенки которого пронизаны кровеносными сосудами. Эти рыбы — тропикополиты.

Исключительно интересны рыбы семейства галаксиевых *Galaxiidae*. Они распространены только в южном полушарии: 24 вида в Австралии и на Тасмании, 20 — в Новой Зеландии, 7 — на юге Южной Америки, 2 вида в Южной Африке; 3 рода эндемичны для области. Причины такого распространения до сих пор не установлены. Некоторые считают это свидетельством прежнего соединения материков, другие — результатом расселения через соленые воды, поскольку многие галаксиевые солевыносливы и могут жить в устьях рек, владающих в море.

Карповых рыб в Нотогее нет.

Беспозвоночные Австралийской области менее роскошны, чем в Юго-Восточной Азии. Великолепные дневные бабочки — кавалеры и другие — встречаются лишь на северо-востоке материка. В ряде районов их полностью затмевают разнообразнейшие моли, которых здесь больше, чем всех европейских бабочек, вместе взятых. Среди насекомых можно отметить и многочисленных муравьев из примитивного подсемейства понерин, обитающих и в Африке, но здесь они представлены наиболее древними видами. К ним относятся муравьи-бульдоги с громадными челюстями и жалом. Знамениты медовые муравьи *Melophorus*, у которых рабочие особи с непомерно раздутыми от сладкой жидкости телами висят на потолке камеры муравейника, сохраняя для остальных запасы сиропа. Термиты сравнительно немногочисленны в данной области. Они делают главным образом подземные жилища. Среди фитофагов обильны прямокрылые, особенно саранчовые.

Вообще энтомофауне Австралийской области присущи наиболее примитивные виды из семейств, которые широко распространены по земному шару. Таковы, например, австралийские жуки-листоеды, жужелицы и др.

Среди дождевых червей особенно интересно семейство мегасколецид *Megascolecidae*. Это настоящие гиганты (до 2,5 м), характеризующиеся чаще всего антибореальным распространением.

Новозеландская область. Эта островная область включает оба крупных острова Новой Зеландии (Северный и Южный), а также ряд мелких островков — Окленд, Кермадек, Чатем и др.

Новая Зеландия — гористая страна, причем горы имеют вид расчлененных хребтов с альпийской зоной, ледниками и озерами. Следы вулканической деятельности проявляются здесь в обилии горячих источников. Климат страны мягкий, осадков много — от 815 до 1090 мм в год. Средняя годовая температура 12—13 °C, минимальные температуры не ниже 5 °C. Основной ландшафт — густой влаголюбивый лес тропического типа, несмотря на то что климат умеренный. Для новозеландских лесов характерно обилие папоротников, в том числе древовидных, достигающих боль-

шой высоты. В лесах растет и южный бук — типичная антибордельная порода. Вдоль восточного берега Южного острова тянется полоса степей.

Фауна области крайне дефектна, что выражается прежде всего в отсутствии наземных млекопитающих (о завезенных видах речь будет идти ниже). Единственный грызун — маорийская крыса, очевидно был завезен мореплавателями маорийцами еще до появления здесь европейцев. Млекопитающие представлены 2 видами летучих мышей: один — из древнего эндемичного семейства футлярокрылов *Mystacidae*, другой — из австралийского рода, недавно вселившийся в местную фауну. Новозеландский футлярокрыл — единственный представитель семейства, ведущий и наземный образ жизни. Питается он насекомыми, а также падалью.

Для Новой Зеландии характерна неповторимая группировка нелетающих птиц. Еще в историческое время здесь жили представители 2 вымерших ныне семейств гигантских моа, достигавшие 3—5 м высоты. Многочисленные полуископаемые остатки позволили реконструировать внешний облик этих птиц. Оказалось, что они близки к казуарам. Из существующих в настоящее время бескрылых птиц назовем киви — представителей эндемичного отряда *Apterygiformes* семейства *Apterygidae*. В отряде 1 род с 3 видами. Киви — птица размером с курицу, у нее зачальные крылья, крошечные глаза и длинный клюв, на конце которого помещаются ноздри (единственный случай в классе птиц). Эти лесные птицы ведут ночной образ жизни, добывая пищу (червей, насекомых) в сырой почве при помощи хорошо развитого обоняния.

Кроме киви, из нелетающих птиц в области живут пастушки рода *Ocydromus*. Они также ведут ночной образ жизни, но питаются плодами. Не летает и знаменитый пастушок такахе *Notornis mantelli* — одна из самых редких птиц Новой Зеландии. Она долгое время считалась вымершей, но заново была «открыта» в 1948 г. Небольшая популяция ее (200—300 экз.) живет сейчас в резервате, такахе занесена в «Международную красную книгу».

Есть в местной фауне 2 нелетающих вида попугаев (так называемые совиные попугаи, или какапо), отличающиеся мягкими перьями. Эти представители эндемичного подсемейства, питающиеся ягодами, пока еще сохранились в густых буковых горных лесах, но уже стоят на грани исчезновения.

Из летающих птиц Новой Зеландии отметим эндемичные семейства новозеландских крапивников *Xenicidae* и гуй *Callidae*, причем первые — плохие летуны. Кроме того, есть эндемичные роды и виды из хищных и сов, кукушек, голубей, зимородков и различных воробьиных.

В фауне рептилий присутствует гаттерия, или туатара, — единственный на земном шаре представитель отряда клювоголовых.

вых *Rhynchocephalia* семейства клинозубых *Sphenodontidae*. Гаттерия — наиболее древнее из современных пресмыкающихся животное, древний реликт Новой Зеландии. У нее есть настоящий теменной глаз, сошниковые зубы, остатки хорды. Живет гаттерия в норах на морском побережье и питается червями и насекомыми. Вид этот строго охраняется, но все же занесен в «Международную красную книгу».

Из других рептилий отметим гекконов (2 эндемичных рода, оба яйцеживородящие) и сцинков. Змей и черепах в Новой Зеландии нет. Амфибии представлены 2—3 видами лягушек из рода *Leiopelma* семейства гладконогих *Leiopeltidae*. Лиопельмы — реликтовые древние животные, эндемики Новой Зеландии. Они отличаются тем, что у них нет перепонок между пальцами, позвонки амфицельные, а ребра сохраняются в течение всей жизни.

Пресноводные рыбы немногочисленны — один вид угря, несколько видов семейств *Retropinnidae* и *Aplochitonidae*, близких к лососям, но встречающихся только в южном полушарии, и уже известные нам галаксииды.

Фауна беспозвоночных довольно бедна. Дождевые черви (настоящие и гигантские) имеют родственников в Австралии и на Мадагаскаре. Скорпионов нет. Насекомых масса, но они маловыразительны. Среди бабочек отсутствуют кавалеры и белянки, но молеобразных много. Жуки представлены главным образом жужелицами и долгоносиками. Термитов всего 3—4 вида. Эндемизм в фауне насекомых развит весьма значительно.

Патагонская, или Голантарктическая, область. В эту область входят территории юга Южной Америки с умеренным климатом (юг Чили и Аргентины, включая Огненную Землю), архипелаг Хуан-Фернандес, Фолклендские (Мальвинские) острова и ряд мелких островных групп, а также отдельные острова, разбросанные в южной части Мирового океана: Кергелен, Крозе, Южная Георгия, Тристан-да-Кунья, остров Амстердам и др. Ботанико-географы выделяют эту область давно, зоogeографы же юг Южной Америки рассматривали как подобласть Неотропики. Между тем исследования последнего времени вскрывают глубокое своеобразие фауны данного региона, что объясняется его геологической историей.

Область очень фрагментарна. Для нее характерно преобладание степных пространств (пампасов), а южнее — полупустынь и даже пустынь. Растительный покров здесь разреженный и состоит из редких дерновин злаков, кустиков кактусов и подушек болакса и азореллы. Холодные высокогорья Кордильер — «пуны» близки по растительности к полупустыням на равнинах. На архипелаге Чилоэ и на Огненной Земле растут влажные леса, состоящие из южного букса.

В фауне Патагонской области встречаются виды,ственные Неотропике (колибри, броненосцы), но число их невелико.

Типичными для области следует считать ценолестовых сумчатых млекопитающих. Южнее других распространен род *Noto-delphis* (до 47° ю. ш.). В Чили и на островах Чилоэ живут представители рода *Dromiciops*. Только в Чили обитают *Rhyncholestes* и *Marmosa*. Эта группа млекопитающих объединяет в себе признаки хищных и растительноядных сумчатых и выделяется в особый подотряд *Coenolestoidea*, эндемичный для данной области. Ценолесты найдены в ископаемом состоянии на территории Патагонии в слоях раннетретичного времени. На крайней южной оконечности материка в настоящее время сумчатых, по-видимому, нет.

Из отряда грызунов в Патагонской области есть не менее своеобразные виды кавий (свинковых), например мара *Dolichotis patagonica*, достигающая 1 м длины, вискачи *Lagostomus* и *Lagidium* из шиншилловых, а также тuco-туко *Ctenomys* из семейства гребнемышиных. Последний населяет территорию от 15° ю. ш. до Огненной Земли. Родина нутрий также находится здесь.

Из птиц следует отметить нанду Дарвина *Rhea pennata*, черношейного лебедя, утку эндемичного рода *Merganetta*, которая близка к новозеландским уткам, ржанку эндемичного рода *Chubbia*, зобатых бегунков *Thinocoridae*.

Рептилии немногочисленны. Это некоторые игуаны (род *Lio-laemus* доходит до Огненной Земли), тейи, примитивные ужеобразные змеи. Из амфибий в Чили обитает ринодерма, а из рыб — галаксииды.

Гораздо богаче в области представлены беспозвоночные. Они включают большое количество своеобразных эндемиков, нередко высокого ранга. О. Л. Крыжановский (1977) приводит характерные примеры относительно распространения ряда жужелиц. Так, для Патагонии эндемичны трибы *Spemacanthini* и *Antarctiini*. Чрезвычайно своеобразно распространение отдельных эндемичных родов: красивые крупные *Seroglossus* имеют ближайших родственников среди голарктических красотелов *Calosoma*, жужелицы трибы *Migadopini* обитают в Патагонии, Новой Зеландии и Австралии, жуки-рогачи из подсемейства *Chiasognathinae* населяют леса Чили, Австралии и юга Африки.

Острова Тристан-да-Кунья вулканического происхождения. Единственными наземными позвоночными здесь являются птицы: 2 эндемичных рода нелетающих пастушков, 1 эндемичный род дрозда, 2 эндемичных рода вьюрков. По мнению специалистов, все эти птицы связаны родством с южноамериканскими (патагонскими) группами.

Фолклендские (Мальвинские) острова отличаются умеренно-холодным климатом и полным отсутствием древесной растительности. Фауна позвоночных здесь очень бедная, амфибий и рептилий вообще нет. Единственный эндемик — громадная лисица — родственна южноамериканским видам рода *Dusicyon*. Несомненно, эти острова были некогда частью Патагонии. В про-

чем, Дарлингтон высказал предположение, что предки фолклендской лисицы достигли архипелага на дрейфующих льдах.

Несмотря на то что острова Субантарктики расположены в приполярной зоне, климат здесь океанический, прохладный и сырой, близкий к климату высокогорий тропической зоны. Древесной растительности нет. Многие растения имеют вид подушек (азорелла на Кергелене и др.). В фауне преобладают морские звери и птицы — королевский и золотоволосый пингвины, буревестники и эндемичное семейство белых ржанок Chionididae, морские слоны — крупные тюлени. Стада последних на Кергелене и Южной Георгии насчитывают до 250 тыс. голов. Сходство растительного и животного мира субантарктических островов достаточно велико для объединения их в одну область.

АНТРОПИЧЕСКОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ФАУНУ ЗЕМНОГО ШАРА

С конца ледникового периода к факторам, определяющим условия существования животных и формирования фауны, добавилась деятельность человека. Начиная с каменного века люди на всем земном шаре не только ограничивают численность популяций отдельных видов — объектов охоты, но и полностью их уничтожают. Д. Фишер (1976) в предисловии к «Международной красной книге» такие примеры приводит.

Плейстоценовая фауна, существовавшая 10 тыс. лет назад, характеризовалась крупными и узкоспециализированными животными, а поэтому была особенно уязвима. В Европе человек разумный появился около 250 тыс. лет назад. Люди развивали охотничье искусство, добывали огонь, овладевали орудиями труда, теснили своих главных соперников — пещерного льва, саблезубого тигра, пещерного медведя — и занимали их убежища. По мере приобретения опыта и совершенствования орудий охоты воздействие человека на животных усиливалось. Примерно 100 тыс. лет назад исчезли лесные слоны и бегемоты, несколько позже — лесные носороги. Гигантский олень сохранился вплоть до железного века. Предки индейцев Северной Америки достигли этого материка не позже 15 тыс. лет назад, когда плейстоценовая фауна уже была сформирована, и есть доказательства, что они охотились с примитивным оружием — дротиками — на американского мастодонта, гигантскую ламу, колумбийского мамонта. То же происходило и на других материках. В результате только в Африке сохранилась плейстоценовая фауна.

Люди каменного века сталкивались с последствиями собственного «плейстоценового перепромысла» и вырабатывали различные охотничьи законы, правила раздела добычи, системы запретов, то есть учились жить в гармонии с природой.

Переход к скотоводству, а затем и земледелию не исключал охоты, но она уже не была главным средством к существованию.

Новая деятельность человека (раскорчевка лесов, распашка земель, выпас скота) вызывала изменение среды обитания. Возействие на животный мир планеты становилось все более разрушительным. Если первоначально оно было локальным, то после великих географических открытий и путешествий европейских мореплавателей (XV—XVI вв.) постепенно превращалось в глобальное.

Развитие капитализма, захват колоний и беспощадная эксплуатация природных ресурсов распространили влияние оснащенного техникой человека на самые отдаленные уголки планеты. Можно сказать, что человек стал важнейшим фактором, действующим как прямо (истребляя одни виды и расселяя другие), так и опосредованно — через изменение условий их обитания. Косвенное влияние по масштабам и результатам стало доминирующим. В целом антропическое воздействие носит двойственный характер — положительный и отрицательный.

Прямое влияние человека на фауну земного шара привело к уничтожению ряда животных как видов. По данным Б. Гржимека (1977), за последние 400 лет уничтожено 130 видов млекопитающих и птиц, из них 76 — уже после первой мировой войны. Еще 550 видов находятся на грани полного истребления.

По данным Н. А. Гладкова, А. В. Михеева и В. М. Галушкина (1975), до 1800 г. вымерло 33 вида млекопитающих и 30 видов птиц. С 1801 по 1850 г. вымерло соответственно 2 и 20 видов, с 1851 по 1900—31 и 50, а с 1901 по 1950 г.— 40 видов млекопитающих и 150 видов и подвидов птиц. Помимо полного исчезновения видов, широкий размах принял частичное вымирание, иначе говоря, исчезновение их в отдельных странах и регионах. С точки зрения зоогеографии, это не что иное, как сокращение и фрагментация ареалов. Те же авторы приводят и конкретные примеры. Например, в Австралии исчезло 7 видов кенгуру, а в одном только австралийском штате Новый Южный Уэльс из 52 видов сумчатых 11 вымерло под влиянием выпаса овец и прямого уничтожения. В штате Алабама (США) исчезло 3 вида змей, а Луизиана — 4 вида лягушек вследствие применения ядохимикатов. В дарвиновское время на Кавказе под воздействием человека вымерло 9 видов зверей и среди них лев, дикий бык-тур, гепард, бобр, лось, зубр и тигр.

Скорость вымирания видов животных пропорциональна скости и глубине изменений, вносимых человеком в природу. При грубом вторжении людей природа претерпевает быстрые и глубокие изменения. Это видно на примере перемен в животном мире Австралии, Африки и Северной Америки. В то же время фауна Европы и Азии пострадала значительно меньше и именно из-за того, что процесс антропического воздействия начался давно, а вызванные им изменения природы происходили медленно. Животные, теснимые человеком, находили себе новые убежища и постепенно приспособливались к новым условиям.

Что же касается островных фаун, то здесь дело обстояло совсем иначе. Н. А. Гладков (1959) приводит следующие данные. На Гавайских островах вымерло 26 форм птиц, или 60 % всей их фауны. На островах Лусон и Мидуэй (Филиппины) из местных видов исчезло 3, т. е. 60 %, а на Маскаренских островах из 28 местных видов вымерло 24, или 86 %. Это наиболее высокий процент исчезнувших видов в мире.

В ряде случаев точная датировка исчезновения и его причины для многих видов устанавливаются с трудом. Но часто причины и время исчезновения известны. Приведем только наиболее характерные примеры.

Европейская степная дикая лошадь — тарпан в прошлом была очень многочисленной в степях юго-восточной Европы. В определенной мере и сама степная растительность сформировалась под воздействием громадных стад диких копытных, в том числе и тарпана. Однако повсеместная охота на него из-за мяса, но главным образом распашка степей привели к тому, что популяции этого вида неуклонно уменьшались по численности и в конце концов исчезли. В восточной Европе тарпан окончательно исчез в первые десятилетия XIX в., а в южнорусских степях его табуны встречались еще в 30-х годах, отдельные же группы можно было видеть в 60-е годы, но к концу столетия и они исчезли. Последний тарпан на территории нашей страны был убит в 1878 г.

Дикий бык-тур, родоначальник европейского домашнего рогатого скота, в доисторические времена был обычным животным Европы, Сибири, Малой Азии и Северной Африки. В результате охоты на него, а также вырубки лесов и других перемен в ландшафтах тур постепенно вытеснялся из большей части своего ареала и к XV в. сохранился только в Польше и России. Но уже в начале XVI в. он стал редким видом и содержался только в загонах и лесных охраняемых участках в бассейнах Вислы и Буга. Точно известно, что последний экземпляр тура погиб в 1627 г.

Зебра квагга, южный подвид одного из африканских видов зебр, в начале XIX в. была обычным животным Южной Африки. Она отличалась от остальных зебр наличием полос только на морде и шее. Когда началось освоение территории под сельскохозяйственные культуры, местные жители — европейские поселенцы (буры) принялись истреблять крупных животных. Жертвой стала и квагга. Ее в массе отстреливали, но использовали главным образом шкуры, которые шли на экспорт или на изготовление мешков под зерно. На большей части своего ареала квагга была уничтожена за какие-нибудь 50 лет, а последние экземпляры исчезли к 1880 г.

Не менее плачевна и судьба некоторых птиц, бывших ранее обычными, но в настоящее время от них остались только музейные чучела.

Бескрылая гагарка — крупная нелетающая птица, в прошлом

населявшая скалистые побережья и острова северной Атлантики. Как объект охоты гагарка была известна с доисторических времен. О численности популяций этой птицы можно судить по тому, что нередко целые суда загружались ее мясом и яйцами. В результате хищнической охоты численность бескрылой гагарки начала резко убывать к началу XVII в., а в 1844 г. у берегов Исландии была убита последняя пара.

Странствующий голубь еще в первой половине XIX в. был одной из самых массовых птиц Северной Америки. По данным американских орнитологов, в штате Висконсин на площади в 2200 кв. км гнездилось около 136 млн птиц. В 1810 г. только одна из колоний насчитывала более 2 млн особей. Пока охотой на голубей ради пищи занимались индейцы, численность их не уменьшалась, так как изымалась только небольшая часть популяции. Положение резко изменилось после прибытия европейских переселенцев, имевших огнестрельное оружие. Голубей начали убивать не только ради мяса, но и как вредителей полей. Размах истребления виден из одного только факта, что в штате Мичиган (США) за один лишь сезон было убито 1,5 млн этих птиц. Таким образом, сокращение ареала странствующего голубя и уменьшение плотности его популяций — прямое следствие истребления. Уже в 80-х годах XIX в. отмечалось резкое уменьшение численности голубей, а к 90-м годам они встречались крайне редко. В настоящее время ни одного экземпляра странствующего голубя не осталось ни в природе, ни в зоопарках мира.

Вообще размах прямого уничтожения некоторых видов животных в Северной Америке в прошлом превосходит всякое воображение. Весьма показательна в этом отношении история бизонов.

В Северной Америке ко времени появления европейцев насчитывалось не менее 60 млн бизонов — ближайших родственников европейского зубра. С ними было связано все существование индейцев: мясо бизонов служило пищей, шкуры шли на одежду и своеобразные палатки — вигвамы; бизоны жили служили нитками. У многих племен бизон был тотемом. В конце 30-х годов прошлого века началось истребление его переселенцами. Только в 1877 г. было убито 100 тыс. бизонов, а к 1889 г. южная популяция их полностью исчезла. В США специальные отряды стрелков ежегодно убивали примерно 2,5 млн бизонов, главным образом для того, чтобы обречь на голодную смерть индейские племена и заставить их покинуть родные земли. В результате от многомиллионных стад в США и Канаде осталось меньше тысячи голов. Лишь в 1905 г. было организовано общество по спасению бизонов. Сейчас они охраняются, и учет, проведенный в 1968 г., показал, что количество их увеличилось до 14 тыс.

В Азии полностью истреблена дикая популяция оленя милу (сохранился пока только в зоопарках), сведены до минимума

ногого количества азиатский лев, островные виды носорогов, дикий двугорбый верблюд, иранская лань. Из птиц исчезли аравийский страус и некоторые виды фазанов, а многие другие представлены столь малым числом особей, что шансов на их выживание в природе крайне мало.

На Африканском материке особенно пострадали крупные представители копытных и хищных. Эти животные беспощадно уничтожались приезжими охотниками. Ежегодно за границу увозились десятки тысяч шкур жирафов, зебр, буйволов и львов, не говоря уже о бивнях слонов. В 30-х годах нашего столетия были уничтожены сотни тысяч (по 20—30 тыс. ежегодно) крупных зверей с целью ликвидации сонной бллезни в Южной Африке. Однако, как и следовало ожидать, переносчики возбудителя этой болезни — муhi це-це — стали питаться кровью других животных (в том числе птиц и мелких зверьков), и варварская операция закончилась крахом. Массовое истребление животных в Африке производилось также для того, чтобы на освободившихся местах заложить плантации. После второй мировой войны по этой причине погибли тысячи жирафов, буйволов, носорогов и антилоп. Много животных гибнет в настоящее время от рук браконьеров.

Фауна Южной Америки — одна из самых оригинальных и богатых на земном шаре. Тем не менее и на этом материке хищническое истребление животных привело к сокращению ареалов многих видов. Стала очень редкой шиншилла, обладающая ценным мехом. Уменьшилась численность кошек — ягуара, оцелота, онциллы, добываемых из-за капризной моды на дамские манто из кошачьего меха. За один только 1967 г. через таможни США прошло 115 458 шкур оцелота. Истребляется гигантская выдра, за шкуру которой платят огромные суммы. Если в 40-х годах из Перу в США вывозилось до 2 тыс. шкур ежегодно, то в 60-е годы это число снизилось до 500. Резко сократилось количество лам — викуний и гуанако. Истребление коснулось очкового медведя, гривистого волка и других зверей. Исчезают южно-американские кайманы, из кожи которых делают обувь и сумки. Ставятся редкими роскошными попугаи.

В Австралии обитают самые примитивные и архаичные млекопитающие земного шара. Фауна этого материка является в сущности островной и так же уязвима, как и любая островная фауна. Потери здесь невосполнимы. К началу колонизации Австралии целый ряд животных был уже истреблен. Наиболее известна история сумчатого волка. На материке он исчез еще до появления европейцев, но на острове Тасмания всего лишь столетие назад животных было еще много. Так как сумчатому волку приписывали истребление овец, его уничтожали любыми средствами. С 1888 по 1914 г. правительство выплачивало премии за каждого убитого зверя, что привело к гибели более 3 тыс. особей. Теперь же за его убийство взимается огромный штраф. Однако после

1961 г. сумчатый волк не регистрируется. Истреблено полностью 4 вида кенгуру; путем больших усилий удалось спасти коалу, уничтожается также дикая собака динго, а из птиц — клинохвостый орел.

Крайне неблагоприятно сложилась и судьба многих животных на других островах. Полностью уничтожены громадные нелетающие птицы моа на Новой Зеландии; дронт и отшельник (солитер) — на Маскаренских островах. Безжалостно истреблялись слоновые черепахи Галапагосских островов. Съедобное мясо их вывозили десятками тонн. В настоящее время они сохранились в очень небольшом количестве и охраняются законом.

Значительно позже началась эксплуатация животных ресурсов Мирового океана. Китобойный промысел нанес океанской фауне трудно восполнимый ущерб. Некоторые виды китов практически уничтожены, популяции других стали настолько малочисленными, что охота на них оказалась уже нерентабельной. Первые китобои выходили в прибрежные части океана на небольших лодках и охотились с помощью ручных гарпунов. Уже в IX в. баски вели промысел южных китов. В XVII в. не осталось китов в гренландских водах, а в начале XVIII в. хищническая охота англичан, голландцев и датчан привела к исчезновению китов у Шпицбергена. После 1865 г. американцы на китобойных судах вели широкий промысел гладких китов и кашалотов ради китового жира и спермацета. Промысел велся круглый год без ограничения. В 60-е годы XIX в. пущечный гарпун стали начинять взрывчаткой, что ознаменовало начало последнего века китобойного промысла. Под угрозой оказались такие гиганты, как синий кит и финвал, которых до сих пор спасала их величина.

С 1904 г. ведется промысел китов в Антарктике. С 1923 г. норвежцы стали строить плавучие фабрики — суда, которые принимали на борт и полностью перерабатывали туши, доставленные легкими судами-китобойцами. Уже в 70-е годы XX в. в мире было более 250 таких судов, что обеспечило китобоям флотилиям возможность длительного автономного плавания. В результате только за 30 лет мировая популяция синих китов уменьшилась в 100 раз — до 1 тыс. голов. С 60-х годов началась интенсивная добыча полосатиков. В результате всего этого в северных водах Мирового океана синий кит, горбач, финвал и кашалот стали вымирающими видами. Пример с китами показывает, что даже виды с космополитными ареалами и высокой численностью в прошлом при интенсивном уничтожении могут исчезать. Но если киты еще имеют шансы сохраниться в Мировом океане как зоологические виды, то другие морские млекопитающие могут вообще исчезнуть без следа, как это произошло всего за 27 лет с морской, или стеллеровой, коровой у Командорских островов.

Прямое воздействие человека на животный мир выражается в образовании искусственных ареалов путем случайного, не-

умышленного или, наоборот, планомерного завоза животных в новые районы.

Случайный завоз возможен с морским и сухопутным транспортом. К днищам кораблей прикрепляется и разносится масса морских животных. Таким образом в Черном море появился новый вид усоногих раков — американский морской жолудь. Из дальневосточных вод в Балтику попал китайский мохнатый краб.

Используя транспортные средства, переселяются сухопутные животные — спутники человека — тараканы, комары, москиты и др. С посадочным материалом неумышленно были развезены по свету многие насекомые-вредители — филлоксера, щитовки, жуки и т. д. Общеизвестны примеры широкого «ассортимента» случайно завезенных животных в крупные морские порты.

Не удивительно, что легко расселяющиеся с помощью человека животные нередко имеют космополитное распространение. Они составляют наиболее молодой слой местных фаун.

Все большее значение приобретает сознательный завоз животных в различные страны. Теперь уже трудно перечислить акклиматизированные виды зверей, птиц, рыб, моллюсков и насекомых. Из Южной Америки в Европу завезли нутрию. Сейчас она стала обычным видом в Средней Европе и у нас в СССР. Прекрасно прижился дикий европейский кролик в Австралии. В Новой Зеландии почти половину фауны составляют интродуцированные виды.

При описании островных фаун уже упоминалось о том, что они имеют дефектную структуру и во многих случаях открыты для вселения новых видов. Прекрасный пример роли человека как фактора, содействующего изменению фаун и расширению ареалов ряда видов, демонстрирует новозеландская биота. По данным Ч. Элтона (1960), на Новой Зеландии прижился 31 новый вид птиц и 34 вида млекопитающих, завезенных из Европы, Азии, Австралии, Америки и Полинезии. Остров, не имевший до колонизации сначала полинезийцами, а затем европейцами ни одного вида млекопитающих, получил их в большом количестве. Среди них еж, горностай, хорек, ласка, европейская собака, кошка, черная и серая крысы, мышь, кролик, заяц, серна — из Европы; тар, олени аксис, замбар и сика — из Азии; американский лось, вапити, виргинский олень и мазам — из Америки; опоссум и кенгуру валаби — из Австралии. Кроме того, были завезены многие виды птиц. Так, из Европы интродуцировали диких гусей, крякв, певчих дроздов, грача, зяблика, щегла и даже домового воробья; из Индии — павлина, из Австралии — белого какаду, черного лебедя, один вид попугаев, из Америки — виргинского перепела, калифорнийскую куропатку и канадскую казарку.

Согласно данным А. А. Насимовича (1961), всего было переселено 150 видов зверей из 9 отрядов, главным образом парнокопытных (49 видов), грызунов (36 видов) и хищных (34 вида).

Из беспозвоночных очень интенсивно завозили насекомых с целью борьбы с вредителями и сорняками. Так, в Канаду с 1910 по 1955 г. для борьбы с 68 видами вредных насекомых было переселено около 1 млрд особей хищных и паразитических насекомых, относящихся к 220 видам. В фауну юга европейской части СССР совсем недавно вошел амброзиевый листоед — жук, завезенный из Канады для уничтожения карантинного сорняка американского происхождения — амброзии.

Обогащается также морская и пресноводная фауна благодаря завозу ценных видов рыб, ракообразных и моллюсков. К примеру, в Европу завезли американскую радужную форель, а в реки Северной Америки — европейскую форель. Черноморская кефаль переселена в Каспийское море вместе со своими кормовыми объектами — червями и моллюсками. Дальневосточные лососи успешно прижились у берегов Европы, т. е. в Атлантике.

К сожалению, переселение животных не всегда проводилось с учетом их экологии. Это нередко оканчивалось вытеснением местных видов пришельцами, особенно на островах. Сильно пострадала оригинальная фауна Новой Зеландии, Австралии, островов Карибского моря, где более конкурентоспособные обитатели Европы и Северной Америки вытеснили примитивных абorigенов, имевших сходные экологические ниши.

Косвенное воздействие человека на фауну земного шара особенно проявляется в наше время. Сводится оно к нарушению привычных, сложившихся в течение истории вида экологических связей со средой (пищевых, территориальных, биоценотических).

Вырубка лесных массивов, распашка целинных земель, постройка населенных пунктов, введение в круговорот веществ на Земле отходов промышленного производства — основные факторы косвенного антропического влияния.

Сплошная вырубка лесов практиковалась еще в доисторические времена как в Европе, так и на Ближнем Востоке. В результате лесной фауне нанесен невосполнимый ущерб — многие виды исчезли навсегда, ареалы других фрагментировались, площадь, занимаемая животными, становилась меньше, что лишило их нормальных условий существования и приводило к вымиранию изолированных популяций. Из-за вырубки лесов в Европе и Северной Америке исчезли медведи, олени, белки, дятлы, огромное количество видов лесных беспозвоночных. Сокращение лесных массивов в тропической зоне земного шара угрожает гибелю тысячам видов, которые не могут жить вне леса. В первую очередь это лемуры, лесные виды обезьян, азиатские фазаны, вест-индские попугаи, африканские турако, американские туканы. По существу речь идет о лесной фауне тропиков в целом.

Распашка целинных степей в Европе и Азии, прерий в Северной Америке настолько изменила облик животного мира этих районов, что о существовании в наше время коренной степной фауны говорить уже не приходится. Уменьшается площадь бо-

лот, а вместе с ними исчезают болотные и околоводные птицы. Сокращение ареала белого и черного аиста в Европе вызвано именно этой причиной.

Вторая половина XX в. принесла животному миру земного шара еще большую опасность. Имеется в виду загрязнение биосферы химическими веществами — отходами промышленного производства, пестицидами, детергентами, радиоактивными соединениями и др. Эти вещества особенно опасны для животных, так как последние являются конечными звенями пищевых цепей.

Особенно страдают от загрязнения обитатели рек, озер и морей. К примеру, на американском побережье Атлантики в 1963 г. по этой причине в реке Потомак погибло 9 млн рыб. Участок океана в 50 кв. км около Нью-Йорка называют мертвым морем, потому что все живое в нем погибло. Нефтяное загрязнение Мирового океана достигло огромных размеров. Особенно страдают от него уникальные биоценозы коралловых рифов.

Подобных примеров, к сожалению, немало, и перечислять их нет необходимости, однако следует сказать, что нарушение экологических законов приводит к кризисным ситуациям в биосфере, от которых в конечном счете страдает все человечество.

Число непрестанно исчезающих видов не уменьшается, о чем свидетельствует «Международная красная книга». На 1 января 1972 г. в ней насчитывалось 236 видов зверей, 287 видов птиц, 155 видов амфибий и рептилий, многие виды рыб. Внесение вида в «Красную книгу» — сигнал опасности и одновременно призыв к спасению животного. В СССР также создана «Красная книга» (1984), где числятся 94 вида и подвида млекопитающих, 80 видов птиц, 37 видов пресмыкающихся, 9 видов земноводных и 9 видов рыб.

Сохранение животного мира — неотложная проблема, которая должна решаться в глобальном масштабе. Пока она довольно успешно разрешена лишь в отдельных странах. Животный мир можно сохранить только в его естественном окружении. С этой целью создаются заповедники. Первые охраняемые «парки» известны еще из глубокой древности. Л. К. Шапошников (1969) приводит сведения о 720 заповедниках, национальных парках и других охраняемых участках, существовавших к началу 70-х годов нашего века. Число их увеличивается. В СССР в этом направлении принят ряд государственных актов, начиная с декрета об охране памятников природы, подписанного в 1921 г. В. И. Лениным. В результате своевременно проведенных мероприятий в Советском Союзе численность редких видов животных неуклонно растет. Так, количество соболя к 1940 г. увеличилось в 12 раз, бобра к 1962 г. — в 150, лося к 1950 г. — в 3, а сайгака к 1951 г. — в 1000 раз. Однако обеспечить существование на земном шаре всего разнообразия живых организмов может только рациональное природопользование.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная

- Бобринский Н. А., Гладков Н. А.* География животных. 2-е изд. М., 1961.
- Воронов А. Г.* Биогеография с основами экологии. 2-е изд. М., 1987.
- Воронов А. Г., Дроздов Н. Н., Мяло Е. Г.* Биогеография мира. М., 1985.
- Гептнер В. Г.* Общая зоогеография. М., 1936.
- Дарлингтон Ф.* Зоогеография: Пер. с англ./Под. ред. Н. А. Гладкова. М., 1966.
- Пузанов И. И.* Зоогеография. М., 1938.

Дополнительная

- Зедлаг У.* Животный мир Земли: Пер. с нем./Под ред. В. Г. Гептиера. М., 1975.
- Наумов Г. В.* Краткая история биогеографии. М., 1963.
- Нейл У.* География жизни: Пер. с англ./Под ред. Т. Б. Вернандер, А. Г. Воронова. М., 1973.
- Старобогатов Я. И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л., 1970.
- Чернов Ю. И.* Природная зональность и животный мир суши. М., 1975.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

- Абиссаль 39, 42
Автохтоны 139
Адаптивная радиация 132, 142, 148,
 150, 160
Азональный 76
Аллопатрия 95
Аллохтоны 139
Амфиареалы 87
Амфибореальность 22, 92, 199
Анадромные рыбы 111
Анемохория 117, 118
Антрапохория 121
Ареал 6, 70
 — гнездовой 115
 — дизъюнктивный 85
 — космополитный 79
 — полирегиональный 79
 — региональный 79
 — сплошной 85
Ареалография 8, 70
Арктоальпийский разрыв ареала 90
Арктотретичные элементы фауны 172
Астеносфера 183
- Б**енталь 38, 44
Бентос 38, 39
Биогеография 6, 25
Биогеоценоз 30
Биосфера 6, 28
Биотоп 30
Биохория 119
Биоценоз 30
Биполярность 22, 92, 202
Бореомонтанный разрыв ареала 90
Вагильность 98
Викариант систематический 87, 88, 96,
 126
 — экологический 96
- Галофил 55
Геозоология 8
Гигрофил 49
Гидрохория 117, 118
Гомойотермный 51
Гондвана 180, 184, 187
Границы реликтовые 97
- Диадромные рыбы 111
Дизъюнкции 85
 — арктоальпийские 90
 — бореомонтанные 90
 — ледниковые 91
 — материковые 85
 — океанические 91
- Залеты 107
Зоохорон 190
- И**золяты 142
Изоморфизм географический 53
Интраzonальность 76
- К**айнозой 165, 167
Катадромные рыбы 111
Квартер 169
Кольцевое перекрывание ареалов 127
Консервативные виды 146
Континентальные острова 155
Ксерофил 49
- Л**авразия 180, 184
Латераль 44
Лимитирующий фактор 32
Лимналь 44
Лимнофил 44
Линия Вебера 228
 — Иогансена 255
 — Уоллеса 228

- Литораль 39, 41, 195
Ловчий угол острова 162, 163
- Миграции сезонные 110
Монофагия 55
- Нейстон 38
Нектон 38
Неоэндемик 143
- Область обитания 70
— странствий 70
- Океанические дизъюнкции ареалов 91
— острова 155, 157
- Очаг видового разнообразия 128
- Палеоэндемик 143
Пелагиаль 38, 44, 204
Периферийные архипелаги 156
- Планктон 38
Плейстон 38
Плейстоцен 170
Пойкилтермный 51
Правило Аллена 53
— Бергманна 52
— Глогера 53
Преграды физические 99
— экологические 99
Прогрессивные виды 145
Профундаль 44
- Расселение активное 98, 107
— пассивное 98, 117
- Реликтовый эндемик 143
Реликты 42, 146, 175
— ледниковые 91
- Реофил 44
Рефугиумы 172, 175
- Симпатрия 95
Синператы 193
Стенобатный 34
Стенобионтный 32
Стеногалинный 32, 43
Стеноксибионтный 43
Стенотермный 32
Стенофаг 32, 55
Субэндемик 143
- Теория Виллиса 79
— мобилизма 180
— мостов суши 177
— оттеснения 179
— равновесия 162
— фиксизма 178
- Термофил 51
Троглобионт 68
- Фауна 6, 136
Фаунистика 8
Фаунистические комплексы 147
— элементы 139, 147, 153
Фауногенез 148, 151
Фотофильный 54
- Хорология 69
- Центры происхождения 131, 132
— распространения 128
- Циклы расселения 133, 175
Циркумареалы 92
- Эврибионтный 32
Экспансии 107, 146
Экстразональный 76
Эндемик 78, 142
Эндемики реликтовые 143

ОГЛАВЛЕНИЕ

От автора	3
1. ВВЕДЕНИЕ	
Краткие сведения о зоогеографии	6
Основные разделы зоогеографии	7
Связи зоогеографии с другими науками	8
Цели и задачи зоогеографии	10
Очерк развития зоогеографии	11
2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЗООГЕОГРАФИИ	
Биосфера	28
Факторы среды. Экологическая толерантность животных	31
Условия существования и распространения животных в море	33
Условия существования и распространения животных в пресных водах	42
Условия существования и распространения наземных животных	49
3. ХОРОЛОГИЯ	
Ареал	70
Расселение животных	97
Центр распределения и происхождения видов	128
4. УЧЕНИЕ О ФАУНЕ	
Понятие о фауне	136
Структура фауны	138
Сравнительный анализ фаун	140
Эндемизм	142
Возраст фауны	144
Фаунистические элементы и комплексы	146
Генезис фауны	148
Островные фауны	155
Происхождение и эволюция фауны Земли	164
Происхождение и эволюция основных материковых фаун	176
5. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЗООГЕОГРАФИЯ	
Принципы и методы зоогеографического районирования	190
Зоогеографическое деление Мирового океана	195
Краткая характеристика	195
Фаунистическое расчленение лitorали	195
Тропический регион	195
Бореальный регион	198
Антибореальный регион	201
Фаунистическое расчленение пелагали	204
Тропический регион	204
	317

Бореальный регион	206
Антибореальный регион	208
Зоогеографическое районирование континентальных водоемов	208
Зоогеографическое деление суши	214
Краткая характеристика	214
Царство Палеогея	216
Царство Арктогея	240
Палеарктическое подцарство	241
Неарктическое подцарство	276
Царство Неогея	286
Царство Нотогея	296
Антропическое воздействие на фауну земного шара	305
<i>Рекомендуемая литература</i>	314
<i>Указатель терминов</i>	315

Учебное издание

Лопатин Игорь Константинович

ЗООГЕОГРАФИЯ

Редактор Л. В. Харитонович
Художник О. И. Романцов

Художественный редактор В. И. Шелк
Технический редактор Г. М. Романчук
Корректор Р. К. Логинова

ИБ № 2720

Сдано в набор 15.06.88. Подписано в печать 28.11.88. АТ
12717. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага кн.-журн. Гарнитура лите-
ратурная. Высокая печать. Усл. печ. л. 20+1 п. л. цвет-
ных вкладок. Усл. кр.-отт. 24. Уч.-изд. л. 22,7. Тираж
9500 экз. Заказ 1526. Цена 1 р. 20 к.

Издательство «Вышэйшая школа» Государственного комитета
БССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговы-
ли. 220048, Минск, проспект Машерова, 11.

Минский ордена Трудового Красного Знамени полиграфком-
бинат МППО им. Я. Коласа. 220005. Минск, ул. Красная, 23.

Лопатин И. К.

Л77 Зоогеография: Учеб. для ун-тов.— 2-е изд., перераб. и доп.— Мн.: Выш. шк., 1989.—318 с. [16] л. ил.: ил.

ISBN 5-339-00144-X.

Рассматриваются основные направления современной зоогеографии, ее экологические и исторические основы. Главное внимание уделяется учению об ареалах и фауне. Излагаются принципы и методы зоогеографического районирования. Описывается животный мир фаунистических областей земного шара. Отмечается роль зоогеографии в решении практических задач освоения, рационального использования и охраны животного мира. Первое издание вышло (1980 г.) под заглавием «Основы зоогеографии».

Предназначается для студентов биологических и географических специальностей университетов.

Л 1805040900—150 12--89
М 304(03)—89

ББК 28.68я73