



ОСНОВНЫЕ БИОМЫ СУШИ ЗЕМНОГО ШАРА

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ

РУМЯНЦЕВ Д. Е.

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ «МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н.Э. БАУМАНА» (НАЦИОНАЛЬНЫЙ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ), МЫТИЩИНСКИЙ ФИЛИАЛ

ОСНОВНЫЕ БИОМЫ СУШИ ЗЕМНОГО ШАРА

Румянцев Д. Е.

Учебно-методическое пособие

Москва
2021

УДК 581.8

ББК 28.56

О-75

Рецензент:

Таранец И.П. - кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Научно-учебного музея землеведения МГУ имени М.В. Ломоносова

Автор

Румянцев Д. Е. – доктор биологических наук, профессор, кафедра ЛТ2 лесоводство, экология и защита леса Мытищинского филиала МГТУ им. Н.Э. Баумана

ОСНОВНЫЕ БИОМЫ СУШИ ЗЕМНОГО ШАРА [Электронный ресурс]: учебное пособие – Эл. изд. - Электрон. Текстовые дан. (1 файл pdf: 83 с.). - Румянцев Д. Е. 2021. – Режим доступа: <http://scipro.ru/conf/biomes.pdf>. Сист. требования: Adobe Reader; экран 10". DOI 10.54092/9781794803572

ISBN 978-1-7948-0357-2

Изложены основные сведения о биомах суши Земного шара. Рассматриваются их основные характеристики. Более пристальное внимание уделено природной зональности на территории России. Отдельное внимание уделено биому тропических лесов и его биосферной роли. Для бакалавров направления подготовки 35.03.01 «Лесное дело», направленность подготовки «Лесоводство и защита леса», «Лесовосстановление и лесоразведение», «Лесоустройство и лесоуправление», «Охрана лесов и природных ландшафтов от пожаров». Для бакалавров направления подготовки «Экология и природопользование». Для аспирантов направления подготовки 06.06.01 «Биологические науки» направленность подготовки «Экология (в лесном хозяйстве)».

ISBN 978-1-7948-0357-2



© Румянцев Д. Е. 2021
© МГТУ им. Н.Э. Баумана, 2021
© Оформление: издательство НОО Профессиональная наука, 2021

Содержание

<i>Введение</i>	5
1. Арктическая пустыня	7
2. Тундра.....	10
3. Лесотундра	17
4. Тайга.....	19
5. Широколиственные леса и смешанные леса.....	27
6. Степь и степеобразные биомы	37
7. Лесостепные зоны	50
8. Саванны.....	53
9. Жестколистные вечнозеленые леса	57
10. Пустыни и полупустыни.....	59
11. Тропический лес	68
<i>Библиографический список</i>	77
<i>Перечень примерных вопросов к зачету</i>	79
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	80

Введение

Ключевая характеристика, позволяющая разграничивать и узнавать наземные биомы – это жизненная форма растений (травы, кустарники, листопадные деревья, хвойные деревья и т. д.) формирующей растительность климатического климакса. Так, климаксовая растительность степного биома (злаковника) – злаки, хотя в разных частях биома и на разных континентах могут произрастать разные виды злаков.

Подвижные животные, для которых Шелфорд предложил термин "пермеанты", связывают между собой различные ярусы и стадии развития растительности. Птицы, млекопитающие, рептилии и многие насекомые свободно передвигаются между подсистемами и между развивающимися и зрелыми стадиями растительности, а перелетные птицы в определенные сезоны – между биомами разных континентов. Во многих случаях жизненные циклы и поведение животных в разные сезоны организованы так, что данный вид будет занимать несколько часто совершенно различных типов растительности. На рисунке приведена схематическая карта основных биомов Земного шара.

Среди основных биомов только тундра и северные хвойные леса тянутся более или менее непрерывно вокруг всего земного шара. Другие сравнимые биомы (например, степи умеренной зоны или тропический дождевой лес) занимают изолированные пространства, следовательно, можно ожидать, что в них обитают экологически эквивалентные, но неродственные виды. Распределение главных биомов сходно с распределением основных типов почв, но не тождественно ему.

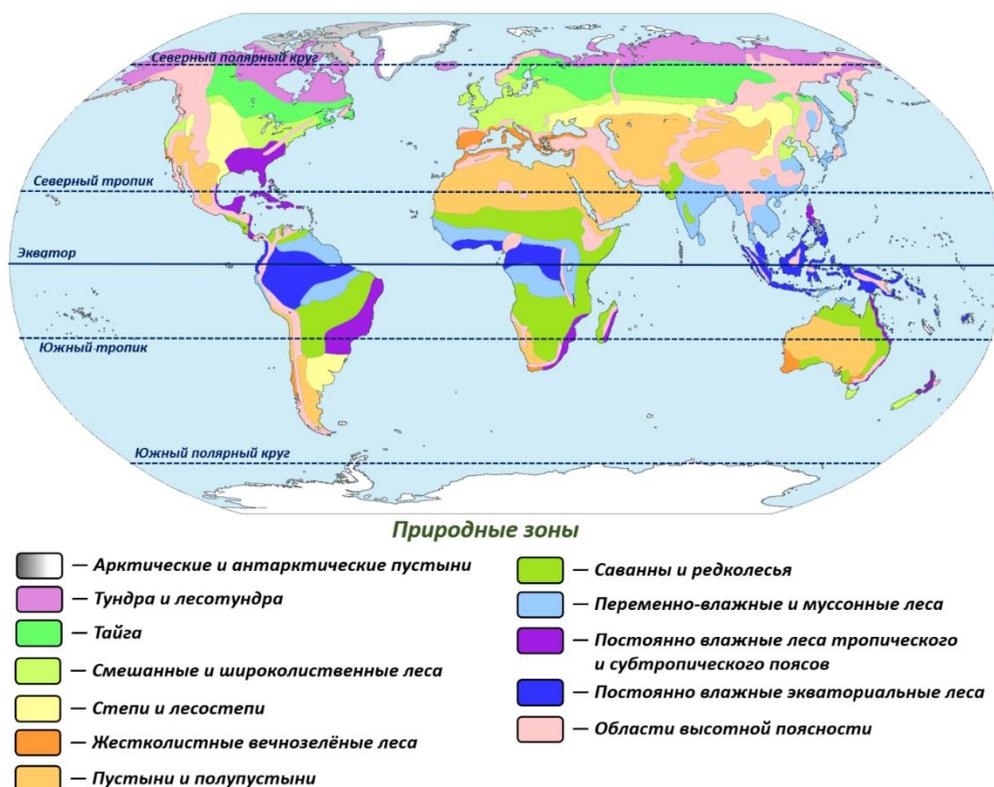


Рисунок 1. Схема расположения основных биомов Земного шара



Рисунок 2. Климаграммы шести основных биомов по среднегодовым температурам и среднегодовому количеству осадков (по Одум, 1986)

1. Арктическая пустыня

Это самая северная природная зона суши, в пределах арктического пояса. Охватывает большую часть Гренландии и островов Северного Ледовитого океана, а также северной окраины материковой суши с многолетне мёрзлыми породами. Радиационный баланс в арктических пустынях круглый год близок к нулю. Лето короткое и очень холодное. Средняя температура июля не выше +4°C. Зимой температура чаще опускается до -40...- 50°C, бывают сильные ветры, много дней с пургой и туманами; 85% территории зоны покрыто ледниками. Разреженный растительный покров состоит из мхов, лишайников, водорослей и редких цветковых растений. Полярно-пустынные почвы очень маломощны. Как правило сверху лежит слой торфа (1-3 см). Значительное испарение за длинный полярный день (около 150 суток) и сухой воздух приводят к формированию солончаковых разновидностей полярно-пустынных почв. Животный мир в арктической зоне беден, так как продуктивность растительной массы очень невелика. На островах обитают песцы и белый медведь. На скалистых берегах островов находятся большие колонии морских птиц: гагарок, чаек, чистиков, тупиков, кайр, моевок и др.



Рисунок 3. Белый медведь – хищник, формирующий вершину пищевой пирамиды в зоне арктических пустынь (материалы заповедника остров Врангеля)



Рисунок 4. Песец (материалы заповедника Таймырский)



Рисунок 5. Морж-самец (материалы заповедника остров Врангеля)

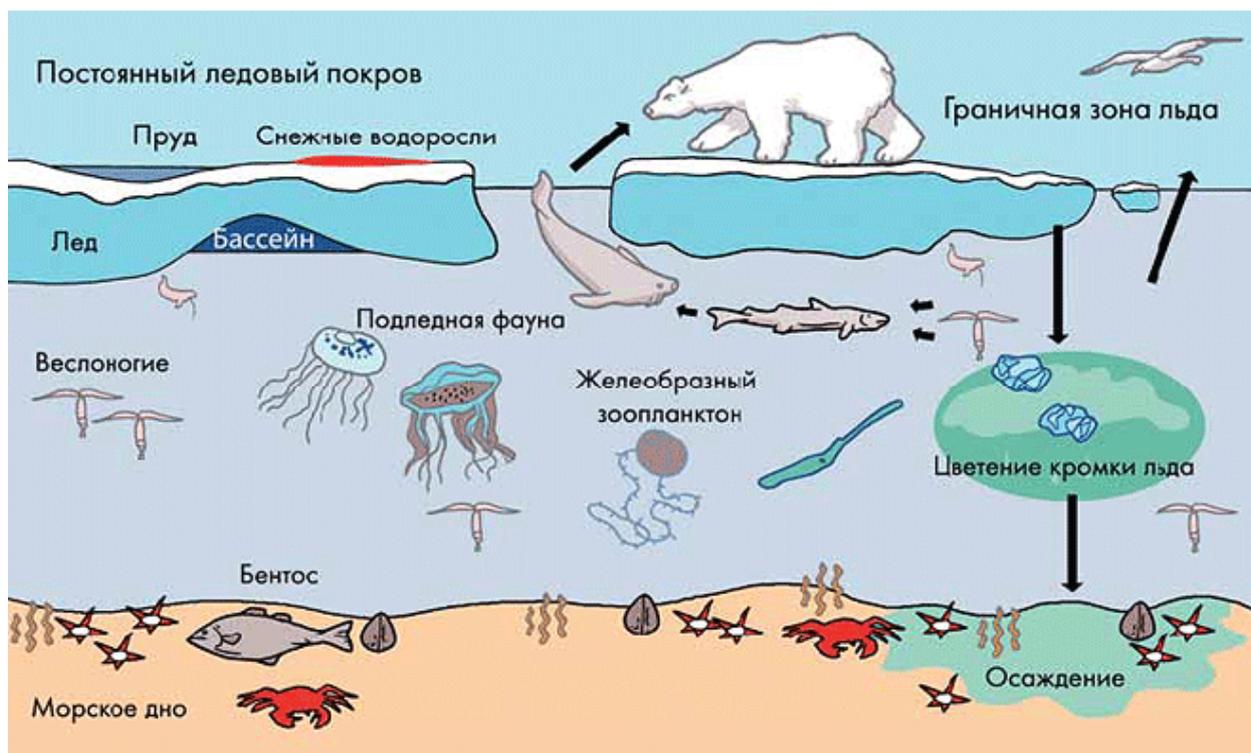


Рисунок 6. Арктическая экосистема

Даже в условиях арктической пустыни круглогодично существуют популяции человека, благодаря комплексу культурных навыков и ряду генетических приспособлений (рисунок 7)



Рисунок 7. Эскимос строит сезонное жилище иглу из снега.
(Фото из свободных источников)

2. Тундра

Биом тундры, распространённый в арктическом поясе Земли. Между лесами на юге и шапкой полярных льдов на севере циркумполярно расположена полоса безлесной местности площадью примерно 2×10^4 км². Тундра занимает полосу (шир.30—500 км) слабохолмистых равнин вдоль побережий Евразии (более 3 млн. км²) и Северной Америки, встречается в горах таёжной подзоны Скандинавии, Урала, Сибири, Дальнего Востока и Северной Америки. Небольшие, но экологически сходные с тундрой районы расположены в высоких горах выше границы леса. Такие районы, встречающиеся даже в тропиках, и называются альпийскими тундрами. В Северной Америке и Евразии граница между тундрой и лесотундрой сдвинута к северу на западе, где теплые западные ветры смягчают климат. Грунт, за исключением верхнего слоя толщиной в несколько сантиметров, на протяжении всего лета остается промерзшим. Эти постоянно промерзшие глубокие слои грунта называются вечной мерзлотой.

Биом тундры сложился в условиях холодного влажного климата (среднегодовые температуры ниже 0 °С, количество осадков 200—300 мм в год) и наличия в почве многолетней мерзлоты. Несмотря на малое количество осадков почвы тундры переувлажнены, чему способствует водонепроницаемая многолетняя мерзлота. Основными лимитирующими экологическими факторами служат низкие температуры и короткий сезон вегетации; осадков тоже может быть мало, но они не относятся к лимитирующим факторам, поскольку скорость испарения здесь невелика. Тундра — это, в сущности, влажная арктическая степь с растительностью, состоящей из злаков, осок, карликовых древесных растений и на более сухих местах - лишайников ("олений мох"). Для "низменной тундры" (как на прибрежных равнинах Аляски) характерны толстая рыхлая подушка из живых и очень слабо разложившихся растений, часто пропитанная водой и испещренная небольшими озерцами. "Высокая тундра", особенно если рельеф хорошо выражен, покрыта скудным покровом лишайников и злаков. Хотя вегетационный сезон краток, длинные летние фотопериоды способствуют образованию в благоприятных местах, например на береговой равнине мыса Барроу (Аляска), довольно большого количества первичной продукции (до 5 г сухого вещества в день).



Рисунок 8. Живой напочвенный покров зоны тундры весной (материалы заповедника Лапландский)

Характерной чертой тундры является безлесье (отдельные участки леса заходят лишь в её южную часть). Растения тундры развиваются на холодных переувлажнённых малоплодородных почвах, отличаются низкорослостью (обычно не выше 40 см), имеют короткий вегетационный период (около 60 суток). Господствуют стланниковые и подушковидные формы растений, более эффективно использующие приземное тепло и укрывающиеся от сильных ветров.

Преобладают многолетники (лишайники, мхи, травы, кустарнички и кустарники). В различных типах растительных сообществ тундры насчитывается от 25 до 150 видов растений, то есть видовое разнообразие сравнительно не велико (рисунок 9-10).



Рисунок 9. Горец живородящий и береза карликовая – типичные растения зоны тундры, обладающие специализированными адаптациями к ее суровым условиям (по Петров, 1981)



Рисунок 10. Дриада и вороника – типичные растения зоны тундры (по Петров, 1981)

Годичный прирост органического вещества невелик и составляет в среднем: в субарктической тундре 0,4—2,0 т/га; в арктической тундре 0,1—0,2 т/га; биомасса соответственно 50—100 т/га и 5—10 т/га. Всего во флоре тундры насчитывается около 1000 видов лишайников и мхов и 1300—1500 видов цветковых растений. Среди травянистых растений тундр России типичны осоки, лишайник рода кладония (ягель, олений мох), пушицы, брусника, клюква. Южнее к ним добавляются морошка, черника, голубика, произрастают кустарниковые ивы, карликовая береза, ольха кустистая. В симбиозе с древесными растениями начинают развиваться грибы микоризообразователи.

Продуктивные водные (в том числе арктический океан) и наземные экосистемы поддерживают не только большое число перелетных птиц и насекомых, активных только в бесснежный сезон, но и постоянных обитателей тундры, которые остаются активными на протяжении всего года. Для крупных животных характерны обширные миграции; для мелких "циклы" обилия. Для жизни животных в тундре большое значение имеют длинная суровая и ветреная зима со скудным освещением и очень плотным снеговым покровом, затрудняющим добывание подснежных кормов; короткое холодное лето с незаходящим солнцем, почти полное отсутствие укрытий; высокое стояние почвенных вод весной и осенью, связанное с вечной мерзлотой почвы, что крайне неблагоприятно для устройства нор. В целом, фауна тундры небогата. Преобладают главным образом растительноядные млекопитающие: северный олень (Евразия) и карibu (Северная Америка), лемминги, заяц-беляк. Из хищных животных в тундре почти эндемичен песец, широко распространены горностаи, ласка, встречаются лисица, волк. В орнитофауне преобладают водоплавающие, характерны полярная сова, ржанка, пуночка и др. Среди насекомых обильны двукрылые. Большинство позвоночных зимой мигрируют в лесотундру или дальше на юг. Отдельного внимания заслуживает реликтовый эндемик голарктической тундры – овцебык.

Овцебык, или мускусный бык (*Ovibos moschatus* Zimm.), развился в позднем плейстоцене из близкого вида, приспособленного к более теплым климатическим условиям. В конце последнего оледенения он встречался в перигляциальной лесостепи и на севере перигляциальной степи (Витебская и Воронежская области, Средний Урал). Причину вымирания этого вида во время деградации последнего оледенения нередко связывают с деятельностью позднепалеолитических охотников. В Северной Америке, на севере Канадского Арктического архипелага и в Гренландии овцебык выжил в свободных ото льда убежищах, обнаружив удивительную адаптацию к суровым приледниковым условиям. Например, в Северо-Восточной Гренландии, где сохранилась довольно крупная популяция овцебыков, вегетационный период длится менее двух месяцев. Скудный и редкий растительный покров тундры приурочен главным образом к узкой прибрежной полосе, окаймленной высокими горами.



Рисунок 11. Овцебык в природной среде (материалы заповедника Таймырский)
К числу вымерших животных тундры относится мамонт.

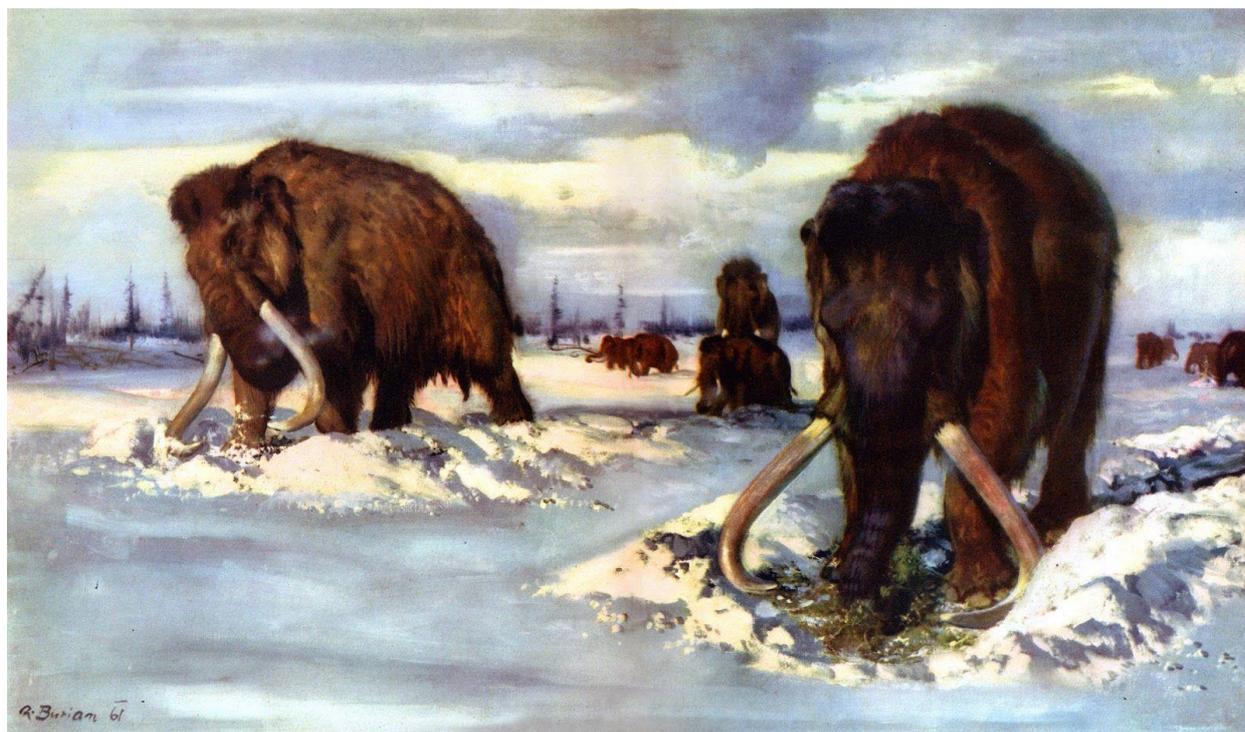


Рисунок 12. Мамонты на зимнем пастбище (реконструкция Зденека Буриана).



Рисунок 13. Плейстоценовый комплекс мамонтовой фауны

По мнению М.И. Будыко (1977) в эпоху верхнего палеолита, совпадающую со временем последнего, вюрмского оледенения (началось около 110 тысяч лет назад и закончилось 11,7 тысяч лет назад), исчезли многие крупные животные, населявшие умеренные широты северного полушария. В Европе вымерли мамонт, шерстистый носорог, степная форма зубра, гигантский олень. Многие ученые считают, что существенную роль в этом процессе сыграла охотничья деятельность человека. Хотя безусловно, в этом процессе была велика роль изменение климата, ведь в ледниковом периоде в плейстоцене овцебыки жили под Москвой, а на юге доходили до Киева и Саратова (Верещагин и др., 2002).

Несмотря на то, что большинство популяций мамонтов вымерло около 10 000 лет назад методом радиоуглеродного датирования было доказано, что последние мамонты обитали еще 3700 лет назад на острове Врангеля (Тихонов, 2005).

Земледелие в тундре невозможно из-за низкой температуры почв и бедности их питательными веществами. Однако тундра служит прекрасным пастбищем для оленей, ценным охотничьим угодьем в котором добывают пушнину, собирают гагачий пух. К числу условно-съедобных растений тундры относятся лишайники. В тундровой зоне видовой состав шляпочных грибов очень беден. Только в южных субарктических тундрах, в растительном покрове которых появляется карликовая береза, их разнообразие несколько возрастает. Наиболее характерными для этих тундр являются, широко известные и в лесной зоне подберезовики и подосиновики. На сыроватых участках тундры нередко встречаются пластинчатые грибы из рода поплавок.

Особую уязвимость тундры следует иметь в виду при все возрастающей эксплуатации минеральных ресурсов и другой деятельности человека, вызывающей нарушения окружающей среды. Тонкий живой покров легко разрушается и медленно восстанавливается. Экосистемы тундры чрезвычайно уязвимы, их хрупкость обусловлена сравнительно короткими пищевыми цепями (напр., лишайники и травы — олень - волк, человек; осоки — лемминг — песец, сова), поэтому существенное, изменение одного из трофических уровней сильно отражается на других, вызывая резкое колебание численности организмов — от сверхизобилия до почти полного исчезновения. К глубоким разрушениям экосистем тундры нередко приводит хозяйственная деятельность человека: «шрамы» от колёс и гусениц машин сохраняются годами (ягельники восстанавливаются через десятки лет), в местахстроек появляются необратимые термокарстовые изменения рельефа и глубокая эрозия грунтов. Поэтому хотя антропогенное влияние на тундру ещё относят, невелико, необходим строжайший контроль за использованием легко уязвимых тундровых сообществ.



Рисунок 14. Северный олень весной (материалы заповедника Таймырский)

3. Лесотундра

Это зональный тип ландшафта, характеризующийся чередованием на водоразделах участков тундры и леса. Это переходная подзона между кустарниковыми тундрами и северными лесами шириной с севера на юг от 30 до 200 км называется также предтундровым редколесьем. Она представлена редкостойными, низкорослыми, часто кривоствольными берёзово-еловыми и лиственничными лесами с кустарниковыми тундрами и сфагновыми болотами. Лесотундровая зона может быть охарактеризована как природная зона суши субарктического пояса с преобладанием тундровых и лесных ландшафтов. Она протягивается южнее тундровой зоны на севере Евразии и в Северной Америке в виде вытянутой с запада на восток полосы шириной от 30—50 до 300—400 км. В лесотундре значительно теплее, чем в тундре. Однако в целом климат субарктический и суровый. Средние температуры января от -10 до -40 °С, июля от 10 до 14 °С, осадков выпадает 200—400 мм в год, большую часть года лежит снежный покров. Годовая сумма осадков превышает испарение по причине чего лесотундра имеет избыточное увлажнение.

В лесотундре, также как и в тундре широко распространены многолетнемерзлые грунты, много озёр и болот. Основные типы почв: глеево-подзолистые, торфяно-глеевые, торфяно-болотные. Растительность представлена тундровыми мохово-лишайниковыми и кустарничковыми сообществами (на водоразделах), лесами и редколесьями (по речным долинам). Леса состоят из изогнутых низкорослых берез, елей и лиственниц. Деревья в лесах далеко отстоят друг от друга, так как их корневая система располагается в верхних слоях грунта над многолетней мерзлотой. В лесотундре встречаются животные типичные для зоны тундры и для зоны лесов, например лось, бурый медведь, белка, заяц-беляк, глухарь, рябчик. Промысловая охота дает много пушнины, наиболее ценной из которой являются шкурки песца.

Площади, занятые лесами, в зоне лесотундры постепенно возрастают в силу глобального изменения климата. С точки зрения хозяйственного использования лесотундра важна как зона оленеводства. Здесь находятся самые продуктивные олени пастбища, так как ягель здесь растёт значительно быстрее чем в тундре. Олени здесь могут укрываться от сильных ветров и использовать в виде корма лесную растительность. В лесотундре бывают обильные урожаи различных ягод. Здесь на протяжении короткого лета производился сбор ягод (морозики, голубики, черники, брусники, клюквы, вороники. Важно также, что на севере Западной Сибири в зоне тундры расположены крупные месторождения газа. Формирование газовых месторождений в геологическом масштабе связано с деятельностью метанобразующих архебактерий.

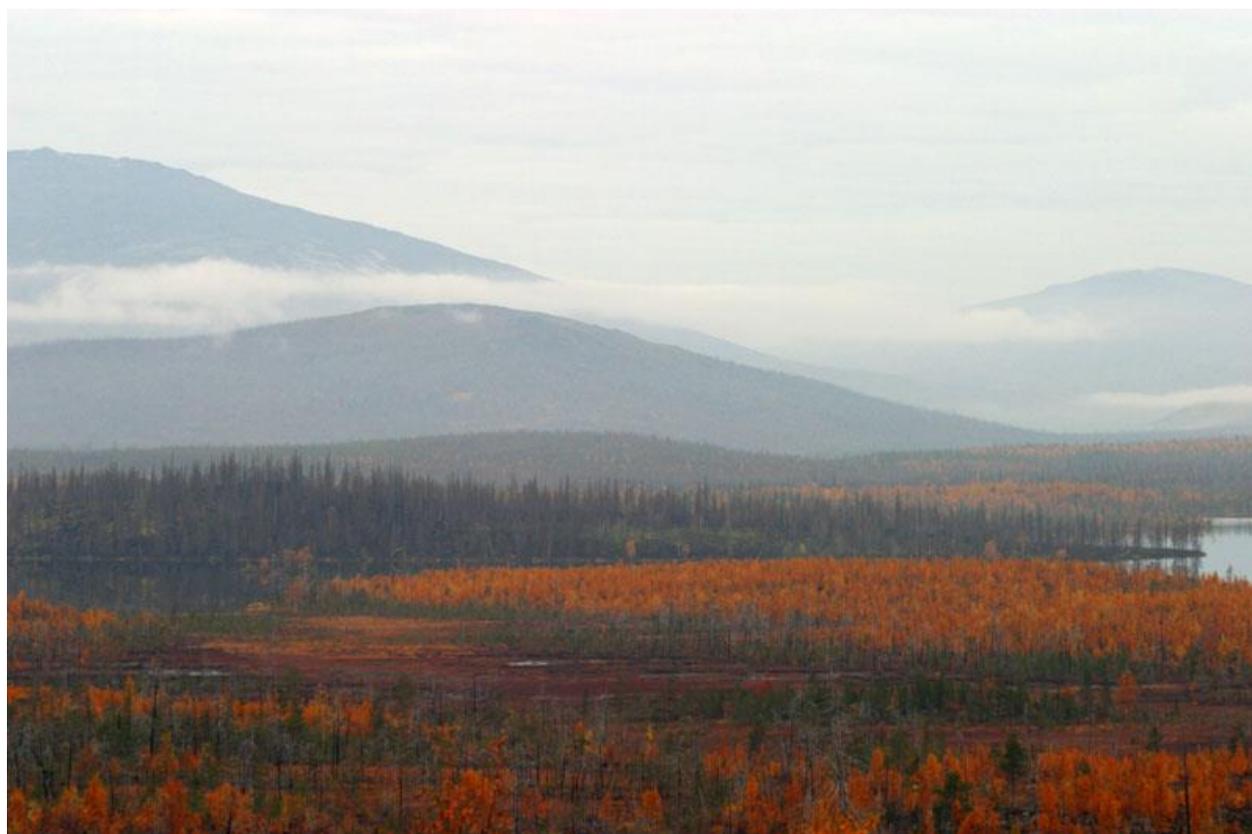


Рисунок 15. Лесотундра осенью (материалы заповедника Лапландский).

4. Тайга

Это хвойные бореальные леса — это биом, распространённый в лесной зоне Северного полушария. Он сложился в условиях относительно короткого безморозного периода (около 4 месяцев), холодных зим с устойчивым снежным покровом, при количестве осадков, превышающем испарение. На Земле около 10% суши занято тайгой; она занимает обширные пространства Евразии и Сев. Америки, по горам внетропических областей спускается далеко к югу. Наиболее типичные таёжные леса (средняя тайга) по мере продвижения на север становятся всё более разрежёнными (северная тайга), переходят в редколесья. К югу., где под пологом хвойных появляются широколиственные породы (например липа, вяз), выделяют подзону южной тайги. Таёжные леса по сравнению с тропическими лесами бедны видами и жизненными формами и относительно малопродуктивны.

В России для зоны тайги характерно прохладное лето со средней температурой июля не выше +18°C. Количество осадков 300- 400 мм несколько превышает испарение. Снеговой покров устойчив и держится всю зиму. Соотношение тепла и влаги таково, что оно повсеместно благоприятствует росту деревьев. В России основными лесообразующими породами в зоне тайги являются сосна обыкновенная, ель европейская и ель сибирская, лиственница сибирская и лиственница Каяндера, пихта сибирская, сосна кедровая сибирская и сосна кедровая корейская, а также другие виды хвойных. На месте первичных хвойных лесов в результате вырубок, пожаров, гибели под действием вредителей и болезней формируются вторичные мелколиственные леса, доминирующее положение в древостое которых чаще всего имеют береза и осина.

Под хвойными лесами формируются разные виды подзолистых почв. В результате разложения хвойного опада образуются кислоты, которые в условиях повышенной влажности способствуют распаду минеральных и органических частиц почвы. Обильные осадки промывают почвы и вносят растворенные вещества из верхнего перегнойного слоя в нижние горизонты почвы. В результате верхняя часть почв приобретает белесый цвет золы (отсюда «подзолы»). На участках, где наряду с хвойными растут лиственные породы, формируются дерново-подзолистые почвы. У них верхний горизонт обогащен гумусом и зольными элементами. В районах повышенного и избыточного увлажнения формируются глеево-подзолистые почвы. В лиственничных лесах Восточной Сибири выпадает мало осадков. Это обстоятельство и многолетняя мерзлота затрудняют промывание почв. Поэтому здесь развиты слабо оподзоленные мерзлотно-таежные почвы.

Биомасса биома тайги составляет от 50 до 300 т/га и годовая продукция составляет от 4 до 10 т/га, при этом увеличиваются в тайге с севера на юг. Различают темнохвойную тайгу (доминируют ель, пихта, сосна кедровая сибирская) и светлохвойную тайгу (преобладают сосна обыкновенная и лиственницы). Под полог

темнохвойного леса (наиболее распространённого и характерного для тайги) проникает мало света, подлесок редок (жимолость, крушина, рябина и др.), широко распространены кустарнички (черника, брусника, Линнея и др.), в травяном покрове преобладают кислица, грушанка, папоротники, почва обычно покрыта мхами и подстилкой из опавшей хвои. Светлохвойная тайга— с лучшим освещением под пологом леса, часто имеет развитый кустарничково-травяной покров. В Северной Европе и Зауралье преобладают сосновые леса, на огромных просторах Сибири и Дальнего Востока — лиственничные. Из-за вырубок и пожаров во многих местах тайга заменена производными лиственными лесами, главным образом берёзовыми и осиновыми. Для фауны тайги характерны общие для всей лесной зоны виды лесных млекопитающих — медведь, рысь, россомаха, соболь, выдра, барсук, белка, летяга, бурундук, лось и др. Из птиц для тайги типичны глухарь, рябчик, кедровка, клесты, несколько видов дятлов, совы и пр.; из насекомых — сосновый шелкопряд (эндемичен), таёжные виды муравьёв, жуков усачей и короедов. Обилен гнус. В тайге сосредоточены значительные ресурсы промышленной древесины, пищевого и лекарственного сырья; она является базой охотничьего промысла и отчасти оленеводства.

Растительный покров бореальных, или таёжных, лесов (тайги) занимает самую большую площадь на территории России. На севере Кольского п-ова бореальные хвойные леса достигают 68– 69° с. ш., а их юж. граница на востоке Сибири проходит около 48° с. ш. Если в сев. тайге обычны растения, общие с тундрами, то в южной – встречаются виды, характерные для широколиственных лесов. При движении с запада на восток с нарастанием континентальности климата происходит смена вечнозелёных темнохвойных лесов (с елью европейской или сибирской) на светлохвойные летнезелёные лиственничные (с лиственницей сибирской на севере Западной Сибири, лиственницей Гмелина восточнее Енисея и лиственницей Каяндера на востоке Якутии и в Магаданской обл.). На Дальнем Востоке (по Охотскому побережью, в Хабаровском крае, Амурской обл.) вновь господствуют темнохвойные леса с елью аянской, что объясняется воздействием влажного муссонного климата. В зависимости от состава доминирующих лесных пород в тайге выделяют три долготных сектора: Европейско-Западносибирский темнохвойный (с преобладанием елей европейской, сибирской и пихты сибирской), Восточно-Сибирский светлохвойный (лиственничный) и Южно-Охотский темнохвойный. Кроме перечисленных видов в состав таёжных лесов входят сосны обыкновенная и сибирская кедровая, кедровый стланик. Как частая примесь в них присутствуют мелколиственные породы: берёзы повислая и пушистая, осина, ивы, рябина, в долинах рек – тополя, ивы, чозения. В юж. тайге встречаются отдельные экземпляры широколиственных пород: дуб, липа, клён и др.

Северная тайга. Леса, слагающие её, обычно трёх- или четырёхъярусные. Низкорослый 4–6(10) м древесный ярус состоит из ели сибирской или лиственниц, ярус кустарников – из берёз карликовой и извилистой в западной части страны, тощей

и Миддендорфа – в Средней и Восточной Сибири, кедрового стланика – на северо-востоке России, травяно-кустарничковый ярус всюду – из черники, брусники, голубики, багульника, с участием толокнянки, шикши, морошки и княженики, арктоуса, линнеи, различных злаков, осок и др. В напочвенном покрове повсеместно – зелёные мхи, на песчаных и щебнистых почвах – лишайники (алектория, цетрария, кладония, нефрома и др.), на заболоченных участках – кукушкин лён и сфагнумы. Значительные территории на водоразделах заняты сфагновыми болотами, часто облесёнными пушистой берёзой и сосной. На северо-востоке Европейской территории к ели примешивается лиственница сибирская, а в бассейне р. Печора – пихта и сосна сибирская кедровая, среди кустарников встречаются ольховник, вейник Лангсдорфа, какалия копьевидная, скерда сибирская и др. Северотаёжные сосняки часто лишены кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов; напочвенный покров состоит из кустистых лишайников. Лишайниковые боры характеризуются разрежённостью и низкорослостью (8– 11 м), зеленомошные и кустарничковые (брусничные, черничные, голубичные) тяготеют к речным долинам. Лиственничные северотаёжные леса распространены к востоку от низовьев р. Печора до бассейна р. Колыма. В Западной Сибири эти леса произрастают на песках и лёгких супесчаных почвах, южнее, при отсутствии вечной мерзлоты, в древостое появляется сосна, постепенно вытесняющая лиственницу. Полог таких лесов невысок и разрежён, в подлеске обычны кустарники (багульник, голубика, ерник), травяно-кустарничковый ярус сходен по составу с таковым др. типов таёжных лесов, напочвенный покров из зелёных мхов или кустистых лишайников. Восточносибирские северотаёжные леса занимают обширное приподнятое плоскогорье к востоку от долины р. Нижняя Тунгуска. Они образованы в основном лиственницей Гмелина, западнее долины р. Лена встречается ель. Древостой сильно разрежён. Самый восточный островной массив лиственничников находится в широкой долине р. Майн (бассейн р. Анадырь). В подзоне северной тайги широкое распространение имеют берёзовые и осиновые леса. Они возникают на послепожарных гарях, после вырубki коренных лесов, в первую очередь темнохвойных, а также в процессе циклических естественных смен лесов. В речных долинах сев.-вост. части таёжной зоны распространены чозениевые и тополевые леса.

Средняя тайга занимает в Европейской части страны обширную полосу, расширяясь к востоку с севера на юг от 320–350 км до 480–500 км в Предуралье. На суглинистых подзолистых почвах водоразделов господствуют темнохвойные (на западе из ели европейской, к востоку – из ели сибирской) или производные берёзово-осиновые леса, перемежаясь с сосновыми борами на песках и супесях. Структура среднетаёжных ельников относительно проста: более или менее сомкнутый ярус древостоя, в котором господствует ель (лишь на востоке с примесью пихты), подлесок выражен слабо. Травяно-кустарничковый и моховой ярусы различны. Среди ельников-зеленомошников можно выделить ельники-черничники и ельники-брусничники, на заболоченных местах – ельники-долгомошники (с кукушкиным

льном), образующие леса, переходные к сфагновым ельникам. В травяно-кустарничковом ярусе – типичные растения таёжных лесов: папоротник Линнея, линнея северная, ожика волосистая, майник двулистный, кислица, грушанки круглолистная и средняя, костяника, седмичник европейский и др., в покрове зелёных мхов господствуют гилокомиум блестящий, плеврозиум Шребера, дикранумы и др. В моховом покрове ельников-долгомошников преобладает кукушкин лён. Сфагновые ельники занимают меньшие площади. В юж. частях подзоны в древостое под пологом ели могут встречаться широколиственные породы: липа, ильм, на западе – клён, а в составе трав – виды, типичные для широколиственных лесов: борец, сныть, ландыш, купальница и др.

В Западной и Средней Сибири господствуют елово-кедровые и кедрово-еловые, часто с пихтой во втором ярусе, леса. Плоские водоразделы всюду заболочены, и там преобладают верховые сфагновые болота, образуя самую большую в мире болотную систему. Кроме представителей сфагнума для них характерны такие болотные растения, как багульник болотный, подбел, кассандра, голубика, княженика, морошка, пушица, клюква. На гривах между болотными массивами располагаются сосновые боры. К востоку от долины р. Енисей елово-кедровые и кедрово-еловые леса занимают возвышенные места среди лиственничников, а восточнее 100° в. д. на междуречьях исчезают. Для темнохвойных лесов чаще всего характерен покров из зелёных мхов, в травяно-кустарничковом ярусе обычны брусника, черника, линнея, седмичник и др. При плохом дренаже и заболачивании почв формируются долгомошные и сфагновые леса из тех же пород. На местах рубок возникают березняки. Сосняки в средней тайге также разнообразны. На сухих песчаных почвах, на дюнах вдоль рек и на солнечных склонах обычны боры со сплошным покровом кустистых лишайников, часто с брусничным или вересковым ярусом, развитию которых способствуют низовые пожары.

Лиственничные среднетаёжные леса образованы в Европейской части страны и в Западной Сибири лиственницей сибирской (часто с сосной), постепенно исчезающей на северо-востоке Средней Сибири, и лиственницей Гмелина (север Среднесибирского плоскогорья и Якутия). Они представлены кустарничковыми (с черникой и голубикой) и травяно-кустарничковыми сообществами с вейником тростниковидным, перловником поникшим, ирисом русским и др. Восточные лиственничники широко распространены от бассейнов Нижней и Подкаменной Тунгуски до Центральной Якутии, где занимают значительные площади и господствуют на приподнятых междуречьях. Поскольку на всей этой территории распространена многолетняя мерзлота, сомкнутость древостоя не превышает 0,5–0,7 (в долях единицы), структура лесов трёх-четырёхъярусная.

Южная тайга характеризуется лучшими, чем в средней тайге, температурными условиями, что сказывается на составе и структуре лесов. От Чудского оз. до долины р. Ветлуга протягивается полоса ельников из ели европейской, постепенно сменяющейся формами, переходными к ели сибирской. От р. Ветлуга до Урала

распространены смешанные темнохвойные леса из ели сибирской и пихты, причём последняя увеличивает своё участие в древостое еловых лесов до более чем 50%. Нередко встречаются сосны. В западной части южной тайги в еловых лесах участие широколиственных пород, а также типичных для широколиственных лесов кустарников незначительно и не повсеместно. Травяно-кустарничковый ярус, в котором представлены бореальные кустарнички черника обыкновенная, реже брусника обыкновенная и линнея северная, более богат неморальными видами трав. Среди последних – сныть обыкновенная, копытень европейский, ландыш майский, зеленчук жёлтый, подмаренник душистый, печёночница благородная, медуница неясная, ближе к Уралу – борец северный, княжик сибирский, скерда сибирская и др. Однако основу травяного покрова южнотаёжных ельников и пихтово-еловых лесов составляют бореальные виды: кислица обыкновенная, майник двулистный и др. В отличие от средней и северной тайги, южная характеризуется наибольшей сомкнутостью и продуктивностью. В Европейской части южная тайга давно обжита, леса многократно рубились, что привело к замене высокопродуктивных хвойных лесов производными осиново-берёзовыми, осиновыми и сероольховыми; заболоченность её невелика. Восстановление ели и пихты здесь затруднено развитием травяного покрова, нередко приводящего к формированию устойчиво существующих суходольных лугов. Значительные лесные площади на Восточно-Европейской равнине превращены в пахотные угодья.

На Западно-Сибирской низменности южнотаёжные темнохвойные елово-кедрово-пихтовые леса, часто с липой, сохранились на небольших площадях приречных пространств, а также на юге Среднесибирского плоскогорья, на невысоких междуречных плато. Основные же площади заняты производными берёзовыми и берёзово-осиновыми, а в Средней Сибири – сосновыми и лиственничными лесами. Сосновые леса занимают долины крупных рек и древние долины стока, располагаясь на песчаных и супесчаных почвах. Среди них господствуют брусничные, вересковые и с даурским рододендром боры. В сообществах лишайниковых боров нередки степные травы (чабрец, сон-трава, остролодочник волосистый, тонконог сизый и др.).

Хвойные леса севера Европы более богаты дикорастущими съедобными растениями, чем тундра и лесотундра. В конце лета и осенью в тайге наблюдается обилие всевозможных ягод с сочной мякотью.

В еловых лесах на равнинах, особенно на заболоченных участках, нижний ярус растительности образуют черничники. В сосновых борах на более сухих местах напочвенный покров составляют брусничники и лишайники. На торфяных болотах растёт клюква, голубика и морошка. По вырубкам и гарям, заросшим березово-осиновыми или смешанными лесами, встречаются красная и черная смородина, малина, жимолость, рябина. На всем земном шаре нет такого разнообразия и таких урожаев грибов, как в подзоне хвойных лесов. Здесь часто встречаются: белый гриб, подберезовик, гигрофор поздний, колпак кольчатый, лисичка, масленок (белый, зернистый, кедровый, лиственничный, поздний), моховики (желто-бурый, зеленый),

мокруха (еловая и пурпурная), опенок (летний и осенний), подосиновик, различные виды рядовок, сыроежки и многие другие.

Своеобразием характеризуются таежные леса Северной Америки. Доминирующая жизненная форма представлена здесь хвойными вечнозелеными деревьями, особенно елью, пихтой и сосной (*Picea*, *Abies*, *Pinus*). На протяжении всего года в таких лесах царит густая тень, поэтому кустарниковый и травяной ярусы обычно развиты слабо. Однако сплошной зеленый покров, содержащий хлорофилл, сохраняется круглый год, и поэтому, несмотря на низкую температуру в течение половины года, для этого биома характерен достаточно высокий уровень годовой продукции.

Хвойные леса - самые крупные в мире поставщики лесоматериалов. Хвоя разлагается очень медленно, поэтому почва имеет характерный подзолистый профиль. В почве обитает многочисленное население мелких животных, но крупных животных мало (по сравнению с почвами листопадных лесов или степей). Многие из крупных травоядных позвоночных, таких, как лось, заяц-беляк и тетерев, зависят, по крайней мере частично, от развивающихся широколиственных сообществ. Семена хвойных служат важным источником существования многих животных, таких, как белки, чижи, клесты.

Другой тип хвойного леса встречается вдоль западного побережья Северной Америки, от центральной Калифорнии до Аляски, где температуры выше, сезонные ее колебания относительно малы, а влажность очень высока. Эти леса, хотя в них и доминируют хвойные, флористически совершенно отличаются от обычной северной тайги. Следовательно, эти "дождевые леса умеренной зоны", как их часто называют, могут с достаточным основанием рассматриваться как отдельный тип биома.

Этот лес достигает наибольшего развития в районе Пьюджет-Саунда, где доминируют в основном четыре вида - западная тсуга (*Tsuga heterophylla*), западная туя (*Thuja plicata*), пихта великая (*Abies grandis*) и лжетсуга (*Pseudotsuga douglasii*). Последний вид преобладает в более сухих местообитаниях или субклимаксах влажных местообитаний. Южнее произрастают величественные секвойи *Sequoia*, а севернее - ситхинская ель *Picea sitchensis*. В отличие от более сухих и более северных хвойных лесов в этом лесу всюду, куда проникает хоть немного света, хорошо развита растительность нижних ярусов, обильны мхи и другие влаголюбивые низшие растения. Эпифитные мхи представляют здесь экологический эквивалент эпифитных бромелиевых влажных тропических лесов. Биомасса продуцентов в этом биоме огромна, и, как легко себе представить, продукция строевого леса с единицы площади потенциально может быть очень велика, если поддерживать возобновление растений и круговороты биогенных элементов. Как и во всех экосистемах, где большой процент биогенных элементов связан в биомассе, существует серьезная опасность истощения этих ресурсов в будущем вследствие чрезмерной эксплуатации.

Другие подразделения биома северных хвойных лесов, которые можно рассматривать как отдельные биомы, — это леса карликовой сосны и

можжевельника, или "карликовых хвойных", и леса желтой сосны, растущие на промежуточных высотах между степями и зоной елей в Колорадо, Юте, Нью-Мексико и Аризоне. Это в общем редколесья, в которых количество травянистых растений велико, особенно там, где пожары представляют собой естественный фактор окружающей среды.

В североамериканской тайге, как и в евразийской, темнохвойные леса приурочены к территориям с более мягким климатом, в континентальных районах они замещаются лиственничными и сосновыми лесами. Видовое разнообразие деревьев в американской тайге больше, чем в евразийской. Особенно велико оно в тихоокеанской ее части.

До северной границы тайги идут здесь ель белая (канадская), ель черная и лиственница американская. К ним примешиваются береза бумажная и тополь осиновидный. К сухим песчаным почвам приурочены сосновые леса, в частности из сосны Бэнкса и веймутовой сосны. В более южных частях таежной зоны появляются тсуга канадская, туя восточная. Особое место в таежной зоне Северной Америки занимают притихоокеанские леса. Они развиты между 42° и 62° с.ш. в чрезвычайно благоприятных климатических условиях. Годовое количество осадков 1000 мм и более, высокая влажность воздуха, небольшие (11–13°C) амплитуды годовых температур благоприятствуют формированию сложных высокоствольных насаждений. В этих лесах велико разнообразие хвойных. Большим числом видов представлены ель и пихта, к ним прибавляются виды родов тсуги, псевдотсуги (дугласии), туи, кипарисовика.

Некоторые авторы считают эти сообщества самостоятельным биомом: хвойные дождевые леса умеренной зоны. Лесные насаждения полидоминантны, деревья достигают значительной высоты и большого диаметра. Так, дугласия достигает 75 м в высоту при диаметре 180 см, а туя складчатая – 60 м при диаметре 240 см. Известна дугласия, имевшая высоту 125 м и диаметр ствола 7,5 м. Своеобразны леса из секвойи вечнозеленой, сохранившейся только в южной части Кордильерской области. Они образуют полосу шириной 500 км и длиной в меридиональном направлении около 800 км. Секвойя – реликт, но сокращения ее ареала не происходит. Секвойя одно из наиболее высоких деревьев, ее инструментально измеренная высота достигает 112 м 18 см. Продолжительность жизни до 2000 лет.

Вместе с секвойей в описываемых лесах в первом ярусе – псевдотсуга, пихта великолепная, второстепенную роль играют некоторые листопадные породы. Условия обитания животных в тайге характеризуются продолжительной холодной зимой, сравнительно коротким вегетационным периодом, общим дефицитом тепла. Животные – обитатели тайги либо приспосабливаются к активной жизнедеятельности в условиях снежной морозной зимы, либо впадают в состояние анабиоза или спячки, либо мигрируют за пределы тайги.

Ландшафты тайги зачастую эстетически приятны, что нашло, в частности, отражение и в отечественной живописи (рисунок 16-17)



Рисунок 16. И.И. Шишкин «Сосновый лес», 1885. Пример типичного ландшафта зоны тайги.



Рисунок 17. И.И. Шишкин «В хвойном лесу». Пример типичного ландшафта зоны тайги.

5. Широколиственные леса и смешанные леса

Это зона лесов, образованная главным образом буком, дубом, реже грабом, липой и др., то есть деревьями с широкими листовыми пластинками. Широколиственные леса распространены в Европе, на Кавказе, в Азии (Дальний Восток, Северный Китай), Северная Америка (преимущественно в восточной) и образуют подзону (в горах — высотный пояс), находящуюся между хвойными (бореальными) лесами на севере и степями, средиземноморской или субтропической растительностью на юге. Широколиственные леса в основном являются коренным типом растительности. Приурочены они к влажным и умеренно влажным равнинам с более или менее равномерным распределением осадков в течение года и относительно высокими летними температурами. Под широколиственными лесами формируются серые, тёмно-серые и бурые лесные почвы, выщелоченные чернозёмы. В Европе преобладают буковые, дубовые широколиственные леса с ясенем, ильмом, клёном; в подлеске обычны лещина, клёны полевой и татарский, черёмуха, виды бересклета. В Северной Америке наиболее широко распространены кленово-буковые, дубово-гикориевые и дубовые леса. В травяном покрове широколиственных лесов господствуют мезофильные эвтрофные или мезотрофные виды, представители так называемого неморального широкоотравья, например в европейских лесах это такие виды как пролеска, сныть, копытень, медуница и др., при обязательном участии синузии весенних эфемероидов (виды хохлатки, ветреницы, зубянки, гусяного лука и др.). В Южном полушарии аналогом широколиственных лесов можно считать леса из нотофагуса.

Растительный покров зоны широколиственных лесов представлен двумя участками – европейским и дальневосточным.

Европейский участок зоны широколиственных лесов сужающимся клином протягивается от юго-зап. границы с Украиной до Южного Урала. Особенности восточноевропейских широколиственных лесов выражаются в господстве в их составе дуба, липы и чёрной ольхи и отсутствии в древостое ряда видов, доминирующих в лесах Средней Европы, – бука европейского, граба, дуба скального и пушистого, явора. В северной и средней частях Русской равнины преобладают дуб и липа при участии клёна остролистного, ясеня, ильмов. Часто древостой состоит из двух подъярусов. Первый составляют высокоствольные деревья (дуб или дуб и липа, клён, ясень), второй – деревья не выше 10 м (дикие яблони, груша, боярышники, черешня). Далее идёт подлесок: верхний его подъярус всегда образует крупный кустарник – лещина, нижний – виды, редко достигающие 1,5–2 м в высоту (бересклеты бородавчатый и европейский, жимолость, крушина, бузина, свидина и др.). В травяном покрове выделяются весенние эфемероиды – черемша, гусяные луки, пролески сибирская и двуцветковая, ветреницы дубравная и лютиковая, чистяки, сочевичник весенний и летнее дубравное широкоотравье – сныть обыкновенная, копытень

обыкновенный, живучка ползучая, зеленчук желтый, подмаренник душистый, яснотка пурпурная и многие др. Характерные элементы травяного яруса – злаки (бор раскидистый, коротконожка лесная, овсяницы гигантская и лесная, мятлик дубравный и осоки – волосистая, лесная и пальчатая). Моховой покров развит только в тенистых лесах, встречается отдельными пятнами. Вместе с тем, в зависимости от рельефа, характера почв, условий увлажнения и др. особенностей местообитаний, состав широколиственных лесов изменяется. В связи с этим выделяют орешниковые, снытевые, зеленчуковые, осоковые, папоротниковые и др. дубравы. На песчаных почвах в долинах рек располагаются лишайниковые и травяные боры, часто с видами степной флоры.

Ландшафты зоны широколиственных лесов достаточно часто отражались в отечественной живописи (рисунок 18-21). Широколиственные леса имеют ряд типичных растений (представителей неморальной флоры) (рисунок 22).



Рисунок 18. И.И. Шишкин Дубовая роща



Рисунок 19. В.М. Васнецов «Дубовая роща в Абрамцево»

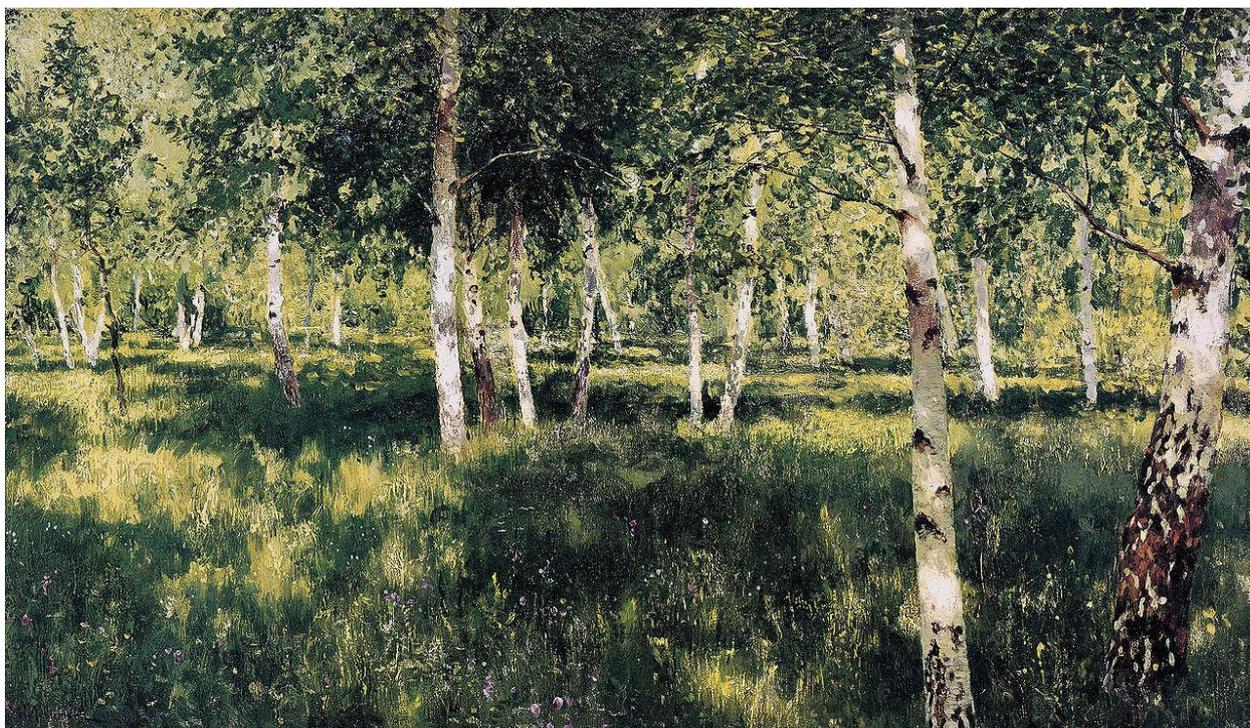


Рисунок 20. И. Левитан Березовая роща



Рисунок 21. В.М. Нестеров В осеннем лесу



Рисунок 22. Осока волосистая и зеленчук желтый -типичные растения зоны широколиственных лесов Европейской части России (по Петров, 1981)

Дальневосточный участок зоны широколиственных лесов охватывает территории бассейна среднего Амура и Приморского края, находящиеся под воздействием муссонного умеренного климата с большим количеством осадков в летнее время. Коренные широколиственные леса представлены насаждениями дуба монгольского и липы амурской на Зейско-Буреинской низменности и на увалах, примыкающих с запада к южной части Буреинского хребта и к Сихотэ-Алиню.

В других частях Дальнего Востока в широколиственных лесах насчитываются многие десятки разнообразных видов деревьев и кустарников. Среди них, например, 3 вида дуба, 6 – липы, 9 – клёна, 8 – берёзы, 10 – жимолости. Среди кустарников много представителей семейства аралиевых (аралия, элеутерококк, заманиха и др.), а также разных лиан – мощных актинидий, девичьего винограда, виноградовника, амурского винограда, диоскореи, лимонника и др.

Дальневосточные широколиственные леса обладают сложной вертикальной структурой: 1– 3 подъяруса деревьев, 2–3 подъяруса кустарников, 1–2 яруса травостоя. На юге Приморского края среди приморских лугов нередки кленово-липовые и дубовые (из дуба зубчатого) рощи с участием в древостое бархата амурского, а в низинах – ольшаники из ольхи японской, обычно с покровом из папоротника. Встречаются также липы, клёны, граб сердцевидный, берёзы даурская, маньчжурская и ребристая и др. В поймах рек распространены леса с господством ильма долинного, ясеня маньчжурского, ореха маньчжурского, тополей Максимовича и ароматного, чозении.

Для дальневосточного участка зоны широколиственных лесов характерно наличие реликтовых эндемиков – уссурийского тигра и дальневосточного леопарда.



Рисунок 23. Амурский тигр (материалы центра «Амурский тигр»)



Рисунок 24. Дальневосточный леопард (материалы национального парка «Земля леопарда»)

На территории европейской части России, наибольшее число видов съедобных растений встречается в южной части лесной зоны и в лесостепи. Большинство лиственных деревьев (дуб, бук, граб, липа, ясень, ильм) плодоносят чаще хвойных и превосходят их по урожайности. В хорошо развитом подлеске и напочвенном покрове растут лещина, крушина, жимолость, дикие виды плодовых, боярышник, лук медвежий (черемша), папоротник и др. Большую часть растительности Дальнего Востока составляют представители тех же родов и видов, что и в соответствующих природных зонах Европы. Но здесь есть и свои, характерные для региона виды, число которых может быть значительным (актинидии, лимонник, виноград амурский и др.). Широколиственные леса почти не уступают хвойным по количеству хозяйственно ценных грибов. Здесь реже встречаются обычные для хвойных лесов белый гриб, подосиновик и подберезовик, но в большом количестве растут дубовики (крапчатый и обыкновенный), моховик золотистый, вешенка, опенок (летний и осенний), рядовка тополевая, цезарев гриб. На лиственных живых и сухостойных деревьях с ноября по март можно обнаружить зимний гриб.

В целом, на территории Земного шара сообщества листопадных лесов занимают области с большим количеством равномерно распределенных осадков (750-1500 мм) и умеренной температурой, для которой характерны четкие сезонные колебания. Первоначально умеренные листопадные леса покрывали весь восток Северной Америки, всю Европу, часть Японии, Австралии и южную оконечность Южной

Америки. Таким образом, биомы листопадных лесов в большей степени изолированы друг от друга, чем тундра и северные хвойные леса. Их видовой состав, несомненно, должен отражать эту степень изоляции. Поскольку в таких лесах деревья и кустарники в течение части года лишены листьев, контраст между зимой и летом очень велик. Травянистый и кустарниковый ярусы, а также почвенная биота развиты хорошо. Многие растения дают сочные мясистые плоды и орехи, например желуди или буковые орешки. Животное население первоначальных лесов Северной Америки представлена виргинским оленем, медведем, серой и черной белкой, серой лисицей, рыжей рысью и дикой индейкой. Характерные мелкие птицы зрелых стадий - красноглазый виреон, большой американский дрозд, американская хохлатая синица, желтоголовая американская славка и несколько видов дятлов. Развитие листопадных лесов умеренной зоны представляет собой длительную сукцессию. Для ранних сукцессионных стадий характерна растительность переходных степей или залежей, на промежуточных стадиях часто выделяются сосны.

Листопадные леса умеренной зоны представляют собой наиболее важные биотические области мира, так как именно в этих районах цивилизация достигла наибольшего развития. В результате этот биом сильно изменился под влиянием человеческой деятельности, его большая часть замещена культурными сообществами или сообществами лесных опушек. Листопадные леса Северной Америки подразделяются на много важных типов, являющихся разными климаксными типами лесов. Вот некоторые из них: буково-кленовый лес на севере центральных районов США; кленово-липовый лес в шт. Висконсин и Миннесота; дубово-гикориевый лес в западных и южных штатах; дубово-каштановый лес Аппалачских гор (теперь это главным образом дубовый лес, так как каштан уничтожен паразитическим грибом); различные смешанные мезофитные леса Аппалачского плато; эдафический сосновый лес на юго-востоке прибрежной равнины, который сохраняется благодаря пожарам и бедной песчаной почве (на бедных почвах вечнозеленые леса обладают конкурентным преимуществом перед листопадными лесами).

Каждый из этих типов леса имеет свои отличительные черты, но многие организмы, особенно крупные животные, распространены в пределах двух или более типов ("связующие" виды). Листопадные леса Западной Европы относительно бедны видами (исходное разнообразие снизилось в результате оледенения). Напротив, смешанный мезофитный лес на юге Аппалачей (здесь не было оледенения) и сравнимые с ним леса Восточной Азии - самые богатые видами среди лесов умеренной зоны мира.

Широколиственные, или летнезеленые леса не образуют единой сплошной зоны, а занимают в Европе, Азии и Северной Америке разобщенные территории. Климат областей, в которых распространены эти леса, умеренно прохладный, влажный, с относительно равномерно выпадающими в течение года осадками. Зимние холода вызывают перерыв в вегетации. Северные границы распространения широколиственных лесов определяются продолжительностью холодного периода и недостатком тепла летом, южные – влажностью. Недостатком влаги обуславливается

переход к степям. На границе широколиственных лесов с хвойными бореальными выделяется полоса смешанных хвойно-широколиственных лесов, в зоне контакта с травянистыми сообществами умеренного пояса – лесостепь. Европейские широколиственные леса флористически самые бедные и сильно изменены деятельностью человека. Основные древесные породы, входящие в состав этих лесов, – виды дуба и бука. Участие в древостоях каштана, граба, ясеня и липы ограничено. Коренные леса в Европе не сохранились. Широколиственные леса Азии охватывают восточные районы Китая, часть Японских островов, юг п-ова Корея и юг Приморского края. Леса эти характеризуются большим видовым богатством деревьев, кустарников и трав, есть лианы, мхи-эпифиты. Основное место в древостоях занимает монгольский дуб, обычна липа амурская, клен мелколистный, желтая береза. В хвойно-широколиственных лесах главная роль принадлежит кедру корейскому, встречаются аянская ель, белокорая пихта. На Японских островах распространены так называемые смешанные мезофильные леса, которые характеризуются смесью вечнозеленых и листопадных лиственных пород с хвойными. Североамериканские широколиственные леса распространены только в восточной части континента. Для них характерно большое разнообразие видов деревьев, наличие двух-трех древесных ярусов. Доминируют виды дуба, клена, платана, вяза, ясеня, ореха, тюльпанное дерево, несколько видов гикори. Коренные леса полидоминантны, со средней высотой 20–30 м. В настоящее время на больших площадях леса сведены и земли заняты посевами сельскохозяйственных культур, или вторичными насаждениями. В наибольшей степени леса сохранились в холмистых районах к югу от Аппалачей, в долинах рек.

Более высокое видовое разнообразие широколиственных лесов (во многом обусловленное их более благоприятным широтным положением, большим притоком солнечной радиации по сравнению с зоной тайги) здесь формируются экосистемы сложной структуры с развитыми пищевыми сетями.

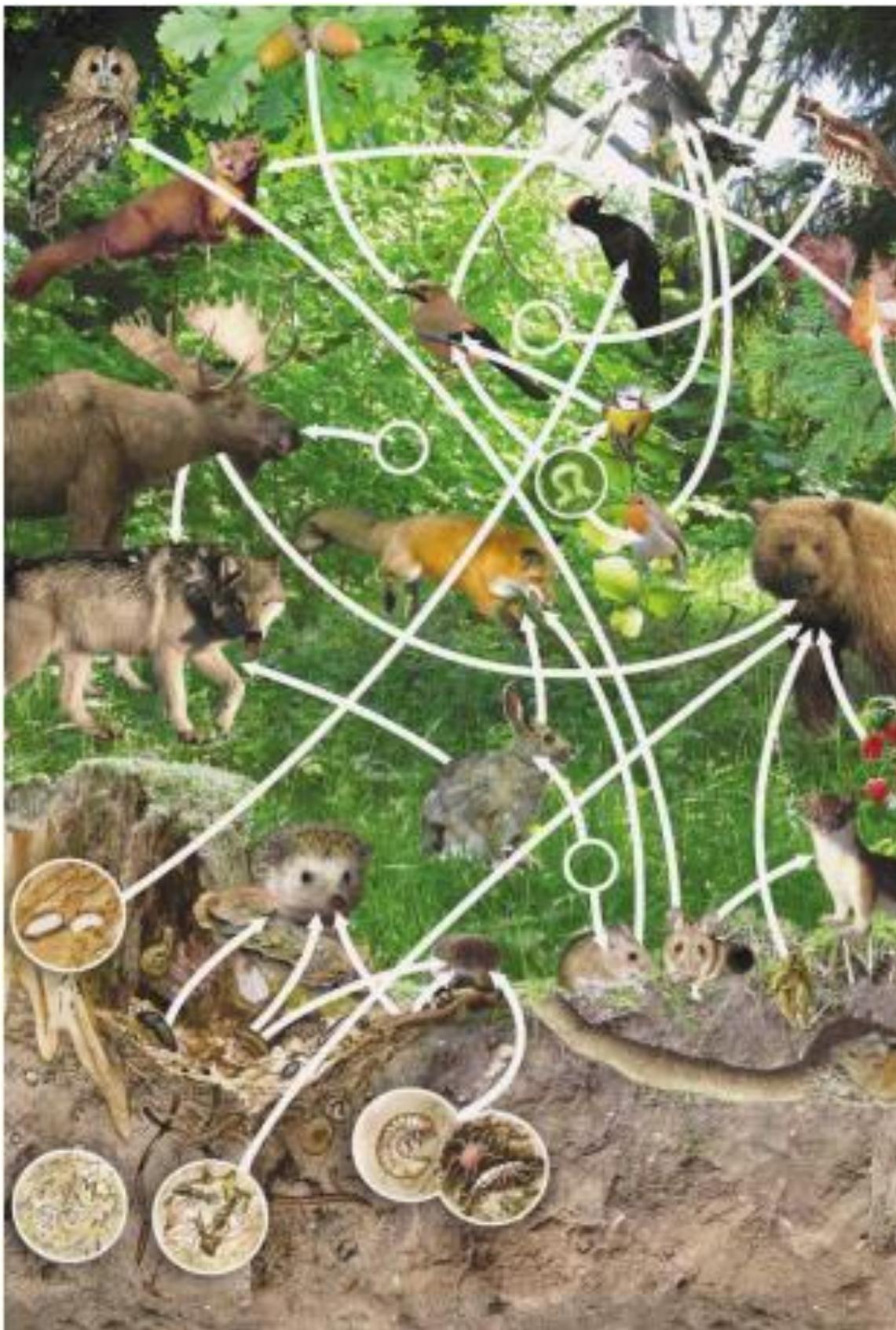


Рисунок 25. Пищевые сети в экосистеме широколиственного леса Восточно-Европейской равнины (по материалам монографии «Основы устойчивого лесопроизводства», WWF)

Смешанные леса представляют своеобразную промежуточную полосу между зоной хвойных лесов и расположенными южнее широколиственными лесами. Они образуют подзону подтайги с участием как хвойных, так и широколиственных пород. Хвойно-широколиственные леса представлены двумя разобщёнными частями: на Русской равнине до Южного Урала и на Дальнем Востоке. Европейские хвойно-широколиственные леса флористически относительно бедны, дальневосточные – богаты. Из хвойных пород в дальневосточных смешанных лесах только ель аянская и пихта белокорая являются зональными элементами, остальные – ель корейская, кедр корейский, пихта цельнолистная – своим происхождением связаны с более южными регионами Восточной Азии. Из широколиственных обычны дуб монгольский, липа амурская, клёны и др. Южная граница европейских смешанных лесов совпадает с южной границей хвойных пород на равнине. В Западной Сибири к югу от южной тайги располагается полоса подтайги, состоящая из сосняков, коренных берёзовых и осиновых лесов, которая замещает там на солонцеватых и заболоченных почвах широколиственные леса.



Рисунок 26. Смешанный лес в Нью Гемпшире, США (по материалам http://www.northeasternforests.org/content/new_hampshire)

6. Степь и степеобразные биомы

Это биом злаковников внутриконтинентальных районов умеренных широт, распространён в Северном и Южном полушариях. Сложился в условиях продолжит. жаркого лета и более или менее холодной зимы, при количестве осадков главным образом от 200 до 550 мм. Степь занимает обширные площади в Евразии, образует высотный пояс в аридных горах; аналогами степи в Северной Америке являются прерии, в Южной Америке — пампасы, в Нов. Зеландии — сообщества гуссоковых злаков. Растения степи развиваются на чернозёмах и тёмно-каштановых почвах. Преобладают многолетние морозоустойчивые и засухоустойчивые травы, преимущественно дерновинные злаки (ковыль, типчак, тонконог, овсец, мятлик и др.), дерновинные осоки, реже луки и разнотравье; местами встречаются кустарники (спирея, карагана, низкий, или степной, миндаль и др.). Для фауны степей характерны грызуны и стадные копытные; из-за обилия грызунов в степи также много хищных птиц и млекопитающих.

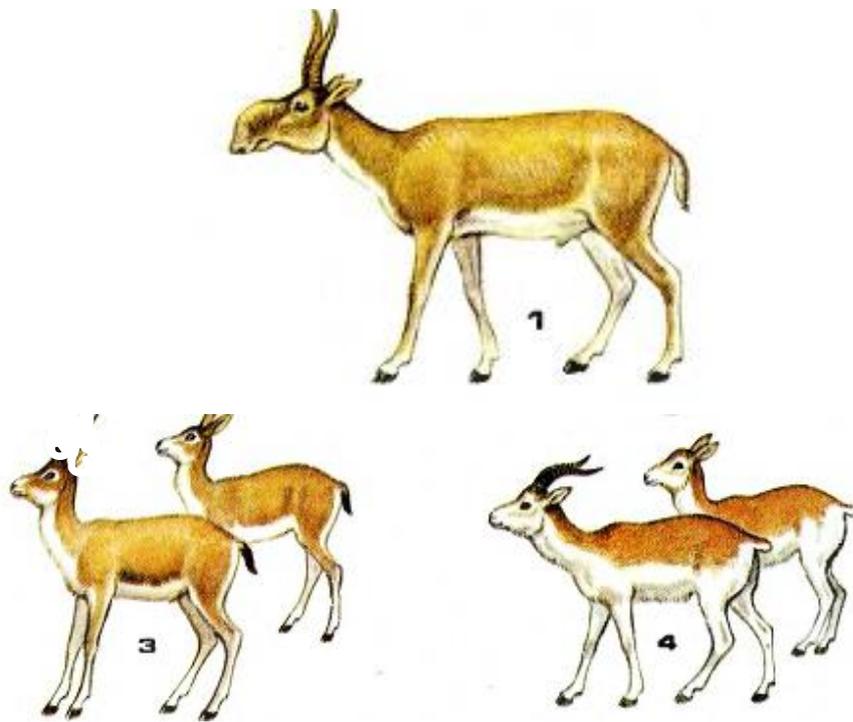


Рисунок 27. Типичные копытные евразийской степи: 1 сайгак; 2 джейран; 3 дзерен (по Кузнецов, 1975)



Рисунок 28. Виды рода суслик (3,5) и род сурок (6-7) типичные грызуны зоны лесостепи Евразии (по Кузнецов, 1975).



Рисунок 29. Шакал (4) и корсак (5) -типичные хищники зоны степи Евразии

Среди исчезнувших животных степей неизменный интерес вызывает азиатский гепард. Азиатский подвид гепарда – ранее обитал в зоне степей на территории бывшего СССР. Был занесен в Красную книгу СССР как вид, исчезнувший в 60-х 70-х годах XX века.

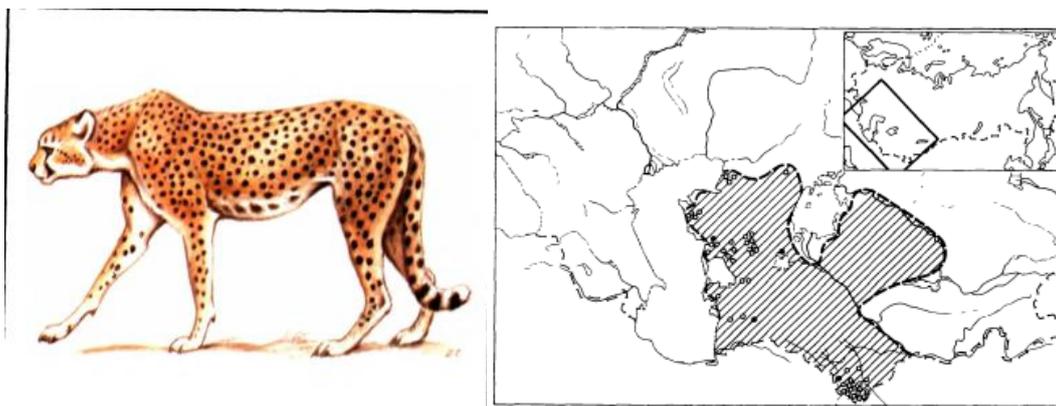


Рисунок 30. Азиатский подвид гепарда – вымерший хищник степи (по Красная книга СССР).

Еще более интересна версия об обитании азиатского подвида льва в степях нынешней Украины. Базируется она главным образом на таком литературном источнике как «Завещание Владимира Мономаха детям». Он описывает следующий эпизод охоты:

«А вот что в Чернигове я делал: коней диких своими руками связал я в пущах 10 и 20 живых коней, помимо того, что, разъезжая по степи, ловил своими руками тех же диких коней. Два тура поднимали меня на рогах, вместе один меня ногами топтал, другой рогами бодал. Вепрь у меня на бедре меч оторвал, медведь мне у колена потник укусил, лютый зверь вскочил мне на бедра и коня вместе со мной повалил». В тексте перечисляются обычные известные животные, но некий «лютый зверь» по характеру нападения и по силе удара (повалил и коня, и всадника) большинством исследователей интерпретируется как лев, тем более что в настоящее время степеобразные ландшафты (саванны) являются его естественной экологической нишей. Ниже приводится фрагмент оригинального древнерусского текста документа.

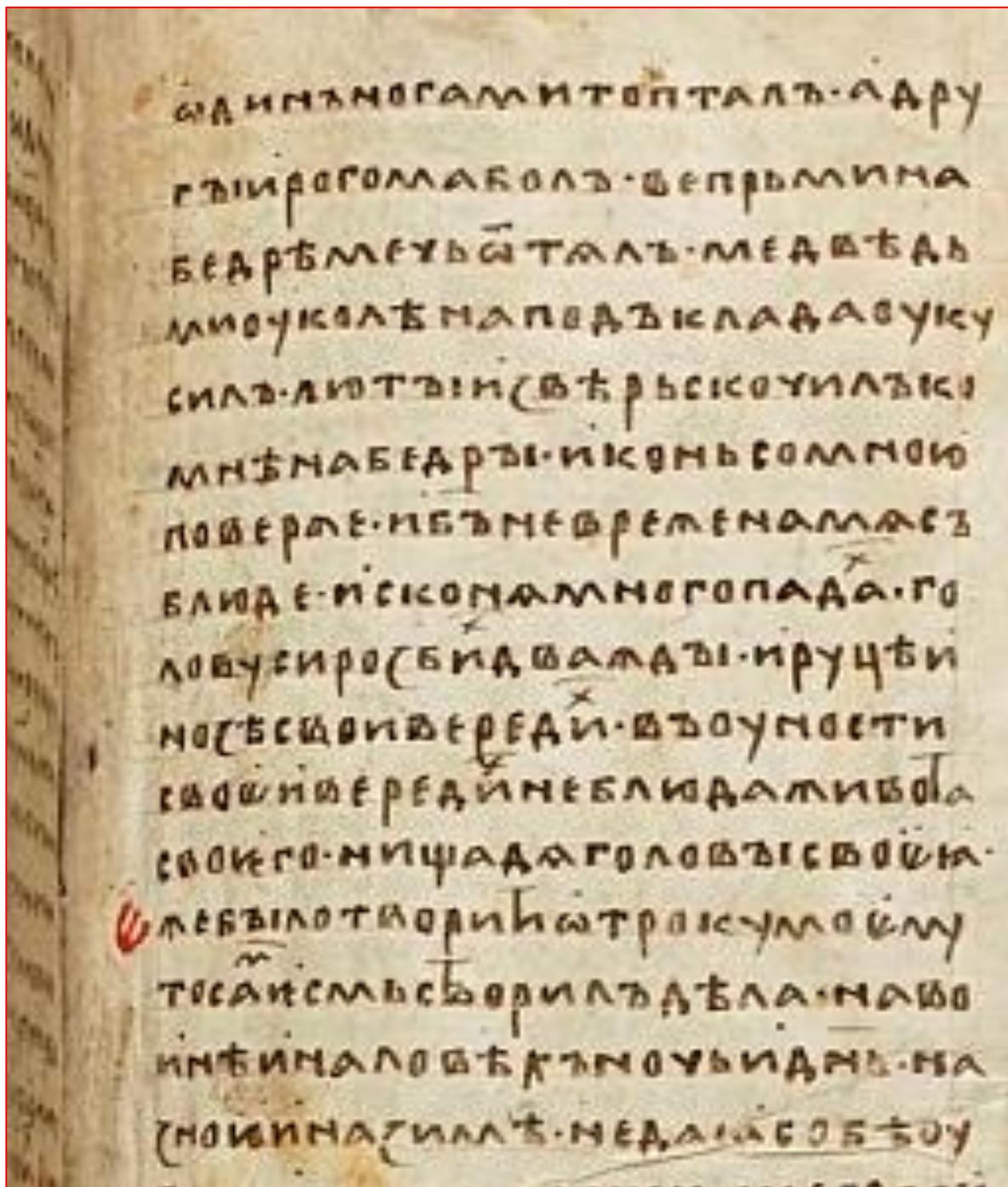


Рисунок 31. Фрагмент древнерусского текста поучения Владимира Мономаха, 1100 год (по материалам сайта <https://doc.histrf.ru/10-16/pouchenie-vladimira-monomakha/>)



Рисунок 32. Нападение африканского льва на антилопу. Зверь прыгает и делает захват боков лапами в том районе, где располагались бы бедра всадника на лошади, а затем старается повалить (опрокинуть животное). Фото из открытых источников.

В результате широкого развития земледелия и пастбищного скотоводства степи почти полностью освоены и преобразованы человеком. В России небольшие участки естественных степей сохранились в Южной Сибири, а в Европейской части России— только в заповедниках (например заповедник Стрелецкая степь).

На юге и юго-востоке Европейской части России, в Южном Предуралье и Зауралье и на юге Западно-Сибирской низменности протянулась степная зона, в травяных сообществах которой господствуют многолетние ксерофильные (сухлюбивые) растения, в первую очередь плотнoderновинные злаки (ковылы, типчак, житняки, овсец, огнёвки и др.). В полосе контакта степей с широколиственными лесами сформировались мозаичные лесостепные сообщества. Это низкорослые дубравы, берёзовые, осиновые или берёзово-осиновые рощи («колки», «кусты»), местами окружённые опушками степных кустарников из тёрна, бобовника и др., которые на водоразделах перемежаются с большими участками луговых степей из дерновинных (ковылы перистый, тирса и опушённолистный) и корневищных (кострецы береговой, безостый) злаков, осок и богатого разнотравья (прострела, горицвета весеннего, ветреницы лесной, незабудки, шалфея, нивяника, румянки и многих др.) на плодородных чернозёмных почвах. Массовое цветение многочисленных видов разнотравья делает эти степи красочными.

Красочные степи образуют северную лесостепную подзону, или подзону луговых степей (рисунок 33) В Средней России все луговые степи распаханы, отдельные

участки сохранились только в Центральнoчернозёмном заповеднике. В Западной Сибири они беднее, чем среднерусские.



Рисунок 33. Первобытная украинская степь (по Е. Кирбик, 1944)

Южнее луговых степей располагается широкая подзона настоящих (типичных) степей, где леса сохраняются только в балках, долинах рек и на песчаных гривах. В типичных степях преобладают дерновинные злаки, а роль других групп растений меняется при движении к югу: красочное разнотравье постепенно беднеет, разнообразие весенних эфемеров и эфемероидов (быстро исчезающих однолетников и многолетников) возрастает.

Видовой состав ковылей в травяном покрове также меняется: крупнодерновинные перистые ковыли переходят на сев. склоны, на плакорах их сменяют средне- и мелкодерновинные (ковыли украинский, Залесского, красивейший, Лессинга, волосатик). Обычны типчак, тонконог гребенчатый, мятлик узколистный и кострец береговой. Среди разнотравья характерны перекасти-поле (катран татарский, качим метельчатый, синеголовник равнинный, зопник колючий и др.), луковичные и клубневые геофиты (тюльпаны, луки, птицемлечники, пролески, валериана клубневая и др.), крупные многолетники с длительным периодом вегетации (шалфей поникающий, русский василёк, зопник шишковатый).

В южных бескрасочных степях наряду с ковылями Лессинга, волосатиком и типчаком растут полукустарничковые полыни Лерхе и австрийская, ромашник, представители семейства маревых (камфоросма, прутняк и др.); в составе весенних эфемероидов появляется мятлик луковичный.

В отличие от луговых степей, растения которых имеют непрерывный период вегетации с апреля по сентябрь, у растений настоящих степей этот период, продолжающийся с марта до начала ноября, прерывается летней фазой полупокоя, когда происходит «выгорание» степи.



Рисунок 34. Участок ковыльной степи (материалы с сайта Оренбургского заповедника)

Видовой состав настоящих степей меняется и с запада на восток: вместо перистых ковылей европейских и зауральских степей в островных степях Сибири и Забайкалья появляются волосовидные центральноазиатские ковылы Коржинского, Крылова, большой, байкальский и др. В травяном покрове обычна змеёвка, типчак ленский, вострец; эфемеры и эфемероиды в степях Сибири почти не встречаются

Ниже изображены типичные растения степи (рисунок 35)

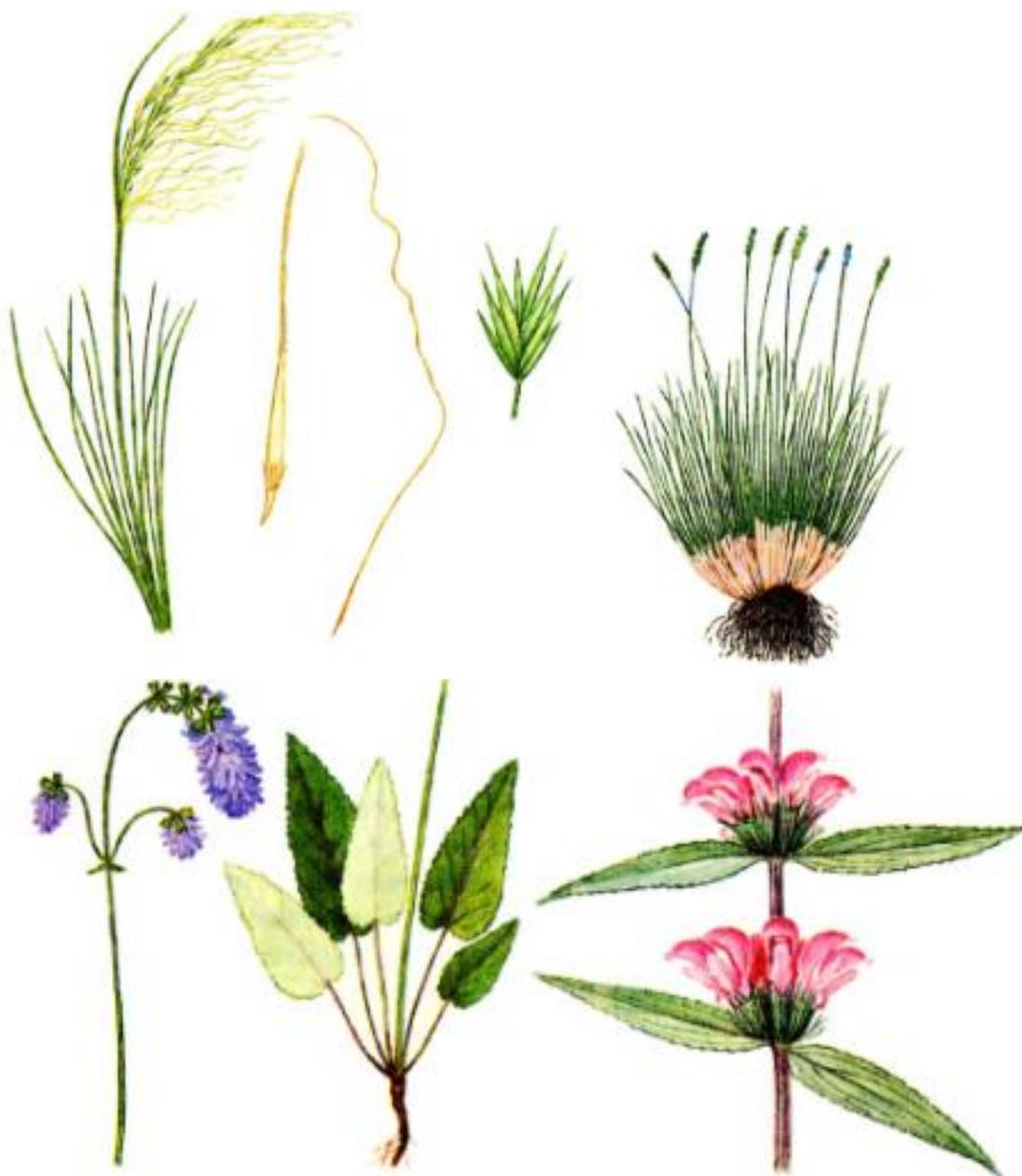


Рисунок 35. Типичные растения степи: ковыль волосатик, типчак, шалфей поникающий, зопник колючий (по Петров, 1981)

Несмотря на то, что по сравнению с лесным фитоценозом напочвенный покров степи выглядит относительно однородным по высоте, то тщательный анализ его структуры показывает разделение на ярусы. Пример анализа ярусности травостоя степи приводится в том числе в работе Т.А. Работнова (1974), рисунок 36.

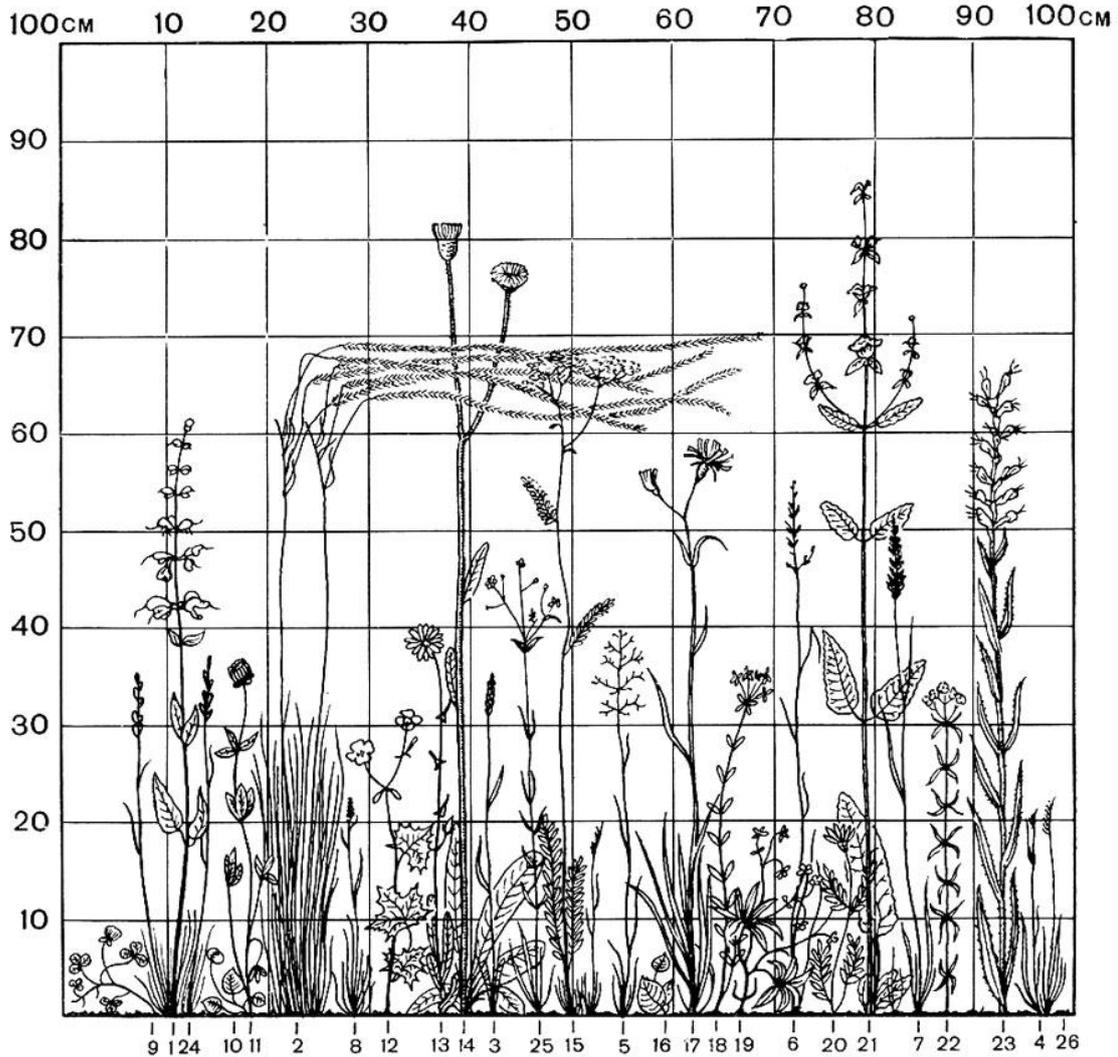


Рисунок 36. Вертикальная проекция травостоя остепненного луга Бобринской степи Орловской области. Вертикальная проекция травостоя остепненного луга (Бобринская степь в Орловской области). Дерновинные злаки и осоки: 1 - типчак; 2 - ковыль Иоанна; 3 - душистый колосок; 4 - горная осока. Корневищные злаки и осоки: 5 - полевица Сырейщикова; 6 - красная овсяница; 7 - келерия Делявина; 8 - русская осока. Разнотравье (включая бобовые): 9 - ползучий клевер; 10 - песчаная фиалка; 11 - горный клевер; 12 - многоцветковый лютик; 13 - обыкновенный нивяник; 14 - крапчатый пазник; 15 - шестилепестная таволга; 16 - собачья фиалка; 17 - пурпуровый козелец; 18 - стройный молочай; 19 - семилисточковая лапчатка; 20 - датский астрагал; 21 - клубненосный зопник; 22 - северный подмаренник; 23 - красная румянка; 24 - луговой шалфеи; 25 - злаколистная песчанка. Мхи: 26 - зеленый мох (сплошной покров) (Работнов, 1974).

Исторически слово степь восходит к тюркскому *steppe* и как правило используется для обозначения исключительно евразийского биома. В то же время на других континентах присутствуют экологически идентичные степи биомы, которые в силу исторических причин имеют в биогеографии отличающиеся названия.

В зависимости от структуры и характера почв в растительном покрове выделяют: кустарниковые степи (с участием различных видов караганы, спиреи, миндаля), песчаные, каменистые, галофитные и др. Своеобразие степной области придают «меловые» ксерофиты (иссоп меловой, левкой, меловые норичник, желтушник, тимьян, полыни и др.), произрастающие на меловых обнажениях в бассейнах рек Северский Донец и Дон. В опустыненных степях северо-зап. части Прикаспийской низменности отмечается чередование (на плакоре) степного и пустынного типа растительности.

На степных и луговых участках лесостепи из съедобных грибов характерны: грибы-зонтики, опенок луговой, степной «белый гриб», виды рода шампиньон и др. Их урожай нестабильны и не могут обеспечить промышленный сбор. Степи умеренной зоны расположены там, где выпадает промежуточное между пустынями и лесами количество осадков (250-750 мм); существование степей в этих условиях зависит от температуры, сезонного распределения осадков и влагоемкости почвы.

В масштабах Земного шара ключевым фактором формирования степей (степеобразных биомов) является влажность почвы, в частности потому, что она лимитирует микробное разложение и возврат в круговорот биогенных элементов. Обширные степные пространства занимают внутренние части Евразийского и Североамериканского континентов, юг Южной Америки (аргентинские пампасы) и Австралию.

Прерии представляют собой степеобразные биомы Северной Америки. Прерия (фр. prairie, от лат. pratum — луг) - злаковники Северной Америки. Распространены от Южной Канады до Мексиканского нагорья. На территории США до интенсивного освоения её человеком занимали площадь более 1 млн. км², в Канаде — 2 млн. км². В растит. покрове прерий господствуют многолетние морозоустойчивые и засухоустойчивые растения: дерновинные злаки из родов ковыль, тонконог, житняк (общие со степями Евразии), а также бородачи, грама, бизонова трава. Основные территории прерий на востоке почти полностью распаханы под посевы кукурузы и пшеницы, на западе — используются как пастбища. Естественная растительность прерий сохранилась на территории Канады (около. 235 тыс. км²). В мало изменённом человеком виде прерии можно увидеть в национальном парке Уинд-Кейв (США, Южная Дакота), здесь же широко представлены животные прерий: вилорог, луговая собачка, чернохвостный олень, койот и бизон.

В Северной Америке биом степей подразделяется (с востока на запад) на следующие зоны: высокотравные, смешанные, низкотравные и кустисто-злаковые прерии. Эта зональность определяется градиентом количества осадков, который одновременно является и градиентом уменьшения первичной продуктивности. Ниже приводится перечень некоторых наиболее важных видов многолетников, сгруппированных по высоте надземных частей.

1. Высокие злаки (от 150 до 240 см) - бородач (*Andropogon gerardi*), просо (*Panicum virgatum*), индейская трава (*Sorghastrum nutans*) и в низинах *Spartina pectinata*.

2. Средние злаки (от 60 до 120 см) - малый бородач (*Andropogon scoparius*), ковыль (*Stipa spartea*), спороболус (*Sporobolus heterolepis*), пырей (*Agropyron smithii*), тонконог (*Koeleria cristata*), индейский рис (*Oryzopsis*) и многие другие.

3. Низкие злаки (от 15 до 45 см) - бизонова трава (*Buchloe dactyloides*), голубая грамова трава (*Bouteloua gracilis*), другие виды граммовой травы (*Bouteloua* sp.), интродуцированные мятлик (*Poa*) и костер (*Bromus* sp.).

Корни большинства видов глубоко (до 2 м) проникают в почву, и масса корней климаксных многолетников в несколько раз превышает массу их надземных частей. Большое значение имеет форма роста корней. Некоторые из упомянутых видов, например бородач, бизонова трава и пырей, образуют подземные корневища и формируют таким образом дернину. Другие виды, такие, как малый бородач, тонконог, ковыль, кустятся и растут куртинами. Эти две жизненные формы можно найти во всех зонах, но кустовые злаки преобладают в более засушливых областях, где степь переходит в пустыню.

Разнотравье (сложноцветные, бобовые и т. п.) составляют обычно лишь малую часть биомассы продуцентов климаксной степи, но встречаются неизменно. Некоторые виды особенно интересны как индикаторы стресса. Усиление выпаса, засуха или обе эти причины увеличивают процент разнотравья, что выражено также на ранних стадиях сукцессии. Те, кто путешествует на автомобиле по континентальным районам США, должны помнить, что живописные однолетние травы на обочинах дорог, такие, как солянка (*Salsola*) и подсолнечник (*Helianthus*), обязаны своим "процветанием" постоянному разрушению почвы, чему способствуют ремонтные работы на скоростных дорогах.

Обширные пространства степей, особенно высокотравных прерий, в настоящее время заняты посевами зерновых, культурными пастбищами или древесной растительностью. Сейчас трудно найти первоначальную, или девственную, высокотравную прерию, и там, где она сохраняется для научных и учебных целей (как в арборетуме Висконсинского университета), ее нужно время от времени выжигать, чтобы сохранить специфику этого биома. Типичными копытными, поддерживавшими баланс фитомассы прерии и круговорот веществ в ней были бизоны, истребленные в результате интенсивной охоты (рисунок 29).



Рисунок 37. Карл Рингиус. Пейзаж бизоны

В хорошо развитом степном сообществе есть виды с различными температурными адаптациями; одна группа растёт в холодные сезоны (весной и осенью), другая - в тёплый (летом). Степь в целом "скомпенсирована" по температуре, что удлинит период первичного продуцирования.

В степном сообществе развивается почва, полностью отличная от лесной, даже если оба сообщества стартовали на одной и той же материнской породе. Так как злаки по сравнению с деревьями живут недолго, почву обогащает большое количество органического вещества. Первая фаза разложения протекает быстро, в результате образуется мало подстилки, но много гумуса, иными словами, скорость гумификации велика, а минерализации мала. В итоге степная почва может содержать в 5-10 раз больше гумуса, чем лесная. Темная степная почва лучше других подходит для произрастания кукурузы, пшеницы и других зерновых, представляющих собой виды культурных злаков.

Пожары помогают степной растительности конкурировать с лесной в теплых или влажных районах. Характерная особенность степей - наличие крупных травоядных. "Экологические эквиваленты" бизонов, антилоп и кенгуру в степях разных биогеографических областей отмечались ранее. Крупные травоядные представлены двумя "жизненными формами": бегающей, к которой относятся только что

упомянутые животные, и роющей, к которой относятся суслики и луговые собачки. Когда природные степи превращаются в пастбища, то присущие им виды травоядных животных заменяются домашними: коровами, лошадьми, овцами и козами. Поскольку степи адаптированы к мощному потоку энергии, проходящему через пастбищную пищевую цепь, такое переключение экологически безвредно. Однако люди постоянно страдают от "трагедии общин", допуская чрезмерный выпас и выпашивание. Таким образом, многие степи превратились в настоящее время в созданные руками человека пустыни, которые трудно вернуть вновь к состоянию степей. Например, в аргентинских пампасах в результате интенсивного выпаса коров количество способных гореть веществ сократилось настолько, что не осталось пищи пожарам, необходимым для поддержания покрова злаков. Это привело к преобладанию колючих кустарников, рост которых прежде сдерживался периодическими пожарами. Единственный путь восстановления продуктивности пастбищ - затрата энергии топлива для механического удаления и выжигания древесной растительности. Описанная ситуация - пример такого антропогенного изменения растительности, которое можно сделать обратимым только дорогой ценой.

Степеобразные биомы Южной Америки получили название *пампа*. Пампа (заимствовано из яз. индейцев кечуа) – это злаковники Южной Америки, аналог степей Евразии и прерий. Распространены на Востоке Аргентины и в предгорьях Анд. Площадь их составляет около 0,75 млн. км². Пампы отличаются от степей Евразии отсутствием отрицательных температур в зимний период. В результате хозяйственной деятельности человека, превратившей пампы в пашни и сеяные пастбища, их естественная растительность практически не сохранилась. В прошлом она была образована разнотравьем, злаками, в том числе особыми видами ковыля с мощной дерновиной. В пампах обитали многочисленны пампасный олень, гуанако, броненосцы, различные грызуны, в том числе. вискаша, из птиц — нанду. Большие площади засаживают хорошо растущими в пампе древесными породами (робиния, гледичия, клён, тополь и др.).



Рисунок 38. Пампасы Южной Америки (по материалам сайта Britannica.com)

7. Лесостепные зоны

Это природные зоны суши, в естественных ландшафтах которых преобладают леса, чередующиеся со степями. В умеренно м поясе лесостепные зоны развиты главным образом в Северном полушарии, во внутриматериковых районах Евразии и Сев. Америки. Климат умеренный континентальный со снежной холодной зимой, приостанавливающей вегетацию растений (средние температуры января отрицательные, местами ниже -5°C), и тёплым, относительно влажным летом (ср. температуры июля $18-25^{\circ}\text{C}$). Осадков $400-1000$ мм в год. Почвы серые лесные, чернозёмы и чернозёмовидные. По характеру растительности различают лесостепи с широколиственными и хвойно-мелколиственными лесами и прерии. В субтропических поясах лесостепной зоны (развиты преимущественно в Северной и Южной Америке, их фрагменты встречаются на Юго-Востоке Африки, в Восточной Азии и в Австралии). Климат субтропический с тёплой зимой и жарким летом, среднемесячные температуры меняются от 4 до 24°C . Вегетация растений продолжается в течение всего года (замедляется в сухие периоды), осадков от 600 до 1200 мм (в муссонных областях) в год. Почвы преимущественно красновато-чёрные. Растительность субтропических саванн и прерий высокотравная, злаково-разнотравная в сочетании с кустарниками и редколесьем. Почвы лесостепной зоны отличаются высоким естественным плодородием, что способствует их интенсивному сельскохозяйственному освоению. Значительные территории распаханы. Лесостепь можно определить как зональный тип ландшафта, характеризующийся чередованием на водоразделах лесной и степной растительности (рисунок 39).



Рисунок 39. Малонарушенный участок лесостепи (материалы Центрально-Черноземного заповедника)

Ниже приводятся изображения видов растений, характерных для европейской зоны лесостепи (рисунок 40 -43).



Рисунок 40. Таволга шестилепестная и румянка -типичные растения зоны лесостепи (по Петров, 1981)



Рисунок 41. Козелец пурпуровый и эспарцет песчаный (по Петров, 1981)



Ветреница лесная



Терн – веточка с плодами

Рисунок 42. Ветреница лесная и терн (по Петров, 1981)



Степная вишня – веточка с плодами



Спирея городчатая

Рисунок 43. Вишня степная и спирея городчатая (по Петров, 1981)

8. Саванны

Аналогом лесостепной зоны в Африке является биом *саванны*. Саванна (от исп. *sabana*, заимствовано из карибских языков), тропические злаково-древесные сообщества, тип биома, распространённый между тропическими лесами и пустынями. Развивается в условиях чёткой смены сухого и дождливого сезонов и при кол-ве осадков от 250 до 500 мм/год. Обширные пространства занимает в Африке (около 40% площади материка). Представление о ландшафте саванны дает картина Зденека Буриана. На заднем фоне картины изображена гора Килиманджаро. Несмотря на то, что она расположена близ экватора ее вершина покрыта вечными снегами, в чем проявляются закономерности высотной поясности, также влияющей на формирование биомов суши.

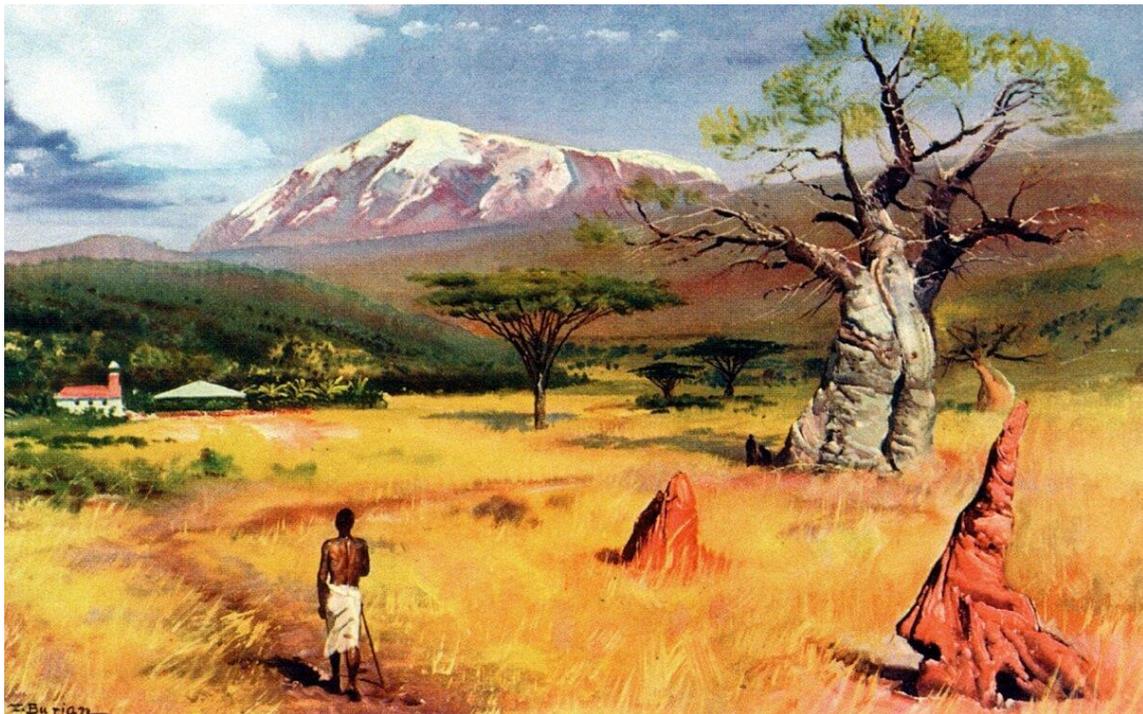


Рисунок 44. Зденек Буриан Гора Килиманджаро посреди биома саванны

Растительность, аналогичная африканской саванне., встречается в Южной Америке (кампус, льянос), на Северо-Востоке Австралии и в Южной Азии. Во влажной саванне (засуха длится 2,5—5 месяцев) среди почти сомкнутого травяного покрова слоновой травы и бородачей возвышаются баобабы, зонтиковидные акации, мимозы и др. В сухой саванне (засуха длится 5—7,5 месяцев) травяной покров не образует сплошной дернины и состоит из жестколистных дерновинных злаков и ксероморфного разнотравья, деревья редкие, в осн. листопадные. В колючекустарниковой саванне (засуха — 7—10 месяца) дерновины злаков отстоят далеко друг от друга, в понижениях встречаются кустарники и небольшие группы деревьев-суккулентов. Обилие растит, пищи (прирост надземной фитомассы до 30 т/га) способствует существованию богатого животного населения, для которого

характерно обилие крупных травоядных млекопитающих, в том числе антилоп, жирафов, буйволов, бегемотов, слонов, зебр и др., а также хищных (львы, гепарды и др.); в саванне много грызунов, бегающих птиц, пресмыкающихся и насекомых. В результате хищнического истребления и нарушения местообитаний количество крупных зверей в саваннах в настоящее время сильно сократилось, их популяции сохранились преимущественно в национальных парках. На распаханых землях саванн выращивают зерновые и клубневые культуры, хлопчатник, арахис, сизаль, сахарный тростник. Зона саванны плавно перетекает в зону **САВАННЫХ ЛЕСОВ**.

Саванновые леса представляют собой ксерофильные сезонные листопадные тропические леса. Приурочены к районам, где сухой период продолжается 4—6 месяцев и незначительное кол-во осадков выпадает в короткий промежуток. Встречаются в Южной Америке, Африке, на п-ове Индостан, реже в Австралии. Древостой более редкий, чем в муссонных лесах, и низкорослый (до 20 м), представлен в основном видами растений из семейства бобовых и др. Листья не образуют сплошного полога, и крона не препятствует проникновению света к нижним ярусам. Из вечнозелёных растений здесь встречаются пальмы и хвойные. Распространены растения с колючими суккулентными побегами (кактусы, мясистые молочаи), бутылевидные деревья (некоторые бомбаксовые). Кустарниковый ярус или отсутствует, или представлен ксерофильными видами, травяной покров хорошо развит. Лианы редки, эпифиты встречаются чаще, но представлены немногими видами. Периодические палы сухого травостоя оказывают сильное влияние на древесно-кустарниковые растения. На значит. площади коренные саванновые леса в результате антропогенного воздействия сменились редколесьями или саваннами. Самые древние ископаемые остатки человека найдены в Восточной Африке, однако мы не знаем точно, была ли эта область на заре развития человечества засушливее или более влажной, чем сейчас.



Рисунок 45. Австралопитеки в ландшафтах зоны саванны (реконструкция Зденека Буриана).

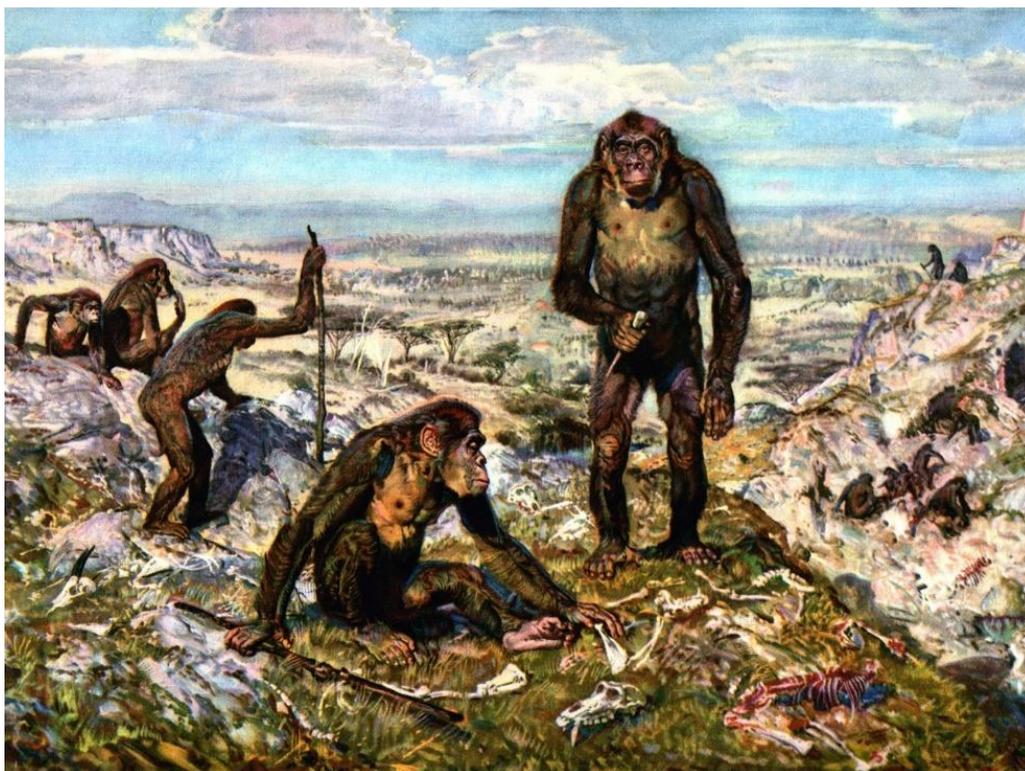


Рисунок 46. Австралопитеки в ландшафтах зоны саванны (реконструкция Зденека Буриана).

Тропические саванны (степи с редкими деревьями или группами деревьев) расположены в теплых областях, где в год выпадает большое количество осадков (1000-1500 мм), но имеется один или два продолжительных сухих сезона, когда возникают пожары, представляющие собой важный фактор окружающей среды. Самая обширная область этого типа находится в Центральной и Восточной Африке, но довольно значительные области тропических саванн (grassland) встречаются также в Южной Америке и Австралии. Поскольку и деревья, и злаки должны быть устойчивыми к засухе и пожару, растительность состоит из небольшого числа видов, что составляет разительный контраст с расположенными рядом экваториальными лесами. В покрове доминируют злаки, принадлежащие к таким родам, как *Panicum*, *Pennisetum*, *Andropogon*, *Imperata*.

Вместе с тем редкие разбросанные деревья принадлежат к видам, отличным от тех, что растут в дождевом лесу. Ландшафт африканской саванны усеян колючими и живописными акациями и другими деревьями, и кустарниками, относящимися к семейству бобовых, баобабами (*Adansonia*), древовидными молочаями (экологические эквиваленты кактусов) и пальмами. Часто на больших пространствах доминирует один вид деревьев и злаков.

Африканская саванна не имеет себе равных по численности и разнообразию популяции копытных. Здесь пасутся или объедают деревья многочисленные виды антилоп (включая гну), зебры и жирафы, а в тех местах, где эту "крупную дичь" не вытеснил человек со своим домашним скотом, на нее охотятся львы и другие хищники. Существует мутуализм между травоядными животными и травами. Насекомые наиболее обильны во время влажного сезона, когда гнездится большинство птиц; рептилии же активнее во время сухого сезона. Следовательно, сезонность определяется дождями, а не температурой, как в степях умеренной зоны.



Рисунок 47. Водопой в саванне в период засушливого сезона (фото из свободных источников)

9. Жестколистные вечнозеленые леса

В областях с мягким умеренным климатом, где обильны зимние дожди, но лето сухое, растительность состоит из деревьев или кустарников (или тех и других) с жесткими толстыми вечнозелеными листьями. В данный раздел включены растительность от прибрежного чапаралья, в котором преобладают кустарники, до "широколиственно-склерофильных" лесов, в которых преобладают вечнозеленые деревья небольшой или средней величины. "Картина" климата одной из областей с зимними дождями дана на рис. 5.14. Сообщества чапаралья широко распространены в Калифорнии и Мексике, по берегам Средиземного моря, в Чили и вдоль южного берега Австралии. В зависимости от области и местных условий доминировать могут многие виды растений. Все виды обладают микоризой, и у многих имеются клубеньки с азотфиксирующими актиномицетами. Оба варианта мутуализма способствуют выживанию в жестких условиях среды. Пожары - важный фактор, способствующий доминированию кустарника, а не деревьев.

В Калифорнии чапараль покрывает склоны и каньоны на площади 2-3 млн. га. Обычными кустарниками являются чамисо (*Adenostoma*) и толокнянка (*Arctostaphylos*), которые образуют густые заросли; характерны также разные виды вечнозеленых дубов и других кустарников и деревьев. Дождливый сезон, когда происходит рост, продолжается обычно с ноября по май. В чапарале в этот период живут чернохвостый олень и многие птицы; с наступлением жаркого сухого лета они откочевывают к северу или в горные районы. Постоянно живущие в чапарале позвоночные невелики и имеют тусклую окраску, гармонирующую с низкорослым лесом. Характерны мелкий кролик Бахмана (*Sylvilagus bachmani*), древесные крысы, бурундуки, ящерицы, мелкие воробьиные и тауи. К концу вегетационного сезона плотность популяции гнездящихся птиц и размножающихся насекомых бывает довольно высокой; в конце сезона роста, когда высыхает растительность, численность популяций уменьшается. Именно в этот сезон часто возникают пожары, которые с невероятной быстротой очищают склоны (и пригородные районы в южной Калифорнии). После пожара с первыми дождями в чапарале начинают усиленно расти кустарники, достигая за 15-20 лет максимальной величины.

Характерный вид мексиканского чапаралья характеризует фото на рисунке 48. Жестколистные леса в средиземноморских областях с зимними дождями носят местное название "маки" или маквисы; в Австралии подобная растительность с доминирующими деревьями и кустарниками из рода *Eucalyptus* называется "мали-скрэб". Не удивительно, что австралийские эвкалипты хорошо себя чувствуют в Калифорнии, куда их активно интродуцировали и где они в значительной степени заменили в городах местные виды древесной растительности.



Рисунок 48. Чаппараль в Мексике (по Енек, 1987)



Рисунок 49. Австралийский абориген среди скреба (по Счастнев, Терехов, 1959)

Европейские жестколистные леса маквисы обычно представляют собой густые, часто непроходимые заросли вечнозелёных толстолистных, колючих кустарников и невысоких деревьев (мирт, олеандр, можжевельник, земляничное дерево, дикая фисташка). Распространены почти по всему Средиземноморью, особенно в его западной части и на о. Корсика, в основном в нижнем поясе гор. Маквисы — это вторичные формации, возникающие на месте сведённых жестколистных лесов; в сохранившихся лесах типичные для маквисов виды как правило образуют подлесок.

10. Пустыни и полупустыни

Это группа биомов, распространённых в областях с крайне засушливым климатом; характеризуется сильно разрежённым и обеднённым растит. покровом. Годовая сумма осадков в пустынях различных природных поясов и зон не превышает 200 мм (в наиб. аридных р-нах — менее 50 мм) при испаряемости, превышающей её в 7—10 раз. Пустыни занимают обширные пространства в Северной и Юго-Западной Африке, Средней и Центральной Азии, Австралии, на западном побережье Южной Америки. По эдафическому признаку выделяют следующие типы пустынь: песчаные, песчано-галечниковые, щебнистые, каменистые, суглинистые, лёссовые, глинистые, солончаковые. Пустыни— область широкого распространения ксерофильной, суккулентной и галофильной растительности. Доля покрытой растительностью площади в пустынях не превышает 10—20%; до 75% биомассы может находиться в почве. В наиболее засушливых областях высшие растения на значительных площадях отсутствуют. Существование пустынь имеет глубокие истоки в эволюции биосферы Земли (Рисунок 50).

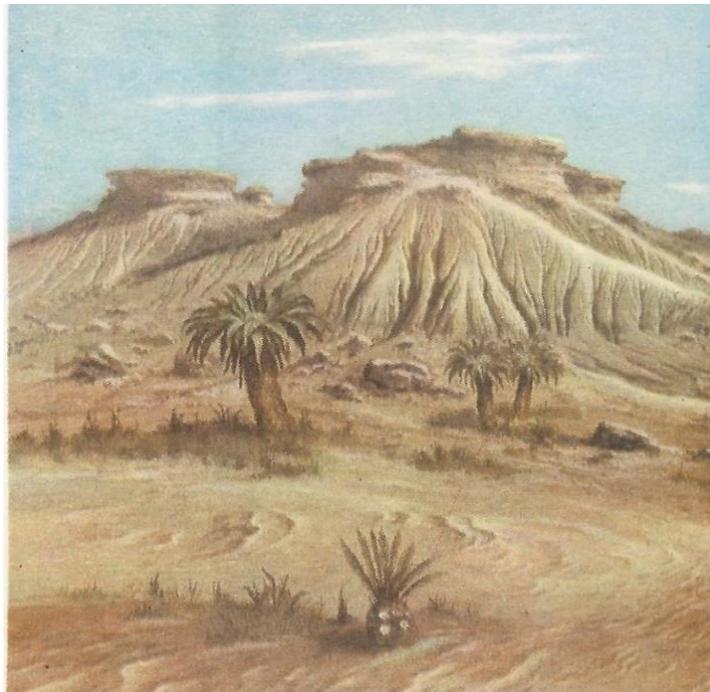


Рисунок 50. Пустыня пермского периода палеозойской эры в Северном полушарии (230 миллионов лет назад) (Наука и человечество, 1977)

Особняком стоят арктические пустыни., зависящие не от сухости климата, а от низких температур, где на участках суши, свободных ото льда, существует чрезвычайно разрежённая растительность, в составе которой доминируют лишайники и мхи. Для пустынной фауны характерно относительно большое число видов млекопитающих, главным образом грызунов (песчанки, тушканчики, суслики и др.), копытных (кулан, джейран, вилорогая антилопа и др.), хищников (волк, койот, фенек,

корсак, каракал, барханный кот и др.). Из птиц обычны саджа, рябки, дрофа-красотка, жаворонки. Много пресмыкающихся, насекомых и паукообразных. Из-за возросшего воздействия человека на пустыни и применения несовершенных методов землепользования их хрупкие экосистемы быстро разрушаются. По данным ООН, площади пустынь ежегодно расширяются на 50—70 тыс. км², главным образом, по-видимому, под влиянием антропогенных факторов (чрезмерной пастбищной нагрузки, разрушения почвы и др.) и под прямым воздействием ветровой и водной эрозии.

В России растительный покров пустынь представлен небольшим самым южным участком Прикаспийской низменности. В растительности здесь начинают доминировать сухолюбивые полукустарники и кустарники. На глинистых плакорах господствуют белополынные (с полынью Лерхе) и чернополынные сообщества с прутняком и ромашником, нередко с кустарничковой эфедрой. Весной в них многочисленны эфемероиды (тюльпаны, птицемлечники, луковичный мятлик) и эфемеры (мортуки пшеничный и восточный, бурачок пустынный, клоповник пронзённолистный и др.). На барханных песках обычны сообщества с тамариксом, джужгуном, донником, колосняком и однолетниками – кумарчиком, сухоцветником и др. На равнинных участках с пониженным стоком в Западном Прикаспии, на т. н. Чёрных Землях, распространены галоксерофитно-полукустарничковые пустыни с чёрной полынью, а в плоских понижениях на пухлых солончаках – сарсазан, солерос и др.

Пустыни встречаются в общем в тех областях, где в год выпадает меньше 250 мм осадков. Иногда к пустыням относят области и с большим количеством осадков, но эти осадки распределены очень неравномерно (рис. 11.9). Скудость осадков может быть вызвана: 1) высоким субтропическим давлением (Сахара и австралийские пустыни); 2) географическим положением в области "дождевой тени" (пустыни на западе Северной Америки; см. рис. 5.11); 3) большой высотой местности (пустыни Тибета и Боливии, Гоби). В большинстве пустынь в течение года выпадает какое-то количество дождей, и имеется хотя бы редкая растительность, если эдафические условия субстрата не оказываются очень неблагоприятными (например, подвижные песчаные дюны, барханы). По-видимому, единственные места, где дождей выпадает очень мало или они не выпадают совсем, — это центральная Сахара и пустыня на севере Чили.

Вальтер (Walter, 1954) измерил чистую продукцию ряда пустынных и полупустынных сообществ, расположенных вдоль градиента количества осадков в юго-западной Африке. Оказалось, что годовая продукция сухого вещества представляет собой линейную функцию количества осадков. Это иллюстрирует "жесткость" действия влажности как главного (ведущего) лимитирующего фактора. Чистая годовая первичная продукция составляет в пустынях менее 1000 кг сухого вещества с гектара, или около 200 ккал/м².

В условиях орошения пустынь, когда вода перестает быть лимитирующим фактором, первостепенное значение приобретает тип почвы. Если текстура почвы и

содержание элементов питания в ней благоприятны, то вследствие обилия солнечного света обводнённые пустыни могут быть крайне продуктивными. Однако из-за высокой стоимости строительства и эксплуатации ирригационных систем удельная стоимость выращенной продукции может быть очень высокой. Через такую экосистему нужно пропускать очень большие количества воды, в противном случае в почве будут накапливаться соли (вследствие высокой скорости испарения), которые станут лимитировать продуктивность. По мере "старения" орошаемой экосистемы потребности в воде растут. Это вызывает "спираль инфляции"; возникает необходимость в строительстве новых водоводов, что увеличивает стоимость продукции и ведет к более интенсивной эксплуатации подземных и горных водных ресурсов. В пустынях Старого Света легко найти развалины древних оросительных систем. Во многих случаях никто не знает, почему они пришли в упадок и почему "райские сады" опять превратились в пустыню. Эти руины должны служить нам по меньшей мере напоминанием того, что орошенная пустыня не будет процветать бесконечно, если игнорировать основные законы развития экосистемы.

Существуют три жизненные формы растений, адаптированные к пустыням: 1) однолетники, избегающие засухи тем, что они растут только при достаточной влажности 2) суккуленты, такие, как кактусы, характеризующиеся сохраняющим влагу САМ-фотосинтезом и накапливающей воду; 3) пустынные кустарники, у которых многочисленные отходящие от короткого основного ствола ветви несут мелкие толстые листья. Во время длительного засушливого сезона эти листья опадают. Пустынные кустарники всего мира весьма сходны по внешнему виду, хотя могут принадлежать к различным таксономическим группам (еще один четкий пример экологической эквивалентности).

Для пустынных кустарников характерно очень своеобразное распределение: редкие отдельные растения разбросаны далеко друг от друга с обширными пустынными пространствами между ними. В некоторых случаях определенную роль в поддержании дистанции между растениями играют антибиотики. Однако всегда разреженность снижает конкуренцию за скудные ресурсы, иначе интенсивная конкуренция за воду могла бы привести к гибели или задержке роста всех растений.

На основе температурного режима удобно различать два типа пустынь: жаркие и холодные, хотя такая классификация несколько произвольна. Доминирующий вид в жаркой пустыне на юго-западе Северной Америки представлен креозотовым кустарником *Larrea*, а в расположенных севернее холодных пустынях Большого Бассейна - полынью (*Artemisia*). В южных областях широко распространен также колючий шалфей (*Franseria*), тогда как на высокогорьях, где влаги немного больше, характерными компонентами являются гигантский кактус *Sahuaro* и пало верде. Восточнее к пустынным кустарникам примешивается большое количество злаков, и пустыня переходит в полупустыню. В холодных пустынях, особенно на щелочных почвах внутренних водосборных бассейнов, обширные площади заняты солянками сем. *Chenopodiaceae*, в частности видами родов *Atriplex*, *Grayia*, *Eurotia*, *Sarcobatus*.

Солянки не менее широко распространены в аридных районах и других частях света. В мексиканской пустыне наибольшего развития достигает жизненная форма суккулентов, включая кактусы, древовидные юкки и агавы. Некоторые их виды проникают в кустарниковые пустыни Аризоны и Калифорнии, но в холодных пустынях такая жизненная форма не имеет смысла. Однолетние травы и злаки создают замечательное зрелище во всех пустынях во время короткого влажного периода. Обширные участки "голого грунта" пустынь не обязательно лишены растений. Здесь могут существовать мхи, водоросли и лишайники; на песках и других типах тонкодисперсной почвы они образуют стабилизирующую корку. Сине-зеленые водоросли (часто в составе лишайников) имеют большое значение как фиксаторы азота.

Ниже приводятся рисунки типичных растений среднеазиатских пустынь (рисунок 51-56).

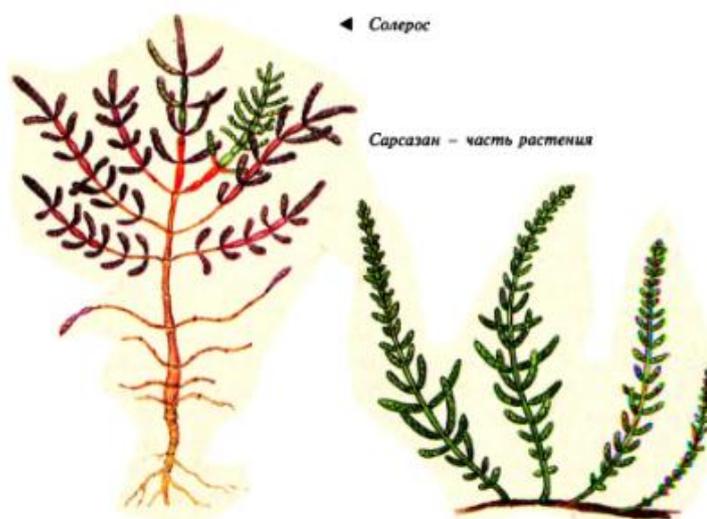


Рисунок 51. Типичные растения среднеазиатских пустынь (по Петров, 1981) (по Петров, 1981)

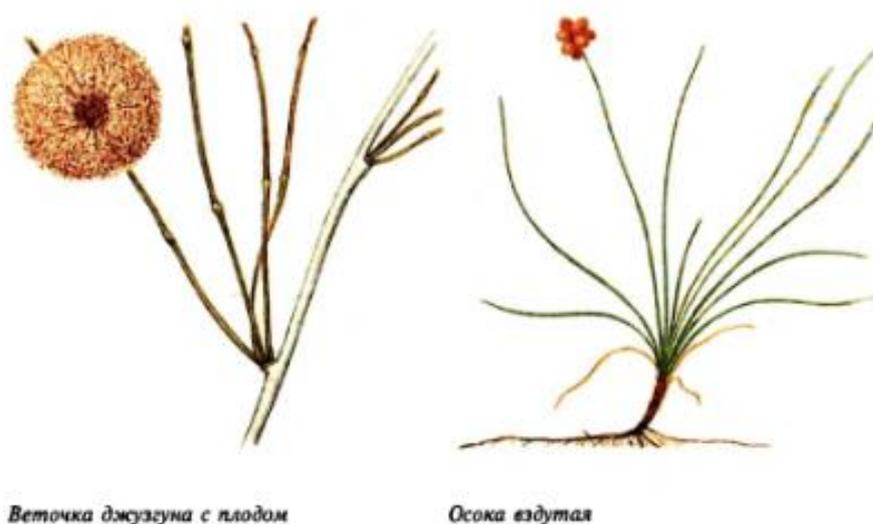


Рисунок 52. Джузгун и осока вздутая – типичные растения среднеазиатских пустынь (по Петров, 1981)



Рисунок 53. Типичные растения среднеазиатских пустынь (по Петров, 1981) (по Петров, 1981)

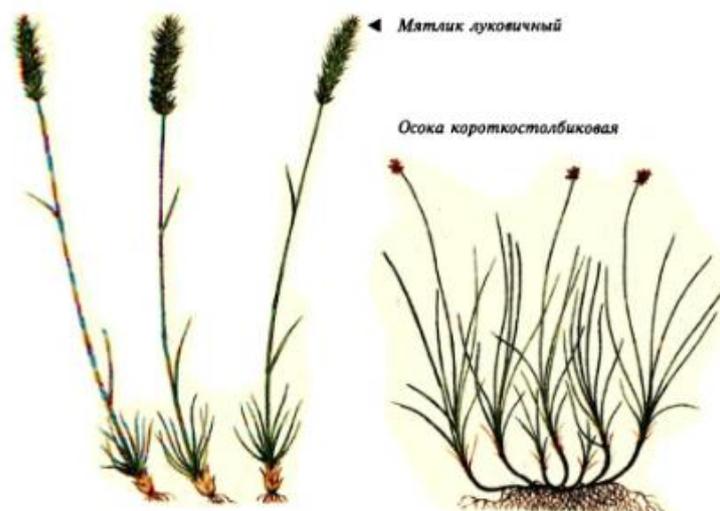


Рисунок 54. Типичные растения среднеазиатских пустынь (по Петров, 1981)



Рисунок 55. Типичные растения среднеазиатских пустынь (по Петров, 1981) (по Петров, 1981)

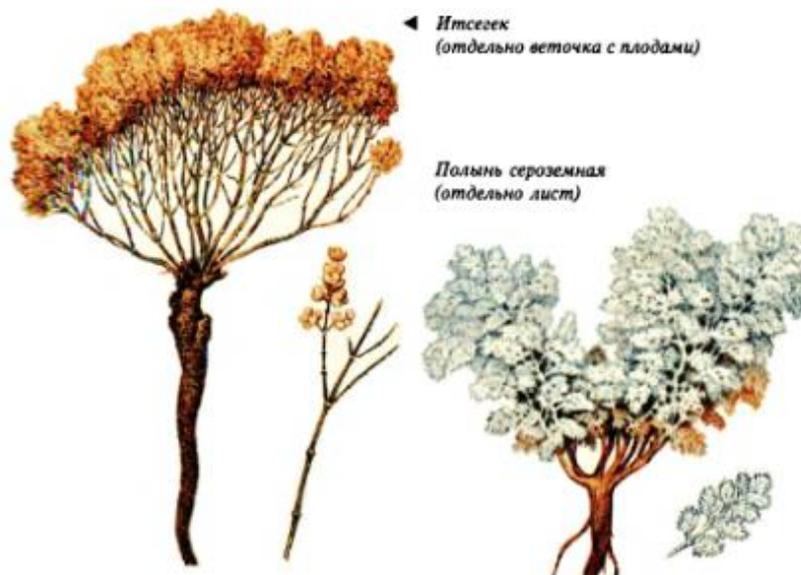


Рисунок 56. Типичные растения среднеазиатских пустынь (по Петров, 1981)

Животные пустыни, как и растения, по-разному адаптированы к недостатку воды. Пресмыкающиеся и некоторые насекомые "преадаптированы", так как они обладают непроницаемыми покровами и выделяют сухие экскреты (мочевую кислоту и гуанин). Пустынные насекомые защищены от испарения особыми водонепроницаемыми при высокой температуре веществами. Полностью устранить испарение с поверхности дыхательных путей невозможно, однако у пустынных насекомых оно сведено к минимуму благодаря особой системе внутренних дыхалец. Следует заметить, что образование метаболической воды (в результате расщепления углеводов), которое часто бывает единственным ее источником, само по себе не является адаптацией. Адаптация состоит в способности сохранять эту воду или, как это наблюдается у жуков-чернотелок (характерных обитателей пустыни), в способности к усиленному образованию метаболической воды при низкой влажности. Млекопитающих как группу нельзя считать хорошо адаптированными к условиям пустыни, так как они выделяют мочевину, что связано с потерей большого количества воды. Все же некоторые виды приобрели удивительные вторичные адаптации. К таким млекопитающим в Новом Свете принадлежат грызуны из сем. *Heteromyidae*, особенно кенгуровая крыса (*Dipodomys*) и карманчиковая мышь (*Perognathus*), а в пустынях Старого Света - тушканчики (*Dipus* сем. *Dipodidae*). Эти животные могут неопределенно долго существовать на сухих семенах и вовсе не нуждаться в воде для питья. Днем они остаются в норах и сохраняют воду, выделяя очень концентрированную мочу и не расходуя воду на терморегуляцию. Следовательно, адаптация этих животных к жизни в пустыне носит не только физиологический, но и поведенческий характер. Другие пустынные грызуны, например древесные крысы (*Neotoma*), не могут существовать исключительно на сухой пище, но выживают в некоторых частях пустыни, поедая суккулентные кактусы или другие запасующие воду

растения. Должен пить даже верблюд, но верблюды могут длительное время обходиться без воды потому, что их ткани устойчивы к повышению температуры тела и к такой степени дегидратации, которая была бы смертельна для большинства животных. (Кстати, верблюды не запасают воду в своих горбах, как это принято считать.) К числу ядовитых членистоногих пустыни относятся фаланга (рисунок 57) и скорпион (рисунок 58)



Рисунок 57. Фаланга



Рисунок 58. Скорпион

Редким зверем пустынь Средней Азии, демонстрирующим связи этого региона с эфиопским подцарством палеотроического царства является гиена (рисунок)

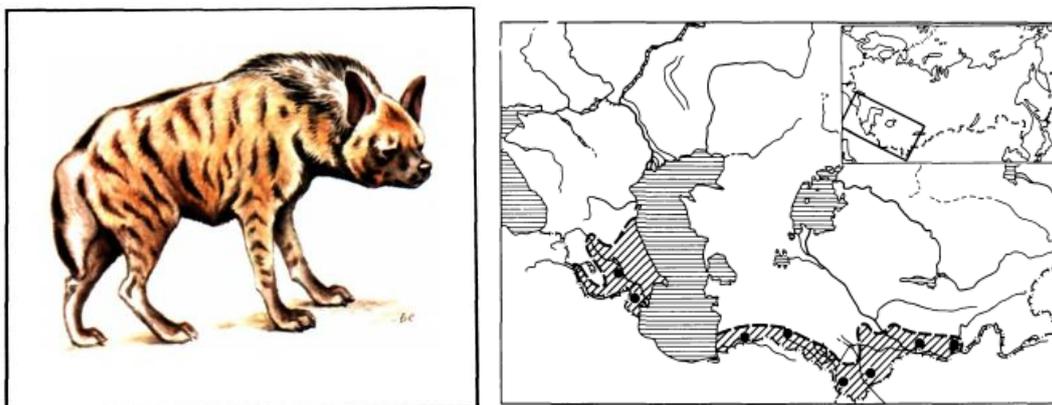


Рисунок 59. Гиена -типичный хищники падальщик в зоне пустынь средней Азии (по Красная книга СССР)

Еще один редкий элемент фауны, демонстрирующий связь региона с ориентальным подцарством палеотропического царства это среднеазиатская кобра.

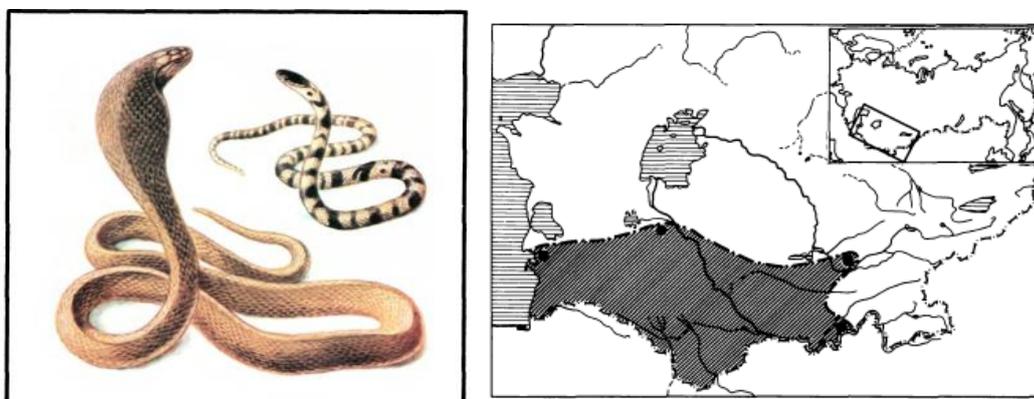


Рисунок 60. Среднеазиатская кобра (по Красна книга СССР)

Полупустыня – это зональный тип ландшафта, сложившийся в условиях аридного климата и характеризующийся сочетанием элементов степной и пустынной растительности. В степных ассоциациях преобладают дерновинные злаки, в пустынных — полыни, солянки и др. Распространена в тропической, субтропической и умеренных поясах Северного и Южного полушарий. Земли полупустынь используются главным образом как пастбища; земледелие здесь возможно только на орошаемых землях. Полупустынные зоны — это природные зоны суши с преобладанием ландшафтов полупустынь. Занимают промежуточное положение между зонами пустынь и степей (в умеренных и субтропических поясах), пустынь и саванн— опустыненные саванны (в тропическом поясе). Распространены на всех материках, кроме Антарктиды, преимущественно в западной приокеанической и внутриматериковых секторах. Полупустынной зоне свойствен сухой континентальный климат с годовой суммой осадков, обычно не превышающей 300 мм (в 3—6 раз меньше испаряемости). Лето повсеместно жаркое (средние температуры воздуха 20—

25 °С, а в тропиках до 30 °С), зима в пределах полупустынной зоны умеренного пояса Северного полушария холодная (средние температуры января повсеместно отрицательные, местами и до — 20 °С), в более низких широтах — тёплая (0—10 °С в субтропиках, 12—20 °С в тропиках). Поверхностный сток небольшой, реки в сухое время года обычно пересыхают. Среди почв преобладают светло-каштановые, бурые, серо-коричневые и серозёмы, встречаются заселённые почвы, участки незакреплённых песков, почвенный покров отличается значительной комплексностью. Растительность, обычно разреженная с преобладанием злаково-полюнных сообществ (в Евразии), многолетних трав и кустарничков (на других материках). При низких температурах зимой и во время засух вегетация растений прерывается. В умеренном поясе полупустынная зона наиболее распространены в Азии, где протягиваются приблизительно на 10 тыс. км, от Прикаспийской низменности до Вост. Китая. В субтропическом поясе полупустынная зона обычно не образуют сплошной полосы, а присуща лишь нагорьям и отдельным массивам гор. В тропическом поясе полупустынная зона занимает большие территории в Африке (опустыненные саванны к югу от Сахары), встречаются в Южной Америке и Австралии. Растительность полупустынной зоны используется главным образом как естественные пастбища, земледелие развито преимущественно на орошаемых землях — в оазисах и по долинам рек. Среди типичных именно для полупустыни животных можно упомянуть родственного лошади и ослу кулана (рисунок).



Рисунок 61. Кулан – типичное животное зоны полупустынь Средней Азии, занесен в Красную книгу РФ как вид исчезнувший на территории (по Красная книга СССР)

11. Тропический лес

Тип биома, распространённый в экваториальном, субэкваториальных и тропических поясах Земли. Занимает площадь около 3000 млн. га (1983). Существует две основных группы формаций: дождевого, или влажного (гилеи), и сезонного (дождезелёного, зимнезелёного) тропического леса. Основные массивы дождевого тропического леса приурочены прежде всего к экваториальному поясу, развиваются в условиях избытка влаги и тепла (количество осадков более 2000 мм в год, среднегодовые температуры 25—30 °С). Распространены в Южной Америке (главным образом бассейне реки Амазонка), Африке (бассейне р. Конго, южном побережье Гвинейского залива в Юго-Восточной Азии (Индонезия), на Новой Гвинее, островах Океании.



Рисунок 62. Верхняя граница влажного леса на высоте 3000 на г. Килиманджаро (по Еник, 1987).

В зависимости от условий произрастания выделяют ряд формаций дождевого тропического леса, в том числе равнинные, болотистые, горные, субальпийские туманные леса (нефелогилеи) и др. Дождевые тропические леса это основное

хранилище генофонда растительного мира (св. 4/5 всех видов растений); их флору считают центром эволюционной активности, откуда пополнялись все флоры мира, в том числе умеренных поясов Земли.

Древесные виды здесь явно преобладают над травянистыми (до 100 видов на 1 га). Доминируют сем. диптерокарповых, бобовых, миртовых, пальм и др., представлены древовидные папоротники; обильны эпифиты (чаще всего орхидеи и папоротники) и крупные лианы. Характерны растения с многолетними травянистыми стволами (марантовые и др.). Много ценных хозяйственных видов, напр. какао, гевея и др. Высота деревьев 30—40 (иногда до 50—70) м, стволы стройные, часто с контрфорсами у основания. Своеобразие дождевому тропическому лесу придают так называемые деревья-душители (преим. фикусы). Деревья цветут, плодоносят и сменяют листья на протяжении всего года. Ярусы древостоя практически не выражены. Над общим сомкнутым пологом возвышаются одиночные деревья. Кустарники отсутствуют, травяной покров беден. Исключительно богатое животное население дождевых Т. л. сосредоточено гл. обр. в кронах деревьев. Из млекопитающих характерны обезьяны, муравьеды, ленивцы, ягуар, леопард и др., из птиц — попугаи, туканы, колибри, краксы и др. Чрезвычайно многообразны беспозвоночные, которые широко различаются по окраске, размерам, особым адаптациям к защите от хищников. Из пресмыкающихся многие ядовиты.

Сезонные тропические леса распространены в пределах тропиков, в областях с чётко выраженными дождевым и сухим сезонами. Занимают обширные пространства в Индии и Юго-Восточной Азии, Западной и Южной Африке, встречаются в Южной и Центральной Америке и Северной Австралии. По мере увеличения продолжительности сухого периода и уменьшения годового количества осадков в сезонных тропических лесах сменяются следующие формации: вечнозелёные (в Австралии представлены эвкалиптовыми лесами), полувечнозелёные (полулистопадные), характеризующиеся достаточно богатым флористическим составом (в т. ч. лиан и эпифитов), листопадные — светлые разрежённые леса с обеднённым видовым составом, древостой часто из одной породы.

Среди листопадных сезонных тропических лесов различают муссонные леса и саванновые леса. Дальнейшее уменьшение годового количества осадков приводит к появлению разрежённых древостоев со злаками в травяном покрове либо колючих ксерофильных лесов (напр., каатинга) и кустарников, которые переходят в саванны. Для сезонных тропических лесов характерны крупные млекопитающие, например слоны, жирафы, буйволы и др. Биоценозы тропических лесов наиболее высокопродуктивные на Земле (уровень биологической продуктивности 3500 г/м² в год). Покрывая около 6% поверхности суши, тропические леса дают около 28% общей продукции органического вещества. Основная часть биомассы тропических лесов сосредоточена в живых растениях. Из-за интенсивности процесса промывания и обилия беспозвоночных и грибов, разрушающих подстилку, её запас в дождевом

тропическом лесу составляет 3,4-10 т, что, несмотря на большой опад листьев, на порядок меньше, чем в бореальных лесах.

Почвы тропических лесов бедные. Биомасса экосистем тропических лесов составляет 55% мировой биомассы. Первичные тропические леса почти на половине естественного ареала заменены вторичными лесами или травянистыми сообществами. Главные причины сокращения тропических лесов — подсечно-огневое земледелие, выжигание лесов под пастбища, лесоразработки.



Рисунок 63. Рисовое и кукурузное поле в тропическом влажном лесу в Перу (по Еник, 1987).

Особенно быстро сводятся влажные тропические леса (по различным оценкам от 5 до 25 млн. га в год). При растущих темпах лесозаготовок леса Юго-Восточной Азии и Центральной Америки находятся под угрозой исчезновения. Учитывая, исключительную роль тропических лесов в нормальном функционировании и развитии всей биосферы (биологическая продуктивность, газовый и водный режим, сохранение разнообразия жизненных форм на Земле, многие из которых еще не изучены, и др.), охране тропических лесов посвящены усилия международных

организаций. Это такие организации как Международный союз охраны природы (IUCN), Всемирный фонд дикой природы (WWF), Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных наций (FAO), Программа организации объединенных наций по окружающей среде (UNEP), Гринпис (Greenpeace) и другие. Охраняемые территории тропических лесов (в основном дождевых и наиболее влажных сезонных) занимают свыше 40 млн. га.

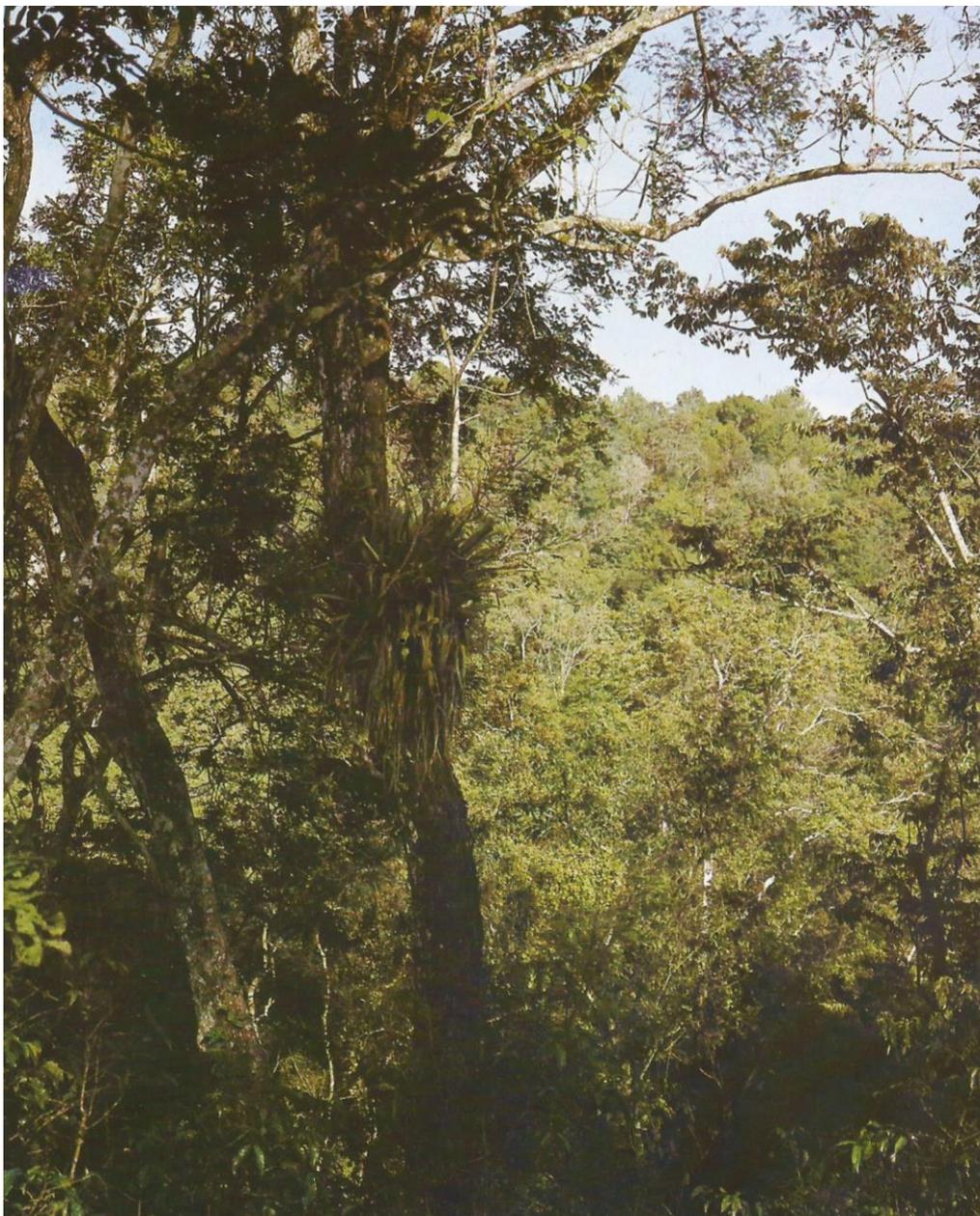


Рисунок 64. Горный влажный лес на тихоокеанском побережье вблизи Акапулько, Мексика (по Еник, 1987).

Сезонные тропические леса, в том числе муссонные леса тропической Азии, произрастают в областях с влажным тропическим климатом, где выражен сухой сезон, во время которого некоторые или все деревья теряют листву (в зависимости от продолжительности и резкости сухого сезона). Ключевым фактором здесь являются

строгие сезонные колебания в выпадении довольно обильных в течение года осадков. Там, где продолжительность сухого и влажного периодов примерно одинакова, сезонность проявляется так же, как в листопадном лесу умеренной зоны, причем "зима" здесь соответствует сухому сезону. В сезонном лесу Панамы, крупные, возвышающиеся над пологом деревья теряют листву во время сухого сезона, а пальмы и другие деревья из нижних ярусов сохраняют листья (отсюда термин "полувечнозеленый"). По своему видовому богатству сезонные тропические леса занимают второе место после дождевых лесов.

Разнообразию жизни достигает, по-видимому, максимума в широколиственных вечнозеленых дождевых тропических лесах, которые расположены на малых высотах полосой вдоль экватора. Дождя выпадает от 2000 до 2250 мм в год; в течение года отмечается один или несколько относительно "сухих" сезонов (120-130 мм в месяц или меньше). Дождевые леса встречаются в трех главных областях: 1) бассейны Амазонки и Ориноко в Южной Америке (крупнейший сплошной лесной массив) и Центральноамериканский перешеек; 2) бассейны Конго, Нигера и Замбези в Центральной и Западной Африке и Мадагаскар; 3) области Индо-Малайская и Борнео - Новая Гвинея. Эти области отличаются друг от друга по видовому составу (так как находятся в разных биогеографических областях), но сходны по структуре и экологии лесов. Различия в температуре между зимой и летом выражены не столь сильно, как между ночью и днем. Сезонная периодичность размножения и других жизненных функций растений и животных в значительной степени связана с колебаниями количества осадков или же регулируется внутренними ритмами. Например, некоторые деревья сем. Winteraceae растут непрерывно, тогда как для других видов этого же семейства характерен периодический рост с образованием годичных колец. Птицы дождевого леса также, по-видимому, нуждаются в периоде "покоя", поскольку размножение у них часто происходит с периодичностью, которая не связана с сезонами. Дождевой лес характеризуется очень сильно выраженной ярусностью. Деревья обычно формируют три яруса: 1) редкие очень высокие деревья, которые возвышаются над общим уровнем полога; 2) полог, образующий сплошной вечнозеленый покров на высоте 25-35 м; 3) нижний ярус, который становится густым только там, где имеются просветы в пологе. Корни у высоких деревьев неглубокие; утолщенная нижняя часть ствола выполняет функцию "контрфорса". Изобилие лазающих растений, в частности древесных лиан и эпифитов, таково, что они часто скрывают контуры деревьев. Следует особо упомянуть "фикус-душитель" и другие деревянистые лианы. Число видов растений очень велико; часто на нескольких гектарах можно встретить больше видов деревьев, чем во флоре всей Европы.

В отличие от лесов умеренной зоны, где жизнь приурочена к надпочвенному уровню, в дождевом лесу значительно большая доля животных обитает в верхних ярусах растительности. Например, в Британской Гвиане на деревьях живет больше 50% млекопитающих. Кроме древесных млекопитающих здесь в изобилии встречаются хамелеоны, игуаны, гекконы, древесные змеи, лягушки и птицы. Важную

экологическую роль играют муравьи и прямокрылые, а также дневные и ночные бабочки. В таких лесах широко распространен симбиоз между животными и эпифитами. По отношению к фауне также справедливо утверждение, что она, как и флора, необычайно богата видами. Например, на 15 км² в Барро-Колорадо, хорошо изученном участке дождевого леса в зоне Панамского канала, насчитывается 20000 видов насекомых, тогда как на территории всей Франции их всего несколько сотен. Разнообразные архаичные типы животных и растений выжили в многочисленных экологических нишах неизменяющейся среды. Многие ученые полагают, что для тропического леса характерна высокая скорость эволюционных изменений и видообразования, поэтому такие леса стали местом возникновения многих видов, вошедших позднее в состав более северных сообществ. В настоящее время ученые всего мира озабочены необходимостью сохранения больших пространств тропических лесов в качестве "ресурса генов».

Основной источник пищи животных в тропических лесах - плоды и термиты. Обилие птиц в этих лесах объясняется тем, что многие из них растительноядные; это питающиеся плодами попугаи, птица-носорог, туканы, котинги, трогоны и райские птицы. Поскольку "чердаки" джунглей перенаселены, многие птицы вьют себе висячие гнезда, а насекомые строят висячие коконы, что спасает их от армии муравьев и других хищников. Хотя известно несколько видов ярких птиц и насекомых, обитающих в более открытых местах, основная масса животных дождевого леса неприметна, и многие из них ведут ночной образ жизни.

В горных районах тропиков расположен горный дождевой лес, который представляет собой разновидность низинного дождевого леса с некоторыми характерными особенностями. По мере продвижения в горы лес становится все более низкорослым, и эпифиты составляют все большую долю автотрофной биомассы; эта тенденция достигает кульминации в карликовом лесу горной гилеи. Функциональная классификация дождевых лесов может быть основана на дефиците насыщения, так как он определяет транспирацию, от которой в свою очередь зависит биомасса корней и высоты деревьев. Еще одна разновидность дождевого леса встречается вдоль берегов затопляемых речных долин; это так называемый галерейный лес, или прибрежный лес.

Замечательным свойством дождевых лесов является эффективный прямой возврат в круговороты биогенных элементов, осуществляемый мутуалистическими микроорганизмами. Именно благодаря этому на скудных почвах леса растут так же пышно, как и на более плодородных. Эта особенность более подробно обсуждалась в гл. 4, разд. 7.

На местах, где дождевой лес уничтожен, часто развивается вторичный лес, в состав которого входят хвойные деревья, такие, как *Musanga* (Африка), *Sescria* (Америка) и *Macoranga* (Малайзия). Вторичный лес выглядит пышным, но совершенно отличается от девственного леса как экологически, так и флористически. "Климакс" возвращается обычно очень медленно, особенно на песчаных и других бедных

минеральным питанием почвах, так как все элементы питания первоначального леса были утрачены в результате изъятия биомассы и нарушения микробиологической сети их возврата в круговорот.

Вопрос о том, как осваивать дождевые леса, продолжает порождать противоречия и крушения планов как тех, кто видит в этих лесах последнюю границу на пути колонизации, так и тех, кто рассматривает их как потенциальный источник богатства. Огромная величина деревьев ввела в заблуждение ранних европейских исследователей Амазонки, предположивших, что это свидетельствует о плодородии почвы. Поэтому последовали многочисленные безуспешные попытки создать на месте дождевого леса сельскохозяйственную или лесную индустрию.

Несмотря на неудачи, предприниматели и правительства продолжают попытки приспособить сельскохозяйственную и лесную технологию умеренной зоны к районам дождевого тропического леса, хотя эта технология здесь определенно не годится. В конце 60-х годов миллиардер Д. К. Людвиг заполучил в Бразильской Амазонии (Жара) участок площадью примерно с Коннектикут. Он сплавил зрелый лес на целлюлозно-бумажные фабрики и превратил его в плантации экзотических видов. Джордан (Jordan, 1982) так комментирует это дорогостоящее предприятие: "Теперь, спустя менее 15 лет после начала осуществления проекта, он потерпел провал. Еще есть возможность отказаться от мнения, что проблема связана с почвами. В неудаче повинно скверное (экономическое) управление". По мнению Джордана, лучший способ использования лесных ресурсов - организация вырубок в виде полос, так, чтобы не оказался сильно нарушенным запас биогенов в корневых подушках, и чтобы обсеменение от ненарушенных прилежащих участков позволило быстро восстановиться лесу на местах вырубок. Сходным образом можно организовать и садоводство. Ясно одно, что человек должен строить свои проекты с использованием адаптаций региональных экосистем, а не в противоречие им.

Там, где условия влажности промежуточны между пустыней и саванной, с одной стороны, и сезонным или дождевым лесом - с другой, можно встретить тропический скрэб, или колючее редколесье. Такая растительность занимает большие площади в центре Южной Африки, в юго-западной Африке и в части юго-западной Азии. Ключевой климатический фактор здесь - неблагоприятное распределение вполне достаточных в целом осадков. Колючие леса, которые в Африке или Австралии часто называют "бушами", а в Бразилии - "каатингами", состоят из некрупных лиственных деревьев, которые нередко бывают колючими и причудливо изогнутыми: эти деревья покрыты мелкими листьями, опадающими в сухие сезоны. Деревья могут образовывать как густые насаждения, так и быть редко рассеянными или образовывать группу. В некоторых случаях не всегда можно точно определить, является ли колючее редколесье в данной области природным или оно возникло благодаря многолетним выпасам скота.

В бассейне Амазонки (Амазонии), простирающемся на 3500 км в длину и 1900 км в ширину, расположен самый обширный в мире дождевой тропический лес.

Постоянное тепло, изобилие воды и влажный воздух создают в этом районе оптимальные условия для великолепной растительности. Растения достигают поразительной высоты. Огромные, почти строго вертикальные деревья с прямыми стволами на высоте 45 м образуют плотный свод из листьев. Пространство под этим вечнозеленым пологом скудно освещено – освещенность составляет лишь 1 % интенсивности освещения на открытом пространстве.

Деревья здесь иногда достигают 90 м в высоту, хотя даже в высоком лесу их высота обычно не превышает 60 м. Количество древесных видов намного превосходит количество травянистых видов (в лесах умеренной зоны соотношение противоположное). Во влажном тропическом лесу, расположенном на низкой пойме, где почва заболочена, в густом подлеске растут кустарники, пальмы и папоротники. Одни деревья стоят на высоких корнях, помогающих им удерживать равновесие на зыбкой почве. Другие снабжены дыхательными корнями. Здесь деревья ниже, чем в более сухих местах, редки лианы, зато много эпифитов. На высоких поймах, затопляемых только во время ежегодных половодий, растут леса, в которых деревья выше, чем на болотах, однако редко превышают 20 м.

Здесь множество пальм, но представлены они всего несколькими видами. Встречается в этих лесах каучуковая гевея, необычайно много лиан. В темном амазонском лесу цветы – явление не частое. Только на прогалинах попадаются кустарники и травянистые растения, покрытые очень яркими цветами. Необыкновенно красочные листья и цветы у эпифитных растений, которые почти сплошь покрывают стволы деревьев. Воду и минеральные соли эпифиты получают от дождя, а деревья им служат лишь субстратом. В самых сырых местах эпифитов очень много, они обитают почти на 40 % деревьев.

Тропические дождевые леса **в Африке** находятся в основном вокруг бассейна р. Конго и на побережье Гвинейского залива. Этот массив леса тянется почти на 5000 км с запада на восток и на 1500 км с севера на юг. Широкая полоса тропического леса пересекает Африку по экватору от Гвинейского залива до оз. Ньяса. Дождливые леса характеризуются высокими температурой и влажностью воздуха. Сезонные и годовые колебания температуры незначительны. Среднегодовая температура не менее 20 °С и не более 28 °С. Осадков выпадает не менее 2000 мм в год, а местами значительно больше (так, у подножия вулкана Камерун – 10 200 мм).

Обильные тепло и влага создают идеальные условия, с одной стороны, для быстрого развития пышной растительности, а с другой – для быстрой утилизации мертвых растительных остатков. Они быстро гнивают и «перерабатываются» термитами, плесенью и бактериями. Поэтому лесная подстилка в дождевых лесах никогда не достигает такой толщины, как в лиственных лесах умеренных широт. На земле в таком лесу зеленых растений очень мало, потому что недостаточна освещенность – здесь всегда царит густая тень.

В разных районах Африки внешний облик экваториальных дождливых лесов различен. В районе оз. Киву это колоннада гладких высоких стволов, кроны которых

образуют сплошной полог. На поверхности почвы растительность не очень густая, можно свободно пройти между деревьями и гирляндами толстых лиан.

В дождевом лесу на границе Ганы и Кот-д'Ивуара днем очень душно, стоит туман или накрапывает дождь. Почва без подстилки, с обнаженной сетью поверхностных корней. На стволах деревьев нередки шипы. Кроны смыкаются высоко над землей, где дают приют многочисленным эпифитам. В подлеске много папоротников и плаунов. В лесах Камеруна темно, мрачно. Кругом гигантские деревья, опирающиеся на изогнутые корни – подпорки.

Благодаря высокому биологическому разнообразию тропические леса обладают сложно экологической структурой (рисунок)

Считается, что высокий уровень биологического разнообразия, сложная вертикальная и горизонтальная структура тропического леса, разветвленная система трофических связей обеспечивает высокий уровень устойчивости сообществ этого типа (при условии отсутствия жестких экзогенных воздействий)

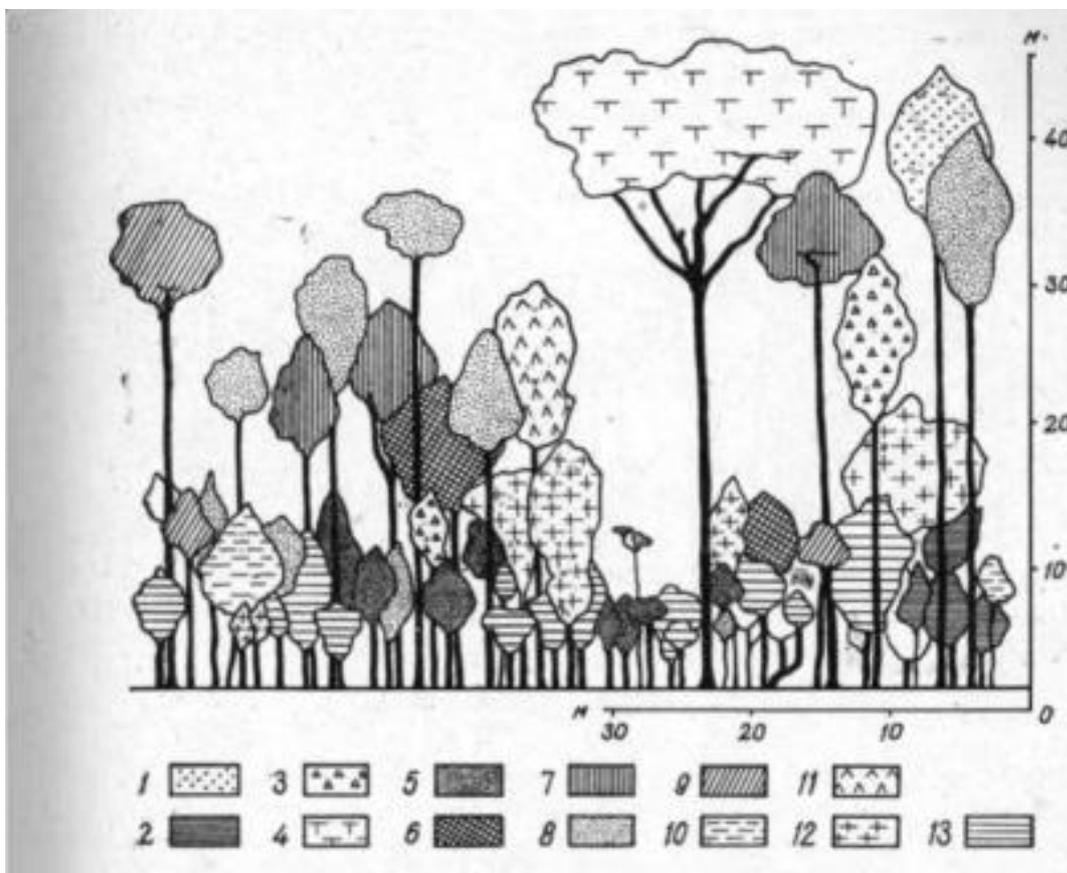


Рисунок 65. Схема структуры первичного смешанного леса в Нигерии (по Правдин, 1969). Изображена полоса леса длиной 61 м и шириной 7,6 м. Показаны деревья высотой более 4,6 м. Условные обозначения. 1. Коринанте 2. Ако-амбе 3. Казеария блидериоридес 4. Лофира процера 5. Ринорея. 6. Пикралима умбеллята 7. Диоспирос 8. Стромбозия пустуллята 9. Скотеллия камерунская 10 Ринорея длиннолистная 11. Ксилопия кинтазии 12. Диоспирос инскульта 13. Казеария

Библиографический список

1. Абдурахманов Г. М., Лопатин И. К., Исмаилов Ш. И. Основы зоологии и зоогеографии. М.: Академия, 2001. -496с.
2. Алёхин В.В. География растений. – 2-е изд. – М.: Советская наука, 1944. – 450 с
3. Биологический энциклопедический словарь. Под. ред. М. С. Гилярова. М.: БРЭ, 1995 – 864 с.
4. Будыко М.И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1977 – 327 с.
5. Верещагин Н.К., Забродин В.А., Карбаинов Ю.М., Ловелиус Н.В., Тихонов В.Г. Овцебык в тундре России. Эксперимент XX века по восстановлению исчезнувшего вида. Санкт-Петербург: Астерион, 2002 – 150 с.
6. Географический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1988 – 432 с.
7. Еник Я. Иллюстрированная энциклопедия лесов. Прага: Артия, 1987 – 431 с.
8. Красная книга СССР. М.: Лесная промышленность, 1984 – 390 с.
9. Кузнецов Б.А. Определитель позвоночных животных фауны СССР. Ч. 3. Млекопитающие. М.: Просвещение, 1975 – 208 с.
10. Лес России. Энциклопедия. Под общей редакцией А.И. Уткина, Г.В. Линдемана, В.И. Некрасова, А.В. Симолина. М.: БРЭ, 1995 – 447 с.
11. Лесная энциклопедия. Том 1. М.: Советская энциклопедия, 1986 – 563 с.
12. Лесная энциклопедия. Том 2. М.: Советская энциклопедия, 1986 – 631 с.
13. Литвинов, Н.И. Зоогеография: учебное пособие для студентов биологических специальностей / Н.И. Литвинов, Е.А. Литвинова, М.Н. Литвинов. – Владивосток: Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2018. – 288 с.
14. Мертини А. Тропический лес. М.: Слово, 1991 – 48 с.
15. Наука и человечество. Международный ежегодник. М.: Знание, 1977 – 397 с.
16. Одум Ю. Экология. Том.2. М.: Мир, 1986 – 376 с.
17. Петров В.В. Растительный мир нашей Родины. М.: Просвещение, 1981 – 191 с.
18. Полянский Ю.И., Браун А.Д., Верзилин Н.М., Данилевский А.С., Жинкин Л.Н., Корсунская В.М., Суханова К.М. Общая биология. М.: Просвещение, 1967 – 304 с.
19. Правдин Л.Ф. Тропическое и субтропическое лесоводство. М.: Университет Патриса Лумумбы, 1969 – 322 с.
20. Работнов Т.А. Растительные сообщества. 1974 <http://plantlife.ru/books/item/f00/s00/z0000032/st012.shtml> (дата обращения 1.11.2021).
21. Счастнев П.Н., Терехов П.Г. Физическая география частей света. М.: Государственное учебно-педагогическое издательство Министерства просвещения РСФСР, 1959 -221 с.

22. Тихонов А.Н. Мамонт. М.-СПб.: КМК, 2005 – 90 с.
23. Физическая география для поступающих в ВУЗы. М.: Высшая школа, 1991 – 286 с.
24. Арктическая экосистема <https://pro-arctic.ru/19/10/2012/ecology/794>
25. Национальный парк «Земля леопарда» <https://leopard-land.ru/photogallery/11>
26. Красная книга России. Животные. http://www.sevin.ru/redbook/index_an.html
27. Оренбургский заповедник <https://orenzap.ru/press-center/gallery/>
28. Остров Врангеля <http://www.ostrovwrangelya.org/photo-cat-flowers-2.html>
29. Основы устойчивого лесопользования. М.: WWF, 2009 – 143 с.
30. Лапландский государственный заповедник <http://www.laplandzap.ru/gallery/>
31. Таймырский государственный заповедник <http://zapovedsever.ru/other/taumyrsky>
32. Центрально-Черноземный заповедник <http://zapoved-kursk.ru/press-centr/fotografii.html>
33. Российская газета. Центр «Амурский тигр» <https://photos.rg.ru/2018/12/20/c492fecf.html#photo=495320>
34. Поучение Владимира Мономаха <https://doc.histrf.ru/10-16/pouchenie-vladimira-monomakha/> (дата обращения 1.11.2021).
35. Пампасы <https://www.britannica.com/place/South-America/Plant-life>
36. http://www.northeasternforests.org/content/new_hampshire

Перечень примерных вопросов к зачету

1. Основные биомы суши Земного шара
2. Природная зональность территории России
3. Биогеографические особенности биома тундры
4. Биогеографические особенности зоны лесотундры в России
5. Биогеографические особенности биома тайги
6. Биогеографические особенности зоны северной тайги в России
7. Биогеографические особенности зоны средней тайги в России
8. Биогеографические особенности зоны южной тайги в России
9. Биогеографические особенности биома широколиственных лесов
10. Биогеографические особенности зоны смешанных лесов в России
11. Биогеографические особенности биома степи
12. Биогеографические особенности зоны лесостепи в России
13. Биогеографические особенности степеобразных биомов: прерии, пампасы, саванны
14. Биогеографические особенности биома пустынь и полупустынь
15. Биогеографические особенности биома жестколиственных лесов: маквисы, чаппараль, скребы
16. Особенности биома тропических лесов и его биосферная роль

Вопросы для самоконтроля

1. К типичным растениям степей относят представителей семейства

Вересковые

Гвоздичные

Злаки

Орхидные

2. Род типчак наиболее характерен для зоны

Полупустынь

Тундры

Тайги

Широколиственных лесов

3. Род ковыль типичен для зоны

Тундры

Тайги

Пустынь

Степей

4. Для зоны тундры характерно

Малое количество осадков и избыточное увлажнение почвы

Большое количество осадков и избыточное увлажнение почвы

Малое количество осадков и сухие почвы

Большое количество осадков и сухие почвы

5. К числу видов эдификаторов таежных лесов европейской части России относится

Лиственница европейская

Сосна кедровая европейская

Ель европейская

Пихта белокорая

6. К числу видов эдификаторов широколиственных лесов Европейской части России относится

ель европейская

ольха серая

дуб черешчатый

Сфагнум Гиргензона

7. Между зоной тундры и зоной тайги расположена зона

.....

8. Какие две древесные породы является основными эдификаторами в лесах в зоне лесостепи?

ель европейская

береза повислая

ольха серая

осина обыкновенная

липа мелколистная

клен остролистный

вяз гладкий

дуб черешчатый

сосна обыкновенная

сосна кедровая сибирская

яблоня лесная

9. Согласно ботанико-географическому районированию Московская область расположена в зоне

северной тайги

средней тайги

южной тайги

широколиственных лесов

голокучник линнея

фегоптерис буковый

щитовник мужской

кочедыжник женский

орляк обыкновенный

10. Ландшафт какой природной зоны изображен на фото?

тундра

тайга

степь

лесостепь

лесотундра



11. Как можно охарактеризовать почвы зоны полупустынь?

- оглеенные
- засоленные
- подзолистые
- черноземные

12. Как можно охарактеризовать почвы зоны степей?

- оглеенные
- засоленные
- подзолистые
- черноземные

13. Как можно охарактеризовать почвы зоны тундры?

- оглеенные
- засоленные
- подзолистые
- черноземные

14. Как можно охарактеризовать почвы зоны тайги?

- оглеенные
- засоленные
- подзолистые
- черноземные

15. Какое количество осадков в год характерно для зоны тундры?

- 30мм
- 300мм
- 600мм
- 1000мм

16. Ландшафт какой природной зоны изображен на фото?

- тундра
- тайга
- степь
- лесостепь
- лесотундра





ISBN 978-1-7948-0357-2



9 781794 803572

Усл. печ. л. 3.0.
Объем издания 25.1 МВ
Оформление электронного издания:
НОО Профессиональная наука, mail@scipro.ru
Дата размещения: 20.11.2021 г.
URL: <http://scipro.ru/conf/biomes.pdf>