

И. К. Лопатин
Ж. Е. Мелешко

ЗООГЕОГРАФИЯ

(с электронным приложением)

*Рекомендовано
Учебно-методическим объединением
по естественнонаучному образованию
в качестве пособия для студентов
учреждений высшего образования,
обучающихся по специальности
1-31 01 01 «Биология (по направлениям)»*

УДК 591.9(075.8)

ББК 28.685я73

Л77

Рецензенты:

кандидат биологических наук, доцент *С. К. Рындевич*;

кандидат биологических наук, доцент *О.И. Бородин*

Лопатин, И. К.

Л77 Зоогеография (с электронным приложением) : пособие /
И. К. Лопатин, Ж. Е. Мелешко. – Минск : БГУ, 2016. – 187 с.
ISBN 978-985-566-320-2.

Рассматриваются основные направления зоогеографии, ее роль в рациональном использовании и сохранении животного мира. Приводятся сведения о животном мире фаунистических областей земного шара в свете современной систематики.

Для студентов, обучающихся в учреждениях высшего образования по специальности 1-31 01 01 «Биология (по направлениям)».

УДК 591.9(075.8)

ББК 28.685я73

ISBN 978-985-566-320-2

© И. К. Лопатин,
Ж. Е. Мелешко, 2016
© БГУ, 2016



ПРЕДИСЛОВИЕ

Данное пособие по курсу «Зоогеография», читаемому на биологических факультетах вузов, основано не только на материалах учебника И. К. Лопатина «Зоогеография» (Минск, 1989), но и на других источниках, поскольку за время, прошедшее после его издания, было описано большое число новых видов животных, получены данные о родстве различных групп, накоплены обширные сведения по фаунам ранее малоизученных регионов, а также после выхода работы О. Л. Крыжановского «Состав и распространение энтомофаун земного шара» (М., 2002), уточнения и изучения ареалов других животных были пересмотрены границы и состав зоогеографических царств и областей.

В пособии в сжатой форме приводится материал, подробно рассмотренный в учебнике И. К. Лопатина. Переработаны и дополнены разделы «Учение о фауне», «Хорология», в раздел «Систематическая зоогеография» включены новые данные по видовому составу различных регионов и по энтомофауне по О. Л. Крыжановскому. К пособию прилагается диск с иллюстрациями по темам курса «Зоогеография», для просмотра которого требуется Microsoft Office PowerPoint.



ВВЕДЕНИЕ

Изучением живой оболочки нашей планеты — биосферы — занимаются многие науки, и это вполне понятно. Ведь от глубокого познания структуры и функций биосферы зависит разумное использование ее ресурсов, которые необходимы для существования человека. Поскольку биосфера объединяет живые организмы и среду их обитания, она в первую очередь является объектом изучения фундаментальных биологических наук — ботаники, зоологии, микробиологии. Вместе с тем наблюдается их тесный контакт с науками о Земле, а при решении ряда проблем зачастую осуществляется комплексный подход. Так, исследование давно подмеченной неоднородности биосферы, обусловленной прежде всего климатическими и географическими факторами, потребовало объединения усилий биологов и географов. В результате возникла наука биогеография, задачей которой является изучение местных особенностей биосферы в разных районах земного шара. По определению советского ученого А. Г. Воронова, «биогеография — наука о растительном покрове и животном населении различных частей земного шара»¹.

Неотъемлемую часть биогеографии составляет зоогеография — наука, изучающая распространение животных на земном шаре и устанавливающая общие закономерности этого распространения. Основным объектом зоогеографии служит фауна, иначе говоря, исторически сложившаяся совокупность видов животных, населяющих какую-либо область (будь то целый материк, остров или любой географический район) и входящих во все ее биогеоценозы. Кроме того, зоогеография изучает и ареалы, т. е. области распространения отдельных видов, родов или других систематических групп животных. Как считает зоогеограф О. Л. Крыжановский,

¹ Воронов А. Г. Биогеография с основами экологии. М., 1987. С. 5.

зоогеография — это прежде всего каузальное изучение ареалов и фаунистических комплексов, и поэтому она представляет важную отрасль современной зоологии.

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

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

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

ОСНОВНЫЕ РАЗДЕЛЫ ЗООГЕОГРАФИИ И СВЯЗИ С ДРУГИМИ НАУКАМИ

При изучении любого фаунистического комплекса по возможности регистрируют все виды, входящие в него. Затем видовую структуру фауны одного района сравнивают с таковой соседних и более

отдаленных фаун, что дает возможность выяснить место, занимаемое той или иной фауной в ряду других, ее характерные особенности, «собственные черты», т. е. степень оригинальности. В дальнейшем это позволяет судить о возрасте фауны, а также о ее былых и современных связях с другими фаунами. Однако регистрация и даже сравнение не самоцель, а путь к выяснению причин, определяющих состав и характер фауны. Причины заселения участка территории или акватории земного шара тем или иным фаунистическим комплексом можно свести к факторам среды, действующим в настоящее время. Это могут быть условия климата, характер поверхности или тип растительности, с которыми взаимодействуют животные организмы. Но фаунистические комплексы развиваются во времени, поэтому это могут быть причины, действовавшие в прошлом: бывшие материковые соединения, изменения климата и растительного покрова в минувшие геологические эпохи и т. д.

Поэтому зоогеографию принято делить на следующие разделы или этапы исследования:

- **регистрационный (описательный)** — регистрируются все виды изучаемого фаунистического комплекса определенного региона;
- **сравнительный** — сравнивается видовая структура фауны изучаемого региона с таковой соседних и более отдаленных фаун для выяснения степени ее оригинальности;
- **каузальный (причинный)** — выясняются причины, определяющие состав и характер фауны.

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

Направления зоогеографических исследований весьма разнообразны. Основными из них являются:

- *ареалография* — учение о типах ареалов, их структуре и происхождении;
- *фаунистика* — исследование видового состава фаун в сравнительном аспекте;
- *географическая зоология* — изучение распространения отдельных систематических единиц (например, змей, грызунов, дневных бабочек и т. п.);
- *экологическая зоогеография* — изучение влияния среды на распространение современных животных;
- *историческая, или генетическая, зоогеография* — объяснение современного распространения животных событиями, происходившими в прошлом;

- *геозоология* — изучение всего комплекса животных в ландшафте или ландшафтной зоне и т. д.

Для выполнения задач, стоящих перед различными направлениями, зоогеография пользуется собственными методами исследования, применяя вместе с тем достижения и методы смежных наук. Число этих наук велико. Зоогеография теснейшим образом связана с *зоологией* и *зоологической систематикой*. Еще в 1936 г. В. Г. Гептнер писал, что без систематики нет и зоогеографии. Перед тем как приступить к зоогеографическим построениям, нужно точно выяснить систематическую принадлежность исходного материала, отнести его к определенным видам. Нужно освоить группу животных, установить взаимоотношения между подразделениями этой группы и степень примитивности или эволюционной продвинутости каждого из ее членов. Важно учесть наличие подвидов, или географических рас, которые имеют собственные ареалы и замещают друг друга в соседних участках видового ареала. Согласно современным понятиям о видообразовании, для того чтобы появилась самостоятельная форма, требуется географическая изоляция. Чем дольше форма пребывает в состоянии, изолированном от других родственных форм, тем резче ее отличия и тем больше вероятность приобретения ею статуса вида.

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

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

Зоогеография настолько тесно связана с *географией растений* (фитогеографией), что их нужно рассматривать, как уже отмечалось ранее, в качестве частей единой науки. Распределение животных и растений обуславливается одними и теми же факторами, а их эволюция подчиняется одним и тем же законам. Больше того, эволюция растений и животных во многих случаях проходила сопряженно, к примеру, у цветковых растений и их опылителей — насекомых. Поскольку методы обеих наук практически однотипны, то и получаемые результаты используются как

зоогеографами, так и фитогеографами. Однако фитогеография, имеющая более длительную историю развития, оказывается пока более полезной зоогеографу.

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

Обширный комплекс наук о Земле (*климатология, ландшафтоведение, геология*), а также их разделы, изучающие прошлое нашей планеты (*палеогеография, историческая геология, палеоклиматология*), в той или иной степени используются зоогеографией. Не зная геологического прошлого страны, нельзя объяснить современное распространение животных, особенно тех групп, ареалы которых размещены на разных материках. Без изучения климатов прошлого, особенно периодов, предшествовавших современной эпохе, трудно установить причины сохранения в современных условиях ряда видов, экологические требования которых находятся в противоречии с современной обстановкой, например холодолюбивых видов в Центральной Европе или влаголюбивых форм в среднеазиатских пустынях.

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

Данные *генетики, биохимии и молекулярной биологии* позволяют выяснять и уточнить родственные связи между животными.

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

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ЗООГЕОГРАФИИ

Теоретико-познавательные аспекты зоогеографии заключаются в том, что она, во-первых, дает представление о современном распространении животных на планете; во-вторых, раскрывает при-

чины различий между фаунами разных частей земного шара; в-третьих, указывает на те закономерности, которые регулируют или регулировали в прошлом расселение животных из центров их происхождения. Одновременно зоогеография освещает географическую точку зрения на процесс эволюции животных. Вполне правомерно говорить и о практическом значении зоогеографических работ, особенно сегодня, когда результаты воздействия человека на биосферу выходят на один уровень с природными силами, изменяющими облик нашей планеты. Развитие средств и путей сообщения приводит к тому, что антропоический фактор становится мощной силой в расселении животных. Напомним историю расселения колорадского жука в Европе, европейских видов животных в Новой Зеландии и Австралии, малярийного комара в Бразилии, не знавшей малярии до завоза этого комара из Африки, и т. д.

Использование природных ресурсов, в том числе ресурсов животного мира, интенсивно расширяется. При этом человек меняет соотношение видов в фаунах и численность особей многих животных. Одни виды становятся редкими в силу их истребления, другие исчезают, потому что были каким-то образом связаны с первыми, третьи, наоборот, выигрывают от таких перемен, и их численность возрастает. Меняются и целые фауны. Откликаясь на запросы народного хозяйства, зоогеография призвана прогнозировать все возможные в животном мире перемены, чтобы предупредить исчезновение редких и ценных видов. Ресурсоведческое значение зоогеографии особенно велико для пушного и морского промыслов, оценки охотничьих территорий, для медицины. Важна роль животных и как индикаторов изменений окружающей среды, обусловленных, в частности, ее загрязнением. Одной из центральных проблем современной зоогеографии следует считать изучение всевозможных причин и путей изменения фауны — от природных до антропоических. В связи с этим зоогеография ставит перед собой следующие задачи:

- 1) изучение ареалов — областей земного шара, населенных популяциями определенных видов;
- 2) выявление причин, определяющих характер географического распространения животных организмов;
- 3) изучение закономерностей формирования фаун под влиянием природных и антропоических факторов;
- 4) прогнозирование изменений животного мира в обозримом будущем для предотвращения обеднения его видового состава или сдвига последнего в нежелательную для человека сторону.

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

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЗООГЕОГРАФИИ

Зоогеография как наука в строгом смысле слова является детищем XIX в. Становление и развитие ее обусловлено накоплением фактов, прежде всего в области биологии и географии, и попытками разобраться в их причинах. Как у любой другой науки, у нее есть своя предыстория. В становлении зоогеографии как науки крупный биолог и зоогеограф М. А. Мензбир (1882) выделяет 4 периода.

I период развития зоогеографии охватывает вторую половину XVIII в. и связан с появлением трудов многочисленных исследователей-натуралистов, которые были обобщены в работах знаменитого шведского ученого, основателя научной систематики растений и животных К. Линнея (1707–1778), сыгравшего выдающуюся роль в развитии биологии. В это же время русский ученый М. В. Ломоносов высказал идею исторического развития Земли, распространив ее как на земную кору, так и на органический мир планеты. В этот период развития зоогеографии появились фаунистические описания крупных районов земного шара, что породило вопрос о причинах различия фаун. Передовые ученые высказывали предположения, что изменения животного мира Земли шли параллельно геологическим изменениям. Это был период накопления материалов, позволивших выдвинуть гипотезу не только о смене фаун, но и об эволюции видов. Однако этого оказалось недостаточно, чтобы разрушить церковные догмы о сотворении Земли, животных и растений.

II период развития зоогеографии датируется концом XVIII – первой половиной XIX в. Его обычно называют периодом господства теории катастроф. Стремительно развивающаяся геология обнаружила не только наличие образовавшихся друг после друга и расположенных друг над другом геологических слоев, но и сохранившиеся в этих слоях раковины и скелеты вымерших животных, стволы, листья и плоды не существующих уже больше растений. Совсем отрицать изменения растительности и животного мира Земли было уже невозможно. С другой стороны, библейская догма о сотворении мира еще сохраняла силу. В связи с этим возникла компромиссная теория катастроф. Смысл ее заключался в том, что творец создает органический мир каждой геологической эпохи заново, этот органический мир существует сравнительно недолго, а затем гибнет в результате грандиозной мировой катастрофы, после чего наступает новый акт творения. Один из блестящих представителей науки этого времени Ж. Бюффон (1707–1788), автор многотомной «Естественной истории», признавал быстрые изменения поверхности Земли, зависимость

распределения животных и растений от размещения морей и суши, значение горных хребтов и больших водных пространств как преград к расселению животных. Но в то же время он, отстаивая точку зрения теории катастроф, утверждал существование семи геологических эпох, которые разделялись гигантскими катастрофами. Однако Бюффон отрицал полное уничтожение видов, допускал выживание их части и последующее пополнение за счет вновь образованных. В законченном виде теория катастроф была сформулирована в начале XIX в. выдающимся систематиком, сравнительным анатомом и палеонтологом Ж. Кювье (1769—1832). В 1777 г. немецкий ученый Е. Циммерман опубликовал книгу «Specimen zoologiae geographicae», в которой были изложены сведения о миграциях животных и введены термины «зоогеография» и «географическая зоология». Задачами зоогеографии Циммерман считал объяснение современного и прошлого распространения животных, определение центров расселения. В отличие от Линнея он полагал, что каждый вид имеет свой центр творения. По сути, мы вправе считать Циммермана основателем зоогеографии как науки. Огромный вклад в развитие зоогеографии внес российский академик П. С. Паллас (1741—1811), собравший огромный фактический материал по фауне и флоре востока европейской части России, а также Сибири и других территорий. Он был одним из первых биогеографов, применивших экологические методы исследования. Ж. Бюффон, Е. Циммерман и П. С. Паллас — основоположники направления, названного впоследствии фаунистическим или региональным.

На этот же период приходятся и первые попытки установления естественных фаунистических областей. И. Миндинг (1829) установил относительный характер линейных границ фаунистических областей и ввел термины «автохтоны» и «мигранты», дал их определение. А. Вагнер (1844) выделил основные фаунистические области. В своем труде «Географическое распространение животных» (1853) Л. Шмарда заложил фундамент экологического направления в зоогеографии.

III период развития зоогеографии. К середине XIX в. ученые стали отказываться от теории катастроф. В 1832 г. увидела свет книга английского геолога Ч. Лайеля (1797—1875) «Основы геологии», где он доказал, что для изменения поверхности земного шара вовсе не требуется гигантских катастроф или иного вмешательства высшей силы. Причинами резких изменений в составе ископаемых фаун Лайель считал вековые колебания суши и моря, а также вызванные ими переселения животных. Он утверждал, что фауны прошлых периодов генетически связаны друг с другом. Эта точка зрения получила наименование принципа актуализма. Идеи подобного рода возникали и до Лайеля. Так, еще в 1822 г. русский

академик К. М. Бэр выдвинул гипотезу о постепенном развитии природы от низших ее проявлений до человека. Позже, в 1834 г., с эволюцией животных Бэр уже связывает их географическое распространение. Принцип актуализма был воплощен в работах английского биогеографа Э. Форбса (1846), в которых он доказал, что в видовом составе организмов, населяющих Британию, можно распознать следы пяти типичных флор и фаун различной древности, которые последовательно сменяли друг друга, начиная от миоцена. Появление ряда видов растений и животных он объяснял бывшими материковыми связями.

IV период развития зоогеографии, начавшийся в 60-е гг. XIX в. и продолжающийся до настоящего времени, связан с появлением теории эволюции. После выхода в свет гениального труда Ч. Дарвина «Происхождение видов» (1859) стало ясно, что только эволюционное учение дает возможность понять причины, обусловившие современное распространение животных и растений, поскольку организмы в такой же степени подвержены медленным и постоянным изменениям, как и физико-географические условия, в которых они находятся. Новые идеи привели к бурному развитию биологических наук, в том числе и биогеографии. Дарвин показал роль географических преград для формирования эндемичных видов и своеобразных фаун; доказал возможность заселения территорий организмами за счет случайных заносов; подтвердил и сформулировал закон о едином центре происхождения каждого вида, а разрывы между частями ареала объяснял вымиранием вида в промежуточных районах. Теория Дарвина положила начало исторической (генетической) зоогеографии. Это направление получило мощное развитие в трудах К. Рютимейера, А. Уоллеса, П. Склэтера.

Основоположником экологической и эволюционной зоогеографии по праву надлежит считать Н. А. Северцова (1827–1885), который установил связь между особенностями фауны и теми физико-географическими условиями, в которых живет и развивается эта фауна. Северцов пришел к выводу, что нынешнее распространение животных объясняется не современными, а давно прошедшими географическими и физическими условиями, которые открывает геология. Северцов выделил группировки животных по районам их первоначального возникновения и распространения: среднеазиатские, евросибирские, южноазиатские и т. д. Северцовское направление развили:

- М. А. Мензбир, разработавший зоогеографический метод;
- П. П. Сушкин, гармонично объединивший экологическое и историческое направления в зоогеографии, создавший картину эволюции фауны Сибири и Центральной Азии, а также выдвинувший гипотезу о существовании в прошлом мощного центра формирования сухопутной фауны, рас-

полагавшегося на северо-востоке Азии (эта гипотеза в дальнейшем была развита Б. К. Штегманом в 1938 г.);

- А. П. Семенов-Тянь-Шанский, предложивший схему зоогеографических подразделений Палеарктики вплоть до провинций;

- Л. С. Берг, разрабатывая предположение Н. А. Северцова о ландшафтном расчленении Палеарктики, установил, что ландшафты населены определенными комплексами животных и растений, а также на основе распространения пресноводных рыб первым провел районирование континентальных водоемов Палеарктики, объяснил ряд зоогеографических парадоксов.

В результате обобщения огромного фаунистического материала в XX в. появляются сводные монографические работы и ряд учебных пособий. Экологическое направление отражено в трудах Ф. Даля (1921–1923), Р. Гессе (1924), В. Элли и К. Шмидта (1951), С. Экмана (1935). Особое значение для развития зоогеографии имели вышедшие труды В. Г. Гептнера (1936), И. И. Пузанова (1938), Н. А. Бобринского (1951), Г. Делаттина (1967) и ряд других.

Практическая сторона изучения распространения животных, особенно таких, как охотничье-промысловые звери и птицы, вредители сельского и лесного хозяйства, переносчики и хранители инфекционных заболеваний человека, требовала создания специальных карт зоологического содержания, что нашло свое отражение в книге Н. В. Тупиковой «Зоологическое картографирование» (1967).

Современный этап развития зоогеографии характеризуется созданием нескольких ее направлений. Прежде всего заслуживают внимания обоснование и развитие комплексной науки биогеографии школой биогеографов Московского государственного университета, возглавляемой профессором А. Г. Вороновым. Наряду с этим направлением продолжает развиваться классическое фауно-генетическое направление. В последние десятилетия большой вклад в его развитие внесли О. Л. Крыжановский, Я. И. Старобогатов, А. Ф. Емельянов и др.

В исторической зоогеографии выделилось направление, получившее название викариантной зоогеографии, которое рассматривает распространение географически изолированных таксонов как результат действия преграды, разделившей ранее единый ареал предкового таксона. Многие вопросы зоогеографии до настоящего времени остаются дискуссионными и оживленно обсуждаются на зоогеографических конференциях, которые регулярно проводятся в мире. На современном этапе зоогеография из классической описательной науки переросла в науку остропроблемную, решающую практические задачи рационального использования и охраны животного мира.



ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЗООГЕОГРАФИИ

Наша планета имеет несколько различных по плотности оболочек, окружающих ее ядро. Выделяют твердую оболочку – литосферу, водную – гидросферу, воздушную оболочку – атмосферу. Особую важность для человека представляет биосфера – живая оболочка Земли со всей совокупностью населяющих ее организмов. Термин «биосфера» был введен австралийским геологом Э. Зюссом в 1875 г. для обозначения особой оболочки Земли, образованной совокупностью живых организмов. В данном смысле этот термин используется рядом ученых и в настоящее время. Представление о широком влиянии жизни на природные процессы было сформулировано В. В. Докучаевым (1846–1903), который показал зависимость процесса почвообразования не только от климата, но и от совокупного влияния растительных и животных организмов.

В. И. Вернадский (1863–1945) развил это направление и разработал учение о биосфере как о глобальной системе нашей планеты, в которой основной ход геохимических и энергетических превращений определяется живым веществом. Он распространил понятие биосферы не только на сами организмы, но и на среду их обитания. Большинство явлений, меняющих облик Земли, рассматривались ранее как чисто физические, химические или физико-химические (размыв, растворение, осаждение, выветривание пород и т. д.). В. И. Вернадский создал учение о геологической роли живых организмов и показал, что их деятельность представляет собой важнейший фактор преобразования минеральных оболочек планеты.

Согласно В. И. Вернадскому, *биосфера – это такая оболочка, в которой существует или существовала в прошлом жизнь и которая подвергалась или подвергается воздействию живых организмов.*

В состав биосферы входят:

- живое вещество, образованное совокупностью организмов;
- биогенное вещество, которое создается и перерабатывается в процессе жизнедеятельности организмов (газы атмосферы, каменный уголь, нефть, сланцы, известняки и др.);
- косное вещество, которое образуется без участия живых организмов (продукты тектонической деятельности, метеориты);
- биокосное вещество, представляющее собой совместный результат жизнедеятельности организмов и абиогенных процессов (т. е. физико-химических процессов, например почвы).

В пределы биосферы входит верхняя часть литосферы (кора выветривания) до глубины 30–60, редко до 200 м, вся гидросфера и нижний слой атмосферы до высоты 15–20 км (тропосфера). Кора выветривания и вся гидросфера постоянно заселены организмами, в тропосфере же животные и растения пребывают временно, поскольку здесь нет условий для такого важного процесса, как размножение.

За миллиарды лет существования живых организмов под их влиянием значительно изменились горные породы, вода и атмосфера. Современный газовый состав атмосферы образовался за счет деятельности растений и животных. Кислород, присутствующий в воздухе, является продуктом фотосинтеза зеленых растений, углекислый газ поступает в атмосферу благодаря дыханию живых организмов. Водные организмы влияют на солевой режим гидросферы, поскольку способны накапливать различные соединения, растворенные в воде. Погибая, они попадают в состав морских отложений. К примеру, все отложения, начиная с кембрийских, содержат раковинки корненожек, раковинки фораминифер включаются в слои осадочных пород типа известняков, мела и т. п. Кора выветривания также подвергается преобразованию, особенно ее верхний слой – почва. Ведущим фактором процесса является биологический, т. е. деятельность живых организмов, за счет которой создается органическое и часть минерального вещества почвы.

Многие химические процессы в биосфере не обходятся без живых организмов. В. И. Вернадский утверждал, что на Земле нет химической силы, более постоянно действующей и более могущественной по своим конечным результатам, чем все живые организмы в целом. Объясняется это не только совокупной массой и интенсивностью обмена веществ, происходящего в организмах, но и их огромной потенциальной скоростью размножения. Например, согласно подсчетам, обычная инфузория при беспрепятственном размножении за 5 лет может дать такое количество органического вещества, которое в 104 раза превысит

объем Земли. Наиболее медленно размножающееся животное — индийский слон — за 3–3,5 тыс. лет может дать столько потомства, что оно покроет планету сплошным слоем. Однако в природе этого не бывает из-за короткого срока жизни большинства видов и гибели множества особей, не достигших взрослого состояния и не размножившихся. Вместе с тем по сравнению с толщиной других оболочек планеты биосфера наиболее тонка. Теоретически пределы ее ограничиваются амплитудой примерно от 10 тыс. м ниже (океанические впадины) до 10 тыс. м выше уровня моря. Верхняя граница биосферы определяется интенсивностью ультрафиолетового излучения и низким уровнем кислорода, однако выше 5 км организмы встречаются редко. Нижняя граница ее в океане определяется его ложем, так как и на дне самых глубоких океанических впадин существует жизнь. В толщу земной коры организмы далеко проникнуть не могут в силу твердости каменных пород, но сравнительно недавно были обнаружены нематоды на глубине 3,8 км. А на глубине 7,5 км, на поверхности нефтеносного слоя, встречаются анаэробные бактерии. Практически же, если отбросить исключения, на суше жизнь сосредоточена в слое толщиной не более 60 м, а в океане она обнаруживается на всех глубинах.

Живые организмы занимают все пригодные для существования участки планеты. Даже поверхности ледниковых щитов, центральные районы жарких пустынь и горячие источники населены растениями и животными. На льду обитают микроорганизмы, водоросли и низшие насекомые — ногохвостки. Пауки, клещи и насекомые обнаружены на снегу в Гималаях на высоте 7 тыс. м. В безжизненных на первый взгляд местах пустынь Аравии и Южной Африки существуют бедные видами сообщества животных. По-настоящему лишены жизни лишь кратеры действующих вулканов и участки морей с чрезмерно высоким содержанием солей (Мертвое море) или отравленные сероводородом (придонные слои Черного моря).

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

Биогеосфера неоднородна. Наименьшим ее подразделением является *биогеоценоз*, т. е. совокупность живых компонентов наиболее однородного участка. Границы биогеоценоза устанавливаются по растительности, так как она очень важна и легко выделяется из всех компонентов. В качестве единицы высшего ранга употребляют термин *биом*, который выделяют по растительности, имеющей зональный характер и представляющей собой совокупность биогеоценозов какой-либо зоны (тундра, тайга и т. д.).

Животные прямо и косвенно влияют на продуктивность среды и биологический круговорот, кроме того, они активно преобразуют среду своего обитания. Таким образом, все организмы в биосфере связаны между собой потоком энергии и круговоротом веществ.

ФАКТОРЫ СРЕДЫ. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОЛЕРАНТНОСТЬ ЖИВОТНЫХ

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

Экологические факторы принято делить на *абиотические* (климатические — свет, температура и влажность воздуха, осадки, ветер, и эдафические — физические и химические свойства почвы), *биотические* (взаимодействие и взаимовлияние живых организмов) и *антропические* (сумма влияний, исходящих от человека).

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

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

По аналогии с понятием «валентность» в химии экологи ввели понятие «экологическая валентность». *Экологическая валентность вида* — это

его способность заселять различную среду, характеризующуюся определенными изменениями экологических факторов. Вид с низкой экологической валентностью может переносить лишь ограниченные колебания факторов среды. Его называют *стенобионтным*. Примером стенобионтного вида животных на суше является человекообразная обезьяна – шимпанзе, обитающая в тропических влажных лесах, или наш глухарь – житель хвойного леса умеренной зоны. В противоположность этому вид, способный заселять различные местообитания или местообитания с изменчивыми условиями, называют *эврибионтным*. Примером эврибионтного вида может служить лисица, встречающаяся на равнине и в горах, в лесу и в степи, в пределах нескольких ландшафтно-климатических зон. К типичным стенобионтам, обитающим в водной среде, относятся рифообразующие кораллы, требующие строго определенной (высокой) температуры, солености и степени освещенности морской воды. Киты же, будучи эврибионтами, живут в различных широтах при наличии пищи. Относительно температуры животные бывают *стенотермными* или *эвритермными*, солености водной среды – *стеногалинными* или *эвригалинными*, пищевого рациона – *стенофагами* или *эврифагами* и т. д. Наконец, в отношении местообитания их можно разделить на *стеноектов* и *эвриектов*.

Более подробно отношения животных организмов к конкретным факторам среды будут рассмотрены ниже применительно к основным биоциклам – пресноводному и сухопутному. Морской биоцикл студенты изучают самостоятельно.

УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В ПРЕСНЫХ ВОДАХ

Общий объем гидросферы по последним данным составляет около 1390 млн км³. В современную эпоху основные запасы воды сосредоточены в Мировом океане (96,5 %), т. е. в морском биоцикле, на долю которого приходится 71 % поверхности планеты. В то же время океаны имеют и наиболее богатую фауну, включающую в себя животных, обитающих только в морских водах (коралловые полипы, плеченюгие, боконервные и головоногие моллюски, иглокожие и т. д.), а также представителей очень древних групп животных, которые за миллионы лет изменились сравнительно мало. Особое экологическое значение для морских организмов имеют плотность, давление, глубина проникнове-

ния солнечной радиации, распределение тепла, содержание газов и растворенных солей, течения.

Пресных же вод в гидросфере всего 2,58 %, и их площадь сравнительно невелика – около 4 млн км². К ним относятся озера, реки и ручьи, водоемы, образующиеся за счет атмосферных осадков. Условия среды в них резко отличаются от морского биоцикла и характеризуются:

- пестротой и большим размахом колебаний факторов;
- короткими сроками существования;
- довольно быстро изменяющимися очертаниями;
- небольшими глубинами (в среднем менее 100 м), за исключением озер типа Байкала (около 1600 м) или Танганьики (1435 м);
- разобщенностью водоемов в отличие от Мирового океана;
- полным отсутствием ряда групп животных (иглокожие, головоногие моллюски, оболочники, очень мало видов из класса немертин, многощетинковых кольцецов);
- связью земноводных только с пресными водами.

Однако пресноводная фауна происходит от морской, и вселение животных из морей в реки и озера продолжается и сейчас. Это явление можно наблюдать в тропическом поясе.

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

Химизм воды – изменчивый фактор. Это в первую очередь соленость, т. е. концентрация в воде минеральных солей, выражающаяся в промиллях (1 ‰ = 0,1 %) или в процентах. Главная составная часть солей морской воды – хлористый натрий – в пресноводных бассейнах отсутствует. Только некоторые озера содержат солоноватую или соленую воду, однако колебания солености в них весьма значительны: от 0,3–0,5 ‰ (совершенно пресные водоемы) до 12–17 ‰ (Каспий) и даже 230 ‰ (Мертвое море). К солености можно приспособиться, но эти приспособления, как правило, вырабатываются долго (в процессе эволюции) и почти необратимы. Очень немногие виды способны обитать и в морских, и в пресных водах. Остальные организмы ограничены чем-то одним.

Существенным фактором для пресных водоемов служит жесткость воды, т. е. содержание извести. Так, губки, мшанки и определенные раки живут только в мягкой воде. Содержание ионов водорода для большинства пресноводных водоемов постоянно – рН 7–9. Только в торфяных болотах вода обычно кислая (4–6) и очень мягкая, и там фауна обеднена. Раковины моллюсков в кислой воде просто растворяются.

Большое значение для пресноводных животных имеет содержание гумуса. Гумусные водоемы (лесные реки, болота) обычно бедны, в них мало не только рыб и моллюсков, но и личинок комаров. Разложение органических веществ приводит к обеднению воды кислородом и в результате к заморам.

Температурный режим континентальных водоемов определяется широтой местности и ее климатом. Кроме того, резкие температурные скачки могут наблюдаться в одном и том же водоеме. Поэтому большинство обитателей внутренних вод относится к эвритермным организмам. В полярной зоне водоемы глубоко промерзают на большую часть года и слабо нагреваются летом. В умеренной — замерзают зимой и довольно сильно нагреваются летом, в субтропической — водоемы остывают, но не замерзают зимой. Тропические водоемы теплые круглый год.

Свет малозначим из-за небольших глубин. Он проникает до дна и обуславливает развитие богатой водной растительности, которая поставляет большое количество кислорода и служит кормовой базой для растительноядных животных. Только в глубоких озерах типа Байкала существует настоящая афотическая зона.

Течение — это любое движение воды: под уклон в реках и ручьях, приливо-отливное, возникающее под действием ветра. Континентальные водоемы по признаку наличия течения делятся на текущие и стоячие, а их сообщества — на реофильные (приспособленные к течению) и лимнофильные (приспособленные к стоячей воде) соответственно. Течение, помимо прямого механического действия на организмы, перемешивает воду, облегчает ее газообмен с атмосферой, переносит живые организмы, формирует грунты. Амплитуда колебания скорости движения пресной воды огромна: от полного отсутствия в мелких озерах до 2–3 м/с и больше в горных реках и ручьях. Донный субстрат важен в основном для бентоса. Каждый тип грунта несет свою специфику; кроме того, обычно тип грунта связан со скоростью течения. При полном отсутствии течения поверхность дна выстилают самые легкие и мелкие частицы, имеющиеся в водоеме (пелит). Если течение есть, то на поверхности дна остаются самые легкие из тех, которые не смываются донным течением. Чем быстрее течение, тем грубее донный субстрат (гладкие камни и т. д.).

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

К *проточным водам* относят реки, ручьи и родники. Они значительно отличаются от стоячих вод и имеют общие особенности:

- вода всегда пресная, постоянно обновляется и хорошо насыщена кислородом;

- характерны тесные контакты с наземными местообитаниями;
- скорость течения от еле заметной до 3 м/сек (на быстринах), что влияет на характер дна;
- температура проточных вод по всей толще примерно одинаковая, но меняется на протяжении реки;
- разнообразный химический состав проточных вод.

Рекой называется естественный водный поток, текущий по одному и тому же месту (руслу) постоянно или с перерывами на сухой сезон (пересыхающие реки). По характеру движения воды реку зрелого возраста можно разделить на 3 участка: верховье с быстрым движением воды, среднее течение, где скорость средней величины, и нижнее течение, где вода движется медленно. Также скорости течения закономерно изменяются и в поперечном разрезе. Наибольшая скорость обычно наблюдается у поверхности. По мере приближения ко дну и к стенкам русла скорость уменьшается.

В зависимости от географического расположения реки имеют разное питание. Реки полярного типа питаются за счет таяния полярных льдов и снегов. Сток на них наблюдается только в период короткого полярного лета. Реки субарктического типа питаются тальми снеговыми водами за счет многолетней мерзлоты. Многие из них промерзают зимой до дна. Подъем воды наблюдается в летнее время (Яна, Индигирка, Вилюй). Реки умеренного типа делятся на 4 подтипа: умеренный континентальный с преобладанием питания за счет весеннего таяния снежного покрова; умеренный морской с преобладанием дождевого питания при более или менее равномерном распределении осадков в течение года; умеренный муссонный (дальневосточный) с преобладанием дождевого питания летом за счет муссонных дождей; умеренный полупустынный и пустынный с кратковременным стоком за счет весенних талых вод. Реки субтропического типа питаются главным образом за счет дождей, максимум которых приходится на зиму. Реки тропического типа отличаются малым стоком. Преобладает летнее дождевое питание, зимой осадков мало. Реки экваториального типа имеют обильное дождевое питание в течение всего года, всегда полноводные, уровень повышается к концу сезона дождей.

Население рек характеризуется значительным видовым разнообразием, что связано с их большой биотопической расчлененностью. Из отдельных экологических группировок значительного обилия в реках достигает планктон, бентос и нектон, распределение которых в потоке зависит от уровня режима, скорости течения, прозрачности, температуры и солевого состава воды, а для обитателей дна — и от характера грунтов.

Видовое разнообразие планктона возрастает от истоков к устью реки, особенно если река питается ледниковыми, болотными или родниковыми

ми водами. В этих случаях в своем истоке она почти лишена фито- и зоопланктона, в толще воды преобладает бактериопланктон. С продвижением к устью реки он становится богаче. Количество планктона в реках сильно меняется на протяжении года, падая до минимума зимой и во время половодья (за исключением бактерий) и увеличиваясь к лету.

Донные растения распространены главным образом в реках с прозрачной водой. Бентос представлен преимущественно такими животными, как губки, ресничные черви, пиявки, олигохеты, нематоды, моллюски, личинки ручейников, поденок, веснянок и др., видовой состав которых зависит от силы течения. Если течение быстрое (порядка 0,5–1 м/с и больше), детрит и ил на дне не залеживаются, обнажаются камни и галька (каменистый перекат). Организмы здесь или надежно прикрепляются к чему-нибудь, или очень хорошо плавают (часто и то и другое). Существует, впрочем, верхний предел скорости течения (около 3–5 м/с), выше которого сообщество бентоса на камнях практически не развивается. Распределение бентоса в реках характеризуется закономерным изменением его видового состава и биомассы как вдоль реки (от истока к устью), так и в поперечном сечении (от берегов к стрежню). Как правило, от истока к устью и от стрежня к берегам видовое разнообразие бентических организмов уменьшается, а их биомасса, наоборот, возрастает. Бентос рек резко обедняется в период прохождения паводков, когда при высокой скорости течения воды из грунта вымываются и сносятся вниз по течению высшие раки, олигохеты, ручейники, поденки и многие другие организмы. После прохождения паводка по мере падения скорости течения, стабилизации грунтов и их заиления бентос постепенно обогащается.

Нектон в основном представлен рыбами, видовое разнообразие которых особенно велико в реках низких широт. Например, в Юконе насчитывается 14 видов рыб, Печоре – 29, Енисее – 39, Волге – 59, а в Конго и Амазонке соответственно 400 и 748 видов.

Верховья рек, имеющие характер горных потоков, отличаются песчаными условиями обитания. Течения здесь очень быстрые, и в животном населении отсутствуют планктонные организмы, мало нектона, лишь бентос богат и разнообразен. Мелкие животные (нематоды, коловратки) удерживаются на поверхности или в выемках различных опор благодаря своим размерам. Личинки насекомых, рачки и водяные клещи живут между камней и под ними. Другие обитатели имеют особые присоски (беспозвоночные, головастики лягушек и жаб, панцирные сомы), обтекаемую форму. Рыбы же являются отличными пловцами (форель, лосось) или донными жителями (североамериканские *Etheostomidae*, например, передвигаются по дну при помощи широких, горизонтально вытянутых грудных плавников).

В среднем течении рек дно образовано крупными частицами (галька, песок). Скорость течения здесь все еще высокая. Донные животные в этих местах не имеют приспособлений для закрепления. Из моллюсков преобладают роющие формы (беззубки и перловицы), кроме того, много личинок поденок и комаров, рыб. В тропических реках в среднем течении часто встречаются черепахи, игуаны, ведущие полуводный образ жизни, каймановые ящерицы и другие рептилии.

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

В устьях рек (эстуариях) наблюдаются колебания уровня воды. Это связано с приливами и отливами, а также с особенностями реки. Например, в приливы вверх по Миссисипи морская вода проходит на 240 км. Режим течений здесь сложный и непостоянный. Меняется во времени и пространстве соленость: летом и в засушливые годы среднее значение ее выше, чем зимой. Из-за слабого течения на дне накапливаются илы. Вода здесь обогащена взвешенными частицами, приносимыми пресными и морскими водами. Самое важное обстоятельство, определяющее состав и плотность животного населения рек, — это богатство пищи.

Бентос эстуариев и вообще низовий рек количественно очень богат. В илах роятся солоноватоводные кольчатые черви (нереиды, пескожилы) и моллюски (скробикюлярии, сердцевидки, мии); к твердому грунту приурочены мидии, устрицы, усконогие раки баянсусы; на водорослях обитают солоноватоводные и морские моллюски (например, литторина). Планктон эстуариев тоже обилен. Так, в 1 м³ воды в нижнем течении Эльбы обнаружено несколько миллионов ветвистоусых рачков. Нектон разделен по слоям воды: в нижних соленых держатся морские виды, в верхних пресных — речные. Многие рыбы эстуариев эвригалинны (султанка, камбала).

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

ны и дюгоны. В этих же условиях живет самая крупная из пресноводных рыб — трехметровая амазонская арапаима.

К проточным водам относят и родники (источники). Это водоемы, связанные с выходом на поверхность грунтовых вод из-под земли. Обычно эти выходы небольшие и становятся ручьями либо сразу впадают в реки. У родников различают: жерло, откуда вытекает вода; родниковую воронку, образующую иногда небольшой водоем, переходящий дальше в ключ. В источниках наблюдаются незначительные изменения условий. Это обеспечивает постоянство их населения и способствует выживанию реликтовых форм. Однако разные источники очень отличаются друг от друга. Выходы подземных вод весьма многочисленны и разнообразны. Поэтому родники принято классифицировать по ряду признаков. По гидравлическим особенностям выделяют: нисходящие (ненапорные) родники, питающиеся грунтовыми водами, и восходящие (напорные), представляющие естественные выходы напорной воды, которая может подниматься либо под влиянием гидростатического давления, либо под влиянием газов и паров. По минерализации родники подразделяются на пресные, солоноватые, соленые и рассольные. По химическому составу различают гидрокарбонатные, сульфатные и хлоридные; по газовому составу — метановые, сероводородные, радоновые, углекислые, азотные и др.; по температуре — холодные (0 °С), теплые и термальные (100 °С) источники.

В холодных источниках обитают главным образом планарии, требующие кроме низких температур хорошего обеспечения кислородом. Фауна горячих источников крайне бедна, но выносливость отдельных видов просто поразительна. Если большинство коловраток, нематод, ракообразных, насекомых исчезает при температурах около 40 °С, то в Тунисе в термальном источнике при 45 °С живет рачок *Thermasbaena mirabilis*. В горячих источниках Индонезии при 50 °С встречается личинка двукрылого насекомого *Dasyhelea tersa*; личинки мух, например, обитают в ключах, где температура 69 °С, некоторые черви обитают в источниках, нагретых до 80 °С. В горячих ключах с температурой 52 °С водится даже позвоночное животное — калифорнийская рыбка *Cyprinodon macularius*.

К группе **стоячих** относятся как естественные (озера, болота), так и искусственные водоемы (пруды, водохранилища, а также озера, возникающие на месте копей, карьеров и т. п.). *Озера* — это естественные водоемы, представляющие собой заполненные водой углубления в земной поверхности с замедленным водообменом. От реки озеро отличается, как правило, отсутствием течения, обусловленного уклоном русла, от моря — отсутствием двусторонней связи с океаном. По размеру и форме котловин

выделяют следующие типы озер: тектонические озера, располагающиеся в трещинах и отличающиеся значительной глубиной и размерами; вулканические озера, занимающие кратеры потухших вулканов или располагающиеся среди лавовых полей; ледниковые озера, возникшие в выпаванных ледниками углублениях; гидрогенные озера, связанные с эрозионной деятельностью речных и морских вод (старицы, плесы, озера речных дельт, лагуны и т. д.); провальные озера, возникающие под действием подземных вод или при таянии льда в грунте; эоловые озера, отгороженные песчаными дюнами; запрудные озера, возникающие в горных системах в результате преграждения речных долин обвалами или оползнями; органогенные озера, образуемые дамбами из растений внутри болот или среди коралловых построек (аттолов). В режиме уровней озер четко выражены как внутригодовой ход, так и многолетние вековые колебания. Внутригодовой ход зависит в первую очередь от климатических условий.

В фауне внутренних материковых водоемов четко прослеживаются черты зональности, определяемые климатом местности и в первую очередь температурой. По характеру температурного режима озера подразделяются на три типа: тропические, умеренной зоны и приполярных областей. К последним относятся и альпийские озера. *Тропические озера* отличаются слабыми колебаниями температуры воды и незначительными различиями между поверхностными и донными слоями. Фауна этих озер богата и разнообразна, многие виды стенотермны и теплолюбивы. Пресным *водоемам приполярных областей* также свойственны малые колебания температур. Но вода в них постоянно холодная — в верхних слоях температура не поднимается выше 10 °С, а зимой на них образуется ледяной покров. Фауна в этих водоемах очень бедная. Здесь обитают лососевые рыбы, которые дальше других заходят на север, беспозвоночных, как правило, мало. Интересным приспособлением к суровым климатическим условиям у животных данных водоемов является способность переносить длительное замерзание. *Водоемы умеренной области* носят переходный характер. Колебания температуры в них в течение года весьма значительны. Летом верхние слои теплее донных, зимой — наоборот. Это обуславливает резкие сезонные смены планктонного населения и ряд изменений в жизненных циклах животных.

Химический состав озерных вод как по величине солености, так и по солевому составу отличается от вод Мирового океана и речных. В них нет столь характерного для вод океана постоянства количества солей и соотношения между основными ионами. По сравнению с речными водами, соленость которых редко превышает 3–5 %, минерализация озерных вод сильно колеблется. Она формируется и изменяется в результате воздействия природных и антропогенных факторов. В зависимости от сте-

пени солености озера делятся на пресные — до 1 ‰, солоноватые — от 1 до 24,7 ‰, соляные (минеральные) — от 24,7 до 47 ‰, рассолы — более 47 ‰. Соленость воды озер и солевой состав не остаются постоянными, а изменяются по площади, глубине и во времени. При изменении комплекса природных условий пресное озеро может перейти в солоноватое, солоноватое — в соленое и наоборот. В зоне тундры в воде озер преобладают ионы Si и HCO_3 , в зоне лесов — ионы HCO_3 , в зоне степей — ионы SO_4 , Na, а иногда HCO_3 , в зоне пустынь и полупустынь — ионы Cl и Na; солевой состав горных озер определяется вертикальной поясностью. Из всех газов, растворенных в воде озер, особое значение для жизнедеятельности организмов имеют кислород, углекислый газ и сероводород. В глубоких озерах перемешивание воды не доходит до дна, поэтому в них образуется бедная кислородом застойная зона. В озерах средней глубины один или несколько раз в году происходит циркуляция воды, а в мелких вода перемешивается постоянно.

Несмотря на то, что озера относят к стоячим водоемам, для них характерно движение вод. Оно может быть колебательным (волны, сейши) или поступательным (течения). Главная причина возникновения озерных волн — ветер, они сравнительно быстро развиваются и гаснут после прекращения ветра. Кроме ветровых волн в озерах образуются сейши, которые возникают при резком изменении атмосферного давления и ветра и вызывают перемещения значительных по объему водных масс. Течения в озерах могут возникать при впадении крупных рек, обильных осадках над одной из частей озера, а также при движении масс воды различной плотности.

Население стоячих водоемов зависит от их глубины, местных климатических условий и химизма. Все озера, за исключением соляных с концентрацией рапы, достигающей насыщения, и вулканических, богатых свободной серной кислотой, населены гидробионтами, в которых основными группами являются планктон, нектон и бентос.

Условия жизни гидробионтов неоднородны как в разных водоемах, так и в различных участках каждого водоема. В прибрежной мелководной области (литорали) много бентических организмов (прибрежные растения, черви, моллюски), некоторых представителей нектона (зарослевые рыбы: карась, линь, плотва, красноперка, язь, щука) и т. д. В глубоководной области (профундали) население многочисленно, но не отличается разнообразием, преобладают илолюбивые животные, донные рыбы: сиги, лещ, сазан, сом, ерш, угорь, налим. Водная толща открытой части (пелагиаль) населена планктоном и нектоном. Планктон представлен различными видами водорослей, простейших, бактерий, ракообраз-

ных, личинками рыб и т. д. Нектон представлен рыбами (снеток, ряпушка, корюшка, уклея, чехонь и т. д.).

Основным фактором, определяющим жизнедеятельность гидробионтов, является их питание. По условиям питания или трофности озера делятся на олиготрофные (малокормные), эвтрофные (многокормные), мезотрофные (среднекормные), дистрофные (недостаточно кормные).

В воде *олиготрофных* озер содержится мало биогенных элементов, они бедны минеральным азотом и фосфором. Это обычно глубокие озера, нередко с крутыми берегами и прозрачной синей или зеленой, плохо прогреваемой водой. Донные отложения минерализованы и не поглощают из воды кислород, содержание которого даже в придонных слоях не падает ниже 60–70 % насыщения. Круговорот веществ наиболее полный по сравнению с другими группами озер. Олиготрофные озера располагаются обычно среди кристаллических горных пород, часто в высокогорье (Байкал, Телецкое, Иссык-Куль, озера Кавказа и т. д.).

Эвтрофные озера обладают хорошими условиями питания и жизни для растений и животных. Они отличаются большим содержанием биогенных элементов и органического вещества, сильным развитием фитопланктона и прибрежных зарослей макрофитов. Они удобряются вливающимися в них водами, приносящими разнообразными минеральными и органическими веществами. Круговорот веществ неполный, значительная часть органических остатков отлагается на дне, образуя мощные толщи сапропелевых илов, богатых органическим веществом. К эвтрофным относятся преимущественно мелкие, хорошо прогреваемые озера с недостаточно прозрачной водой, цвет которой изменяется от зеленого до бурого. В этих озерах на небольших глубинах развивается пышная подводная растительность, а планктонные и бентосные животные представлены разнообразными видами с большой плотностью популяций. Однако обилие организмов приводит к истощению кислорода в глубинных водах во время фаз застоя, и вода становится малопрозрачной.

Озера, в которых указанные показатели являются промежуточными, относятся к *мезотрофным*.

К *дистрофным* относятся преимущественно неглубокие озера с заболоченными водосборами. В их воде много принесенного болотными ручьями и речками торфяного дитрита-гумуса в коллоидном состоянии. При кислой реакции воды он не разлагается, а плавает в воде, придавая ей черно-бурый цвет, и откладывается на дне в виде торфяного ила. В связи с его гниением образуется дефицит кислорода. Такие озера бедны планктоном и высшей растительностью, скуден их животный мир. С течением времени дистрофные озера обычно заторфовываются и превращаются в болота.

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

Фауну озер нельзя считать совершенно обособленной. Известно, что по видовому составу предустьевые части рек близки к эвтрофным озерам, а высокогорные озера — к горным рекам. Озер с эндемичной фауной мало. Уникальны в этом отношении Байкал, Танганьика, Охридское, существующие с миоцена и обладающие специфическими чертами природы. Из 1200 видов, обитающих в Байкале, 3/4 эндемичны.

Болота — это участки поверхности суши с избыточным увлажнением, покрытые влаголюбивой растительностью и характеризующиеся процессом образования торфа, слой которого имеет мощность не менее 30 см. Участки избыточного увлажнения с менее мощным слоем называются заболоченными землями. Болота могут образовываться в результате зарастания озер и заболачивания суши. Болота встречаются во многих районах земного шара, исключая области постоянных снегов и льдов, а также пустыни аридных районов. Общая площадь болот составляет приблизительно 2682 тыс. км², или около 2 % суши. В основном это торфяные болота стран умеренного климата и их аналоги в тропической и экваториальной зонах.

Общие черты для болот — обилие органических веществ и очень слабая проточность, из-за чего возникает регулярная (особенно зимой) кислородная недостаточность. Болота делятся на низинные с грунтовым питанием и верховые с дождевым питанием.

Для всех низинных болот характерно обилие болотного разнотравья, осок и отсутствие или сравнительно слабое развитие сфагновых мхов при слабой обводненности и сильной проточности. Низинные болота принято делить на сфагнуво-травяные и травяные. Сфагнуво-травяные болота заняты в основном лесными фитоценозами (сосна, ель, береза, ольха черная). Травяные низинные болота могут быть представлены как безлесными (осока, злаки, тростники), так и лесными (береза, ольха, черная ива) фитоценозами. Жизнь в них может быть очень богата и представлена в основном фитофильной фауной (улитки, поденки, стрекозы, клопы, жуки), лимитирует ее количество кислорода. Поскольку вода очень слабо перемешивается, поверхностные растения заслоняют свет, а гниющих остатков очень много, то на дне, как правило, возникает замор, и жизнь

вымирает или уходит к поверхности. Наиболее опасен замор в непроточных болотах зимой. Летом, когда воды остается мало и она сильно нагревается, тоже все загнивает. Часть фауны поэтому используют болота как лужи — быстро населяет их в благоприятный период и покидает (откладывает покоящиеся яйца) при возникновении замора. Низинные болота широко распространены в зоне полесий, на поймах больших рек Западной Сибири и в других районах.

Собственно верховые болота — участки переувлажненной суши с преобладающим дождевым питанием и доминированием сфагнома. Другие макрофиты, за отсутствием в воде биогенов, развиты слабо, в основном это осоки и кувшинки. Из других растений встречаются сильно угнетенные береза и сосна, багульник, мирт, клюква, подбел, пушица, росянка. Вода мягкая, так как сфагнум вытягивает в свои клетки почти все оставшиеся в воде ионы металлов, взамен выделяя сульфат-ионы, снижая рН до 4—5. Отмирая, сфагнум выделяет гуминовые кислоты, почти не разлагаемые водными гетеротрофами. Именно гумины придают болотным водам бурый цвет. Под сфагновую сплавину почти не проникает кислород, органика там совсем не гниет, и накапливается торф (слоем до сантиметра в год). Сплавина постепенно затягивает водоем с поверхности, а торф забивает его по всей толщине. Животный мир очень специфичен. Это свой планктон (водоросли, кладоцеры, коретра); бентос располагается к краю спластины и представлен в основном личинками комаров, стрекоз, клопов и жуков, на слое торфа живут лишь немногие хирономиды, но обитает специфичный малоизученный мейобентос — тихоходки, клещи и т. п.

Таким образом, продуктивность и практическое значение отдельных пресноводных биотопов могут быть весьма значительными.

УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ЖИВОТНЫХ ОРГАНИЗМОВ НА СУШЕ

Условия существования животных организмов, обитающих в биоцикле «суша», резко отличаются от предыдущих. Доказано, что жизнь зародилась в океане, в связи с этим пресные воды и сушу следует рассматривать как вторичные среды, поэтому пресноводная и сухопутная фауны относительно молоды. Завоевание живыми организмами вторичных сред изменило темпы и формы их эволюции. Некоторые классы животных развились именно на суше, например птицы и насекомые. На суше наблюдаются гораздо более широкие изменения всех факторов

среды обитания, чем в море или в пресных водоемах, и особое значение здесь приобретает климат.

Главнейшими факторами, определяющими существование и распространение сухопутных животных, служат влажность, температура и движение воздуха, солнечный свет, растительный покров. Химизм же среды практически не имеет значения, поскольку атмосфера всюду одинакова, если не считать местных отклонений, обусловленных промышленными выбросами в атмосферу и извержениями вулканов.

В различных регионах Земли *влажность* воздуха и почвы неодинакова и зависит от количества осадков. Следовательно, осадки оказывают на живые организмы опосредованное влияние. Вместе с тем осадки могут быть и самостоятельным фактором. Определенную роль играет, к примеру, форма осадков. Так, снежный покров зачастую ограничивает распространение видов, добывающих корм на земле. С другой стороны, глубокий снег позволяет отдельным видам перезимовывать и даже размножаться в зимний период.

Огромную роль в жизни обитателей суши играет *температура*. Это объясняется большей амплитудой колебания данного фактора. Если принимать во внимание и температуру поверхности почвы, то диапазон колебаний ее лежит в пределах от 80 °С до –73 °С, т. е. 153 °С, в то время как в океане он не превышает 32 °С (от 30 °С до –2 °С), т. е. в 5 раз меньше. Кроме того, для суши характерны большие температурные контрасты, наблюдающиеся в течение не только сезонов, но и суток. Так, разница между дневными и ночными температурами может достигать нескольких десятков градусов. Температура — показатель климатических условий. Теплокровность позволила животным освоить жизненные пространства с очень холодным климатом. Поскольку в организме теплоотдача происходит через поверхность тела, терморегуляция животных в сильной степени зависит от соотношения величины поверхности и массы тела. Более крупные организмы обладают относительно меньшей поверхностью на единицу массы. *У близких видов одного рода или у подвидов одного вида более крупные животные встречаются в холодных частях ареала.* В Северном полушарии увеличение размеров животных наблюдается по мере продвижения к северу, в Южном — к югу. Это обобщение, сделанное еще в 1847 г. К. Бергманном, получило название *правила Бергманна*. Так, длина черепа у подвидов дикого кабана в Южной Испании около 32 см, в Польше — приблизительно 41 см, в Беларуси — 46 см, в Сибири — до 56 см. Пумы, обитающие в тропических лесах, имеют массу тела 30 кг, в то время как в северной части ареала — до 105 кг. Однако из правила Бергманна есть исключения: это перелетные птицы, мелкие зверьки, живущие

в норах, и островные животные, подчиняющиеся своим специфическим закономерностям. Следует сказать, что В. Г. Гептнер (1936) обратил внимание на очень интересную закономерность, которая развивает правило Бергманна: на материках есть центры максимальной и минимальной величины видов. В Восточном полушарии центром максимальной величины животных является Чукотка, а минимальной — Алжир. В Западном полушарии — Аляска и Флорида соответственно. Развивающим и дополняющим правило Бергманна является *правило Аллена (1877) — у зверей, обитающих в холодных областях земного шара, более короткие хвосты, уши и конечности, чем у их ближайших сородичей из теплых районов*. Биологический смысл его тот же: сокращение поверхности тела относительно его массы и, следовательно, уменьшение теплоотдачи. Так, в условиях жаркого климата Северной Африки обитает самая мелкая и вместе с тем самая длинноухая лисица-фенек, в тундрах живет низкорослый с короткими ушами и мордой полярный песец. Европейская лисица представляет нечто среднее между ними. Еще одно правило — *правило Глогера (1883) — отражает приспособление к климату в целом: у подвидов одного вида или у ближайших видов одного рода гомойотермных животных, обитающих в районах с различным климатом, разная окраска*. У форм из теплых и влажных частей земного шара она более темная и насыщенная, что обусловлено накоплением в организме пигментов эумеланинов. У форм же из сухих и жарких областей преобладает светлая (рыжая, желто-коричневая) окраска, так как в тех климатических условиях в покровах животных концентрируются пигменты феомеланины. Вот почему у пустынных животных особая, гармонирующая с субстратом, так называемая пустынная окраска.

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

К существенным климатическим факторам нужно отнести *движение воздуха*, т. е. ветер. На земном шаре есть места, где он дует постоянно и с большой силой. Это особенно характерно для морских побережий

и островов. Здесь, как правило, нет летающих насекомых, что влечет за собой отсутствие летучих мышей, питающихся ими. В свою очередь, такие птицы, как альбатросы, буревестники, фрегаты, обитают в районах с постоянными ветрами.

Характер субстрата, т. е. грунта, также играет важную роль в жизни сухопутных животных. При этом имеет значение не только химизм почвы, но и ее физические свойства, особенно для почвенных и норных животных. Наблюдается зависимость распространения животных от наличия солей в почве. Многие животные чувствительны и к типу горных пород. На известковых скалах, например, обитают моллюски, раковина которых построена из известки. Однако чаще химизм почвы оказывает на животных опосредованное влияние, в частности, через кормовые растения. В наземных экосистемах преобладают растительноядные животные связанные с высшими растениями, т. е. фитофагов больше, чем зоофагов, и они отличаются большой избирательностью по отношению к виду кормового растения. От распространения кормового растения зависит и распространение его потребителя (насекомые-фитофаги; кедровка и клест, связанные с хвойными; коала, питающийся листвой эвкалипта, и т. д.). Среди зоофагов также встречаются стенофаги, т. е. хищники и паразиты. Особенности питания животных влияют не только на их распространение, но и на биологию, к примеру на сезонные передвижения, или миграции. Таким образом, к числу важнейших факторов среды, от которых зависит существование и распространение животных, относится *растительный покров*, определяемый в свою очередь особенностями климата и почв. Растительный покров обуславливает характер биогеоценоза и является его индикатором. У каждой растительной формации свой набор видов животных. Распределение биоценозов на земном шаре подчиняется определенным законам и имеет зональный характер. На Земле различают тропическую зону, две полярные и две переходные умеренные зоны. Для каждой из зон характерны свои биоты. К биотам тропической зоны относятся гилеи (влажные тропические леса, дебри), тропические сезонные леса и саванны. На границах тропической и умеренных зон, большей частью в центре материков, располагаются пустыни. Степи и лесостепи, субтропические вечнозеленые леса, широколиственные листопадные леса и тайга (хвойный лес) представляют собой биоты умеренной зоны. К биотам полярной зоны относятся тундра и арктическая суша.

Гилеи, или *влажные тропические леса*, всего лишь 70 лет назад занимали 15 % суши, сейчас занимают около 6 % поверхности Земли. Сохранились тропические леса в Южной Америке в бассейне реки Амазонка и на атлантическом побережье Бразилии; в большей части Центральной

Америки и островах Карибского моря; в Африке главным образом в бассейне реки Конго и на склонах Килиманджаро; на Мадагаскаре; Шри-Ланке, в северо-восточной Индии, на севере южных провинций Индокитая, на полуострове Малакка и Зондских, Филиппинских островах; в Австралии. Ученые называют их «зеленой пустыней», и они считаются одной из самых развитых экосистем нашей планеты. Именно здесь обитают до 90 % природных видов, населяющих нашу планету, часть из которых до сих пор не изучена. Разнообразие растений (свыше 4/5 всех видов) и животных (почти половина всех наземных видов) порождено, возможно, идеальными жизненными условиями. Это ровный годовой ход температур; постоянная высокая влажность 70–80 %; постоянная высокая температура (температура под кронами деревьев может колебаться от 25 °С до 35 °С); годовое количество осадков не менее 2000 мм (до 12,5 м); продолжительность дня мало колеблется в течение года (от 13,5 до 10,5 часа); отсутствие ветра (но бывают ураганы). Почвы – красные, красно-желтые и желтые ферраллитные, с подстилкой из листьев не толще 1–2 см, бедны микроэлементами (особенно N, K, P). Из-за осадков микроэлементы быстро вымываются вглубь почвы или усваиваются корнями. Один гектар тропического леса может содержать более 750 видов деревьев и 1500 видов различных растений. В бассейнах рек Конго описано свыше 10 тыс. видов цветковых и 6 тыс. деревьев, Амазонки – более 15 тыс. видов растений.

Тропический лес состоит из нескольких ярусов, обычно их 5. Самый верхний (или *A* ярус) состоит из изолированных или групповых деревьев, называемых эмерджентами. Ниже расположен сплошной ярус (*B* ярус), состоящий из крон светолюбивых деревьев, высота которых колеблется от 30 до 70 м. Чаще всего они имеют форму зонтика, что позволяет получать максимальное количество солнечных лучей. Здесь обитает множество животных и птиц. Под ним *C* ярус, который формируется из вечнозеленых деревьев, имеющих широкие листья. Они располагаются очень плотно, поэтому солнечный свет почти не проникает на нижние слои тропического леса. Высота деревьев на этом ярусе составляет 20–40 м, иногда свет проникает в *B* ярус. Особенность растений тропиков заключается в том, что питающие корни располагаются в поверхностном слое почвы; также развиваются досковидные и ходулочные боковые корни. Для них характерна каулифлория (цветы на стволах) и плодоношение круглый год. Это дом для большинства тропических животных. Нижний *D* ярус кустарничковый, точнее, ярус «карликовых деревьев», состоит из растений, высота которых не превышает 20 м. Здесь очень высокая влажность и из-за недостатка солнечного света идет постоянная борьба за выживание. Лесная подстилка (*E* ярус), на которую солнечный свет почти не проникает, включает редкую траву и сеянцы деревьев. Она очень быстро

разрушается за счет высокой влажности и температуры и служит домом для многих животных и насекомых. Большое количество межъярусных растений (лианы, эпифиты, душители, стеблевые паразиты) также обогащают тропический лес экологическими нишами.

Животный мир представлен термо- и гигрофилами. Как и растительность, он располагается на разных высотных этажах леса. В менее населенном нижнем ярусе, где царит полумрак, сырость и землю покрывает бурый ковер мертвой листвы, обитают различные насекомые, грызуны, небольшие копытные и дикие свиньи, из хищников — леопард в Африке, ягуар в Южной Америке и более мелкие дикие кошки. В Индии в таких лесах обитают индийские слоны. Настоящие наземные животные сравнительно немногочисленны и обитают лишь там, где сплошной полог леса разрывается, т. е. у опушек или по речным долинам. В полноводных реках и озерах и на их берегах водятся бегемоты, крокодилы и водяные змеи.

подавляющее большинство животных, будь то млекопитающие или птицы, пресмыкающиеся или земноводные, приспособилось к жизни на деревьях. Некоторые виды живут и умирают высоко над землей, практически никогда оттуда не спускаясь. Среди птиц, обитающих в кронах, немало таких, которые не слишком хорошо летают, а в основном прыгают и лазают (тулканы, турако, птицы-носороги, райские птицы). Напротив, никобарские голуби, венценосные голуби, шалашники — прекрасные летуны, а попугаи, рогоклювы, ирены, котинги великолепно лазают и хорошо летают. У большинства птиц тропических лесов широкие и короткие крылья, что позволяет маневрировать среди ветвей и взлетать почти вертикально вверх. Мощные клювы позволяют использовать в пищу твердокожистые плоды и даже разгрызать их косточки, а виды с небольшими клювами питаются мелкими плодами.

Зверей, обитающих на деревьях, можно разделить на две группы: *планирующие*, у которых хорошо развита летательная перепонка (большой летающий посум, шерстокрыл, шипохвост), и *лазающие*, у которых, помимо сильных и ловких лап, имеется цепкий хвост, используемый в качестве пятой полностью полноправной конечности (кинжажу, муравьеды, ревуны, панголины). Среди них есть листовядные (ленивцы, колобусы), плодоядные формы (гулда, калонг, малая летучая лисица, кинжажу) и животные с более широким спектром растительной пищи (обезьяны, ратуфа, шерстокрыл, кенгуру, шипохвост). Другие, такие как горилла, мандрил, дикобраз, хотя и могут лазать по деревьям, но часто встречаются на земле.

Многие животные являются опылителями цветов — насекомые, калонг, малая летучая лисица, некоторые птицы. Обилие насекомых, в частности термитов и муравьев, поддерживает существование многих живот-

ных. Неполнозубые муравьеды и ящеры панголины питаются в основном термитами. Насекомоядный примат руконожка и сумчатый куσκус имеют одинаковое приспособление для добывания пищи — длинный тонкий палец на передних конечностях, которым они выковыривают насекомых.

Самые крупные хищники охотятся на земле, затем затаскивают добычу на деревья (ягуар, леопард) или расправляются с ней на земле (тигр). Более мелкие (тайра, циветта, филин) — обитатели крон, добычу скрадывают во всех ярусах. Мощные когти и длинные зубы обеспечивают успешную охоту. Змеи, например собакоголовый удав, обладают особым устройством челюстного аппарата, обеспечивающего захват добычи и удержание ее на весу высоко над землей.

Как уже говорилось, видовой состав фауны тропических лесов необычайно богат. В то же время численность животных каждого вида сравнительно невелика. Здесь легче встретить сто животных разных видов, нежели сто особей одного вида, т. е. характерна полидоминантная структура сообществ. Из-за климатических условий среди обитателей тропического леса нет мигрирующих животных, они все оседлы. По той же причине размножение не связано с определенным периодом, как в средних широтах, а длится круглый год. В густом переплетении ветвей животных трудно увидеть и даже услышать друг друга. Поэтому все дневные животные, в первую очередь птицы и летающие насекомые, имеют очень яркую окраску, а ночные — громкий голос.

Ни в одном месте суши нет такого разнообразия древних форм. Считается, что земноводные как класс появились именно в зоне влажных тропических лесов, где встречается наибольшее число их видов. Здесь же сохранились представители древних групп млекопитающих: наиболее примитивные сумчатые — опоссумы в Америке; посумы — в Австралии; архаичные шерстокрылы, или кагуаны, и тупайи — в азиатских тропических лесах. В Африке и на Мадагаскаре обитают наиболее примитивные группы отряда насекомоядных — тенреки. Из полуобезьян на острове живут лемуры, в тропических лесах Южной Азии и Африки — лори. Остатками очень древней ветви млекопитающих являются также обитающие в тропических лесах и весьма узкоспециализированные ящеры, броненосцы и муравьеды.

Саванны — зональный тип ландшафта тропических и субэкваториальных климатических поясов. В этой природной зоне ясно выражена смена влажного и сухого сезонов при неизменно высоких температурах воздуха (от 4–15 °С до 32 °С). По мере удаления от экватора период влажного сезона с 8–9 месяцев уменьшается до 2–3, а количество осадков — от 1300 до 250 мм в год. Почвы саванн зависят от продолжительности сезона дож-

дей, и красные ферралитные по мере убывания осадков сменяются типичными саванными красно-бурными. Буйное развитие растений в сезон дождей сменяется засухами с замедлением роста деревьев, выгоранием трав. Нередки естественные пожары. Для саванны характерно преобладание травянистого покрова, среди которого господствуют ксероморфные злаки с плотной дерновиной, длинными корневищами и обилием семян, высотой до 5 м. Среди них редко растут кустарники и одиночные деревья (пальмы, разнообразные акации), частота произрастания которых увеличивается по направлению к экватору. Это низкорослые листопадные формы с длинными корнями, пиррофиты, имеющие зонтиковидную крону. Некоторые из них способны запасать влагу в стволах (баобабы, бутылочное дерево).

Саванны располагаются в основном в Южном полушарии от 30° до 5–8° южной широты. В Северном полушарии они пересекают Африку, образуя непосредственно южнее Сахары переходную зону – Сахель, занимающая около 40 % континента. Саванны на севере Южной Америки называют льяносами, а на Бразильском плато – кампосами. Значительные площади саванны распаханы и засеяны различными культурами или заняты под животноводство. Интенсивное антропогенное воздействие на саванны часто приводит к их опустыниванию.

По наличию древесно-кустарникового яруса выделяют следующие виды саванн: без древесной растительности; с рассеянными кустарниками и деревьями; облесенные саванны. От суммы осадков и продолжительности сухого периода: *затопляемые* (расположены по долинам рек, затоплены водой 1–2 раза в год на длительный срок); *влажные* (высокотравные с двумя травяными ярусами); *сухие* (злаковые формации не образуют сомкнутого покрова, ксерофитные виды разнотравья, деревья-пиррофиты, суккулентные, примесь пальм); *колючие* (разреженные злаки, низкорослые деревья, акации, кустарнички).

Классические саванны расположены в Африке. Им всего 5–7 млн лет, и это самое молодое явление современного африканского мира. Животный мир представлен термофилами, для которых характерен наземный образ жизни, бегающие и роющие формы. Много копытных. Смена влажного и сухого периодов приводят к сезонной ритмике жизненных проявлений (летняя спячка, анабиоз) животных; миграции птиц и кочевки крупных травоядных животных.

Особенности развития трав (опыление ветром, вегетативное размножение, способность образовывать дернину и возобновлять рост, несмотря на повреждения) помогают обеспечить огромное число травоядных животных источником питания. Видовое разнообразие животных в саваннах

значительно меньше, чем в тропических лесах, но отдельные виды выделяются большой численностью особей, образуя стада, табуны, стаи, прайды. Отмершими растениями питаются в основном термиты. Они возводят гигантские подземные сооружения, достигающие в поперечнике 3–4 м, надземная часть высотой до 7 м. Нередко число термитников достигает 2000 на гектар, составляя характерную деталь саванных ландшафтов. Число особей, обитающих на земле и под землей, доходит до 10 000 термитов на квадратный метр территории.

Растениями питаются многие звери и птицы: бородавочники, зебры, жирафы, слоны, цесарки, страусы. В результате эволюции среди животных саванн сложилась четкая специализация в использовании кормовой базы. Так, например, бородавочники поедают подземные части растений (корни и клубни). Траву на некотором расстоянии от земли поедают зебры. Любители листвы и веток тщательно «подстригают» кусты и деревья в разных ярусах, а в самом верхнем ярусе кормится жираф. Пищевую конкуренцию среди растительноядных животных уменьшает использование разных кормовых объектов, различие в местах и времени питания. Хищники, как и везде, поддерживают здесь биологическое равновесие. Гепарды питаются в основном растительноядными животными, а остатки от их трапезы и падаль достаются гиенам и стервятникам.

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

Важнейшей особенностью пустынных биомов является резкое преобладание испарения над осадками. Дефицит влаги в сочетании с высокой испаряемостью, сухостью воздуха и интенсивной солнечной радиацией определяет главные условия обитания. В пустынях наблюдаются высокие температуры воздуха летом и низкие зимой (в пустыне Гоби амплитуда колебаний их достигает 80–90 °С), недостаточное увлажнение верхних слоев почвы и глубокое залегание грунтовых вод, перегрев поверхности почвы, подвижность субстрата и нередко его засоленность. Количество осадков в разных пустынных регионах и внутри них изменяется от 200–150 до 50–40 мм в год, вплоть до полного их отсутствия в так называемых пустынях туманов. В некоторых пустынях осадки выпадают летом, а засуха насту-

пает зимой. В других, наоборот, осадки характерны для зимы, а в отдельных пустынях выраженного сезона дождей может не быть.

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

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

Общими для растений и животных в адаптации к жизни в пустынях являются разреженность и мозаичность распределения по территории, наличие длительного периода покоя в неблагоприятные для активной жизни сезоны года, освоение подземных ярусов.

Большинство животных пустынь — ксерофилы и эвритермы, но у них есть пределы температурной выносливости. Насекомые, например, погибают при 50–55 °С, ящурки не могут находиться на раскаленном песке дольше 4 мин, тушканчики гибнут при 34 °С. Чтобы уберечься от перегрева, одни животные закапываются в грунт или сидят весь день в норах, другие забираются на веточки кустарников. С другой стороны, малое количество убежищ, редкая тень кустарников, раскаленный субстрат вынуждают животных искать спасения в быстром передвижении. У ряда змей (рогатый гремучник, песчаная эфа, песчаная гадюка) выработался особый способ передвижения по сыпучему субстрату — так называемый боковой ход, при котором задняя часть тела приподнимается над поверхностью земли и переносится вбок, а за ней подтягивается передняя часть тела и голова. Бег рикошетом свойствен, например, некоторым грызунам (кенгуровые крысы), а также насекомоядным прыгунчикам. Классическим примером стремительных бегунов служат тушканчики. Их задние лапы удлинены, передние укорочены. Длинный хвост выполняет роль балансира и руля при быстром прыгающем беге, представляющем собой серию прыжков на задних ногах. Тушканчики идеально приспособлены к жизни в пустынях и прекрасно переносят недостаток воды. Почки их вырабатывают очень концентрированную мочу. Кал у них полусухой, а потовые железы отсутствуют. Кроме того, тушканчики вообще не пьют, они довольствуются метаболической водой. В целом сухость воздуха и отсутствие водоемов (или они встречаются очень редко) обуславливают выработку у пустынных организмов целого ряда приспособлений,

позволяющих им долгое время обходиться без воды. Многие животные, особенно насекомые, могут вообще не пить. Влагу они получают из растительного или животного корма. Физиологические процессы у них направлены на экономию воды, в частности, для них характерна способность использовать метаболическую воду, образующуюся при окислении пищевых веществ. Ряд животных запасает воду в организме. Те же виды, которым нужна питьевая вода, совершают переходы или перелеты к источникам или водоемам, располагающимся порой на расстоянии 200–300 км (например, рябки). Морфофизиологические адаптации животных к экономии влаги выражаются в особенностях структуры кожных покровов, окраски и др. Для многих животных пустынь и полупустынь характерен ночной или сумеречный образ жизни. В самое жаркое время года некоторые животные пустынь впадают в спячку, которая, к примеру, у степной черепахи или у желтого суслика продолжается без перерыва 8–9 месяцев, захватывая и зимнее время. Хищников в пустыне немного, и они обычно не бывают крупных размеров. Это лисицы фенек и корсак, барханная кошка и манул, рысь каракал, хорь-перевязка.

В целом пустынные биоценозы отличаются бедностью видового состава и простотой структуры. В то же время они очень чувствительны к антрополическим воздействиям. В пустынях добывается нефть и газ, строятся оросительные каналы, создаются водохранилища, прокладываются дороги. Эти мероприятия в какой-то степени нарушают природный комплекс, и если они осуществляются не на научной основе, то это приводит к исчезновению многих видов растений и животных. В результате разрушаются целые экосистемы.

Степи – более или менее ксерофильные травяные формации, которые занимают во внутриконтинентальных регионах огромные площади. Для этих регионов характерны континентальные типы климата, часто с суровой зимой (до $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$) и устойчивым снежным покровом. Осадки (200–500 мм) распределены относительно равномерно в течение года, лето, особенно во второй половине, засушливое ($20\text{--}23,5\text{ }^{\circ}\text{C}$). Степная растительность связана с плодородными черноземными и каштановыми почвами. Полоса степей в Евразии тянется от Восточной Венгрии до Забайкалья. В Северной Америке они называются прериями, в умеренной зоне Южной Америки – пампасами.

Степи характеризуются густым травяным покровом из многолетних ксерофильных дерновинных злаков и степного разнотравья, для которых характерна быстрая смена фенологических состояний в течение теплого времени года. Так, для Стрелецкой степи под Курском насчитывается до

11 аспектов, связанных с поочередным массовым цветением таких растений, как гиацинт, ирис, ветреница, ковыль, шалфей и др. Древесная растительность отсутствует на плакорах и ютится в долинах рек, пересекающих степную зону. Летом, когда вегетация многих растений прекращается, наступает период полупокоя. Полный покой наблюдается зимой. В степях Евразии растительный покров составляют ковыли, типчак, корневищные злаки, севернее — разнотравье. В американских прериях растут те же ковыли, мятлик, бородач, доля разнотравья здесь больше.

Животные степей, прерий и пампасов приспособляются к довольно жесткому гидротермическому режиму. Большинство животных вынуждены ограничивать активность главным образом весенним и осенним периодами. На время холодной зимы мелкие животные впадают в анабиоз или спячку, а в период летних засух снижают активность, пребывают в состоянии полупокоя. Крупные млекопитающие мигрируют в более южные районы с мягкой зимой, а большинство птиц совершают сезонные перелеты. Животный мир степей характеризуется обилием фитофагов, особенно грызунов, живущих в норах. Это многочисленные суслики, сурки, полевки, а в Северной Америке — луговые собачки и суслики. В степях Евразии несколько веков тому назад можно было увидеть пасущиеся стада диких быков туров, сайгаков, диких лошадей тарпанов, степных зубров. Эти копытные не только вместе с другими фитофагами потребляли зеленую массу, но и активно воздействовали на структуру верхнего почвенно-подстилочного яруса. Из них только сайгаки дожили до наших дней, но они вытеснены человеком в полупустыни Прикаспия. В американских прериях водились бизоны, однако увидеть их сегодня можно лишь в национальных парках. Кроме бизона в прериях был обычным и поныне еще сохранился своеобразный вилорог, экологически замещающий отсутствующих в Новом Свете антилоп. В пампасах обитают совсем иные крупные потребители травяной растительности: безгорбый верблюд гуанако, совершающий сезонные миграции летом к местам водоемов и зеленым пастбищам. Обилие грызунов создает хорошую кормовую базу для хищников. В степях обычны лисица, степной хорек, нередко волки. На грызунов охотятся и хищные птицы — орлы-могильники, луны, мелкие соколы. Наряду с грызунами степные хищники поедают большое количество насекомых, которых в степи очень много. Это разнообразные саранчовые, муравьи, листогрызущие жуки и т. д. Среди них есть массовые и вредные виды, периодически размножающиеся в огромном количестве и уничтожающие растительность.

Бескрайние в прошлом степные просторы остались сегодня в виде клочков целины. Основная же часть этой ландшафтной зоны сейчас — это возделанные земли, занятые посевами пшеницы, кукурузы и других культур. На юге степи переходят в полупустыни, а на севере появляется промежуточная зона — лесостепь. Разнообразие растений и животных в лесостепи возрастает, так как здесь есть все условия для существования животных, связанных с древесными породами. Некоторые ученые считают лесостепь самостоятельной ландшафтной зоной.

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

Субтропические вечнозеленые леса могут быть сухими или влажными. Первые представлены в странах Средиземноморья, Калифорнии, юга Африки и южного побережья Австралии, т. е. в странах с субтропическим климатом, отличающимся мягкой дождливой зимой и сухим, ясным и жарким летом. Морозов здесь не бывает, деревья и кустарники не сбрасывают листья, и лишь летние засухи отрицательно сказываются на растительности. Растения приспособляются к ним путем своеобразных морфофизиологических адаптаций. Листья у них небольшие, кожистые и плотные, многие снабжены колючками. Поверхность листа блестящая и непроницаемая для воды. Теплый климат и безморозная зима создают благоприятные условия для насекомых, рептилий (особенно ящериц) и амфибий. Птицы представлены каменками, овсянками, многими видами славков и сорокопутов, мелкими куриными. Хищных птиц мало, но грифы среди них многочисленны. Млекопитающие в большинстве мелкие. Это маленькая лань, дикий кролик. На островах Корсика и Сардиния сохранился горный баран муфлон. Фауна влажных лесов средиземноморского типа сравнительно бедная, хотя растительный мир здесь богатый.

Широколиственные листопадные леса развиваются в областях с умеренной температурой, без летней жары и сильных зимних морозов, где количество осадков составляет не менее 500 мм в год, причем распределяется оно по сезонам сравнительно равномерно. Эти леса произрастают главным образом в странах с морским климатом. В центре материков они исчезают. В Евразии широколиственные леса тянутся постепенно

суживающейся полосой от атлантического побережья Западной Европы до Урала, а затем после большого перерыва снова появляются в Приморском крае России, Японии, Корее, Китае. В Западном полушарии они располагаются на востоке США. Породообразующие деревья этих лесов — дуб, липа, клен, ясень, бук, а также дикие плодовые.

Относительно мягкий климат, разнообразие растительности умеренных широт — основные условия существования животных. Но зима в этих областях довольно холодная, и это заставляет животных мигрировать к югу либо впадать в состояние спячки или диапаузы. Хорошо выраженная ярусная структура широколиственных лесов, наличие сомкнутого древесного яруса высотой до 30 м над землей, обильная подстилка и мощный гумусовый горизонт обеспечивают полный спектр ярусов животного населения этого биома. Состав и экологический облик фауны данной зоны всюду сходен, причем в разных частях ее сохраняется определенное соотношение древесных и наземных видов, фитофагов и хищников.

Из копытных здесь встречаются благородный олень и изюбр, серна, дикий кабан. Зубр дожил до наших дней только в заповедниках. В кронах деревьев обычны белки и сони, с водоемами связаны бобры. Птицы разнообразны, особенно многочисленны певчие дрозды, соловьи, зарянки, иволги, из голубей обычен вяхирь. Среди насекомых масса фитофагов, питающихся листьями, побегами, корнями и плодами деревьев. Однако лиственные леса Европы и востока США давно используются человеком, а созданные искусственные леса отличаются бедностью породного состава и требуют постоянного ухода, в частности борьбы с вредителями.

Тайга, или бореальные хвойные леса, протянулась непрерывной полосой через Евразию и Северную Америку и образует единую циркумбореальную зону. Ширина пояса хвойных лесов в Евразии достигает максимума в междуречье Енисея и Лены, а в Северной Америке — на тихоокеанском побережье. Тайга состоит из зарослей ели, пихты, кедра, лиственницы и сосны. В Южном полушарии аналога тайги не существует. Климат тайги суровый. Среднегодовые температуры тут колеблются от 5 до 0 °С. Лето короткое и относительно жаркое (среднеиюльская температура 13–14 °С), зима продолжительная, многоснежная, холодная, морозы нередко достигают –30 и даже –40 °С. Важным фактором является вечная мерзлота.

Суровые климатические условия тайги — причина бедности видового состава как растений, так и животных. Последним свойственна долгая зимняя спячка, способность создавать зимние запасы корма, ряд морфологических приспособлений (густое оперение или шерстный покров, бе-

лая окраска зимой и т. д.), миграции. Наиболее характерными обитателями тайги являются рябчик, глухари, бородастая и ястребиная совы, кукушка, кедровка, клесты и черный дятел желна. Из зверей только в тайге обитает соболь, лесной лемминг, красная полевка. Бурундук и белка-летяга также живут в этой зоне.

Для питания животных тайги особенно большое значение имеют семена хвойных деревьев, в том числе кедровые орешки. В основном ими питаются кедровка, дятел, белка, бурундук. В рационе соболя и медведя орешки тоже занимают важное место. У птиц — потребителей семян хвойных — строение клюва приспособлено для добывания корма из шишек (у клестов пинцетообразный, у шура крючковидный, у кедровки долотообразный). Подобная специализация ведет к постоянным перекочевкам в поисках шишек. Периодичность урожая обуславливает колебание численности птиц, дальние миграции последних и инвазии в новые места. Много в тайге и потребителей ягод и грибов. Это медведи, олени, белки, птицы. Летом в тайге появляются бесчисленные количества кровососущих насекомых — мошек и комаров. Ими питаются насекомоядные птицы. Однако обилие этих насекомых сильно затрудняет жизнь крупных млекопитающих, не говоря уже о человеке. Фауна почв тайги небогата. Первое место по биомассе здесь занимает единственный вид дождевого червя — эйзеня Норденшельда.

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

Растительный покров тундры состоит из таких многолетних видов, как полярная ива и береза, имеющие вид мелких кустарников, брусника, вероника, дриада. Но более всего развиты мхи и лишайники. Очень типичны подушки растительности. Из-за вечной мерзлоты корневая система растений поверхностная. Вообще жизнь здесь сосредоточена в тон-

ком слое между почвой и атмосферой. Это хорошо прослеживается при анализе населения моховых дернин или «корочки» прогретого голого грунта, где обнаруживается масса беспозвоночных, особенно низших насекомых, личинок комаров-долгоножек, панцирных клещей, нематод и т. д. В водоемах летом развивается большое количество кровососов. Беспозвоночные составляют 90 % зоомассы тундр. Летом тундра оживает главным образом за счет появления большого количества птиц, особенно водоплавающих (гуси, утки, лебеди, многочисленные кулики). Много и хищников, таких как белые совы, кречеты, мохноногий канюк. Пищей соколам и кречетам служат птицы, канюкам и совам — лемминги и полевки. Лемминги наиболее многочисленны среди млекопитающих, особенно в годы массового размножения. Летом они находят вдоволь пищи, зимой же скрываются под толщей снега, где прокладывают ходы. На них охотится песец. Из крупных зверей в тундре Евразии живут северные олени, а в Северной Америке — овцебыки. Рептилии и амфибии практически не играют никакой роли в жизни тундры, так как за полярным кругом изредка встречаются лишь живородящая ящерица, сибирский четырехпалый тритон и два вида жаб. Зимой жизнь в тундре надолго замирает. Остаются зимовать только песец, белый медведь, овцебык, заяц-беляк, волк, горностай и лемминги. Даже белая сова и большинство оленей откочевывают к югу. Вечная мерзлота не позволяет грызунам закапываться глубоко в землю, и они не впадают в спячку. Лишь наиболее холодоустойчивые черношапочный сурок и восточносибирский суслик, обитающие в Восточной Сибири, впадают в спячку на 8—9 месяцев. В целом это очень хрупкая система.

Антарктическая суша покрыта мощным слоем льда, от ледяного покрова свободны лишь отдельные участки морского побережья Антарктики и субантарктические острова. Здесь жизнь еще беднее, чем в Арктике. Растительность ограничивается скудным моховым и лишайниковым покровом. Сухопутная фауна очень бедна. Позвоночные представлены морскими птицами и зверями, беспозвоночные — редкими насекомыми и клещами.

Самые типичные представители животного мира Антарктики — пингвины (мелкий пингвин Адели и крупный императорский пингвин). Они настолько приспособлены к жизни в крайне суровых условиях, что даже птенцов выводят зимой. Правда, питание пингвинов целиком связано с морем. Вообще морские организмы являются первым звеном в пищевых цепях антарктических животных. Даже беспозвоночные, ютящиеся на побережье среди мхов и камней, питаются пометом птиц, получаю-

щих пищу из моря, либо являются их паразитами, либо, наконец, живут за счет мхов, удобряемых тем же пометом морских птиц. Таким образом, прямо или косвенно начало трофической цепочки, а стало быть, и органической жизни в Антарктике, следует искать в море.

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

Горы занимают свыше 40 % поверхности суши. Они формировались на всем протяжении истории планеты и продолжают формироваться до сих пор. Высокогорья отличаются специфическими условиями среды. Здесь отмечаются недостаток кислорода, низкая температура с резкими колебаниями даже в течение суток, интенсивная солнечная радиация с обилием ультрафиолетовых лучей, сильные ветры. Такая обстановка складывается в верхних поясах гор. В зависимости от географического положения горного хребта, а также от местных условий границы высокогорья находятся на разном уровне, закономерно понижаясь от экватора к полюсам. Под экватором верхняя граница леса проходит на высоте 3800 м, в Альпах – около 2000, а на Полярном Урале – на уровне 300 м. Имеет значение и экспозиция склона. Из многих характерных черт высокогорья следует выделить температурный режим. При подъеме с равнины отмечается постепенное убывание температуры (на 1 °С через каждые 140–195 м в зависимости от широты местности). Поэтому в альпийской зоне лето короткое, а зима длинная и суровая.

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

Животный мир высокогорий также своеобразен, хотя и небогат видами. Фауну высокогорья в зависимости от степени специализации к среде подразделяют на две группы: горные виды (снежный барс, шин-

шила, арчевый дубонос, бородач, кеа, белый ушастый фазан, улары, козлы и бараны); широко распространенные виды, которые и представляют основную долю обитателей высокогорья (пума, гамадрил, горихвостка-чернушка, скалистый голубь, щитомордник). Жизнь в верхних поясах гор ограничена жесткими рамками. Резкие колебания температур обуславливают обитание здесь только эвритермных форм. Млекопитающие покрыты длинной и густой шерстью, а птицы — плотным оперением. Высокогорные животные крупные (проявление правила Бергмана!), размножаются в сжатые сроки. Адаптация к недостатку кислорода выражается у них в увеличении числа эритроцитов в крови и размеров сердца. Пойкилотермные животные часто обнаруживают склонность к меланизму: рептилии, бабочки и жуки, живущие в горах, темнее, чем на равнине. Многие животные высокогорий ведут только дневной образ жизни. Темная окраска покровов, возможно, с одной стороны, полезна как экран, предохраняющий от ультрафиолетового излучения, а с другой — как поглотитель солнечной энергии. Сильными ветрами объясняется бескрылость многих насекомых, встречающихся здесь. Копытные звери имеют узкое твердое копыто «стаканчиком» и великолепно прыгают. Прочное роговое вещество копыт этих животных быстро отрастает, что предотвращает их изнашивание. В высокогорьях преобладают потребители зеленой и подземной массы растений и сапрофаги. Многие, однако, всеядны. Насекомоядные птицы появляются тут только летом. Обитатели высокогорья совершают вертикальные миграции, связанные с наступлением неблагоприятных условий в зимнее время. Одни виды запасают на зиму большое количество жира и впадают в спячку в глубоких норах, которые роют сами. Следует отметить, что, поскольку горные хребты не представляют собой единой зоны и разобщены равнинами и межгорными впадинами, распространение животных здесь носит островной характер. Этим, в частности, объясняется обилие в горных странах своеобразных эндемичных животных и низкая их численность. Вот почему высокогорные биоценозы особенно чувствительны к антрополическим воздействиям.

К биотопам, не связанным с какой-нибудь ландшафтнoй зоной, относятся также подземные *пещеры*. Известны многочисленные пещеры в Словении (знаменитая Постойнская Яма), на Кавказе (Новоафонская), в Мексике и др. По происхождению пещеры можно разделить на пять групп: тектонические, эрозионные, ледовые, вулканические и самая большая группа — карстовые, где текучие воды промывают ходы в известняках.

Для пещер характерен свой подземный ландшафт, т. е. комплекс не только с особой «подземной топографией», своим пещерным климатом, подземной гидрографической сетью, состоящей из рек, ручьев, озер, но и со специфическим растительным и животным миром.

Главными особенностями жизни в пещерах являются:

- темнота, как следствие, нет фотосинтезирующих растений;
- отсутствие сезонных и суточных колебаний климатических факторов;
- постоянство температуры и высокой влажности;
- своеобразие источников питания.

Пещеры – это среда обитания специфической фауны, которая значительно отличается от фауны наземной. Пещерная фауна подразделяется на несколько экологических групп: *троглобионты* – постоянные обитатели (троглобии или эвтроглобионты); *троглофилы* – обитающие временно, проводящие в ней часть своего жизненного цикла (гемитроглобионты); *троглоксены* – случайно попавшие в пещеры и погибшие там (тихотроглобионты).

От постоянного пребывания в темноте троглобионты, как правило, лишены пигмента как ненужного элемента адаптационной окраски: имеют бледную окраску или прозрачны (некоторые рыбы, ракообразные, насекомые), хотя и в меньшей степени, чем пелагические (жители морских глубин). Глаза их часто в значительной степени редуцированы: у позвоночных они прикрыты кожей, лишены хрусталика или он очень мал; у членистоногих глаза лишены пигмента, имеют меньшее число фасеток или редуцированы полностью. При этом характерным является усиление других органов чувств: обоняние, слух и осязание (например, у насекомых удлинены усики и ноги). Все насекомые пещерной фауны бескрылы. У обитателей крупных подземных полостей часто наблюдается удлинение придатков, порой животные увеличиваются в размерах по сравнению с наземными сородичами (так называемый «пещерный гигантизм»).

Обычно высокая влажность воздуха приводит к сглаживанию различий между сухопутными и водными животными. Так, при затоплениях подземных полостей и пещер сухопутные животные способны добывать себе пропитание в воде, а водные обитатели могут длительное время прожить в условиях суши.

Поскольку температура и влажность в пещерах часто остаются постоянными весь год, то постоянные обитатели пещер обходятся без зимней спячки и толстых покровов тела. Обмен веществ в этих условиях за-

медлен, жизненный цикл, как правило, растянут, характерна постоянная скорость роста, круглогодичное размножение. Основу пищевой пирамиды пещерной фауны составляют разлагающиеся растительные останки, приносимые водой, экскременты других животных (например, гуано летучих мышей) и автотрофные хемосинтезирующие бактерии. Многие водные жители гипогей питаются донным грунтом, в котором содержится огромное количество (до 20 % по весу) бактерий.

Из-за стабильности климатических условий, сохраняющихся в полостях в течение длительного времени, среди пещерной фауны много эндемичных видов. В пещерах обитают и зимуют колонии рукокрылых. Среди троглобионтов много видов ракообразных (креветки *Palaemonias alabamae*, веслоногие рачки гарпактициды, некоторые бокоплавы), гораздо реже среди них встречаются моллюски, коловратки, пиявки, полихеты, пауки (*Neoleptoneta myopica*) и насекомые (жуки из родов *Aphaenops* и *Anophthalmus*). К троглобионтам также относятся представители нескольких отрядов рыб и некоторые земноводные, например хвостатая амфибия протей из пещер Словении. В пещерах Кубы обитают 2 вида рыб семейства бротулевых (*Brotulidae*), остальные представители которого живут лишь в морской среде. Из пещер Америки известны слепые пещерные рыбы амблиопсиды (*Amblyopsidae*). На территории Туркмении слепая пещерная рыба, принадлежащая к роду гольцов, впервые была обнаружена в 1980-х гг. в подземных водоемах горного массива Кугитангтау Памиро-Алая.



ХОРОЛОГИЯ

АРЕАЛЫ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

Ареал — это часть земной поверхности (или акватории), в пределах которой встречается данный вид. Понятие об ареале приложимо к любой систематической (таксономической) категории независимо от ранга, однако основной объект изучения — ареал вида, который объединяет все географические пункты, где данный вид отмечен. Ареал является таким же признаком вида, как окраска, форма и т. д. Размеры, форма, внутренняя структура, границы ареала определяются историческими, географическими и экологическими факторами.

Ареалов, сплошь заселенных тем или иным видом, в природе не существует. Популяции вида осваивают лишь соответствующие ему местообитания. Степень заполнения пространства у разных видов различна. Одни виды попадают к нам при наличии подходящих условий практически повсеместно, другие — от случая к случаю. Но всегда выделяются «пустоты» и скопления. Иными словами, ареал состоит из элементарных, более или менее многочисленных участков, на которых собственно и встречается вид, так как он приурочен лишь к свойственным ему местообитаниям. Помимо пятнистого характера распространения в пределах ареала, плотность населения вида в отдельных областях также неодинакова. Различают области максимальной, минимальной и промежуточных плотностей, каждая из которых зависит прежде всего от степени благоприятствования условий в данной части ареала. Иными словами, центр

обилия вида в пределах ареала совпадает с наиболее благоприятными для его существования условиями.

Структуру ареала, таким образом, определяет характер распределения вида в ареале и его приуроченность к определенным ландшафтно-географическим условиям в силу эколого-биологических особенностей и требований к условиям среды.

Правильное представление об ареале вида мы получаем в результате нанесения его на карту. Только в картографическом отображении ареал доступен для изучения и позволяет проводить сравнение ареалов разных видов, выявлять группы видов со сходным типом распространения, прогнозировать судьбу вида и т. д. Чем полнее проведены наблюдения и точнее определена систематическая принадлежность видов, тем точнее будет картина их географического распространения. Ареалы видов очерчивают наиболее дробные единицы районирования. Чем выше таксон, тем обширнее область его распространения. Ареалы высших таксономических единиц, как правило, охватывают всю сушу, весь океан или всю биосферу, хотя есть и исключения.

В связи с этим вопрос о картировании ареалов имеет большое значение для изучения животных. Приемы картирования ареалов различны. Основным, точнее, исходным методом для отображения ареала в любой форме является *точечный*. Сущность его сводится к следующему: каждое известное местонахождение вида наносится на бланковую карту (желательно мелкомасштабную) в виде точки или небольшого кружка. В зависимости от масштаба карты и от количества известных местонахождений точки эти образуют более или менее густую сеть. Это дает представление как об общих очертаниях ареала, так и о степени изученности распространения данного вида.

Степень точности и детальности отображения ареала вида этим методом будет зависеть от количества имеющихся фактических данных о распространении данного вида и масштаба карты, на которую эти данные наносятся. Выбор же масштаба зависит от количества данных по виду и от задач, преследуемых изучением ареалов. Если стоит задача отобразить общий характер ареала широко распространенных видов (в общеземном плане или в пределах страны, области), то целесообразно использование мелкомасштабных карт (не крупнее 1:10 000 000, 1:20 000 000 – 1:30 000 000), если необходимо отображение ареала в пределах ограниченной территории – берут более крупный масштаб. Преимущество метода – конкретность даваемых указаний на карте о распространении каждого вида.

Как правило, при составлении карты ареала приходится опираться на большое количество указаний о распространении вида, имеющихся в литературе. Но не всегда есть полная уверенность в их правильности, особенно для трудноопределимых видов и видов, трактовка которых систематиками разных времен и школ неодинакова. В таких случаях местонахождение изображается одним знаком (например, черным кружком (●)); местонахождение по литературным данным — другим (например, пустым кружком (○)). Там, где определение вызывает сомнение, соответствующее местонахождение может ставиться на карту со знаком вопроса (?).

Второй метод картирования ареалов — *контурный* — может использоваться в сочетании с первым или со штриховкой. При таком картировании в основу карты кладется обобщение известных фактических данных о распространении вида (т. е. точечный метод), дополняемое на основе соображений о вероятном распространении его в местах, откуда материала нет. Затем линией соединяются крайние точки обнаружения вида. Упор делается на создание возможно правильного представления о пределах распространения вида, т. е. на выявление границ ареала.

Проведение на карте границ ареала, особенно в тех случаях, когда фактических данных недостаточно, требует от исследователя: большой осторожности; основательного знания условий, влияющих на распространение изучаемого вида; а также зависит от степени изученности территории, на которой он распространен, и степени изученности смежных с ней пространств.

Обычно сплошная линия проводится там, где в распространении вида полная ясность, пунктир — где граница приводится ориентировочно; штриховка пространства — где выявлен сплошной характер распространения вида. Часть ареала, в котором вид занимает широкий набор местонахождений и характеризуется высокой численностью, может быть выделена как *ценоареал*. Его выделение в общем ареале представляет интерес для углубленного понимания эколого-биологических свойств данного вида, установления территории с оптимальными для него условиями, а также очень важно в тех случаях, когда вид имеет ресурсное значение или требует охраны, является переносчиком или резервуаром опасных болезней.

Обведя все крайние пункты, где встречается данный вид, мы получим контур области его распространения. Отдельные местонахождения его иногда могут быть настолько удалены от основной части, что их нельзя присоединить к основной области, тем более если установлено отсутствие вида в промежутке. Такие изолированные пункты называются *периферическими форпостами* или *островными местонахождениями*.

Преимущества данного метода в том, что он учитывает приуроченность вида к биотопу (т. е. сочетание географических данных с экологическими); дает представление о пределах распространения вида. Недостаток в том, что ареал захватывает территории, где вид не найден, и не раскрывает первичные фактические данные о местообитании вида. Поэтому изображение ареалов при помощи совмещения точечного и контурного методов следует признать наиболее совершенным.

При изучении фауны или флоры отдельной страны чаще применяется **сеточный**, или **растовый, метод**. Сущность его в том, что вся исследуемая территория разделяется на связанные с градусной сеткой прямоугольные или трапециевидные клетки одинаковой величины (50×50 км или 25×25 км или меньше). Если рассматриваемый вид встречен в пределах данной клетки (не важно — однажды или многократно), она или вписанный в нее кружок заштриховывается.

Чередование заштрихованных и пустых клеток дает представление о распространении вида в пределах рассматриваемой страны, получается «кружево» ареала. Этот прием картирования дает несколько грубое, но в целом правильное представление о распространении вида. Но он не применяется для недостаточно изученных по распространению видов.

Следует также подчеркнуть, что ареал имеет не только определенную площадь, но и определенную толщину. Последняя связана с различиями высот (или глубин), занимаемых особями данного вида. Для большинства наземных организмов толщина ареала невелика по сравнению с его горизонтальными размерами. Так, например, для наземных млекопитающих она или ничтожна (для копытных и других животных, не роющих нор и не лазающих по деревьям), или имеет очень малые размеры (роющие животные, которые могут существовать и в норе, и на поверхности почвы, а также лазить по деревьям). Несколько больше она у птиц, поднимающихся более или менее высоко в воздух при полете, значительно больше размеры толщи ареала у некоторых морских животных (кашалоты ныряют на глубины до 1 км; морской еж *Echinocardium australe* обитает от поверхности воды до глубины 4900 м, моллюск *Serolicularia longicallus* — от 35 до 4400 м и т. д.).

Работа по картографированию ареалов долгая и кропотливая. Требуются многолетние сборы фактического материала, чтобы, соединив периферийные точки линией, очертить границы ареала. Новые находки, уточнение систематической принадлежности организмов подчас вносят существенные коррективы в форму ареала, заставляют по-новому интерпретировать историю его формирования.

Ареал индивидуален и видоспецифичен, но у некоторых видов он может совпадать (острова и т. д.). Тем не менее все разнообразие аре-

алов можно свести к ограниченному числу типов. Общей всемирной типологии нет. В Европе и странах бывшего СССР приняты типологии по К. Б. Городкову (1984), А. Ф. Емельянову (1983), И. К. Лопатину (1987), О. Л. Крыжановскому (1990, 2002).

В типологию ареалов положены два принципа: генетический и описательный. Первый принцип можно использовать в том случае, когда хорошо изучены сам вид и история его возникновения, т. е. генезис. В большинстве же используют описательный метод, т. е. по карте. В описательной номенклатуре ареалов используются понятия физической географии и применяются три оси координат:

- широтная — распространение с севера на юг;
- долготная — распространение с запада на восток;
- высотная — вертикальная сверху вниз, над уровнем моря.

Широтная составляющая ареала (зональное распространение) является его основным географическим признаком. Она определяется в первую очередь климатическими, особенно температурными факторами, прямо или косвенно влияющими на распространение большинства видов. Границы ареалов таких видов на определенном протяжении совпадают с границами ландшафтной зоны и носят названия: *арктический* (полярные пустыни, тундра), *бореальный* (таежный), *суббореальный* (зона широколиственных лесов), *субтропический*, *тропический* (вечнозеленые леса) и т. д. Хотя зональная приуроченность каждого из них может значительно меняться на всем протяжении ареала.

Некоторые животные, особенно мелкие и беспозвоночные, часто приурочены не к зоне, а к определенным стадиям, встречающимся в нескольких зонах. Выделяют несколько типов отклонения от зонального распространения:

- *интразональные* — распространение ограничено в пределах одной или близких зон (обитатели тугайных зарослей, солончаков, бугристых болот, виды связанные с пойменными комплексами, например околводные виды (бобр, норка, цапля, утка и др.));
- *азональные* — распространены широко, не приурочены ни к каким зонам (например, песчаные побережья; виды-убиквисты или синантропы);
- *экстразональные* — обитатели участков зональной растительности за пределами своей зоны (остепенные участки в зоне смешанных лесов).

Долготная составляющая ареала определяется степенью удаленности от океана, обуславливающей характер климата. Границы ареалов могут быть связаны с континентальным либо морским, аридным, либо с влажным (гумидным) климатом, что обусловлено внетропическим западным переносом воздушных масс, экранированием горными системами и т. п.

Высотная составляющая ареала (вертикальная поясность) в определенной степени аналогична широтной, поскольку также определяется главным образом температурными градиентами и растительностью. Традиционно выделяют низкогорье, среднегорье и высокогорье. По характеру вертикального распространения можно различить *альпийские* виды и *монтанные*. Выделяют и промежуточные между ними — *субальпийские* формы. Иногда приходится сталкиваться с равнинно-горным расселением, когда животные обитают в одной ландшафтной зоне, расположенной на равнине и в горах — арктоальпийские, бореомонтанные ареалы.

Растительный покров и животное население гор характеризуется сменой поясов от основания горного хребта до его вершины или до верхней границы жизни. Однако в отличие от равнин в горах пояса сменяют друг друга по вертикали и измеряются сотнями метров, а по мере продвижения к югу граница альпикки повышается до среднегорья и в южной половине умеренного пояса достигает высокогорья. Кроме того, в горах наблюдаются инверсии, выпадения и асимметрии поясов.

По аналогии с зональными биомами, где есть экстра-итразональные сообщества, в горах также есть внепоясные и межпоясные биомы.

Классификация ареалов по размерам

Размеры и форма ареалов могут быть весьма разнообразными: от охватывающей значительные части планеты до крайне локальных. У некоторых видов колибри площадь ареала совпадает с площадью одной горной вершины или даже с площадью кратера потухшего вулкана. Ареал гаттерии охватывает только 13 мелких скалистых островков в заливе Пленги около Новой Зеландии. Некоторые виды животных имеют очень обширные ареалы и могут быть встречены во всех частях света.

В зависимости от размеров выделяют ареалы от узколокальных до космополитических. **Узколокальные** характерны для видов, имеющих крайне ограниченную площадь распространения, например для нелетающих видов насекомых. Так, жужелицы-бомбардиры обитают на Кавказе в пределах одного-двух хребтов или встречаются на одной горе. Наиболее узки ареалы у троглобионтов — обитателей пещер. **Локальный ареал** по площади несколько больше узколокального, **субрегиональный** больше локального, но меньше **регионального**. Ареал регионального типа ограничен площадью физико-географического или биогеографического района; локальный тип совпадает с внутриландшафтными комплексами.

Если вид распространен по всей территории региона, его считают **трансрегиональным**. Под регионом в данном случае понимают определенную крупную территориальную единицу, как правило, на одном материке. Более широкие ареалы, включающие регионы, расположенные на нескольких, но не более чем на трех, материках, называют **поли-** или **мультирегиональными**. Это, например, евроазиатские виды в пределах умеренной зоны Евразии; евросибирские виды, встречающиеся по всей Европе, в Западной и Восточной Сибири до Дальнего Востока; евросибирско-аралокаспийские виды, распространенные в Европе, Западной и Восточной Сибири, Средней Азии; европейско-малоазиатские виды, обитающие в Европе и Малой Азии. Для наименования полирегионального ареала используют названия регионов, в которых обитает вид, род и т. д.

Для таксономических категорий, обитающих не менее чем на трех материках, характерны **космополитические ареалы**. В строгом смысле, космополитами являются ареалы таксонов более высокого ранга, чем вид. Однако этот термин применяют и по отношению к видам, распространение которых охватывает несколько частей света или протягивается от умеренных до тропических широт. Они свойственны обычно многим морским (дельфин-белобочка, синий кит) и синантропным животным (серая крыса), некоторым насекомым (постельный клоп, рыжий таракан, домовая муха), которые носят название космополитов (буквально «гражданин мира»). Космополитические ареалы часто ограничиваются широтными пределами и присущи организмам, имеющим распространение в определенных природных зонах. На суше это **циркумконтинентальные**, на океанических и морских акваториях — **циркумокеанические** ареалы. С умеренным поясом связаны циркумконтинентальные ареалы умеренных широт (в частности, циркумбореальные хвойных лесов умеренного пояса, циркумсубтропические и т. д.) и тропических (циркумтропические ареалы между северным и южным тропиками).

Циркумполярные ареалы на суше охватывают кольцо зоны арктических пустынь, тундр и лесотундр, т. е. приурочены к арктическому поясу северного полушария. **Биполярные** характерны для организмов, обитающих в циркумполярных областях Северного и Южного полушарий. Некоторым организмам свойственны биполярные разрывы ареалов, когда эти организмы присутствуют в умеренно холодных широтах Северного и Южного полушарий, но отсутствуют в приполярных областях. Ареал видов, охватывающих тропический пояс, называется **пантропическим**.

Причины столь резкого различия ареалов весьма разнообразны. Большое влияние на величину ареала имеет характер стадий, занимаемых ви-

дом. Так, океан с его мало изменяющимися на огромном протяжении жизненными условиями дает приют большому числу космополитов. Некоторые виды, населяющие более-менее однородные биотопы (например, связанные с водой выдра и скопа), имеют обширные ареалы. Выдра распространена почти по всей Евразии и Америке, а скопа отсутствует только в Новой Зеландии и Южной Америке. Приуроченные к редким станциям виды, например высокогорьям (снежный барс, улар), не могут иметь большого распространения. Таким образом, первая причина разнообразия ареалов — это *экологическая валентность вида*, т. е. способность заселять различные среды обитания. Не менее важный фактор — способность вида к расселению, т. е. его *вагильность*, которая более подробно будет рассмотрена ниже. И наконец, *филогенетический возраст вида и скорость видообразования*, получившие название «теории Виллиса» или «правила пространства и времени». Возраст вида также влияет на величину ареала: чем древнее вид, тем больше он имел времени и возможностей расселиться по всей подходящей для него территории. Это правило подтверждается на ареалах высших таксономических единиц. Отряды и семейства древних беспозвоночных распространены шире, чем таковые же позвоночных. Однако нередко древние виды и даже группы животных имеют очень ограниченный ареал (гаттерия, кистеперые рыбы), и происходит это потому, что их постепенно вытесняют более молодые или лучше приспособленные группы и виды. Что же касается скорости видообразования, то быстро эволюционирующие группы имеют небольшие ареалы, а медленно — огромные (исключение млекопитающие).

Классификация ареалов по форме (очертаниям)

Формы ареалов столь же разнообразны, как и их величина. Границы ареала определяются различными факторами, среди которых важнейшую роль играют климатические, эдафические, биоценотические, антропогенные.

По форме выделяют две большие группы ареалов: сплошные (непрерывистые, или континуальные) и дизъюнктивные (прерывистые, или разорванные).

Ареалы называются *сплошными*, если внутри них отсутствуют преграды, которые не могут быть преодолены особями данного вида естественным путем. Сплошные ареалы бывают:

- *зональные* — совпадают с ландшафтной зоной. Наиболее точное совпадение ареала с конфигурацией зоны наблюдается в тех случаях, когда

вид связан с зональным типом растительности. Это «степняки» — джунгарский хомячок, кузнечик Эверсмана, некоторые суслики; в таежной зоне — мохноногий сыч; в зоне широколиственных лесов — ореховая, лесная соны и т. д.;

- *ленточные*, или *линейные*, — вытянуты на большие расстояния (например, горные вдоль хребтов). Свойственны также околородным и водным животным (ареалы пресноводных рыб), особенно обитателям литорали;

- *сопряженные* — определяются границами ареала другого вида. Это бывает в том случае, когда между видами существуют экологические взаимоотношения, которые обычно носят характер пищевой связи — «животное — кормовое растение». Распространение сибирского кедра тесно связано с ареалами птицы кедровки. Там, где нет кедровки, отсутствует кедр. Семейство бобовых и шмелей: так, на Крайнем Севере многие виды бобовых — астрагалы, копеечники и др., характерные для арктических пространств Сибири, отсутствуют на тех островах, где в составе фауны нет шмелей. Монофаги из фитофагов встречаются только там, где есть кормовое растение. Однако ареал последнего больше, поскольку распространение животных зависит не только от наличия корма, но и от других факторов. Сопряженные ареалы возникают при взаимоотношениях: «хищник — жертва», «хозяин — паразит», «хозяин — сожитель».

О дизъюнктивных ареалах говорят в тех случаях, когда достаточно широко распространенный ареал разъединен на несколько частей и перемещение вида из одной обособленной части в другую в современных природных условиях естественным путем невозможно в силу действующих факторов. В этом случае такие изолированные участки могут быть заселены одной и той же формой — тогда говорят об *однородной*, или *гомогенной*, *дизъюнкции*; или разными — подвидами одного и того же вида (видовой ареал), видами одного рода (ареал рода) и так далее, такая дизъюнкция называется *разнородной*, или *гетерогенной*.

Первоначально ареал любого вида сплошной, а разрывы — явление вторичное. Различают следующие типы дизъюнкций:

- 1) *внутриамериканские* — разрывы на одном материке, вызванные исчезновением сообществ, с которыми были связаны те или иные таксономические группы живых организмов в результате изменений климата, горообразования, сокращением площади суши либо антропогенной деятельностью (истребление, распашка степей, вырубка лесов, осушение болот и т. д.):

- арктоальпийские — часть ареала находится в тундре, другая — в альпийском поясе гор Европы;

- бореомонтанные — часть ареала в зоне тайги Северного полушария, другая — в горах более южной зоны;

- горные — части ареала, расположенные в верхних поясах горных хребтов, отделены друг от друга долинами и межгорьями;

- ледниковые — разрывы ареала образовались после схода ледника.

2) *океанические* — части ареалов находятся на различных материках, которые разделяются океанами, проливами и т. д.:

- циркумполярные, циркумбореальные ареалы Северного полушария, располагающиеся на материках Евразии и Северной Америки в соответствующих зонах;

- циркумполюзональные, панголарктические, охватывающие все зоны материков;

- европейско-североамериканские, азиатско-американские, охватывающие только одну часть Евразии и отделенные от американской части ареала водной преградой.

Границы ареалов могут быть *постоянными (стативными)* и *подвижными (транзитивными)*. В первом случае устойчивость границ объясняется тем, что вид достиг естественных границ своего ареала. Во втором случае границы могут быть: *расширяющимися (прогрессирующими)*, если вид еще не достиг естественных преград, ограничивающих его распространение; *сужающимися (регрессирующими)*, если под влиянием каких-либо факторов происходит сокращение площади ареала. В случае периодических сокращений либо расширений ареала говорят о *пульсирующих* границах.

В зависимости от факторов, ограничивающих распространение группы, границы ареалов могут быть: *эдафическими (стационарными)*, если за их пределами вид не находит необходимых ему мест обитания; *конкурентными* (ривалитатными), когда вид в расселении дошел до пределов, на которых он встречается с конкурирующим видом, сдерживающим его дальнейшее расселение (это разновидность биоценотических границ); *климатическими*, если за их пределами климат становится неблагоприятным для существования вида; *импедитными*, связанными с наличием преград, которые особи вида не могут преодолеть механически. Границы ареалов, происхождение которых обусловлено минувшими событиями и не оправдывается экологической обстановкой настоящего времени, называются *историческими* или *реликтовыми*.

Иногда определить границы ареала достаточно трудно: например, в случае с видами, которые постоянно живут в одних местах, а для размножения отправляются в другие (ряд лососевых рыб или перелетных птиц).

Ареалы близких видов могут располагаться рядом, а иногда накладываться друг на друга. Так, например, на большей части перекрываются

ся ареалы зайцев беляка и русака. Такое явление получило название *симпатрия*. Когда ареалы прилегают друг к другу, но не перекрываются, т. е. один ареал замещает другой (*викарирует*), это явление называется *аллопатрия*. В случае, когда каждый подвид населяет определенную область видового ареала, говорят о *географическом викариате* (подвиды колхидского фазана). Если замещающие формы не только близки по происхождению, но и занимают одинаковые биотопы — это *систематический викариат* (зубр и бизон). Если это конвергентно сходные животные, разные по систематическому положению и происхождению, заселяющие одинаковые биотопы в разных странах и ведущие одинаковый образ жизни как, например, европейский крот, златокрот и сумчатый крот — говорят об *экологическом викариате*.

РАССЕЛЕНИЕ ЖИВОТНЫХ И ДИНАМИКА АРЕАЛОВ

Каждый вид существует определенное время, его популяция растёт, увеличивается площадь распространения. Затем в силу разнообразных причин происходит вымирание особей отдельных видов, их ареалы сокращаются, и, наконец, они исчезают. В одних случаях исчезновение вида не прерывает хода эволюции, старый вид вытесняется новым; в других — гибель вида обозначает слепую ветвь филогенетического древа.

Процесс формирования нового ареала, как правило, монотопичен — возникновение вида происходит в одном месте, откуда он начинает завоевывать пространство. Популяции видов крайне неоднородны, им свойственна генетическая изменчивость, связанная с потоком генов и их рекомбинацией. При взаимодействии генотипов со средой возникают фенотипы, т. е. группы особей, различающиеся по морфологическим, физиологическим и экологическим особенностям.

Географическая изменчивость генотипов и фенотипов — результат изменения условий существования популяций вида. Изменчивость популяции вида может носить клинальный (постепенный) характер, или она состоит из совокупности четко изолированных групп. Генетическая изменчивость и свойства популяций обычно различны в центре и на периферии ареала вида.

Для животных характерно *аллопатрическое* видообразование, т. е. возникновение новых видов в географических изолятах. Возникновение но-

вых видов на большей или меньшей части ареала материнского вида называется *симпатрическим*.

Для вновь возникшего вида характерно расселение, что приводит к расширению первичного ареала. Еще В. И. Вернадский отметил огромную внутреннюю потенцию живого вещества к растеканию по земной поверхности. Если нет внешних препятствий, всякий вид в характерное для него время может благодаря размножению покрыть весь земной шар, произвести потомство, равное по массе океану или земной коре.

Расширение первичного ареала зависит от вагильности и экологической валентности вида. Два главных фактора определяют стремление животных к перемещению: инстинкт продолжения рода и поиск пищи. Для многих птиц районы, богатые пищей и пригодные для выведения птенцов в летний сезон, неблагоприятны для жизни в зимний период. Это заставляет их совершать дальние перелеты. Также не совпадают районы размножения и питания многих морских рыб, пресмыкающихся. Дальние миграции совершают киты; регулярные странствования осуществляют ластоногие от районов нагула на строго определенные места размножения. Способность к расселению характерна не только для взрослых животных, распространению организмов способствуют различные приспособления их зачатков — диаспор. У животных роль диаспор могут играть яйца, личинки, цисты. Выделяются следующие вагильности:

- активная — благодаря самостоятельному передвижению (полету, плаванию, бегу, ходьбе, прыжкам и т. д.);
- пассивная — за счет переноса ветром, течением и т. д.;
- смешанная — сочетание активной и пассивной вагильности.

Активная вагильность. Подвижные формы животных расселяются активно. Самым быстрым и дальним способом передвижения является полет. Способностью к полету обладают птицы, рукокрылые и насекомые, среди других групп животных есть отдельные виды, способные планировать, но не активно летать.

Распространение любого вида птиц ограничено конкретным географическим районом, размеры которого сильно варьируются. Некоторые виды, например сова сипуха (*Tyto alba*), почти космополиты, т. е. встречаются на нескольких континентах. У других, скажем, пуэрториканской совки (*Otus nudipes*), ареал не выходит за пределы одного острова. У перелетных видов различают гнездовые ареалы, в которых они размножаются, и иногда сильно удаленные от них зимовочные ареалы. Благодаря способности к полету птицы склонны к широкому распространению и при любой возможности расширяют ареалы. В результате они непрерывно изменяются, что, конечно, не относится к обитателям мелких изолированных островов. Многие птицы чрезвычайно «консервативны» и летят

всегда тем путем, каким тысячи лет назад летали их предки. Иногда в результате таких миграций некоторые особи птиц Северного полушария не возвращаются весной в область гнездования, а размножаются в местах зимовки. Например, черный аист (*Ciconia nigra*) образовал постоянные популяции в Южной Африке.

Расселение птиц естественным путем чаще всего происходит по направлению весенних перелетов, при так называемой пролонгации миграции — с каждой весной молодые особи улетают все дальше и дальше от ранее существовавшей границы ареала. Так расселялась средиземноморская канарейка, или канареечный выюрок (*Serinus serinus*), по большей части европейской территории. Некоторые виды насекомых также совершают периодические дальние миграции, по масштабам сравнимые с перелетами птиц. Так, бабочка *Danaus plexippus*, пойманная и помеченная в Канаде неподалеку от Великих американских озер, снова была отловлена в Мексике через четыре месяца, преодолев за это время 3432 км.

Животные, не обладающие способностью к полету, расселяются пешим способом, иногда переходя на бег и преодолевая водные преграды вплавь. В Европе лоси (*Alces alces*), расселяясь на запад, дошли до территории Германии и Австрии. Довольно длительные кочевки совершают обыкновенные белки (*Sciurus vulgaris*). При подходе к рекам или крупным озерам они скапливаются большими группами, чтобы вместе преодолеть водную преграду. Плывающих зверьков наблюдали на Байкале, реках Обь, Енисей, Амур, в заливах Белого и Балтийских морей, на Телецком озере, Татарском проливе. Именно таким образом в 20-х гг. XX в. белки заселили леса Камчатки, где до этого не встречались.

При **пассивной вагильности** животные проявляют минимум активности, а расселение идет за счет природных факторов или человека. В зависимости от фактора выделяют несколько типов пассивной вагильности: гидроторию, анемохорию, анемо-гидроторию, биохорию и антропохорию.

Гидротория — перенос животных проточными водами: на острова с материков, вниз по течению рек и т. д. Особенно велика роль морских и речных течений в переносе диаспор животных. Многие донные беспозвоночные (моллюски, иглокожие, кишечнополостные, черви, членистоногие) ведут сидячий образ жизни, прирастая к субстрату, или передвигаются по дну в пределах ограниченной площади. Однако их личинки проходят планктонную стадию развития в поверхностной толще воды. Здесь они подхватываются течениями и переносятся на многие тысячи километров. У планктонных организмов развились замечательные приспособления для того, чтобы без лишней затраты усилий держаться в толще воды. При помощи различных выростов, щетинок они приобретают большую

поверхность по сравнению с массой тела. Кроме того, планктонные организмы содержат капельки жира, которые одновременно служат запасным веществом и облегчают массу тела в воде. Мелкие наземные беспозвоночные, способные удерживаться на поверхности воды, также могут сплавляться по течению. Таким образом многие животные были перенесены на острова с материков.

Анемохория — перенос с помощью воздушных масс, т. е. ветром. Вероятно, господствующие ветра или тайфуны приблизительно в 1930 г. перенесли египетскую цаплю (*Bubulcus ibis*) из Африки к восточным берегам Южной Америки. Оттуда этот вид стал быстро распространяться на север, в 1941—1942 гг. достиг Флориды, а сейчас встречается даже на юго-востоке Канады, т. е. его ареал охватил почти весь восток Северной Америки. Многие насекомые, относящиеся к аэропланктону (воздушный планктон), не обладают способностью улетать на большие расстояния, но могут находиться на значительной высоте (30—40 км) и уносятся сильными потоками воздуха в другие места. Специальные методы исследования аэропланктона, примененные во время экспедиции у побережья Антарктики, показали, что на высоте 15—20 м над водой находится целый поток мельчайших членистоногих, транспортируемых ветрами с севера (из Южной Америки и Австралии) на юг.

Анемо-гидрохория — расселение дрейфующих по морю и гонимых ветром на плотках и льдинах. Сильные дожди, вызывающие сильные потоки и разливы рек, нередко приводят к обрушению берегов. В воду попадает смываемая земля, трава, деревья, иногда сцепленные между собой и образующие целые плоты. На таких сооружениях переносятся вниз по течению мелкие беспозвоночные (моллюски, насекомые, черви, паукообразные), змеи, ящерицы и млекопитающие. Эти «ковчеги» дрейфуют в водном пространстве в направлении господствующих ветров. В таком случае можно говорить об анемо-гидрохорном расселении животных. Расселение на плавающих льдинах используют такие теплокровные животные, как белые медведи, северные олени и песцы.

Часто трудно выяснить, каким образом животные расселяются — активно или пассивно. Скорее всего, это происходит комбинированным способом. Примером может служить расширение ареала жука-жужелицы *Carabus cancellatus* в Финляндии. Там он считается представителем южной фауны. Жук активно переплывает водные преграды шириной до 250 м, строго сохраняя взятое направление, и появляется на островах, где ранее не регистрировался. Но одновременно отмечается занос его особой ветром, текучей водой, а также активный полет.

Биохория — распространение при помощи других животных. Биохория бывает случайной и закономерной. Водоплавающие птицы на своих

лапках переносят диаспоры растений, яйца (а иногда и личинок) беспозвоночных, земноводных и рыб, способствуя обогащению фауны водоемов. Кроме птиц, такими же «транспортными средствами» для обитателей пресных вод нередко служат крупные жуки-плавунцы и водолюбы, переносящие на конечностях не только мелких рачков, но и моллюсков.

Ярким примером естественного вселения в бассейн Черного моря, по-видимому, может служить появление в Кояшском озере-лагуне нового вида жаброногих раков *Artemia urmiana*, являющегося эндемиком иранского озера Урмия. Оба озера находятся на расстоянии немногим более 1 тыс. км друг от друга. Наиболее вероятными векторами переноса цист артемии из Ирана на Крымский полуостров следует признать птиц: травника, шилокловку и пеганку, в рационе которых во время весенней миграции *A. urmiana* и ее цисты играют значительную роль. Состав солей, динамика солености в обоих озерах также близки, что позволило дать первое поколение взрослых рачков и обосноваться на новом месте.

Сами животные разносят своих паразитов. При исследовании 11 тыс. птиц, мигрировавших через Египет, было обнаружено 1442 клеща у 881 экземпляра. Изучавшие миграции птиц в Финляндии П. Нууртева и Г. Гудстраль (1963) обнаружили на них такие виды клещей, которые ранее не были известны в этой стране. Использование других животных в качестве транспортного средства называется *форезией*. К таким временным «пассажирам» относятся многие виды членистоногих. Наиболее известным примером могут служить путешествующие на навозниках, карапузиках, стафилинидах и мертвоедах мелкие клещи из семейств *Acaridae*, *Macrochelidae*, *Parasitidae*, *Uropodidae* и др. Дело в том, что эти клещи питаются яйцами и личинками двукрылых насекомых (*Diptera*) и мелкими почвенными беспозвоночными (*Collembola*, *Enchytraeidae* и др.). Собственные расселительные возможности не позволяют этим видам преодолевать значительные для них расстояния. Поэтому многие виды клещей и используют разных насекомых для передвижения с одного места на другое. Изучение фауны клещей, использующих для форезии долгоносикообразных жуков (*Curculionidae*), выявило представителей 18 видов, 13 родов, 6 семейств, 3 подотрядов акариформных клещей и 2 надсемейств паразитиформных клещей, использующих для этих целей 3 вида жуков-долгоносиков, биология которых связана с гниющей древесиной, являющейся местом для размножения и развития этих клещей. Многие мучные клещи также используют насекомых как средство передвижения, а ногохвостки избирают для транспорта грызунов, не причиняя им никаких неудобств. Некоторые пухоеды птиц используют мух кровососок *Ornithomyia* для перелета на другую птицу.

Об эффективности *смешанной* вагильности свидетельствует скорость заселения о-ва Раката близ о-ва Ява, когда в 1883 г. извержение вулкана Кракатау уничтожило на нем все живое. Через 3 года на острове уже произрастало 26 видов растений. В 1908 г. там было 255 видов животных, из них 16 видов птиц, 192 вида насекомых и 1 вид червей. А к 1921 г. — 673 вида животных, из них 2 вида летучих мышей, черная крыса, 26 видов птиц и 2 вида пресмыкающихся (сетчатый питон и полосатый варан). Большинство из видов попали на остров при анемо-гидрохории либо биохории. В 1933 г. здесь насчитывалось уже 1156 видов только животных. За 50 лет на острове восстановилось более половины видов.

Антропохория — распространение животных или их диаспор в результате деятельности человека. Антропохория может быть *преднамеренной* и *непреднамеренной* (попутно с грузами, с помощью транспорта (*агестохория*)). Не только современный человек принимает активное участие в интродукции новых видов живых организмов. Еще древние полинезийцы, плавая по островам Тихого океана, развели свиней и собак, которые одичали и вошли в состав фаун. Известная на Австралийском континенте собака динго (*Canis lupus dingo*) была завезена на материк древними людьми примерно 4 тыс. лет назад в качестве домашнего животного. Спутниками человека являются домовые мыши, крысы, тараканы и пр. С увеличением торговых и транспортных путей, а также туристических маршрутов открывались и новые пути расселения животных. Фараонов муравей (*Monomorium pharaonis*) был завезен из Египта первоначально в Англию в 1828 г., а потом распространился по всей Европе и далее — по всему миру. С балластными водами проникают не только животные и семена растений, но и микроорганизмы и вирусы. О масштабах случайного завоза говорят следующие цифры: в Гамбурге — крупном портовом городе — за три года было отловлено 500 завозных видов (из них 4 вида ящериц, 7 видов змей, 2 вида лягушек, остальные пауки и насекомые). Часто в местную фауну попадают животные, содержащиеся в домашних условиях: из террариумов, аквариумов и т. д. Вероятно, таким образом в 2011 г. попала рыба-пиранья в водоем под Ростовом. В начале 1960-х гг. особи чернопятнистой лягушки (*Rana nigromaculata*) из центрального Китая были случайно завезены вместе с мальками рыб в Южную Туркмению (пруды поселка Карамет-Нияз), что привело к вытеснению аборигенных земноводных, особенно озерной лягушки в некоторых районах Средней Азии.

Человек способствует расширению ареалов, интродуцируя преднамеренно виды в новые для них регионы, не всегда рассчитывая все последствия. Завоз новых животных может преследовать разные цели. Это и промысловые виды зверей, птиц, рыб; хищники и паразиты для борь-

бы с вредителями; лабораторные животные (морская свинка, золотистый хомячок и др.); желание иметь на новом месте представителей фауны с родины. Даже в случаях целенаправленной интродукции видов, не свойственных той или иной экосистеме, далеко не всегда удается правильно предсказать не только реакцию экосистемы, но и судьбу самого интродуцируемого вида. Самый печальный опыт интродукции промысловых видов в фауну у Австралии, где вымерло большое количество местных видов. Интродукция европейского перепела (*Coturnix coturnix*) в Новую Зеландию привела через несколько лет к вымиранию местного вида новозеландского перепела (*C. novaezealandiae*) от болезней, принесенных ввезенными птицами.

Принято считать, что крайне негативное воздействие на местную биоту оказывают такие виды-вселенцы, как сорняки, вредители сельского и лесного хозяйств, паразиты человека и животных и т. д. Но не меньший вред нередко наносит непродуманная и поспешная акклиматизация хищников, энтомофагов или фитофагов. Более того, даже полезный интродуцент может принести значительный вред в результате случайного расселения за пределы «предназначенного» ему ареала. Так, например, бабочка-огневка (*Cactoblastis cactorum*), с большим успехом интродуцированная из Южной Америки в Австралию для борьбы с инвазивными видами кактусов опунций, недавно проникла в США, где сама выступает в роли инвазивного вида, угрожающего аборигенным растениям. Арлекиновая божья коровка (*Harmonia axyridis*), которую в свое время завезли в Европу из Азии, чтобы бороться с тлей на зерновых культурах, в 2004 г. проникла в Англию и начала широкомасштабный захват территорий. *H. axyridis* оказалась настолько жадным хищником, что уничтожила не только тлю, но и других насекомых, в том числе божьих коровок-эндемиков. Серьезную опасность для аборигенных земноводных представляет интродуцированная во многие страны быстро размножающаяся североамериканская лягушка-бык (*Rana catesbeiana*).

Непарный шелкопряд (*Limantria dispar*) из Европы попал в Америку из-за неудачного эксперимента. Ученый Л. Трувелло мечтал о перевороте в шелководстве и решил скрестить тутового и непарного шелкопрядов. Поскольку непарный шелкопряд является полифагом, в отличие от монофага тутового шелкопряда, это бы облегчило выращивание гусениц и получение коконов. Трувелло привез из Европы яйца непарного шелкопряда, из которых вылупились маленькие гусеницы. Окно в лаборатории оказалось открытым, и порывом ветра большая часть гусениц была унесена на улицу. Так непарный шелкопряд начал захват американского континента. К появлению в прошлом столетии на североамериканском

континенте воробьев (*Passer* spp.), сизого голубя (*Columba livia*) и обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) причастны переселенцы из Европы. К сожалению, эти примеры можно продолжать и дальше.

Расселение вида может происходить *постепенно* или *прерывисто*, что в свою очередь зависит от колебания численности популяции, энергии размножения и способов расселения конкретного животного.

При постепенном расселении, как правило, образуется сплошной ареал; при прерывистом — дизъюнкции. Ширина распространения вида находится в известной зависимости от времени, в течение которого вид расселяется на данной территории. Быстрое расселение животных получило название *инвазии*. Классическими примерами таких инвазий служит расселение колорадского картофельного жука и овсянки-дубровника. Но наиболее ярким примером такой экспансии служит изменение ареала кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto*), большую роль в расселении которой сыграла ее склонность к синантропизму. Всего за 40 лет (с 1930 по 1970 г.) кольчатая горлица расселилась на площади около 3 млн км², а скорость экспансии до 1964 г. составляла в среднем 75 тыс. км² в год.

Расширение ареала не может быть бесконечным. На пути неограниченного увеличения численности популяций, давления жизни и стремления расширить ареал встают преграды, которые делятся на две группы: *физические* и *экологические*.

В качестве физических факторов выступают крупные элементы строения земной поверхности, играющие роль преград на пути расселения организмов. Для сухопутных животных такими преградами являются горные хребты, пустыни, океаны, моря, реки и озера; для водных — обширные пространства суши, химизм воды, водопады и речные пороги. Таким образом, изоляция пресных биоценозов приводит к появлению узких ареалов, особенно для крупных животных. У мелких организмов (черви, коловратки, протисты) они могут быть огромными из-за особенностей распространения. В качестве физической преграды иногда выступает и само расстояние, которое не могут преодолеть животные. Так, р. Амазонка служит границей распространения 50 видов птиц и сотен насекомых; резко различающиеся фауны Африки и Мадагаскара разделяет Мозамбикский пролив. Гималаи разделяют две фауны — Палеарктическую и Индо-Малайскую; пустыня Сахара является границей между эфиопской фауной и палеарктической. Сюда можно отнести и антропогенные причины — окультуривание земли, каналы, трубопроводы и т. д.

Экологическими преградами могут быть: отсутствие кормового растения, жертвы или хозяина, подходящих биотопов; наличие хищника; конкуренция видов, занимающих одну и ту же экологическую нишу. Че-

ловек часто разрушает естественные физические преграды, а не только создает их. Например, создание каналов, соединяющих два водоема, убирает сушу как преграду для водных животных. Строительство Суэцкого канала привело к тому, что из Красного моря в Средиземное проникло 40 видов рыб, моллюсков и ракообразных. Возведение мостов через реки позволяет расселяться сухопутным животным с одного берега на другой. Тот же эффект вызывают повороты русел рек. Изменяя естественные местообитания, человек также неумышленно стимулирует расселение некоторых видов.

Однако вид не только расширяет ареал, осваивая новые территории, но в связи с изменениями природных условий может вымирать на каких-то его участках. Если это происходит в периферических частях, то ареал просто сокращается, если во внутренних частях, то возникают пустоты, по мере увеличения числа которых ареал становится дизъюнктивным. В самых общих чертах изменение ареала можно представить следующими схемами: первая – расширение и сокращение ареала с перемещением; вторая – последовательная смена простых циклов с перемещением в одном направлении; третья – расширение и сокращение ареала, заканчивающееся при отсутствии непрерывности расселения; четвертая – расширение и сокращение ареала при преодолении преграды.

ЦЕНТРЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИДОВ

Распределение видов в пределах ареала рода или подвидов в ареале вида чаще всего бывает неравномерным. Нередко на обширной площади род представлен всего одним или очень ограниченным числом видов, в то время как в какой-то определенной части родового ареала отмечается большое разнообразие видов. Область, в которой встречается наибольшее число видов данного рода, называется *очагом таксономического разнообразия* или *центром распространения*. Так, распространенный в южной Палеарктике род жуков-листоедов *Thelyterotarsus*, насчитывающий более 60 видов, имеет очаг видового разнообразия в предгорных и низкогорных районах Средней Азии и Казахстана. А у крупного палеарктического рода жуков-долгоносиков *Polydrusus* очаг приходится на Средиземноморскую область.

Повышенная концентрация видов может быть связана с благоприятными условиями существования видов данного рода. Учитывая, что ста-

новление вида — длительный процесс, очаг разнообразия рассматривается как показатель давности развития рода на этой территории. Очаг разнообразия, как правило, занимает значительную часть ареала, в пределах которой и происходят процессы видообразования. В связи с этим встает вопрос, не является ли очаг разнообразия и *центром происхождения* данного таксона территорией, в пределах которой происходит формирование вида перед более широким распространением (например, центром происхождения серой крысы является Восточная Сибирь).

При выяснении центров распространения широко расселившихся родов встречаются непреодолимые трудности, не позволяющие решить вопрос однозначно. На фоне неравномерной видовой насыщенности ареала рода нередко отмечается несколько очагов, так называемые сгустки видов. Например, средиземноморская фауна имеет два очага видового разнообразия: западный на Пиренейском полуострове и восточный — на Ближнем Востоке. Обнаруживая скопление большинства видов рода на какой-то территории, можно лишь предположить, что она является его родиной и что отсюда началось расселение принадлежащих ему видов. Однако, учитывая, что ареалы динамичны и что центр возникновения мог располагаться на территории, где уже не существует ни одного вида рассматриваемого рода, проблема решается только при наличии соответствующего палеонтологического материала.

Поскольку область таксономического разнообразия иногда, но далеко не всегда может совпадать с областью происхождения таксона, выделяют первичный и вторичный центры видообразования.

Первичным центр видообразования называют, когда он совпадает с первичным ареалом рода, *вторичным* — если современный очаг видового разнообразия не совпадает с первичным ареалом рода, и это происходит, когда вид при расселении попадает в благоприятные условия для видообразования.

Для суждения о том, какой из центров разнообразия первичный, обязательно требуется привлечение данных о распространении таксона в геологическом прошлом. При решении этих вопросов широко используются филогенетические методы, основанные на сравнительном изучении морфологии, кариологии и ареалов родственных форм. Особенно большое внимание уделяют хромосомной характеристике таксонов. Формы с большим числом хромосом обычно происходят от диплоидных предков либо вследствие простого удвоения числа хромосом, либо при скрещивании. Во многих родах и видах можно различить серии форм, где наряду с диплоидными встречаются формы с высокой степенью полиплоидии. Это позволяет восстановить область возникновения и пути расселения дан-

ных форм, так как полиплоидные формы имеют обычно большую экологическую пластичность, что позволяет им распространиться в областях, не подходящих по климату их диплоидных предков. Случается даже, что эти формы выживают после гибели диплоидных родителей в климатически неблагоприятные периоды.

Систематическое разнообразие видов, наличие архаичных форм свидетельствуют об относительной давности существования рода в определенной части его настоящего ареала. Многочисленность видов при их гомогенности и доказанной генетической близости говорит лишь о том, что процесс видообразования в этом районе идет интенсивно. Когда по материалам палеогеографов и палеонтологов установлено, что родовой ареал за время существования не подвергался регрессивным изменениям, только тогда очаг наибольшего видового разнообразия можно с известной достоверностью считать центром происхождения.

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

Цикл расселения представителей семейства лошадей доказывался палеонтологическими данными. Первые из них возникли в Северной Америке в начале третичного периода, на протяжении которого эта территория продолжала оставаться центром эволюции и расселения семейства. В конце третичного периода лошади расселились по Евразии, Африке и Южной Америке. В начале четвертичного периода лошади вымерли и в Южной Америке, и в Северной. Имеющиеся там сейчас домашние породы лошадей были завезены из Европы уже в историческое время. Представители пяти подродов современного рода лошадей населяют (или населяли в доисторическое время) степи и саванны Азии, Европы и Африки, образовав вторичный очаг видообразования. Пример островного видообразования демонстрируют дарвиновы выюрки Галапагосских островов. Все 14 видов выюрков, их населяющие, состоят в близком родстве и произошли, по-видимому, от популяции общего предка, занесенного на один из островов сильным ветром с материка, расположенного в 1100 км от островов. В результате адаптивной радиации в ходе приспособления к различным условиям существования возникли новые виды, занявшие различные экологические ниши.



УЧЕНИЕ О ФАУНЕ

ПОНЯТИЕ О ФАУНЕ, ЕЕ ХАРАКТЕРИСТИКА И ГЕНЕЗИС

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

Фауна объединяет все виды животных той или иной области (района, местности), хотя они и входят в различные биоценозы. Так, фауна европейской части на равных основаниях включает в себя северного оленя, степного орла, щуку, бабочку-махаона, губку бодягу, в то время как местообитания их совершенно разные. Вместе с тем нельзя причислять к местной фауне виды, сознательно завезенные человеком и содержащиеся в зоопарках, аквариумах и т. д. Виды же, завезенные случайно, а также преднамеренно, но одичавшие или существующие без помощи человека, необходимо учитывать в составе местной фауны. К таковым в первую очередь относятся вредители, попавшие из других стран или районов (колорадский жук в Евразии, гессенская мушка в Северной Америке). Подобные виды выделяют в категорию заносных. В понятие фауны вкладывается как географическое содержание, так и систематическое — фауна птиц, фауна насекомых, фауна рыб и т. д. Последнее обстоятельство связано с тем, что на практике невозможно получить полный список видов данной территории по причине огромного их разнообразия и недостатка специалистов-систематиков.

Каждая фауна характеризуется определенными, свойственными только ей признаками, позволяющими сравнивать ее с другими фаунами. К ним относятся:

- свойства фауны;
- структура фауны;
- возраст фауны.

Под **свойством фауны** понимается свой видовой состав (количество отражает богатство) и экологическая природа составляющих ее видов. Например, для фауны тропических территорий характерно большое количество видов, приспособленных к обитанию на деревьях и связанных с ними трофическими отношениями; для фауны степных территорий — преобладание бегающих и роющих животных, впадающих в спячку, питающихся жесткой травой и злаками и пр.

Под **структурой фауны** понимают специфическое распределение видов между родами, семействами, классами и т. д. с учетом их зоогеографических характеристик.

Для выяснения структуры фауны сначала проводится анализ количественного соотношения различных систематических единиц, затем географический анализ, т. е. анализируются ареалы входящих в фауну видов (северный, южный, средиземноморский, европейско-сибирский, восточносибирский (ангарский), центральноазиатский, бореальный и т. д.). Далее выясняется вероятное происхождение видов, входящих в фауну, т. е. изучаются ареалы не только видов, но и родов, определяются центры происхождения и видообразования, анализируется палеонтологический материал. Различают *автохтонные виды*, которые возникли в пределах изучаемой территории, и *аллохтонные виды*, появившиеся в результате расселения из других центров.

Специфика структуры изучаемой фауны становится очевидной только при сравнении ее со структурами соседних фаун. Поэтому следующий этап — сравнительный анализ фауны. Необходимое условие такого рода исследований — примерно равная степень изученности сравниваемых фаун, хотя это не всегда соблюдается из-за неполноты фаунистических сведений, а также сравнение фаун, укладывающихся в одну ландшафтную зону.

Сравнительный анализ начинается с изучения списков видов локальных фаун. При этом обращается внимание на качественные отличия, т. е. на таксоны (виды, роды и т. д.), которые присутствуют лишь в одной из сравниваемых фаун. Количество видов (или других таксонов), характерных только для одной локальной фауны, и служит показателем ее специфики. Наличие или отсутствие конкретных таксонов, а также их количество в данной фауне можно наглядно отразить с помощью гистограмм. Это позволяет выявить доминирующие таксоны, так что разница

в специфике фаун выступает достаточно четко, а зная их экологические характеристики можно судить и о типе фауны. Затем определяется степень общности и различий между фаунами. Более точно это можно установить с помощью количественных методов. Наиболее часто применяется формула Жаккара, по которой определяют коэффициент общности (K), выражающийся в процентах:

$$K_j = \frac{c}{a + b - c},$$

где a — количество видов первой фауны; b — количество видов второй фауны; c — количество видов, общих для 1-й и 2-й фаун.

Используются также формулы Сьеренсена, Кульчинского и некоторые другие. Можно применять и другие показатели, например индекс различия фаун. Все эти показатели Ю. А. Песенко (1982) рассматривает в работе, посвященной принципам и методам количественного анализа в фаунистических исследованиях.

При предварительном анализе фауны следует выделить и выяснить *эндемизм*. *Эндемичными систематическими единицами* называются виды, роды и другие таксономические единицы, которые встречаются только в какой-то определенной области и нигде более. Эндемики показывают абсолютные отличия фаун друг от друга. Степень эндемизма — это степень самобытности фауны. Чем выше таксономический ранг эндемика, тем самобытнее фауна. Так, присутствие в фауне отрядов и семейств эндемиков отражает длительность развития фауны в условиях изоляции. Это, например, древние и самобытные фауны Австралии и Мадагаскара. Наличие только эндемичных видов, а тем более подвидов, свидетельствует об относительной молодости фауны и прочных связях с другими фаунами.

Степень эндемизма различна в разных фаунах. Наиболее высок процент эндемизма в островных фаунах, а на континентах — в районах с сильно расчлененным рельефом, т. е. в горных странах. Низкий процент эндемиков на равнинных территориях. Так, широко распространенный род жуков-жужелиц *Carabus* на равнинах европейской части России представлен 30 видами, а в горах Средней Азии этих видов 300, и все они эндемики. Это зависит от условий видообразования, т. е. географической изоляции и продолжительного времени. Длительное и непрерывное развитие фауны ведет к образованию новых видов, а быстрое изменение условий существования — к вымиранию одних и расселению других видов.

Различия между эндемичными и неэндемичными компонентами фауны не абсолютны. В большинстве фаун есть так называемые субэндемики, или почти эндемичные таксоны (роды, виды).

В историческом смысле можно говорить о прогрессивном и реликтовом эндемизме. *Прогрессивными эндемиками (неоэндемиками)* считаются виды или роды, возникшие в фауне недавно и еще не распространившиеся за пределы ее территории. Это молодые новообразования, которые незначительно отличаются от остальных видов этого же рода. Между ними и другими видами, обитающими на одной территории, существуют легко различимые связи. Часто прогрессивные эндемики образуют группы близкородственных видов. Их экологические требования соответствуют окружающим условиям среды. Такие молодые таксономические образования обычны в Арктике, где они сформировались недавно, после оледенения, в горах либо на островах (черные и коричневые крысы на острове Вознесения, о которых писал Дарвин, мыши Пошиаво, байкальская нерпа). Позже, распространившись, они могут утратить свою уникальность.

К реликтовым эндемикам (палеоэндемикам) относятся животные, ареал которых в прошлом был гораздо больше, а в настоящее время они сохранились лишь на отдельной территории. Реликтовые эндемики занимают в фауне, как правило, изолированное положение. Близкородственных видов у них нет, они систематически обособлены. Реликтовые эндемичные роды часто включают в себя лишь несколько или один вид (монотипичные роды). Экологическая обстановка их «устраивает» относительно. Распространение этих видов в ареале носит пятнистый характер, они узколокальны и связаны с ограниченными биотопами. Наличие в фауне реликтовых эндемиков говорит о том, что благоприятная для них обстановка сохраняется длительное (в геологическом смысле) время, пусть даже на небольшом пространстве. К ним относятся палеозойские реликты — кистеперая рыба латимерия, перипатус, лингула неопилина; мезозойские реликты — гаттерия, мечехвост, двоякодышашая рыба цератод, яйцекладущие млекопитающие, сумчатые млекопитающие; палеогеновые реликты — тупайи, долгопяты, лемуры, пчела медоносная. Для палеоэндемиков высокого ранга нередко характерно дизъюнктивное распространение.

Возраст фауны. В состав любой фауны входят элементы, различающиеся не только по географическому распространению, но и по возрасту. Часть из них, как уже говорилось, сформировалась на месте, другие попали в фауну в результате расселения из первоначальных центров, но все они возникли в различные эпохи истории земного шара. В связи с этим важно *установить возраст вида* или *рода* (т. е. время его возникновения) и *время включения его в состав данной фауны*. Если вид относится к автохтонам, ответ на первый вопрос одновременно станет ответом и на второй. Для аллохтонных видов проблема решается по-другому. Вид может быть очень древним по происхождению, но в состав изучаемой фауны мог

войти недавно, в процессе расселения из первичного очага. Определить *абсолютный возраст* его удастся редко и только при наличии палеонтологического материала. Для большинства же животных этого материала нет, поэтому определяют *относительный возраст*. Для этого используют зоогеографические данные, степень примитивности или эволюционной продвинутости анатомо-морфологических признаков, генетический анализ.

Зоогеографические данные могут служить косвенными доказательствами древности или молодости вида. Допустим, какой-то вид встречается на материке и на островах близ него. Если этот вид не способен преодолеть водные рубежи, значит, расселение его происходило еще до отделения острова от материка. Если к тому же имеются убедительные геологические сведения относительно материкового происхождения острова и известно время этих связей, считается, что возраст вида старше возраста острова, т. е. вид существовал до того, как произошло обособление части его ареала, он древний. С другой стороны, на материке и на острове обитают разные виды одного рода. Следовательно, можно предположить, что их общий предок существовал до нарушения связи между разделенными ныне частями родового ареала и что оба они моложе возникшей преграды, так как процесс эволюции обособил виды-потомки уже в условиях географической изоляции.

Примитивность, или систематическая обособленность, вида доказывает его относительную древность. Однако выяснение абсолютной или относительной древности вида еще не решает вопроса о времени включения его в состав той или иной фауны. Вид, древний по возрасту, может быть недавним вселенцем в данную фауну. При изучении истории фауны главное внимание обращается на «возраст присутствия» некоторых видов в ее составе. С известной достоверностью время включения в фауну может быть установлено по ряду экологических показателей. В частности, заслуживает рассмотрения положение вида в ландшафте. Как правило, в фауне обычно выделяется несколько категорий видов в зависимости от степени соответствия их современным экологическим условиям, а значит, и от относительной давности пребывания их в составе данной фауны. Это прогрессивные, консервативные и реликтовые элементы.

Для *прогрессивных* видов фауны современные условия среды благоприятны; численность их высока, а границы ареала имеют тенденцию к расширению (признаки биологического прогресса). К ним относятся, с одной стороны, уже упоминавшиеся прогрессивные эндемики, возникшие недавно в пределах территории, занятой фауной. Они еще не успели расселиться на большее пространство (почему и считаются эндемиками) или даже не имеют шансов на это. Примером последнего являются

многочисленные высокогорные виды рода *Oreomela* (бескрылые альпийские жуки-листоеды), сформировавшиеся в альпийской зоне Средней Азии, где условия столь специфичны и так резко отличаются от условий межгорных впадин, что возможности для расселения ничтожны. В результате каждый хребет населен своими эндемиками. С другой стороны, прогрессивные элементы представлены аллохтонными видами, недавно проникшими в область, занятую фауной, и находящимися в процессе расширения ареала. Это, например, неоднократно упоминавшиеся овсянка-дубровник и заяц-русак в европейской части России, индийский скворец-майна в Средней Азии, канареечный выюрок в Западной Европе и др.

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

Реликтами считаются виды (или роды), уже прошедшие эпоху расцвета и сократившие или сокращающие ареал. Современные условия существования не совсем соответствуют их экологическим требованиям. Процветание последних сегодня невозможно, о чем свидетельствует уменьшение численности их популяций и отступление от прежних границ ареалов. Реликты могут быть и очень древними по своему абсолютному возрасту (гаттерия), и более молодыми (так называемые ледниковые (плейстоценовые) реликты — заяц-беляк в Центральной Европе). Молодые реликты остаются в чуждых для них лесных формациях со времени одной из стадий четвертичного оледенения.

Мы выяснили, что любая фауна представляет собой сложное образование и является результатом долгого исторического развития, в процессе которого имели место дифференцировка автохтонных видов и внедрение иммигрантов из других фаун. На каждом историческом этапе фауногенеза она складывается из видов, наиболее приспособленных в данное время к соответствующим эколого-географическим условиям.

В 1938 г. советский зоолог и зоогеограф Б. К. Штегман разработал представление о *фаунистическом комплексе* как о совокупности видов, возникших в одной и той же области и обладающих рядом общих приспособлений к экологическим условиям породившей их области. В последнее время большое признание получило определение О. Л. Крыжановского

и Я. И. Старобогатова (1974), согласно которому *каждый фаунистический комплекс представляет собой совокупность видов, сформировавшихся в единый отрезок времени на единой территории (акватории) в условиях единого ландшафта*. Следовательно, члены комплекса характеризуются общностью центра происхождения и истории, а также основных экологических требований и биоценотических связей. И хотя ареалы разных видов фаунистического комплекса различны по форме и площади, основное ядро животных компонентов комплекса, как правило, тесно связано с той территорией или акваторией, где развит данный биоценоз. Поэтому многие комплексы носят зональный характер (например, таежный, степной и т. д.).

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

Виды одного фаунистического комплекса обладают общими экологическими чертами, проявляющимися в сходности адаптации. Делаттин отразил это положение путем выделения соответствующих фаунистических элементов трех биохоров — *арбореали* (леса, луга и другие гумидные биотопы), *эремали* (пустыни и сухие степи) и *ореотундрали* (тундра и высокогорья). В отличие от фаунистических комплексов Штегмана и флористических М. Г. Попова, характеризующихся общностью центра происхождения, круг фаунистических элементов Делаттина имеет ядро, не совпадающее территориально с центром образования соответствующих элементов. Возможно, это отличие объясняется тем, что Делаттин особенно тщательно анализировал наземную фауну Голарктики, испытавшую влияние четвертичного оледенения, при котором произошли многочисленные перемещения ареалов. Поэтому он утверждает, что ядра кругов фаунистических элементов совпадают с ледниковыми убежищами (рефугиумами), где многие виды пережили события ледникового периода, но на большей части своего древнего ареала погибли. Критериев же для выявления первоначальных центров возникновения для большинства видов нет.

Так, например, ихтиофауна Байкала сложилась в результате одновременного проникновения в водоем рыб различных фаунистических комплексов и эволюции коренной фауны. В настоящее время она представле-

на 5 фаунистическими комплексами: бореальным равнинным, бореальным предгорным, арктическим пресноводным, байкальским и сино-индийским равнинным. Бореальный равнинный фаунистический комплекс (окунь, щука, озерный голянь, осетр, плотва, елец, язь, карась, восточный лещ) сложился в условиях резких сезонных изменений климата и содержит в настоящее время небольшое число видов рыб, связанных в своем становлении с водоемами в равнинных участках Палеарктики. Этот комплекс первоначально сформировался в Азии, затем распространился в Европу, в бассейны китайских рек и отчасти в Северную Америку. Бореальный предгорный фаунистический комплекс (ленок, таймень, хариус, речной голянь) возник в неогене. Его становление связано с интенсивными горообразовательными процессами, происходящими на обширных территориях юга Евразии, где реки прокладывали свои русла в горах. Арктический пресноводный фаунистический комплекс (омуль, сиг, налим) сравнительно молод и произошел от бореального предгорного и от морских вселенцев. Байкальский фаунистический комплекс начал формироваться в Байкале с появлением в нем в плиоцене предков современных рогатковидных рыб и представлен в основном эндемиками. Сино-индийский равнинный фаунистический комплекс (амурский сом, сазан, ротан-головешка) появился в Байкале благодаря хозяйственной деятельности человека.

Типы фауногенеза

Каждая фауна имеет свою историю. Формирование фауны, или фауногенез, продолжается очень длительное время, измеряемое иногда целыми геологическими периодами. Те виды и группы животных, которые живут в настоящее время на той или иной территории, могут быть весьма отдаленными потомками других животных, давно вымерших либо больше не встречающихся в каких-то частях Земли. Лучшую опору для познания прежнего облика фауны дают ископаемые находки. Они и являются прямыми доказательствами пребывания какого-либо вида в составе изучаемой фауны в определенный период ее развития. Примерами могут служить находки скелетов мамонта в Сибири или окаменевших костей динозавров в Монголии, шерстистого носорога и лесного слона в Беларуси и т. д. Но такие находки редки, а многие группы животных не сохраняются в ископаемом состоянии вообще. При отсутствии палеонтологических материалов характер фауногенеза устанавливается по данным исторической геологии, палеогеографии, эволюционного учения. Большую пользу приносят также и собственные зоо-

географические сведения о дизъюнкциях ареалов, эндемиках и реликтах. Все эти данные относятся к косвенным доказательствам фауногенеза.

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

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

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

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

Слияние двух фаун, территориально изолированных друг от друга эффективными барьерами, в одну (после исчезновения барьеров) — сравнительно нечасто встречающийся тип фауногенеза. Хоть он и кажется простым, но внедрение видов одной фауны в другую и наоборот, когда это

касается фаун, господствующих на обширных территориях, осуществляется с большим трудом из-за отсутствия свободных экологических ниш и ожесточенной конкуренции аборигенов. Теоретически при таком типе фауногенеза обе фауны должны взаимно обогащаться, но сохранять свою индивидуальность. Так проходил процесс формирования орнитофаун Центральной Америки и островов восточной части Индонезии (Сулавеси, Ломбок, Тимор и др.). Если же исчезают барьеры, разделяющие фауны, которые занимают небольшие площади, они объединяются в одну фауну без особых осложнений. К примеру, озеро Виктория (Центральная Африка) в промежутках между влажными периодами за счет частичного усыхания разделялось на многочисленные мелкие озера. Во время самостоятельного существования в этих озерах сформировывались свои виды. При каждом новом увлажнении климата озера объединялись в одно. Следовательно, современная фауна Виктории является результатом слияния нескольких фаун.

Приспособление к специфическому местообитанию — особый тип фауногенеза, при котором вследствие колонизации из одного или нескольких источников происходит естественный отбор с последующей вспышкой видообразования в специфических условиях (в океанических впадинах, глубоких пещерах, на изолированных горных вершинах и т. д.), что приводит, в конце концов, к образованию оригинальных фаун.

Нужно подчеркнуть, что фауны большей частью формируются не по какому-то одному типу, а вследствие сочетания некоторых из них:

- формирование фауны идет путем сочетания разных типов фауногенеза. Так, вероятно, осуществлялся фауногенез в Австралии, где в меловом периоде произошло повторное вселение млекопитающих либо из Южной Америки (через Антарктиду), либо из Южной Азии. Переселенцами были примитивные сумчатые. Затем в миоцене или плиоцене (от 27 до 10 млн лет назад) из Азии в Австралию проникли плацентарные звери — водяные мыши. Сумчатые успешно прошли путь адаптивной радиации, а водяные мыши слабо подвергались этому процессу. Адаптивную радиацию после вселения извне претерпели птицы Гавайских и Галапагосских островов. Однако адаптивная радиация при продолжающейся колонизации может и не произойти, поскольку новые колонисты не допускают дифференциации ранее вселившихся видов;
- каждая систематическая группа входит в фауну своим путем. Так, в Австралии фауна сумчатых зверей образовалась путем автохтонной адаптивной радиации потомков колонистов, в то время как фауна птиц — в результате повторявшейся колонизации из азиатского источника;

- адаптивная радиация чаще имеет место среди тех групп животных, которые не могут пересекать морские проливы (многие звери, амфибии, строго пресноводные рыбы);
- непрерывная колонизация осуществляется у хорошо летающих животных (птицы, летучие мыши).

Подобные примеры показывают, что фауногенез не является совокупностью случайных актов, обусловленных расселением, миграцией, эволюционными событиями на видовом уровне. Данный процесс определяется биологическими особенностями и адаптивными тенденциями крупных систематических групп. *Формирование фауны — это процесс объединения разнородных элементов в единый комплекс.* В дальнейшем эти элементы развиваются сопряженно на каком-то пространстве. Большое значение при этом имеет то, что пространство, которое служит ареной формирования фауны, также неоднородно. В одних случаях это новая территория, не заселенная животными (образовавшийся остров; область, освободившаяся из-под покровного оледенения, и т. п.), в других — пространство, заселенное с давних пор. В первом случае вся фауна образуется за счет аллохтонных элементов — мигрантов — и сразу же гетерогенна. Очевидно, первыми здесь расселялись «случайные» виды, оказавшиеся наиболее вагильными, но они не образовали устойчивого комплекса, хотя и играли какое-то время доминирующую роль, не встречая конкуренции со стороны медленно и постепенно продвигающихся видов. В дальнейшем же сформировалась прочная совокупность видов, между которыми установились тесные биоценотические связи. Эти виды приобрели статус прогрессивных элементов фауны и оставались таковыми до тех пор, пока не возникло относительное равновесие их с окружающей средой. Затем они переходили в категорию консервативных. При этом следует отметить, что, поскольку с каждой из соседних территорий мигрирует, естественно, не вся фауна, а отдельные ее представители, вновь образующаяся фауна сразу же оказывается разнородной, даже если источник ее формирования единый. Это объясняется тем, что не все виды обладают одинаковой вагильностью, скоростью расселения и, следовательно, не все тут же укореняются на новой территории. Поэтому в иных условиях создается другая фауна, состав которой беднее, чем исходной. Так, на север европейской части России в конце ледникового периода попало немало видов из стран, не подвергавшихся оледенению, тем не менее многие виды сюда так и не смогли проникнуть (например, реликтовые формы).

Новая фауна по отношению к моменту ее формирования будет молодой, несмотря на то, что виды, вошедшие в ее состав, могут иметь возраст гораздо более древний. Но молодость фауны не обязательно предпола-

гает ее бедность. Это зависит от источников формирования. Если таких источников несколько и каждая из фаун, расположенных по соседству, достаточно богата, на новой территории образуется крайне смешанная фауна с богатым набором видов. Примером молодой фауны является фауна Скандинавского полуострова, сложившаяся в послеледниковое время на территории, которая освободилась после таяния и отступления ледника. Палеонтологические остатки, а также анализ современных ареалов показывают, что заселение этой территории шло волнообразно, а переселенцы поступали сюда с разных сторон, расширяя свои ареалы. Современный климат, растительность и животный мир установились не сразу. Для послеледникового времени была характерна определенная последовательность влажных и сухих, холодных и теплых климатических фаз, что повлекло за собой смену растительного покрова, а наряду с ним и животного мира. В результате фауна Скандинавии оказалась смешанной с преобладанием широкораспространенных видов, но все же достаточно оригинальной.

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

Как правило, каждая фауна, формирующаяся на уже заселенной территории, должна содержать в себе различные элементы. С одной стороны, это виды прежней фауны, переживающие изменение окружающей среды на месте. Они со временем перейдут на положение реликтов, поскольку природа их не будет полностью соответствовать новым условиям. Количество таких видов, конечно, окажется разным в различных фаунах. В состав новой фауны войдут и виды древней фауны, которых «устраивает» новая обстановка. Они, возможно, даже выиграют от происходящих перемен и дадут вспышку видообразования. В таком случае автохтоны новой фауны будут потомками древнего фаунистического ядра. С другой стороны, формирующаяся фауна получит основательное пополнение за счет мигрантов — аллохтонных видов, возраст которых различен, но, как новые вселенцы, они, разумеется, представят молодой фаунистический слой. Благодаря им на новом месте появятся самые молодые автохтоны, сформировавшиеся в результате процесса видообразования.

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

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

ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ МАТЕРИКОВЫХ ФАУН

Накопившийся фактический материал по распространению животных выявил следующие закономерности, которые были обобщены и сформулированы профессором Н. А. Бобринским в 1951 г.:

- при движении с севера на юг фауны разных частей суши, лежащих на одних широтах, приобретают все большие различия;
- самые древние и архаичные виды живут сейчас к югу от Северного тропика;
- многие группы животных, которые живут сейчас только в Южном полушарии, ранее жили и в Северном;
- наблюдается попарное сходство фаун Европы и Азии, Азии и Северной Америки, Африки и Южной Америки и т. д.

Все это требовало объяснения. Так возникли теории происхождения материковых фаун.

Теория мостов суши, или промежуточных материков, — одна из ранних теорий, объясняющих своеобразие географического распространения животных. Впервые ее предложил в XIX в. геолог Э. Зюсс. Сущность теории заключается в допущении возможности соединения материков сухопутными мостами. По Зюссу, на планете существуют: твердые, устойчивые

участки земной коры — платформы, или щиты; податливые промежуточные участки, способные прогибаться и выгибаться, так называемые геосинклинали. Такая структура Земли обуславливает изменчивость очертаний материков и океанов. Между изолированными океаном частями суши могут возникать временные соединения различной протяженности и ширины — мосты. Процесс образования мостов с точки зрения тектоники представляет собой вертикальные движения земной коры. Естественно, что существовавшие в прошлом соединения материков создавали возможность для фаунистических и флористических обменов. В свое время биогеографы для объяснения многих случаев разрывов ареалов использовали теорию мостов суши, так как она допускает, во-первых, существование центров длительной эволюции наземных животных на материковых щитах (никогда не являвшихся дном моря), а во-вторых, возможность перехода определенных фаунистических элементов с одного материка на другой по этим гипотетическим мостам.

Согласно данной теории существовали следующие мосты: *Североатлантический мост* соединял Северную Америку, Гренландию, Исландию и Европу; *Гондванский мост*, или Гондванский материк, объединял Южную Америку, Африку, остров Мадагаскар, полуостров Индостан, Австралию и Антарктиду; *Лемурийский мост* соединял остров Мадагаскар с Индией; *Антарктический мост*, или Архинотис, соединял южную оконечность Южной Америки (Патагонию) с Антарктидой, через нее — с Австралией; *Берингийский мост*, или материк Берингия, соединял Северную Америку и Восточную Азию (с современных геологических позиций подтверждение получил лишь он).

На смену ей пришла **теория фиксизма (постоянства континентов)**, которую в свое время поддерживали такие выдающиеся ученые, как Ч. Дарвин и А. Уоллес, а в наше время — зоогеографы Ф. Дарлингтон (1966) и Г. Делаттин (1967). Согласно этой теории контуры материков и океанов в основных чертах не изменялись. Менялись лишь второстепенные детали их очертаний — при наступлении океана заливались какие-то участки суши или становились сушей участки океана при его отступлении, позволяющее организмам расселяться на новые территории. Эти события имели место только на мелководьях. Поэтому теория фиксизма допускает наличие в прошлом соединений между полуостровами Чукотка и Аляска (через Берингов пролив), Японскими островами и Азией, Австралийским материком и островом Тасманией и т. д., но отвергает, к примеру, возможность соединения Африки с Южной Америкой через Атлантический океан.

Зоогеографы Ф. Даль (1923) и В. Г. Гептнер (1936) придерживались одной из разновидностей теории фиксизма — *теории оттесненных реликтов*. Согласно этой теории нет необходимости допускать существование в прошлом трансокеанических соединений материков. Случаи океанических разрывов ареалов, особенно при их локализации в Южном полушарии, объясняются вымиранием популяций животных на больших пространствах и оттеснением выживших к югу. Названные ученые полагают, что прошлые ареалы имели в свое время соединения на севере. Это вполне допустимо, если учесть, что в третичное время в северных частях Евразии и Америки существовал тропический климат и соответствующая фауна. Все материки по этой теории можно связать через север (особенно Азию с Северной Америкой), где не было широких морских проливов. Таким образом, волны переселенцев с севера могли почти беспрепятственно отступать к югу, поскольку прямые сухопутные связи между Северной и Южной Америкой, Азией и Африкой, Азией и Северной Америкой и даже Азией и Австралией действительно имели место еще в начале ледникового периода. На вопрос, почему происходило такое движение древних форм животных с севера на юг, попытался ответить Ф. Даль (1923). Он утверждал, что северные материки (Евразия и Северная Америка) были тем основным центром, с которого уже сложившиеся фауны волнами расселялись к югу. Каждая последующая волна состояла из более эволюционно молодых и продвинутых форм. Под их натиском отступали к югу возникшие ранее примитивные и архаические животные и растения. Происходило вытеснение одних фаун другими. Но это не было простым перемещением. Многие архаические виды и группы на севере просто вымирали, от других оставались единичные представители, перешедшие на положение реликтов, третьим же удавалось мигрировать далеко на юг, найти там подходящие условия существования и дать начало новым формам, ряд которых процветает и в наше время.

О том, что исчезновение архаических групп на большей части прежнего ареала имело место, говорят палеонтологические находки на территории Евразии и Северной Америки. В слоях раннетретичного (палеогенового) возраста там обнаружены сумчатые и лемуры из млекопитающих, родственники знаменитой гаттерии из рептилий и др. Как известно, эти группы животных дожили до наших дней в Австралии, на Мадагаскаре, в Новой Зеландии, Южной Америке и других частях Южного полушария. Они не только дожили, но многие из них, испытав адаптивную радиацию, образовали целый ряд экологически разнообразных родов и видов. Примером могут служить австралийские сумчатые звери. Теория оттесненных реликтов ценна именно тем, что указывает на центры развития и распространения важнейших конкурентоспособных групп животных.

Однако эта теория не может объяснить многих океанических разрывов ареалов, которые могли возникнуть только в случае изменения взаимного расположения океанов и материков. Поэтому зоогеографы обратили внимание на *теорию дрейфа континентов*, или *теорию мобилизма*, разработанную А. Вегенером в 1912 г. Согласно его взглядам, материки по обе стороны Атлантического океана (т. е. Европа и Африка с одной стороны, и Северная и Южная Америка — с другой) когда-то были единым массивом гигантского проматерика, называемого Пангеей. Этот суперконтинент первоначально раскололся на две части. На севере была Лавразия, состоявшая из древнего континента Северной Америки, Европы и Азии. На юге была Гондвана, состоявшая из Африки, Южной Америки, Антарктики, Австралии и Индии, которая в то время лежала далеко к югу от Азии. Между ними было море Тетис — часть великого океана Панталасса. Затем Южная Америка начала отходить к западу. Африка отделилась от Антарктики. Индия оторвалась и переместилась на 8 тыс. км севернее. Она столкнулась с Азией около 40 млн лет назад. В результате этого столкновения вздыбилось Тибетское плоскогорье и образовались Гималаи. Объясняя движущий механизм, который перемещает целые материки, Вегенер полагал, что осколки Пангеи движутся к экватору под непрерывным воздействием удаления от полюсов, вызванного вращением Земли. Благодаря простоте и наглядности предложенной А. Вегенером модели движения материковых глыб, а главное, убедительности ряда приводимых в защиту дрейфа континентов фактических, геологических, геоморфологических, палеонтологических и палеоклиматических данных эта гипотеза была признана многими учеными.

Эта теория хорошо объясняла большинство известных биогеографических фактов и особенностей распространения животных и растений: миграции угрей на икрометание из рек Европы и Северной Америки в один район (Саргассово море), наличие представителей американского семейства кактусовых в лесах Западной Африки. Родство флор и фаун южной части Африки (Капская область), южной части Южной Америки, Австралии и островов вокруг Антарктиды легко объясняются положением этой теории относительно постепенного расхождения материков. Но эта теория не соответствует современным представлениям о строении Земли, поэтому была забыта на долгие годы. Однако ни одна из пришедших ей на смену теорий не смогла дать обоснование известным биогеографическим фактам.

Существовали также *теория пендуляций (качаний)*, согласно которой земной шар качается вокруг своей оси, что вызывает перемещения материков, и *теория расширения* Земли, якобы повлекшего растрескивание Пангеи.

Геологами в XX в. была выдвинута эквивалентная теории А. Вегенера *теория тектоники плит*, или *новая глобальная теория*, основанная на системе *срединно-океанических хребтов* с их *осевыми рифтовыми долинами*. Оказалось, что эти хребты и остальное океаническое ложе сравнительно молоды: они сформированы всего за последние 150–200 млн лет, в то время как геологическая история Земли насчитывает 3500–4000 млн лет. Таким образом, в отличие от теории А. Вегенера, при которой предполагалось, что континенты плавают в магме, в настоящее время полагают, что земная кора вместе с верхней частью мантии представляет единое целое, продвигающееся по астеносфере. В астеносфере развиваются компенсационные конвекционные течения. Расхождение плит вызывает либо их уничтожение в одной зоне, либо столкновение в другой.

С момента образования Земли — 4,6 млрд лет назад — облик ее поверхности многократно менялся: материки и океаны приобретали разные размеры и очертания. Краткое описание происхождения и эволюции фауны Земли дано в таблице.

Название периода (время начала, млн лет назад)	Основные биологические события
<i>Докембрийская эра</i>	
Азозойский (4600)	Жизни нет
Археозойский (3500)	Около 3,5 млрд лет назад появились первые одноклеточные организмы. Примерно 2,8 млрд лет назад возникли первые фотосинтезирующие организмы — строматолиты. Содержание кислорода в атмосфере Земли начало постепенно повышаться
Протерозойский (1650)	Первые многоклеточные организмы появились около 1,4 млрд лет назад. В позднем докембрии возникли первые кишечноротовые, черви и иглокожие. Первое массовое вымирание первобытных животных
<i>Палеозойская эра</i>	
Кембрий (570)	В ходе грандиозного эволюционного взрыва возникло большинство современных типов животных. В тропических регионах археоциаты возводили громадные рифовые сооружения. В морях господствовали трилобиты и брахиоподы (плеченогие). Возникли первые хордовые. Позднее появились головоногие моллюски и примитивные рыбы. В морях господствовали примитивные водоросли

Название периода (время начала, млн лет назад)	Основные биологические события
Ордовик (500)	Расцвет мшанок, морских лилий, плеченогих, двустворчатых моллюсков и граптолитов. Археоциаты вымерли, но рифообразованием занимались строматопороидеи и первые кораллы. Увеличилось число головоногих моллюсков, появились бесчелюстные панцирные рыбы. В воде господствовали различные виды водорослей. В позднем ордовике растения (псилофиты и риниофиты) вышли на сушу
Силур (438)	В морях процветали брахиоподы, трилобиты, иглокожие и головоногие моллюски – наутилоидеи. В соленой воде обитали ракоскорпионы (эвриптериды). Появились первые челюстные рыбы – акантоды. Рыбы осваивали и пресноводные экосистемы. В конце силура скорпионы, пауки и многоножки начали осваивать сушу. Растения заселили берега водных экосистем
Девон (408)	Вначале появились челюстноротые панцирные рыбы, вытеснившие бесчелюстных панцирных рыб. Произошла стремительная эволюция рыб, как хрящевых, так и костных, включая двоякодышащих и кистеперых. В морях увеличилось число головоногих моллюсков – аммонитов. В позднем девоне многие группы древних рыб, а также кораллов, плеченогих и аммонитов вымерли. Суша подверглась нашествию множества членистоногих, в том числе клещей, пауков и примитивных бескрылых насекомых. В позднем девоне позвоночные вышли на сушу, появились первые земноводные. Возросло число разнообразных сосудистых растений, предками которых явились псилофиты. Появились споровые папоротники, плауны и хвощи, в том числе и древовидные. Растения стали активно расселяться по суше, обширные районы покрылись густыми первобытными лесами
Карбон (360)	Трилобиты, а также некоторые мшанки, морские лилии и моллюски многие другие беспозвоночные вымерли. На суше господствовали земноводные и насекомые. В позднем карбоне появились и первые рептилии. Суша во многих местах напоминала гигантское болото. Берега рек, озер и обширных болот поросли густыми лесами из гигантских плаунов, хвощей, древовидных папоротников. В карбоне появились папоротники, размножающиеся семенами. Неразложившиеся останки этой растительности со временем превратились в каменный уголь

Название периода (время начала, млн лет назад)	Основные биологические события
Пермь (286)	<p>В морях в изобилии встречались аммониты, в рифообразовании основную роль стали играть современные кораллы. Бурно эволюционировали двустворчатые моллюски. В ранней перми в пресных водоемах господствовали земноводные. Появились и водные рептилии, в том числе мезозавры. В ходе великого вымирания в конце пермского периода полностью исчезли многие земноводные, аммониты и трилобиты. Климат постепенно стал более сухим и холодным, что привело к широкому распространению пресмыкающихся. На южных массивах суши распространились леса крупных семенных папоротников глоссоптерисов. Появились первые хвойные, впоследствии из-за климатических изменений быстро заселившие внутриматериковые области и высокогорья</p>
<i>Мезозойская эра</i>	
Триас (248)	<p>Рептилии, среди которых были и динозавры, стали доминирующей группой наземных позвоночных. Появились первые лягушки, а чуть позже – сухопутные и морские черепахи и крокодилы. Возникли и первые млекопитающие. Появилось много новых форм кораллов, моллюсков и ракообразных. К концу периода вымерли почти все аммониты. В морях распространились морские рептилии, такие как ихтиозавры и плезиозавры. Появились первые летающие рептилии – птерозавры. Возросло разнообразие голосеменных растений, образовавших обширные леса саговников, араукарий, гинкго и хвойных деревьев</p>
Юра (213)	<p>В морях более многочисленными стали кораллы-рифостроители, широко распространились морские ежи и различные моллюски, в том числе многие двустворчатые моллюски. Все еще были многочисленны аммониты. Увеличилась численность и разнообразие морских черепах, крокодилов, плезиозавров и ихтиозавров. На суше процветали насекомые. Появились первые птицы. Среди позвоночных господствовали динозавры. Климат стал более влажным, и вся суша поросла обильной растительностью. Впервые появились гинкговые – голосеменные широколиственные древесные растения. В лесах доминировали саговники и хвойные деревья, появились предшественники нынешних кипарисов, сосен и мамонтовых деревьев</p>

Название периода (время начала, млн лет назад)	Основные биологические события
Мел (144)	<p>В морях возросло количество белемнитов. В океанах господствовали гигантские морские черепахи и хищные морские рептилии. На суше появились змеи, возникли новые разновидности динозавров. Увеличилось разнообразие насекомых, появились бабочки. В конце периода произошло очередное массовое вымирание. Оно привело к исчезновению аммонитов, ихтиозавров и многих других групп морских животных. На суше вымерли все динозавры, птерозавры, первые млекопитающие, многие насекомые и другие животные. Появились первые цветковые (покрытосеменные) растения. Они быстро распространились по всей суше, сменяя голосеменные. Это способствовало бурной эволюции насекомых</p>
<i>Кайнозойская эра</i>	
Палеоген (56): Палеоценовая эпоха (56)	<p>В морях на смену морским рептилиям пришли новые виды хищных и костных рыб. На суше начался «век млекопитающих». Появились грызуны, насекомоядные и приматы. Увеличилось разнообразие насекомых. Продолжали распространяться новые виды цветковых растений</p>
Эоценовая эпоха (55)	<p>Увеличилось число видов пресноводных костных рыб. На суше появились летучие мыши, первые лемуры и долгопяты; предки слонов, лошадей, коров, свиней, тапиров, носорогов и оленей. Некоторые млекопитающие (предки современных китов и сирен) вернулись в водную среду. Продолжалась эволюция разных отрядов млекопитающих: насекомоядных, зайцеобразных, грызунов, верблюдов, хищных и др. Появились гигантские нелетающие птицы. Во многих частях света произрастали леса с пышной растительностью</p>
Олигоценная эпоха (38)	<p>Тропические леса уменьшились в размерах и начали уступать место лесам умеренного пояса, появились обширные степи. Быстро эволюционировали травянистые растения. С распространением степей начался расцвет травоядных млекопитающих. Появились гигантские ленивцы, новые виды зайцеобразных, носорогов и других копытных. Появились первые жвачные</p>

Название периода (время начала, млн лет назад)	Основные биологические события
Нооген (25): Миоценовая эпоха (25)	Происходила массовая миграция животных с материка на материк по новообразовавшимся сухопутным мостам, что резко ускорило эволюционные процессы. Слоны из Африки перебрались в Евразию, а кошачьи, жирафы, свиньи и другие парнокопытные двигались в обратном направлении. Появились саблезубые кошки и обезьяны, в том числе человекообразные. В изолированной Австралии продолжали развиваться однопроходные и сумчатые. Внутриматериковые области становились все холоднее и засушливее, и в них все больше распространялись степи
Плиоценовая эпоха (5)	Степи увеличили свою площадь в связи с охлаждением климата. Леса сильно сократили свою площадь. Травоядные млекопитающие продолжали бурно эволюционировать. Ближе к концу периода сухопутный мост связал Южную и Северную Америку, что привело к грандиозному «обмену» животными между двумя материками. В Австралию проникли крысы. Обострившаяся межвидовая конкуренция вызвала вымирание многих древних животных. В Африке более 3,5 млн лет назад появились первые австралопитеки. Там же около 3–2 млн лет назад появился человек умелый (<i>Homo habilis</i>)
Антропоген (2): Плейстоценовая эпоха (2)	С полюсов постепенно напозлали льды, и хвойные леса уступали место тундрам. От края ледников лиственные леса сменялись хвойными. В более теплых областях суши раскинулись обширные степи. Появились шерстистые носороги и мамонты, саблезубые кошки и пещерные львы. В Австралии появились гигантские сумчатые. В Южном полушарии возникли громадные нелетающие птицы типа моа или эпиорнисов. Многие крупные млекопитающие начали исчезать. Около 1,75 млн лет назад, скорее всего в Африке, появился и человек прямоходящий (<i>Homo erectus</i>). Он довольно быстро заселил Средиземноморье, Центральную, Южную и Восточную Азию. Среди этого вида выделяют много подвидов. Вымер человек прямоходящий около 140 тыс. лет назад. В конце эпохи (примерно около 250 тыс. лет назад) появился неандерталец (<i>Homo sapiens neanderthalensis</i>)

Название периода (время начала, млн лет назад)	Основные биологические события
Голоценовая эпоха (0,01)	В начале периода многие виды животных вымерли в основном из-за общего потепления климата. Некоторые виды были уничтожены первобытными людьми. Неандертальцы широко расселились по территории Африки, Европы и Азии. Около 20–10 тыс. лет назад вымерли неандертальцы. Около 50–30 тыс. лет назад появился человек современного типа (<i>Homo sapiens sapiens</i>). Его родиной называют и Африку, и Восточное Средиземноморье. Около 10 тыс. лет назад человек стал приручать животных и окультуривать растения. С возникновением земледелия ландшафт планеты стал приобретать антропогенные черты

Более подробно вопросы происхождения и эволюции фауны Земли рассмотрены в учебнике И. К. Лопатина «Зоогеография» (Минск, 1989).

ОСТРОВНЫЕ ФАУНЫ

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

Все разнообразие островов Мирового океана можно свести к нескольким основным типам:

- океанические острова (архипелаги Микронезии и Полинезии в Тихом океане, остров Святой Елены и др.) никогда не были частями материков, а образовались либо в результате поднятия дна океана, либо при извержениях подводных вулканов и застывании лавы, либо вследствие жизнедеятельности рифообразующих кораллов;
- материковые, или континентальные, острова (Британские, Большие Зондские (Ява, Суматра, Калимантан и др.), Тайвань, Новая Гвинея,

Тасмания) представляют собой части материков, отделившиеся от них в определенную геологическую эпоху;

- периферийные, выделяемые Ф. Дарлингтоном (Японские острова, остров Сахалин), — современные материковые острова, лежащие вблизи континентов, от которых они отделились, и заселенные их фауной.

Каким же образом формировалась фауна островов различного типа, и какие факторы влияют на этот процесс? Основной из факторов — это *происхождение острова*.

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

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

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

Пополнение островной биоты зависит от *площади острова и его рельефа*. Чем больше площадь острова, тем больше видов на нем обитает. Это объясняется тем, что на крупных островах больше разнообразных местообитаний, пригодных для заселения разными видами. Ф. Дарлингтон (1966) вывел следующую закономерность в соотношении площади и численности видов амфибий и рептилий на Больших и Малых Антильских островах: при уменьшении площади в 10 раз число видов уменьша-

ется вдвое. Чем остров меньше, тем, как правило, однообразнее на нем жизненные условия. Иллюстрировать это можно на примере гнездящихся птиц. Так, на Новой Гвинее (758 000 км²) отмечено 495 видов гнездящихся птиц; на Яве (125 000 км²) – 337; Шри-Ланке (65 000 км²) – 251; Флоресе (15 000 км²) – 141; Азорских островах (2388 км²) – 34; Бермудских (965 км²) – 13.

Важным фактором является *расстояние* от острова до материка или другого источника заселения, которое приходится преодолевать колонистам при пересечении водных пространств. Чем ближе остров находится к источнику миграции, тем выше степень насыщения его мигрантами. Этой закономерности подчиняются биоты материковых и океанических островов. Чем более остров удален от материка, тем, при прочих равных условиях, его фауна беднее. Дело в том, что масса особей, активным или пассивным путем расселяющихся в направлении острова, погибает в дороге. Смертность при расселении может зависеть как от биологических факторов, так и от направления и скорости течений и ветра, а также от «ловчего угла» острова. Под ним подразумевается положение острова по отношению к потоку колонистов – поперек его или на одной с ним оси. Если «ловчий угол» мал, часть расселяющихся особей на остров не попадает.

Заселение дальних островов облегчается при наличии между ними и материком *промежуточных островков*, так называемых *каменных кладок*. Последние на протяжении многих геологических отрезков времени могли исчезать и снова появляться. При помощи таких кладок виды могли расселяться на очень большие расстояния, используя их как временное пристанище. Обычно расселяющиеся с материка на архипелаг животные сначала попадают на ближайшие острова, а затем через узкие проливы – на более отдаленные. В конце концов, на островах, расположенных вдоль миграционного пути, создается определенная последовательность родственных форм, число которых по мере удаления от материка постепенно уменьшается.

Динамика островных фаун всегда имеет две стороны: пополнение и убыль (вследствие естественной смертности особей в популяциях). Если смертность какого-нибудь вида превышает рождаемость, он может вообще исчезнуть, что нередко и происходит в природе. В сводке «Теория островной биогеографии» Р. Мак-Артур и Е. Вильсон (1967) показали, что для островных фаун характерно динамическое равновесие между числом видов новых колонистов, закрепляющихся на острове, и вымирающих видов. Чем богаче фауна, тем больший процент занимают в ней редкие виды, более подверженные вымиранию. Если остров имеет один источник миграции видов, то чем ближе они располагаются друг к другу, тем

чаще на остров будут попадать мигранты, и равновесие между числом видов, вновь появляющихся и вымирающих, будет устанавливаться на более высоком уровне по сравнению с таковым на дальнем острове, куда мигранты попадают реже.

Несмотря на разнообразие островов и их фаун, они обладают рядом общих черт.

- *Бедность видового состава* по сравнению с материковой фауной, лежащей на одной широте. Это объясняется вымиранием и трудностью проникновения на острова переселенцев. Даже крупные древние континентальные острова имеют относительно бедную фауну. Так, на Мадагаскаре нет характерных для Африки сухопутных черепах из семейств трехкоготных и пресноводных; из змей отсутствуют аспидовые и гадуки; из птиц – страусы, птицы-секретари, цесарки, журавли, птицы-носороги, дятлы, вьюрковые и др.; из млекопитающих – слоны, носороги, обезьяны, гиены, антилопы, трубказубы и т. д.

- *Дефективность и дисгармония*, т. е. отсутствие целых таксономических групп. На океанических островах отсутствуют строго пресноводные рыбы, многие семейства рептилий, подавляющее большинство амфибий и млекопитающих, прежде всего копытных, из беспозвоночных – скорпионы, пресноводные моллюски, пресноводные раки. На периферийных архипелагах нет многих групп животных, характерных для островов континентального происхождения, некоторые же группы представлены ограниченным числом видов.

- *Большое число эндемиков*, что является результатом изоляции островов от других участков суши. Степень эндемизма тем больше, чем древнее остров и чем он более удален от материка. Самые древние острова (Мадагаскар, Новая Зеландия и др.) имеют даже эндемичные семейства. Так, на Мадагаскаре, ставшем островом еще в мезозое, живут эндемичные семейства млекопитающих (тенреки из насекомоядных, три семейства лемуринов) и птиц (нелетающие пастушковые куропатки, филипитты, ванги, а в прошлом и эпиорнисы), многочисленные эндемичные роды и огромное количество видов всех классов животных. Фауна птиц Новой Каледонии содержит более 20 % эндемичных видов и одно эндемичное семейство. Геологически молодые, расположенные близко от материка, острова (например, Британские, Сахалин) не имеют эндемиков высокого ранга, хотя эндемичные подвиды или даже виды здесь обитают.

- *Адаптивная радиация*. Немногочисленные, а то и одиночные виды животных, попав на острова, оказываются родоначальниками процветающих и достаточно многочисленных эндемичных групп, что обуславливается наличием на островах разнообразных незанятых экологических ниш. Классический пример – гавайские цветочницы (семейство *Drepanididae*).

Их предок, американский выюрок, залетев на Гавайские острова, не нашел здесь конкурентов и дал начало нескольким эволюционным ветвям, нынешние представители которых по внешнему виду и образу жизни напоминают зябликов, медососов, пищух, дубоносов и дятлов.

- *Отклонения от обычного облика.* Исследователей фауны островов часто поражают ее необычные представители, в частности, с одной стороны, гигантский варан на острове Комодо, исполинские черепахи на Маврикии, истребленные человеком эпиорнисы на Мадагаскаре и дронты на Реюньоне также достигали гигантских размеров, с другой стороны – карлики, такие как мелкая форма тигра на Зондских островах, мелкие барсуки и лисицы на Сардинии и т. д. (ископаемые слоны на острове Мальта достигали размеров кабана). Островная популяция лошадей, предки которых были завезены с материка, выродилась в мелкую породу – пони. Причины как одного, так и другого явления до настоящего времени не выяснены. Нередко для островов характерны нелетающие птицы и насекомые, что связано в первом случае с отсутствием хищников, а во втором – с сильными ветрами.

- *Наличие примитивных (архаичных) форм.* Островные фауны нередко являются последними убежищами архаичных видов животных. В новозеландской фауне имеются древнейший вид рептилий гаттерия, а также древние и архаичные гладконогие лягушки лиопельмы. В состав современной мадагаскарской фауны входят древние тенреки (30 видов), настоящие лемуры, индри и руконожки (из примитивных приматов), легуаны (из игуановых рептилий). На островах Куба и Гаити до нашего времени дожили архаичные щелезубы (2 вида), представители насекомоядных млекопитающих, в ископаемом состоянии найденные в Северной Америке. Объясняется это тем, что в небольших изолированных экосистемах сложившаяся структура сообществ защищена внешними географическими преградами от вторжения новых, наиболее прогрессивных групп.

- *Связь ряда обитателей с океаном.* В некоторых же случаях в фауну входят обитатели океана, приспособившиеся к жизни на суше. К последним можно отнести некоторых рыб, раков (например, пальмовый вор) или пресноводных моллюсков.

- *Укороченные цепи питания* как следствие отсутствия многих групп растений и животных.

- *Хрупкость островных биот.* Как известно, биоценозы с простой структурой и бедным видовым составом весьма неустойчивы и отличаются слабой буферностью. Этим и объясняется уязвимость островных сообществ при вмешательстве человека, будь это завоз новых для острова животных, изменение среды обитания (вырубка лесов, посадка плантаций) или истребление каких-нибудь видов.



СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЗООГЕОГРАФИЯ

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

Важнейшей задачей систематической зоогеографии является характеристика регионов суши и океана по составу их фаун. Вопрос о принципах их выделения относится к центральным вопросам современной зоогеографии, так как разработаны они недостаточно. Издавна схемы зоогеографического районирования базируются на изучении ареалов видов и целых фаунистических комплексов, а различия между фаунами объясняются историческими условиями их формирования.

При зоогеографическом районировании используются два подхода:

- фауногенетический;
- ландшафтно-зональный (зонально-климатический).

Первый, примененный еще П. Склэтером (1875) и А. Уоллесом (1876), а затем широко использованный М. А. Мензбиром (1934), А. П. Семеновым-Тян-Шанским (1936), И. И. Пузановым (1938) и другими учеными, основан на детальном исследовании ареалов видов и фаунистических комплексов и на выяснении исторически обусловленных различий между фаунами. Главную роль при выделении зоогеографических регионов (зоохоронов) играют виды с узкими ареалами, т. е. эндемики и реликты. Именно они подчеркивают самобытность и древность определенной фауны.

Ландшафтно-зональный подход базируется на изучении животного населения, т. е. совокупности животных, связанных с общностью местобитаний разнообразными отношениями друг с другом и компонентами растительного сообщества. Здесь используются типологические критерии (сообщество, животное население), в случае же фауногенетического подхода зоогеограф имеет дело с уникальными категориями (фаунистический комплекс, фауна).

При зоогеографическом районировании стоит задача отразить сходство и различия сравниваемых фаун, оценить их в количественных показателях и определить, где проходят границы между территориями, занятыми различными фаунами.

Большинство зоогеографов считают, что при выделении зоохоронов высокого ранга, например царств, подцарств и областей, нужно обязательно учитывать исторический фактор (главные этапы эволюции фаун), иначе могут быть не поняты пути их становления. В противоположность этому выделение округов и районов требует в основном учета ландшафтно-зональных особенностей территории.

Для ограничения территории зоохоронов используется и так называемый *метод синперат*. Он заключается в том, что на карту линейным способом наносят границы ареалов возможно большего числа видов или родов. Многие границы совпадут или окажутся близко друг к другу. Полосы совпадения или сближения (так называемые сгущения границ ареалов) именуют *синператами*. Они и служат границами выделов. Как правило, синператы совпадают с различного рода преградами к расселению видов.

Что касается списков таксонов (семейств, родов и видов), используемых для районирования, они должны быть подтверждены фактическими находками, а линейные границы ареалов должны отражать пределы действительного распространения таксонов, а не являться экстраполяцией. В сравниваемых списках фаун должны фигурировать таксоны равноценного ранга (нельзя сравнивать, к примеру, списки, один из которых представляет собой перечень видов всей фауны птиц района, а другой — только воробьиных). Наконец, из сравниваемых списков необходимо исключить те виды животных, которые были случайно или преднамеренно завезены человеком (например, колорадский жук или енот-полоскун в фауне). Это требуется для правильного понимания географической истории группы.

Фаунистическое районирование представляет иерархическую систему соподчиненных регионов. Определенному центру эволюции фауны соответствует зоогеографическая *область* и тем более *царство*. И. И. Пузанов (1949) справедливо считал, что и при установлении *подобластей* решающим критерием должен быть не тип современного распределения био-

ценозов, который зависит от современных климатических особенностей, а история фауны, т. е. ее принадлежность к тому или иному центру эволюции. Подобласти как центры эволюции фаун более низкого порядка могут включать в себя несколько экологических зон с характерными для них биотопами.

При выделении же *провинций* и *районов*, которые сложно определить исторически, главным критерием может быть статистика видов, т. е. распределение их по климатическим зонам и ландшафтам. Границы этих зон большей частью и будут служить границами зоогеографических регионов ранга провинций и районов. Таким образом, разномасштабное зоогеографическое районирование производится на компромиссной основе: *зоохороны высокого ранга (царство, область, иногда и подобласть) определяются с учетом истории фауны, а низкого (провинция, район, участок) — главным образом экологически.*

Таким образом, как было отмечено выше, зоогеографическое районирование является завершающим, синтетическим этапом фаунистического исследования достаточно большой территории или акватории. Однако уже на первых этапах районирования вторгается элемент субъективности, свести к минимуму который представляется возможным при применении *нового подхода к проблеме объективного зоогеографического районирования*¹.

Предлагаемый новый метод опирается на следующие ключевые положения:

- кластерному анализу для целей районирования подвергаются не фауны субъективно выделенных исследователем выделов, а объективно регистрируемые фауны отдельных точек;
- собственно сравнению фаун отдельных точек предшествует всесторонний компьютерный анализ имеющихся данных, в ходе которого можно провести селекцию данных, чтобы повысить их значимость и достоверность;
- на каждом шаге кластеризации пересчет матрицы сходства точек и кластеров производится не на основе вычисления их усредненного сходства, а на основе объединения фаун сливающихся точек или кластеров и нового вычисления их сходства;
- в кластерном анализе учитывается не только сходство фаун точек, но и физическое расстояние между самими точками, рассчитываемое по их точным географическим координатам. Это позволяет сгладить слу-

¹ *Абдурахманов Г. М.* Новый подход к проблеме объективного зоогеографического районирования. Махачкала, 1995. 325 с.

чайное сходство далеко отстоящих точек, возникающее зачастую из-за неполной изученности их фаун и случайных совпадений;

- процесс кластерного анализа фаун точек протекает параллельно как в памяти компьютера (в виде преобразований матриц сходства), так и на экране дисплея (в виде динамического преобразования закрашенных в разные цвета областей на карте). Это дает исследователю уникальную возможность визуально контролировать каждый шаг процесса кластеризации точек и получать при необходимости дополнительную информацию о каждом шаге.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ

Среди схем фаунистического расчленения континентальных водоемов наибольшего внимания заслуживают две. Одна из них была предложена Л. С. Бергом (1934, 1949), исследовавшим географическое распространение пресноводных рыб, другая — Я. И. Старобогатовым (1970, 1986), изучавшим распространение моллюсков внутриматериковых вод. При некоторых различиях в оценке ранга соответствующих выделов (подобластей или провинций) схемы, разработанные Бергом и Старобогатовым, во многом сходны и выгодно отличаются от других схем фаунистического расчленения континентальных водоемов тем, что в них учитывается фауна гигантских озер и выделяются соответствующие самостоятельные области.

Согласно схеме Старобогатова континентальные воды земного шара группируются в 9 областей: Палеарктическую, Понто-Каспийскую, Байкальскую, Сино-Индийскую, Эфиопскую, Танганьикскую, Неарктическую, Неотропическую, Австралийскую.

Палеарктическая область. Эта область занимает всю Европу, запад Северной Африки, Переднюю Азию (кроме юго-востока), Центральную Азию и весь север Азии, за исключением бассейна Амура и рек, находящихся южнее хребта Джугджур. В состав области не входят Байкал и Каспийское море, а также лиманы и приустьевые части крупных рек, впадающих в Черное и Азовское моря. В области обитают 2 эндемичных рода моллюсков — *Bythinella* и *Marstoniopsis* из семейства *Bythyniidae*, много эндемичных родов из семейств *Pyrgulidae* и *Lithoglyphidae*, очень характерны представители семейства *Melanopsidae*, а из легочных моллюсков — семейства *Acroloxidae*. Что касается двустворчатых моллюсков — наяд, — то большинство из них встречается лишь на юге области.

Для фауны области характерен ряд эндемичных родов рыб, таких, например, как карась, горчак, ерш и др.

В связи с неоднородностью фауны Палеарктической области в ней выделяются 4 подобласти: Европейско-Сибирская, Охридская, Нагорно-Азиатская и Восточно-Сибирская. В последнее же время ее предлагается делить на 3 подобласти — *Европейско-Центральноазиатскую*, *Охридскую* и *Сибирскую*.

Понто-Каспийская солоноватоводная область. Данная область включает Каспийское море (кроме залива Кара-Богаз-Гол), лиманы и приустьевые части рек, впадающих в Черное и Азовское моря. Для области характерны такие эндемичные подсемейства двустворчатых моллюсков, как *Didacninae* и *Hupaninae*, много эндемиков более низкого ранга (из дрейссен — подрод *Pontodreissena*, из пиргулид — роды *Tarricaspia*, *Caspia*, *Caspiohydrobia*). Благодаря солоноватой воде и связи в прошлом с морем в области обитают некоторые морские моллюски, отличающиеся своей эвригалинностью (например, *Mytilaster lineatus*, *Abra ovata*) и занесенные человеком.

Следует отметить, что в четвертичном периоде Черное и Каспийское моря неоднократно соединялись, образуя единый бассейн. Это способствовало обмену их фаун и развитию общих групп животных.

Байкальская область. Область включает озеро Байкал и верхний участок реки Ангары. Фауна Байкала богата и крайне своеобразна, что говорит о ее длительной и сложной истории. Только здесь мы встречаем представителей 2 эндемичных семейств рыб — голомянковых (*Comephoridae*) с 2 видами и широколобкоподобных, или байкальских, бычков (*Cottocomephoridae*) с 24 видами. Первые живут на глубине 100–250 м, вторые заселяют все озеро — от мелководий до больших глубин.

Много эндемичных ракообразных (бокоплавов), ресничных червей (триклаид), а также моллюсков. Среди последних выделяются эндемичные семейства *Baicaliidae* и *Benedictiidae*, а также множество эндемичных родов и видов.

Сино-Индийская область. Область занимает водоемы Южной и Восточной Азии, а также островов Зондского архипелага. В нее не входят только высокогорные верховья крупных рек Инда, Ганга, Брахмапутры, Меконга, Янцзы, Хуанхэ. Фаунистически она одна из самых богатых областей, причем фауна (в частности, моллюски) имеет тропический облик. Здесь очень разнообразны двустворчатые моллюски. Среди них масса эндемиков. Из семейства *Unionidae* встречается 5 подсемейств из 6, причем 2 являются эндемиками. Особый облик фауне придают пресноводные и эстуарные (приустьевые) митилиды, которых нет в других областях, за исключением Австралийской.

Своеобразны в данной области пресноводные рыбы. Из древних аравановых рыб, распространенных в тропиках, обитают склеропагесы, инкубирующие свою икру во рту. В реках Индии, Бирмы, в горных ручьях Индонезии обычны разнообразные представители семейства плоскопых. Необычны стеклянные сомы из рода *Cryptopterus*. К примеру, тело индийского стеклянного сома прозрачно и в отраженном свете переливается, как стенка мыльного пузыря. Замечательны своим поведением рыбы-брызгуны, живущие не только в пресной, но и в соленой воде. Они охотятся за летающими насекомыми, выбрызгивая капли воды изо рта и сбивая мух и бабочек с надводных растений или прямо в воздухе.

Сино-Индийская область подразделяется на 4 подобласти: *Амурскую, Японскую, Китайскую, Индо-Малайскую*.

Эфиопская область. Данная область объединяет водоемы Африки (южнее Сахары), за исключением озера Танганьика, острова Мадагаскар и крайнего юго-запада Аравийского полуострова. Пресноводная фауна области целиком тропическая и несколько напоминает фауну южных частей Сино-Индийской области. Здесь среди моллюсков встречается эндемичное семейство двустворчатых — *Etheriidae*, множество эндемичных родов — *Saulea*, *Afropomus* из пилид, *Soapitia* и других из битиний, *Lentorbis*, *Acutordia* из планорбид и др.

Из рыб много цихловых — только в Малави более 200 видов из 20 родов, причем 180 из них эндемичны. В озере Виктория 170 эндемичных видов цихловых. Среди африканских цихловых есть много видов, широко известных любителям аквариумных рыб, например цихласомы, а тилапий разводят теперь в ряде стран ради вкусного мяса. Замечателен у мозамбикской тилапии способ охраны потомства: самка вынашивает его во рту и выпускает лишь подросших рыбок.

Из двоякодышащих рыб в Эфиопской области обитают 4 вида чешуйчатников — протоптеров, которых иногда выделяют в особое эндемичное семейство *Protepteridae*. Один из видов — бурый протоптер — живет во временных водоемах. В дождливый сезон он активно питается, растет, размножается, а в сухой — вырывает ртом гнездо сначала в илистом, затем в глинистом дне, складывается пополам, окружается коконом из затвердевшей слизи и впадает в спячку. Как только водоем высыхает, протоптер начинает дышать атмосферным воздухом, который поступает в камеру через мелкие трещины и отверстия в пробке, закрывающей камеру. С наступлением очередного сезона дождей протоптеры возвращаются к активной жизни.

Разнообразны в области и сомовые, включающие несколько семейств — клариевых, перистоусых, электрических. Обитающий в Ниле

электрический сом способен вырабатывать импульсы тока, достигающие 360 В.

Танганьикская область. В состав области входит только одно озеро Танганьика глубиной до 1470 м (второе по глубине после Байкала), расположенное в экваториальной Африке. Оно отличается богатой ихтиофауной. Среди рыб в области многочисленны эндемичные цихлиды — 40 родов и свыше 140 видов встречаются только здесь.

Моллюски, живущие в озере, представлены эндемичными семействами *Syrnolopsidae*, эндемичным подсемейством *Tiphobiinae* из палудомид, многочисленными эндемичными родами и видами. Богатство фауны и высокий процент эндемизма отличают Танганьику от других озер Африки и объясняются древностью озера. По мнению многих ученых, его фауна развивалась без перерывов с начала третичного периода.

Неарктическая область. Эта область занимает Северную Америку от арктического побережья на севере до 26—27 параллели на юге. Фауна области по ряду признаков напоминает палеарктическую. Из моллюсков здесь обычны вивипариды, среди которых есть как широко распространенные (*Viviparus*), так и эндемичные роды (из подсемейства *Campelominae*). Очень много в области битиний, но большинство из них относится к эндемичным подсемействам *Nymphophilinae* и *Fonligeninae*. Обитает также эндемичное семейство *Lepyriidae*. Легочных моллюсков в Неарктической области много, причем планорбиды представлены эндемичным подсемейством *Planorbulinae*. Перловицы и беззубки (из двустворчатых моллюсков) также многочисленны.

Среди рыб прежде всего нужно отметить эндемичное семейство центрарховых (из окуневидных), состоящее из 12 родов, включающих 30 видов. Эндемичные семейства перкопсовых (лососе-окуни) и афредодеровых (окуни-пираты) содержат всего 3 вида. Шуковые и умбровые, обитающие также в Палеарктике, в Неарктической области представлены эндемичными видами.

Область отчетливо делится на две подобласти — *Тихоокеанскую* и *Атлантическую*. Фауна второй богата и разнообразна.

Неотропическая область. Область охватывает водоемы Южной и Центральной Америки, а также Антильских островов. Отличительными чертами ее фауны является отсутствие среди моллюсков таких семейств, как вальватиды и вивипариды. Зато богато представлены здесь литторидиниды (15 эндемичных родов). Очень разнообразна и многочисленна группа двустворчатых моллюсков — наяд, насчитывающая среди прочих и 2 эндемичных семейства — *Mycetopodidae* и *Mulleriidae*. Много эндемичных родов из более широко распространенных семейств. Обращает на себя

внимание тот факт, что весь состав моллюсков носит четко выраженный тропический характер.

Пресноводные рыбы области весьма разнообразны. Среди них следует отметить эндемичное семейство речных скатов-хвостоколов, 2 рода которых живут в бассейне Амазонки и других реках, впадающих в Атлантический океан. Есть также эндемичный представитель двоякодышащих рыб — лепидосирен, сходный по экологии со своим африканским сородичем протоптером. Из тропикополитных очень древних аравановых рыб в области живут эндемичные роды аравана и арапаима. Последняя относится к числу самых крупных пресноводных рыб в мире — до 3 м в длину при массе 150—180 кг. Наибольшей численности и разнообразия в Неотропической области достигают харациновые рыбы (5 семейств, 100 родов и более чем 800 видов). К ним относятся знаменитая пиранья и множество красивых ярких рыбок, которых охотно содержат в аквариумах: неоны, лебиасы, клинобрюшки и др. Пираньи являются прожорливыми хищниками. Они охотятся за всем, что движется в воде, нападают стаями, в том числе и на купающихся людей, особенно если на теле у них есть кровоточащие ранки.

Неглубокие реки северо-восточной части области населяют широко известные электрические угри, относящиеся к эндемичному семейству *Electrophoridae*. Эта крупная (до 1,5 м) рыба имеет в ротовой полости особые участки сосудистой ткани, которая позволяет ей усваивать кислород непосредственно из атмосферного воздуха. Для захвата новой порции воздуха угорь поднимается к поверхности воды не реже одного раза в 15 мин, а то и чаще. Наиболее интересная особенность электрических угрей — громадные электрические органы, занимающие около 4/5 длины тела. Напряжение разряда у рыб метровой длины обычно достигает 350 В. Указанные органы используются угрем для защиты от врагов и парализации добычи — небольших рыб.

Половину пресноводных рыб Неотропической области составляют различные сомы. Их около 1000 видов из 12 эндемичных семейств. Однако карповые рыбы в области отсутствуют.

Неотропическая область делится на две подобласти — *Центрально-Американскую* и *Южно-Американскую*.

Австралийская область. Область включает водоемы Австралии, Тасмании, Новой Гвинеи с прилегающими к ней островами, а также водоемы островов Новой Зеландии, острова Новая Каледония и островов Фиджи. Пресноводные моллюски представлены здесь эндемичными семействами брюхоногих *Tateidae* и *Batiidae*. Из двустворчатых наяд обитают только виды семейства *Hyriidae*, в частности, 2 эндемичных подсемейства. Среди других, неэндемичных семейств, в области много эндемичных родов.

Пресноводные рыбы Австралийской области весьма оригинальны. В первую очередь следует отметить рогозуба — двоякодышащую рыбу эндемичного семейства рогозубовых, или однолегочных (*Ceratodontidae*). Рогозуб (*Neoceratodus forsteri*) — единственный современный представитель семейства. Встречается он лишь в Северо-Восточной Австралии, где населяет бассейны рек Бернетт и Мэри. Это крупная рыба, достигающая в длину 175 см, массой выше 10 кг. Как и все рыбы, она дышит жабрами, но, кроме того, каждые 40–50 мин поднимается к поверхности, чтобы захватить атмосферный воздух. Вдох и выдох рогозуб производит через ноздри. Легочное дыхание для него обязательно, особенно когда в перегретой стоячей воде развиваются гнилостные процессы и исчезает весь кислород. Рогозуба употребляют в пищу, мясо его очень ценится.

Среди круглоротых и рыб Австралийской области есть эндемичные представители миног, сомов, бычков и атеринок.

С зоогеографической стороны интересно наличие в области солевых рыб семейства галаксиевых. Они распространены только в Южном полушарии. Всего их насчитывают 46–48 видов, из которых более 30 населяют водоемы Австралийской области. Большинство галаксиевых — мелкие рыбы, имеющие длину 10–15 см, только новозеландская гигантская галаксия достигает 30 см. Для объяснения замечательного характера распространения галаксиевых предлагались разные гипотезы. Присутствие их в пресных водоемах широко разобщенных океанами материков и островов Южного полушария — Австралии, Новой Зеландии, Южной Америки, Южной Африки — можно объяснить наличием в прошлом соединения этих материков. Но некоторые зоогеографы считают, что солевые рыбы могли быть занесены морскими течениями из района своего происхождения. Вопрос этот остается дискуссионным.

Особой чертой фауны водоемов Австралийской области следует называть отсутствие карповых рыб.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СУШИ

Районирование суши имеет долгую историю. В 1858 г. П. Л. Склэтер на основе использования статистического метода предложил шесть основных фаунистических областей: *Палеарктическую*, *Эфиопскую*, *Индийскую*, *Австралийскую*, *Неарктическую* и *Неотропическую*. Его система фаунистических единиц основана на распространении

птиц. Склэтеровская классификация областей многими признается и сейчас. Однако она неоднократно подвергалась корректировке.

В 1876 г. А. Уоллес, приняв фаунистическое районирование Склэтера, стал называть Индийскую область Восточной. Ученый строил свою теорию фаунистического районирования на эволюционном учении. Исследователь связывал материал по распространению современных животных с известными в то время палеонтологическими сведениями, что отражено в его классических работах «Зоологическая география Малайского архипелага», «География распространения животных», «Островное жизни».

В 1868 г. Т. Гексли ввел в зоогеографическое районирования суши эволюционный принцип. Система фаунистического расчленения суши должна отражать расположение основных центров развития классов животных, а именно млекопитающих. Так, в 1890 г. А. Бленфорд объединил склэтеровские области в три группы: *Арктогейскую* (с областями Эфиопской, Восточной, Палеарктической и Неарктической), *Южно-Американскую* и *Австралийскую*. На основе этого принципа Р. Лидеккер выделил (1896) три «геи», или царства: *Нотогея* — центр развития сумчатых и однопроходных; *Неогея* — центр развития неполнозубых; *Арктогея* — центр развития большей части высших плацентарных млекопитающих.

Ф. Дарлингтон в 1957 г. предложил для Арктогеи название Мегагея. Экологические принципы зоогеографический районирования суши развивались в этот период Н. А. Северцовым и его учеником М. А. Мензбиром, которым совмещал экологические и исторические подходы фаунистического районирования и доказывал, что при фаунистическом районировании необходимо принимать за основу распространения не только крупных систематических категорий (семейства, роды), но и виды.

Системы фаунистических и флористических областей земного шара во многом не совпадают, хотя общее районирование весьма сходно.

В свете новейших фаунистических данных и при использовании сведений о распространении насекомых, моллюсков и других групп беспозвоночных имелись все основания пересмотреть существовавшие системы фаунистических областей. Это и было сделано О. Л. Крыжановским в 1976 г. и завершено 2002 г.

В 2013 г. В. Г. Холтом с соавторами была предложена глобальная карта зоогеографических областей, разработанная на основе объединения данных по распространению и филогенетических отношений 21 037 видов земноводных, птиц и млекопитающих. Ими было выделено 20 различных зоогеографических областей, сгруппированных в 11 царств: Палеарктическое (включает арктические и северные части Западного полушария), Неарктическое, Панамское, Неотропическое, Афротропическое,

Сахаро-Аравийское, Мадагаскарское, Сино-Японское (или Китайско-Японское), Ориентальное (или Восточное), Австралийское, Океаническое (или Океании). Как видно из перечисленных царств, ряд областей повысили свой статус, но данное районирование упускает сведения о более древний группах.

Поэтому нами будет рассматриваться следующее районирование:

- царство Палеогоя: Эфиопская, Индо-Малайская, Мадагаскарская и Полинезийская области;
- царство Арктогоя: Подцарство Палеарктическое – три области: Европейско-Сибирская, Восточно-Азиатская, Древнего Средиземья; Подцарство Неарктическое – Канадская и Сонорская области;
- царство Неогоя: Неотропическая и Карибская области;
- царство Нотогоя: Австралийская, Новозеландская и Патагонская области.

ЦАРСТВО ПАЛЕОГЕЯ

Царство Палеогоя охватывает тропики и частично субтропики Евразии и Африки, т. е. Восточного полушария: Африку (кроме севера); остров Мадагаскар; острова тропической части Индийского океана; юг и юго-восток Азии от южной части Аравии до крайнего юга Японии; Малайский архипелаг; острова Новая Гвинея с прилегающими островами; остров Новая Каледония и острова Полинезии. Таким образом, северная граница царства будет проходить через Сахару, пустыни Аравии, Южный Ирак, южный макросклон Гималаев и Южный Китай. Юго-восточная граница – по Торресову проливу и архипелагам южной тропической зоны Тихого океана.

В царстве выделяют 4 или 5 областей, в зависимости от статуса Папуасской подобласти, которую ряд авторов рассматривают как область. Две области являются континентальными – это *Эфиопская*, или *Афротропическая*, область и *Индо-Малайская*, или *Ориентальная*, область. Остальные области – островные: *Мадагаскарская*, *Папуасская*, если рассматривается как область, и *Пацифическая*, или *Полинезийская*.

Одна из важнейших особенностей флоры и фауны этого царства – слабое влияние на них изменений климата и рельефа в четвертичный период. Поэтому в состав биоты этих областей входят в основном виды плиоценового возраста, а в лесах – миоценового.

Эфиопская, или Афротропическая, область включает в себя большую часть Африканского континента к югу от Сахары; юг и восток Аравий-

ского полуострова, семиардные тропические части Южного Ирана и Западного Индостана (Мекран, Белуджистан, Синд, пустыня Тар и прилегающие районы Раджастан). Природа области очень разнообразна, здесь встречаются влажные и ксерофильные тропические леса, тропические редколесья и кустарники, различные формации саванн, степеподобные ландшафты, пустыни, тропические болота и высокогорные районы. Наиболее богата флора лесов Гвинеи и Конго, где насчитывается более 13 тыс. видов преимущественно древесных растений (тутовые, бобовые, пальмовые, акконовые, панданусовые и др.), среди которых несколько эндемичных семейств и множество эндемичных родов и видов. Флора засушливых регионов также своеобразна, наиболее характерны виды акаций, терминалий, ком-бретум, изоберлиний, баобабов, разнообразных злаков (бородачи, слоновые травы, африканское просо и др.), суккулентных молочаев и др. Здесь произрастает монотипное эндемичное семейство вельвичневых из голосеменных, являющееся мезозойским реликтом.

Фауна млекопитающих Эфиопской области отличается особым своеобразием и исключительным богатством. Здесь встречаются два эндемичных отряда: трубкозубы (*Tubulidentata*) с 1 видом и даманы (*Hyracoidae*) — 10 видов, ведущих свое происхождение от древних копытных. Эндемизм на уровне семейств также высок, всего насчитывается 10 эндемичных семейств: выдровые землеройки (*Potamogalidae*) — 3 вида, златокроты (*Chrysochloridae*) — 20 видов, прыгунчики (*Macroscelididae*) — около 40 видов, тростниковые крысы (*Thryonomyidae*), скальные крысы (*Petromuridae*), землекоповые (*Bathyergidae*), долгоногие (*Pedetidae*) — 1 вид, шипохвостые белки (*Anomaluridae*) — 10 видов, бегемоты (*Hippopotamidae*) — 2 вида, жирафы (*Giraffidae*) — 2 вида. Эфиопская область является центром видового разнообразия семейства полорогих (*Bovidae*), в котором ряд подсемейств и триб эндемичны. Это дукеры (*Cephalophinae*), карликовые антилопы (*Neotragini*), коровьи (*Alcelaphinae*) и саблерогие (*Hippotraginae*) антилопы. Субэндемичными являются отряды ящеров, или панголинов (*Pholidota*) (4 вида обитают в Африке, 3 вида в Индии и Индокитае), и хоботных (*Proboscidea*); семейства лори (*Lorisidae*), мартышковых (*Cercopithecidae*) и человекообразных обезьян (*Hominidae*), носорогов (*Rhinocerotidae*) и оленьков (*Tragulidae*), общих с Индо-Малайской областью, что подтверждает древние фаунистические связи этих регионов.

Из приматов в Эфиопской области встречаются такие эндемичные роды, как павиан, мандрия, мартышка, гвереча, шимпанзе, горилла, а из полуобезьян — галаго.

Примечательно распространение ламантинов — один вид семейства населяет пресные воды Африки, а другой близкий вид — бассейн Амазонки.

Среди хищных млекопитающих немало эндемичных родов — гиенная собака, пятнистая гиена, конголезская выдра, различные виверровые. Встречаются здесь и такие широко распространенные виды, как лев, леопард, гепард, каракал, полосатая гиена, обыкновенный шакал, медоед и др.

Орнитофауна Эфиопской области насчитывает 67 семейств, большинство из которых общие с Индо-Малайской областью и подцарством Палеарктика. Однако уровень эндемизма орнитофауны области весьма высок. Имеются два эндемичных отряда: страусообразные (*Struthioniformes*) — 2 вида и птицы-мыши (*Coliiformes*), насчитывающие 6 видов. Эндемичные семейства китоглавых (*Balaenicipitidae*) — 1 вид; птиц-секретарей (*Sagittariidae*) — 1 вид; турако, или бананоедов (*Musophagidae*) — около 20 видов; древесных удонов (*Phoeniculidae*) — 9 видов. Ряд субэндемичных семейств, общих с Индо-Малайской областью, — меоуказчики (*Indicatoridae*), ширококлювы (*Recurvirostridae*), птицы-носороги (*Bucerotidae*), пикнонотовые, или бюльбюлевые (*Pycnonotidae*); и с Австралийской областью царства Нотогея — нектарницы (*Nectariniidae*), ткачки (*Ploceidae*), белоглазки (*Zosteropidae*), питтовые (*Pittidae*), дронтовые (*Dicruridae*). Монотипическое семейство молотоглавых цапель (*Scopidae*) распространено также на Мадагаскаре. Эндемично подсемейство цесарковых (*Numidinae*).

Эфиопская область — центр разнообразия и вероятного возникновения меоуказчиков, птиц-носорогов, нектарниц и ткачиков.

Среди рептилий эндемизм на высоком уровне не выражен, что связано с древностью данной группы. Имеется ряд эндемичных семейств и родов. Здесь находится центр разнообразия сухопутных черепах (*Testudinidae*) с эндемичными и субэндемичными родами *Kinixys*, *Homopus*, *Malacochersus* и др. Семейство пеломедузовых черепах (*Pelomedusidae*) является общим с Неотропиками, где находится более молодой очаг видообразования. Эндемично семейство слепых сцинков (*Feylinidae*), субэндемичны семейства поясохвостов (*Cordyluridae*) и геррозавров (*Gerrhosauridae*), встречающихся также в Мадагаскарской области. Большого видового разнообразия достигают здесь и представители широко распространенных семейств, таких как гекконовые, агамовые, сцинковые, вараны и настоящие ящерицы. Полностью отсутствует семейство *Iguanidae*, которых здесь заменяют ящерицы-агамиды. Семейство узкоротых змей (*Leptotyphlopidae*) демонстрирует древние связи с Неотропиками; подсемейство питонов (*Pythoninae*) — с Индо-Малайской областью. Семейство аспидовых (*Elapidae*), имеющее древний центр видообразования в Австралии, образует в Эфиопской области более молодой очаг ви-

дообразования, что выражается в значительном количестве эндемичных родов (*Boulengerina*, *Pseudonaje*, *Dendroaspis*, *Aspidelaps*, *Elaps* и *Elapsoidea*). Здесь же находится древний очаг формирования семейства гадюковых (*Viperidae*), представленных примитивными родами древесных африканских гадюк (*Atheris*) и жабьих гадюк (*Causus*), а также земляными гадюками (*Atractaspis*) из семейства *Lamprophiidae*. Из трех видов крокодилов Эфиопской области эндемичны два — узкорылый (*Crocodylus cataphractus*) и тупорылый (*Osteolaemus tetraspis*), обитающие только в Западной и Центральной Африке.

Фауна земноводных, особенно во влажных тропиках, исключительно многочисленна и разнообразна. Хвостатых амфибий здесь заменяют червяги: африканские, или короткоголовые, червяги (*Scolecormorphidae*), герпелиды (*Herpeliidae*) и др. Из бесхвостых совершенно отсутствуют квакши (*Hylidae*). лягушки, широко распространенные во влажных тропиках земного шара, имеют ряд эндемичных родов и видов: африканские узкороты, или короткоголовые (*Breviceps*), из семейства *Brevicipitidae*, лягушки-поросята (*Hemisus*) из семейства *Hemisotidae*, коготницы (*Astylosternus*) семейства *Astylosternidae* и др. Семейство пиповых (*Pipidae*), общее с Неотропиками, представлено эндемичным родом когтеносцев (*Hymenochirus*) и субэндемичным шпорцевых лягушек (*Xenopus*). Эфиопская область является центром видовой разнообразия двух семейств: веслоногих лягушек (*Rhacophoridae*) и настоящих лягушек (*Ranidae*). Из веслоногих здесь обитает более половины всех известных видов.

Пресноводная ихтиофауна области представлена большим числом эндемиков. Эндемичен отряд клюворылых, или мормирусообразных (*Mormyriiformes*), включающий в себя два семейства и более 100 видов. Эндемичен древний отряд многоперых (*Polypteriformes*) с 1 семейством, 2 родами (*Polypterus*, *Calamoichthys*) и 11 видами. Семейство цихлид (*Cichlidae*) имеет в Эфиопской области центр видовой разнообразия, из 600 видов мировой фауны только в озерах Ньяса и Танганьика обитает более 200 видов (*Tilapia*, *Pseudotropheus*, *Pelmatochromis*, *Hemichromis* и др.). Семейство харациновых (*Characinidae*) насчитывает более 100 видов, многие из которых эндемичные, хотя центр разнообразия этого семейства находится в Неотропиках. Примечательно также распространение в Эфиопской области 3 эндемичных видов двоякодышащих рыб *Protopterus*, родственных южноамериканскому лепидосирену и австралийскому неоцератоду.

Из беспозвоночных животных здесь примечательны крупные брюхоногие моллюски из родов *Achatina* и *Cochlitoma*, скорпионы родов *Parabuthus* и *Babycurus*, крупные пауки-птицеяды рода *Theraphosa*, листоногие сколопендры *Alipes*, светящиеся многоножки-геофилы *Orya*. Не-

роятного разнообразия достигает здесь отряд термитов (*Isoptera*), насчитывающий около 700 видов из 2000 мировой фауны.

Из отряда жуков (*Coleoptera*) эндемичны три трибы жужелиц, более половины родов из семейства карапузиков (*Histeridae*), два подсемейства (*Orphninae* и *Phaenomerinae*) из многочисленных в этой области пластинчатоусых (*Scarabaeidea*), 70 родов дровосеков (*Cerambycidae*); подсемейство *Ulomascinae* из долгоносиков.

Богаты видами отряды тараканов, богомолы с эндемичным подсемейством *Sybillinae* и трибой *Hoplocoryphini*; саранчовые с эндемичными 3 семействами (*Charilaidae*, *Lathiceridae*, *Portethiidae*); чешуекрылые с эндемичным семейством *Chrysopolomidae*; двукрылые с 5-ю эндемичными семействами (*Glossinidae*, *Termitoxeniidae*, *Centrioneidae*, *Mormotomyidae*, *Diopsididae*).

Западно-Африканская, или **Гвинейско-Конголезская, подобласть** охватывает западную и центральную часть экваториальной зоны и включает: острова Гвинейского залива; лесные регионы вдоль побережья Гвинейского залива и бассейна реки Конго от 8° с. ш. до 10° ю. ш. и на восток до области Великих озер. Леса, произрастающие на этой территории, подвергаются быстрому истреблению и замещаются сухими саванноподобными формациями, что ведет к сокращению подобласти.

В фауне подобласти эндемичны семейство выдровых землероек, калябарский потто, 6 видов галаго, колобусы, 2 вида шимпанзе — обыкновенный и карликовый, равнинная и горная гориллы, конголезский дикобраз, масличная и белополосая белки, семейство шипохвостых белок, антилопа бонго, карликовый бегемот, окапи. Орнитофауна очень разнообразна, здесь преобладают голуби, попугаи, турако, птицы-носороги, нектарницы, среди которых немало эндемиков. Из рептилий эндемичны водяная и древесная кобры, зеленая мамба, 7 видов древесных гадюк, узкорылый и тупорылый крокодилы. Земноводные также достигают здесь большого разнообразия и представлены всеми группами. Здесь обитает самая крупная в мире лягушка голиаф массой до 3 кг.

Насекомые представлены типично лесными таксонами, среди которых много эндемичных родов и видов. Это пластинчатоусые, дровосеки, тараканы, листовые кузнечики, термиты и др. Из чешуекрылых более 2/3 видов эндемичны (около 760 видов).

Восточно-Африканская, или **Судано-Замбезийская, подобласть** занимает большую часть территории Африки от южных границ Сахары и Красного моря до юга Зимбабве и Южного Мозамбика, охватывая полукольцом предыдущую подобласть, снова выходит на побережье Атлантического океана в Центральной Анголе, а также юг и юго-восток Аравийского полу-

острова. Территория подобласти занята преимущественно более или менее сухими саваннами, а частично — в Северной Кении, Сомали, на Аравийском полуострове — пустынями и полупустынями. Леса произрастают в среднегорном поясе, по берегам рек и в районе Великих озер.

Фауна подобласти отличается прежде всего обилие и видовое разнообразие парнокопытных семейства полорогих. Здесь встречаются серый дукер, малый куду, конгоны, топи, голубой гну, лошадиная антилопа, орикс бейза, водяной и болотный козлы, жирафовая газель, газели Гранта и Томсона, канна, или оленебык. Характерны для области африканский слон, белый и черный носороги, зебры Грэви и Гранта, обыкновенный бегемот, из хищников — лев, леопард, гепард. Широко распространены трубкозуб. Из птиц эндемичны страусы, птица-секретарь, турачи, цесарки, рябки, ракшеобразные, ткачиковые. Из рептилий характерны агама колонистов, черная мамба, африканская яичная змея и др.

Подавляющее большинство видов энтомофауны ксерофильны, так как леса в данной подобласти занимают незначительные территории. Многочисленны саранчовые, жужелицы, чернотелки, навозники, многие группы двукрылых и перепончатокрылых. Из чешуекрылых почти половина (229 видов) эндемичны.

Капская, или Южно-Африканская, подобласть располагается на самой южной оконечности Африки и занимает небольшую территорию (до 200 тыс. км²). Северная граница пролегает по уступу Роджера, восточная — по низовью реки Грейт-Фиш; северо-западная — по низовью реки Бюффелс. Западная и южная границы очерчиваются побережьем материка. Для этой территории характерен климат средиземноморского типа. В восточной части произрастают жестколистные леса, кустарниковые заросли и степи, на северо-востоке — саванны. Флора этой подобласти отличается исключительным разнообразием, на ее территории сосредоточено почти 7500 видов, 7 эндемичных семейств, из 280 родов более 210 эндемичны. Такой видовой эндемизм (около 90 %) среди растений позволил выделить эту территорию в отдельное флористическое царство. Целый ряд семейств имеет здесь очаг разнообразия, что указывает на древность флоры.

Однако фауна Капской области в целом похожа на Восточноафриканскую, хотя и имеет ряд эндемичных групп животных, особенно среди беспозвоночных. Здесь сосредоточено больше всего видов из семейства златокротов и прыгунчиков. Капскую подобласть населяет эндемичный кафрский долгоног (*Pedetes cafer*) из монотипического семейства *Pedetidae*; капский землекоп (*Georychus capensis*); эндемичны капская крыса (*Parotomys littledalei*), короткоухая песчанка (*Desmodillus auricularis*), южноафриканский хомяк (*Mystromys albicaudatus*), единственный на африканском кон-

тиненте. Из хищных здесь примечательны колониальная виверра суриката (*Suricata suricatta*); бурая, или береговая, гиена (*Hyaena brunnea*); земляной волк (*Proteles cristatus*); большеухая лисица (*Otocyon megalotis*) из монотипического подсемейства. Копытные, обитающие в Капской области, являются вселенцами с Восточноафриканской подобласти и представлены субэндемичными видами или подвидами. Из непарнокопытных в недавнем прошлом здесь обитала зебра квагга (*Equus quagga*), истребленная человеком. Та же участь постигла подвида саванной зебры (*E. b. burchelli*). Из парнокопытных обитают антилопа бонтбок (*Damaliscus pygargus*), белохвостый гну (*Connochaetes gnou*), капский орикс (*Oryx g. gazella*), косуля антилопа (*Pelea capreolus*), спрингбок (*Antidorcas marsupialis*).

Орнитофауна подобласти характеризуется наличием эндемичного отряда птиц-мышей (*Coliiformes*); из видов эндемичны капская и пестрая рябки, хохлатая дрофа. Большого разнообразия достигает в подобласти семейство жаворонковых (*Alaudidae*).

Из рептилий эндемичны очень мелкие глазчатая (*Testudo oculifera*) и шишковатая (*T. tentoria*) черепахи, а также пучковая (*Bitis cornuta*) и карликовая (*B. peringueyi*) гадюки, капская кобра (*Naja nivea*) и южноафриканская щитковая кобра (*Aspidelaps lubricus*).

Фауна амфибий демонстрирует связи с Индо-Малайской областью по семейству *Rhacophoridae* и с Неотропиками по семейству *Pipidae*. Эндемичны лягушки-привидения (*Heleophrynidae*) и некоторые виды рода *Arthroleptis*.

Из пресноводных рыб области свойственны 3 вида рода *Galaxias*, относящегося к семейству галаксиевых (*Galaxiidae*), которое имеет своих представителей только в Южном полушарии.

Подобные связи с царством Нотогея (т. е. южная оконечность Южной Америки и Австралии) прослеживаются в распространении некоторых беспозвоночных животных. Из брюхоногих моллюсков в области встречается роды ритида (*Rhytida*) и акавида (*Acavidae*), распространенные только в Южном полушарии. Такое же распространение имеет семейство перипатопсид (*Peripatopsidae*) из первичнотрахейных, что доказывает древние связи подобласти со времен южного проматерика Гондваны.

Эндемичны в области два семейства сольпуг, одно из которых, *Hexisopodidae*, представлено своеобразными почвенными формами с компактным телом и уплощенными конечностями. Из многоножек эндемично подсемейство *Anopsobiinae*. В отличие от других животных энтомофауна отличается большим количеством эндемичных таксонов, среди которых жужелицы, чернотелки, некоторые долгоносики и карапузики, саранчовые и другие обитатели аридных территорий.

Мадагаскарская область занимает остров Мадагаскар и окружающие его острова Маскаренские, Амирантские, Коморские, Сейшельские и др. Иногда данную область делят на две подобласти: Мадагаскарскую и Маскаренскую, включающую острова Маврикия и Реюньона. Однако этот вопрос остается дискуссионным. Своеобразие этой области заключается в том, что ее флора и фауна формировались в условиях давней изоляции. Однако в геологическом прошлом между Мадагаскаром до его отделения от Африки и Индией сохранилась сухопутная связь. Все это определяет высокий уровень эндемизма и распространения здесь древних палеогеновых и неогеновых групп.

Среди цветковых растений насчитывается 9 эндемичных семейств, около 450 эндемичных родов, а видовой эндемизм достигает 85 %. В восточной части острова произрастают влажные типы тропических лесов. В засушливых регионах — баобабы, молочайные. Исключительно богато представлено в области семейство пальм, среди которых известная эндемичная сейшельская пальма.

Фауна невероятно своеобразна, но при этом как типичная островная дисгармонична.

Среди млекопитающих, населяющих область, выделяется ряд древних и примитивных групп. Высшие приматы здесь отсутствуют, а низшие представлены 3 эндемичными семействами: лемуры (*Lemuridae*) — 16 видов, индриевые (*Indridae*) — 4 вида и монотипическое семейство руконожек (*Danbentoniidae*). Из насекомоядных эндемично семейство тенреков, или щетинистых ежей (*Tenrecidae*), насчитывающее 28 видов обитающих на Мадагаскаре и Коморских островах, а ранее (в миоцене) населявших и Эфиопскую область. Из большого числа рукокрылых в этой области выделяется эндемичное монотипическое семейство мадагаскарских присосконогов (*Myzopodidae*), ближайшие родичи которых — семейство американских присосконогов — обитают в Центральной и на севере Южной Америки. Есть здесь и свои 8 видов летучих лисиц из рода *Pteropus*. Из хищных имеются только виверровые с 2 эндемичными подсемействами: мадагаскарские мунго (*Galidiinae*), фалануки и фоссы (*Euplerinae*). Из грызунов отсутствуют мышьиные, экологические ниши которых занимают 10 видов эндемичного подсемейства мадагаскарских хомяков (*Nesomyiinae*). Из копытных здесь обитает только кистеухая свинья, которая возможно была завезена человеком. Сравнительно недавно (в начале плейстоцена) на острове обитал карликовый бегемот.

Своеобразие орнитофауны области выражается в наличии 5 эндемичных семейств — это мадагаскарские пастушки (*Mesitornithidae*) с двумя родами и 3 видами; филепиттовые (*Philepittidae*) с 4 видами; монотипическое

семейство красноклювых поползней (*Hyposittidae*); ванговых (*Vangidae*) с 12 видами; истребленное в XVII в. семейство дронтовых (*Raphidae*) на Маскаренских островах. Примерно 200 лет назад вымер целый эндемичный отряд эпиорнисовых, или слоновых птиц (*Aepyornithiformes*), 9 видов которых населяли остров Мадагаскар. Много здесь форм, общих с Эфиопской и Индо-Малайской областями. Островной характер региона обуславливает обилие эндемиков на уровне родов и видов. Однако здесь отсутствует целый ряд широко распространенных семейств — сициц, сорокопутов, овсянок, настоящих вьюрков.

Эндемизм рептилий области выражен на уровне родов и видов. Из рептилий эндемична крошечная паучья черепаха (*Pyxis arachnoides*), ряд видов рода *Testudo*, среди них лучистая, клювогрудая и плоская черепахи, а также знаменитая гигантская, или исполинская, черепаха (*T. gigantea*). Встречаются здесь и пеломедузовые черепахи. Из ящериц примечательно полное отсутствие агамид, широко представленных в Эфиопской области, и присутствие 2 эндемичных родов игуан *Chalarodon* и *Oplurus*. Эндемичны здесь плоскохвостые гекконы (*Uroplatus*), включающие 6 видов. Субэндемичен род дневных гекконов фельзум (*Phelsuma*), один вид которого из 25 встречается в Индо-Малайской области на Андаманских островах. Здесь находится центр разнообразия хамелеонов (*Chamaeleonidae*), причем на родовом уровне, среди которых эндемичны мелкие виды родов *Brookesia* и *Evolucicauda*. Однако в герпетофауне отсутствуют агамы, вараны, лацертиды. Здесь нет ни одного семейства ядовитых змей, узкоротых, яичных змей и питонов. Но эндемичны два вида удавов из монотипических родов — мадагаскарский удав (*Acrantophis madagascariensis*) и мадагаскарский древесный удав (*Sanzinia madagascariensis*), близкие к южноамериканским удавам. На острове Раунд около острова Маврикий обитает эндемичное семейство змей *Bolyeridae*, включающее 2 вида. На Мадагаскаре и ряде островов распространен нильский крокодил.

Фауна земноводных области отличается смешением африканских и индийских форм. Здесь встречаются представители 4 семейств бесхвостых земноводных: прыгуны (*Hyperoliidae*) — 11 видов; мантеллы (*Mantellidae*) — 187 видов; узкоротые, или микроквакши (*Mycrohylidae*) — 66 видов; настоящие лягушки (*Ranidae*) — 150 видов, среди которых все за исключением 2 являются эндемиками. Но совершенно отсутствуют подвижногрудые и безногие амфибии; последние представлены рядом видов в Центральной Африке. В период с 1999 по 2010 г. на Мадагаскаре были найдены 69 новых для науки видов земноводных.

Рыбы Мадагаскара имеют в основном эфиопское происхождение из нестрогих пресноводных групп, таких как хромисы и карпозубы. Оби-

тает здесь эндемичный род сомообразных рыб гого (*Gogo*), включающий 4 вида, населяющих преимущественно высокогорные реки.

Энтомофауна Мадагаскарской области весьма своеобразна. Из жуков в семействе жужелиц насчитывается более 1300 видов, из которых более 95 % эндемичны. В семействе карапузиков (*Histeridae*) насчитывается около 80 видов из 18 родов, 5 из которых эндемичны, однако отсутствуют многие широко распространенные роды, в том числе характерные для тропической Африки. Из пластинчатоусых (*Scarabaeidae*) эндемичны подсемейство *Belohininae* (из 180 видов подсемейства — все, кроме 2, эндемики) и триба *Hexodontini*. Бронзовки (*Cetoniinae*) представлены 48 родами, из которых 44 эндемичны (т. е. 280 видов). Эндемичны практически все виды из семейств златок (*Buprestidae*), долгоносиков (*Curculionidae*), пестряков (*Cleridae*), большой процент эндемиков среди листоедов (*Chrysomelidae*), трибковертов (*Attelabidae*), брентид (*Brentidae*) и др.

Отряд чешуекрылых представлен более 3000 видов, из которых 96 % эндемики, причем на долю дневных бабочек приходится только 228 видов. Много эндемиков среди прямокрылых, палочников (из 23 родов 17 эндемичны), тараканов, богомолов. Многочисленны термиты и муравьи.

Из других беспозвоночных животных интересны крупные наземные моллюски клаваторы (*Clavator*), родственные африканским ахатинам. Из паукообразных эндемичны скорпионы родов *Grosphus* и *Heteroscorpis*. Крупные тенетные пауки рода *Nephila* встречаются также в Индо-Малайской области и Австралийской, что показывает их древние связи.

Индо-Малайская, или Ориентальная, область включает весь Индийский субконтинент до западных границ. Северная граница области проходит по южному макросклону Гималаев, северо-восточная — по территории Южного Китая. Юго-восточная граница некоторыми учеными традиционно проводится по «линии Уоллеса», т. е. по Макасарскому проливу и к востоку от острова Тимор, исключая Молуккские острова и остров Сулавеси. Однако с учетом распространения ряда флористических и фаунистических элементов ее следует проводить значительно восточнее, по «линии Вебера».

В настоящее время большую часть территории области занимают поля, сады, плантации тропических культур или вторичные саванны. В прошлом на их месте произрастали влажные тропические и муссонные леса, тропические саванны. Несмотря на это, флора области характеризуется высоким уровнем эндемизма и включает 11 эндемичных семейств и большое число эндемичных родов и видов, среди которых много древних примитивных форм цветковых растений.

На фауну Индо-Малайской области значительное влияние оказывают современные территориальные контакты с Палеарктикой и Нотогеей.

Еще более древние связи области с Мадагаскарской и Эфиопской наблюдались и в ранние геологические эпохи: в карбоне полуостров Индостан имел непосредственный континентальный контакт с Восточной Африкой, Антарктидой и с Мадагаскаром, представлявшим в то время часть Африки. Даже в меловой период Индию и Африку разделял еще сравнительно неширокий морской пролив, через который продолжались обмены фауны.

Млекопитающие представлены здесь одним эндемичным отрядом шерстокрылов (*Dermoptera*), включающим два вида, населяющих полуостров Индокитай, острова Ява, Суматра, Калимантан и Филиппинские. Из приматов эндемичными являются 3 семейства: тупайи (*Tupaiaidae*) насчитывающие около 16 видов; долготопые (*Tarsiidae*) — 3 вида, гиббоновые (*Hylobatidae*) — 9 видов. Из семейства человекообразных обезьян (*Hominidae*) эндемичен орангутан (*Pongo pygmaeus*), обитающий на островах Суматра и Калимантан. Эндемичны два рода медведей. Из непарнокопытных эндемичны 3 вида носорогов (индийский, суматранский и яванский), имеющие родственников в Эфиопской области, а также чепрачный тапир. Эндемично подсемейство примитивных мунтжаковых оленей (*Muntiacinae*), представленных двумя родами: род мунтжаки (*Muntiacus*) насчитывает 10 видов (некоторые из них были открыты лишь в 1990-х гг.) и хохлатые олени, представленные одним видом *Elaphodus cephalophus*. Это животные небольших размеров, с простыми небольшими рожками у самцов и длинными, выдающимися изо рта, клыками в верхней челюсти.

В орнитофауне области всего насчитывается более чем 600 родов, из которых около 150 эндемичны. Эндемично семейство листовковых (*Chloropseidae*) с 14 видами, относящимися к 2 родам. В данной области находится центр разнообразия и, возможно, возникновения фазановых (*Phasianidae*), рогоклювых (*Eurylaimidae*), питтовых (*Pittidae*), белоглазковых (*Zosteropidae*). Широко представлены семейства птиц-носорогов, нектарниц, ткачиковых, центр разнообразия которых расположен в Эфиопской области. Видовой состав орнитофауны пополняется в значительной степени за счет мигрирующих палеарктических птиц.

Из рептилий эндемично 4 семейства: большеголовые черепахи (*Platysternidae*), один вид которых обитает в реках Индокитая; безухие вараны (*Lanthanotidae*) с единственным видом на острове Калимантан; щитохвостые змеи (*Uropeltidae*), представленные 45 видами в Индии и Шри-Ланке; монотипическое семейство гавиалов (*Gavialidae*), обитающее в речных системах Инда, Ганга и Брахмапутры. Субэндемично семейство лучистых змей (*Xenopeltidae*), близкий родственник которых обитает в Южной Мексике и Центральной Америке. Субэндемичны подсемейство толстоголовых змей (*Dipsadinae*); семейство вальковатых змей

(*Anilidae*), один из родов которых встречается в Неотропиках; из аспидовых змей субэндемичен род крайтов (*Bungarus*). Эндемиком является гавиаловый крокодил (*Tomistoma schlegelii*), обитающий на полуострове Малакка и островах Суматра и Калимантан, а также королевская кобра (*Ophiophagus hannah*) монотипического рода с ареалом от Индостана до Больших Зондских и Филиппинских островов. Обитают здесь представители и других широко распространенных семейств — виды рода *Crocodylus*, кобры рода *Naja*, различные ящерицы.

В фауне земноводных эндемиков высокого ранга нет. Но эндемичны многие роды и виды. Бесхвостые амфибии очень разнообразны и многочисленны. Это настоящие (*Rana*) и веслоногие (*Rhacophoridae*) лягушки, представленные 150 видами, замещающими квакш по образу жизни, а также узкоротые лягушки и чесночницы. Почти эндемичен род летающих лягушек (*Rhacophorus*); субэндемичен род бычьих лягушек (*Kaloula*) из узкоротых. Встречаются виды саламандр (*Urodela*), безногих (*Apoda*) и жаб (*Anura*).

Фауна пресноводных рыб представлена 4 эндемичными семействами, 3 из которых монотипические — плоскоперые (*Homalopteridae*), пристолеписы (*Pristolepidae*) и щукоголовые (*Luciocephalidae*). В семействе чаудхурии (*Chaudhuriidae*) насчитывается 4 вида. Исключительного разнообразия здесь достигают карповые (*Cyprinidae*) (около 2 тыс. видов) и лабиринтовые рыбы (*Anabantidae*). Это известные виды анабас, петушки, гурами, лямыусы, ктенопомы и др. Данная область является центром разнообразия карпообразных (*Cypriniformes*) и сомообразных (*Siluriformes*).

Из беспозвоночных животных в Индо-Малайской области субэндемичны семейство дождевых червей *Moniligastridae*, пиявки рода *Haemadipsa*. Из паукообразных эндемично подсемейство скорпионов *Cherilinae*, телифоны родов *Telyphonus* и *Hypactonus*, а также целый ряд видов.

Из насекомых эндемичны семейства уховертков *Arixenidae*, жуков *Trictenotomidae*, бабочек *Neocastniidae*. Велико количество эндемичных или субэндемичных подсемейств, триб; только среди родов 40 % являются эндемичными. Ряд семейств имеет здесь центр разнообразия — это парусники (*Papilionidae*) и нимфалиды (*Nymphalidae*); жужелицы (*Carabidae*), златки (*Buprestidae*), рогачи (*Lucanidae*); бронзовки (*Cetoniidae*), усачи (*Cerambycidae*). Здесь же находится центр разнообразия отрядов богомоловых (*Mantodea*) и палочников (*Phasmodea*).

Среди эндемичных видов заслуживают упоминания гигантская бабочка семейства сатурнид (*Attacus atlas*), достигающая в размахе крыльев 25 см. Она широко распространена от Индостана до Зондского архипелага. Листовидные бабочки рода *Kallima* из семейства нимфалид здесь также эндемичны. При сложенных крыльях они поразительно похожи на сухие

листья. Из отряда палочников некоторые эндемичные виды достигают гигантских размеров. Так, палочник *Parmacia serratipes* имеет длину до 33 см, а представители эндемичного рода *Phyllium* имеют уплощенное тело, напоминающее лист. Среди перепончатокрылых встречаются как самые крупные виды этого отряда (яванская сколия — *Scolia capitata*, достигающая длины 6 см), так и самые мелкие (наездник *Alaptus magnanimus* длиной всего 0,2 мм).

Индийская подобласть занимает большую часть полуострова Индостан и остров Шри-Ланку; ее западная граница проходит по восточной окраине пустыни Тар, восточная охватывает низовья рек Брахмапутры и Ганга, северная — совпадает с границей области. Значительную часть территории составляют плоскогорья с растительностью, напоминающей африканские саванны, и низменные равнины, носящие нередко характер пустынь и полупустынь. На южных склонах Гималаев и на Шри-Ланке произрастают вечнозеленые тропические леса; в низовьях Ганга и Брахмапутры простираются обширные болотистые джунгли.

Фауна подобласти отличается наличием большого количества эфипопских и палеарктических элементов. В лесах эндемичны некоторые полуобезьяны, такие как тонкие лори (*Loris*). Обезьяны представлены макаками (*Macaca*) и тонкотелыми, или лангурами (*Presbytis*), а человекообразные обезьяны полностью отсутствуют. Эндемичны также медведь-губач (*Melursus ursinus*), индийский, или панцирный, носорог (*Rhinoceros unicornis*), четырехрогая антилопа (*Tetracerus quadricornis*), гарна (*Antilope cervicapra*), нильгау (*Boselaphus tragocamelus*), бык купрей (*Bos sauveli*). Субэндемичны чепрачный тапир (*Tapirus indicus*), быки гаур (*Bos frontalis*) и бантенг (*Bos javanicus*), индийский слон (*Elephas maximus*). Эндемичен род гангских дельфинов (*Platanista*) из семейства речных дельфинов (*Platanistidae*), представленный 2 видами — гангским (*P. gangetica*) и малым гангским (*P. minor*) дельфинами.

В подобласти насчитывается около 2000 видов птиц. Здесь обитают почти все представители фазановых: павлины, банкивский петух — предок всех домашних кур (*Gallus bankiva*) и др. Разнообразны птицы-носороги, дятлы, бородачки, ткачики, скворцы, белоглазки, бюльбюлевые и др.

Из пресмыкающихся эндемичен гангский гавиал (*Gavialis gangeticus*). На острове Шри-Ланке эндемично семейство щитохвостых змей — *Uropeltidae*, представленное 45 видами змей, ведущих роющий образ жизни в подстилке горных лесов. Субэндемичны сетчатый и индийский питоны, королевская и индийская кобры. Характерны также агамовые, черепахи, есть хамелеон.

Эндемичны виды безногих амфибий из семейства червяг.

Из беспозвоночных обычны черви мегасколециды. Энтомофауна представлена афротропическими и средиземноморскими таксонами.

Малайская подобласть охватывает полуостров Малакка, Филиппинские, Большие (кроме Сулавеси) и некоторые Малые Зондские острова. Климат здесь типично экваториальный, влажный, поэтому преобладающей растительностью являются тропические леса, кое-где на низменностях развиты и саванны.

Несмотря на то, что подобласть в основном островная, фауна носит материковый характер и относительно однородна, хотя на островах имеются свои эндемики на уровне родов и видов. Млекопитающие представлены чепрачным тапиром, отсутствующим лишь на острове Ява и Филиппинах, 3 эндемичными видами оленей, 2 видами носорога, находящимися на грани вымирания: двурогим суматранским носорогом (*Dicerorhinus sumatranus*) и однорогим яванским (*Rhinoceros sondaicus*), которые еще сто лет назад жили и на материке. На полуострове Малакка, островах Суматра и Борнео обитают слоны; на Филиппинских — карликовый водяной буйвол. Наиболее характерным представителем быков является бантенг, существующий и в виде одомашненной расы, большого разнообразия достигают здесь свиньи (*Sus*). Эндемичны малайский медведь, или бируанг (*Helarctus malayanus*), цепкохвостая виверра бинтуронга (*Arctitis binturong*). Из приматов эндемичны 3 вида долгопят (*Tarsius*); орангутан (*Pongo*), который живет только на островах Борнео и Суматра; 3 из 6 видов гиббонов, среди которых самый крупный сиаманг (*Symphalangus syndactylus*), обитающий на острове Суматра и полуострове Малакка. На Борнео эндемичны обезьяна носач (*Nasalis larvatus*) и дикобраз (*Trichys guentheri*). Из грызунов исключительно богато представлены белки. На острове Суматра обитает примитивный полосатый заяц (*Nesolagus netscheri*). Из насекомых — длиннохвостые щетинистые ежи гимнуры (*Gymnura*).

Орнитофауна подобласти чрезвычайно разнообразна. Наиболее богато представлены дятлы, бородатки, трогоны, фазаны, зимородки и птицы-носороги, к которым принадлежит колоссальный *Buceros rhinoceros*; довольно многочисленны голуби, особенно на мелких островах, где нет обезьян. На острове Ява есть ряд птиц, родственных индокитайским, но отсутствующих на полуострове Малакка и острове Суматра. Для орнитофауны подобласти характерно наличие австралийского семейства сорных кур (*Megapodiidae*), которые имеются на Никобарских островах, Борнео и Филиппинских, а также австралийского рода попугая какаду. Встречается здесь и огромный орел гарпия-обезьянояд (*Pithecophaga jefferyi*), питающийся макаками и имеющий ближайших родичей в Южной Америке и на Новой Гвинее. Интересно, что один вид райской птицы найден

на Малакке. Всего насчитывается 81 эндемичный род птиц, и они все представлены на Филиппинских островах. На других островах их число уменьшается: на Борнео — 14, Яве — 4 и Суматре — 1 род.

Из рептилий следует отметить своеобразных летающих драконов (*Draco volans*), представителей агам, встречающихся от Филиппинских островов до острова Сулавеси. В центральной части архипелага водится эндемичный узкорылый гавиаловый крокодил (*Tomistoma schlegelii*) из монотипического рода. Замечателен также гигантский комодский варан (*Varanus komodoensis*), достигающий огромных размеров и водящийся исключительно на острове Комодо.

В энтомофауне чрезвычайно высок видовой эндемизм. Особенно эффектны крупные яркоокрашенные бабочки семейства *Papilionidae*: орнитоптеры (*Ornithoptera*), парусники (*Papilio*). Типичны для подобласти также огромные беловатые бабочки рода *Hestia*. На острове Ява живет хвостатый телифон (*Theliphonidae caudatus*). Обитают на некоторых островах представители древнего класса *Protracheata*, сохранившегося на южных оконечностях материков.

Индокитайская подобласть охватывает почти весь Индокитайский субконтинент (к востоку от штата Ассам на юг — до перешейка, отделяющего полуостров Малакка от материка). Ее северная граница совпадает с границей области, на западе она граничит с Индийской подобластью. Из островов к подобласти относятся архипелаг Рюкю, острова Тайвань и Хайнань. Рельеф стран, входящих в подобласть, в значительной мере определяется многочисленными хребтами меридионального направления, разделенными продольными долинами, по которым текут большие реки — Иравади и Меконг. Климат жаркий и влажный; преобладающий тип растительности — тропические, субтропические и вечнозеленые леса; обширны также болотистые джунгли и культурные поля.

Фауна подобласти отличается смешанным характером и включает малайские, палеарктические и даже североамериканские формы.

Наряду с типичными индо-малайскими животными следует отметить рыжую, или малую, панду (*Ailurus fulgens*), представительницу американского семейства енотов. Из копытных настоящие антилопы и газели заменены серновидными антилопами: горалом (*Naemorhoedus*) и своеобразным такином (*Budorcas*), заходящим и в Палеарктику. Из примитивных оленей обитает хохлатый олень элафодус (*Elaphodus cephalophus*). Носороги представлены двумя малайскими видами, слоны очень многочисленны, тапир заходит лишь на крайний юг подобласти. Из человекообразных обезьян несколько видов гиббонов распространены повсюду, даже на острове Хайнань. Птицы, пожалуй, более характерны: среди них

можно насчитать немало эндемичных родов. Особенно многочисленны и разнообразны фазаны: трагопаны (*Cerionis*) с рожками на голове; петухоперые фазаны (*Lophura*, *Polyplectron*); фазаны-аргусы (*Argusianus*). Обитают здесь и банкивские куры.

Среди рептилий интересное присутствие небольшого вида китайского аллигатора (*Alligator sinensis*), водящегося в Янцзы-Цзяне, тогда как другой представитель этого рода живет в Северной Америке. Подобное распространение наблюдается и среди хвостатых амфибий из рода *Amblystoma*, к которому принадлежит известный аксолотль. Из рыб чисто голарктический лосось доходит до Тайваня.

Фауна насекомых носит вполне индийский характер с примесью палеарктических видов; так, палеарктический род жувелиц *Carabus* проникает в Индокитае до Лаоса и встречается на Тайване вместе с двумя чисто палеарктическими бабочками: махаоном (*Papilio machaon*) и желтушкой (*Colias hyale*).

Папуасская подобласть включает в себя острова Сулавеси, Тимор и прилегающие к ним Новую Гвинею, Молуккские острова, архипелаг Бисмарка, а также сопредельные с ними острова. Флора подобласти характеризуется большим разнообразием, только на Новой Гвинее насчитывается 9 тыс. видов растений, из которых 90 % эндемики.

Фауна же отличается рядом специфических черт, прежде всего здесь необычайно высок процент эндемиков. Наблюдается тесная связь с малайской фауной: одни и те же виды, виды одних и тех же родов, близкие роды и т. д. Некоторые млекопитающие, такие как макаки, виверры, долгопяты, ящеры и др., сосредоточены в северной части подобласти — сумчатые и примитивные грызуны — в южной. И наконец, следует отметить подчиненную роль австралийских элементов фауны.

Наиболее типичная фауна подобласти представлена на Новой Гвинее. Из однопроходных семейства ехидновых (*Tachyglossidae*) встречаются все 4 вида: австралийская ехидна (*Tachyglossus aculeatus*), проехидна Бартони (*Zaglossus bartoni*), проехидна Брюйна (*Zaglossus bruijnii*) и проехидна Аттенборо (*Zaglossus attenboroughi*), причем род (*Zaglossus*) является эндемичным для Новой Гвинее, хотя окаменелости были найдены и в Австралии. Из хищных сумчатых встречаются эндемичные виды: бронзовая сумчатая куница (*Dasyurus spartacus*), новогвинейская сумчатая куница (*D. albopunctatus*). Были найдены окаменелости сумчатого волка (*Thylacinus cynocephalus*). Кенгуровые представлены общим с Австралией видом прыткого валлаби (*Macropus agilis*), населяющего открытые луга, и эндемичными видами древесных кенгуру: медвежий кенгуру (*Dendrolagus ursinus*), кенгуру Матчи (*D. matschiei*), кенгуру Дориа

(*D. dorianus*), кенгуру Гудфеллоу (*D. goodfellowi*), дингисо, или древесный валлаби (*D. mbaiso*), кустарниковый кенгуру Маклея (*Dorcopsulus macleayi*). Седой древесный кенгуру (*Dendrolagus inustus*) встречается в северных прибрежных районах Новой Гвинеи и соседних островах. Другие сумчатые, ведущие древесный образ жизни, тесно связаны с австралийскими и имеют свои эндемичные виды: кукусовые (*Phalangeridae*), перьехвостые кукусы (*Acrobatidae*), карликовые кукусы, или сумчатые сони (*Burramyidae*), сумчатые летяги (*Petauridae*) и кольцехвостые кукусы (*Pseudocheiridae*).

Из плацентарных млекопитающих обитают грызуны и семейства мышинных (*Muridae*), насчитывающие 29 родов, среди которых есть как общие с Австралией, так и эндемичные виды. Представители этого семейства, вероятно, попали на Новую Гвинею в два этапа: первая группа мигрировала в позднем миоцене или в раннем плиоцене, а вторая группа значительно позже. Большинство видов Новой Гвинеи образуют монофилетическую группу с некоторыми видами Молуккских островов, которые наиболее тесно связаны с австралийской группой и группы Сулавеси. Есть на Новой Гвинеи и летучие мыши, насчитывающие 29 родов из 6 семейств: крылановые (*Pteropodidae*), футлярохвостые (*Emballonuridae*), подковогубые (*Hipposideridae*), подковоносые (*Rhinolophidae*), гладконосые (*Vespertilionidae*) и бульдоговые (*Molossidae*).

Орнитофауна насчитывает более чем 79 семейств и около 730 видов, из которых 320 эндемичны. Субэндемично семейство казуаров (*Casuaridae*), разнообразны попугаи (46 видов) с эндемичным подсемейством дятловых попугаев (*Micropsittinae*), голуби (45 видов) с эндемичным подсемейством *Gourinae*, куда входят крупные виды венценосных голубей. Воробьинообразных насчитывается более 33 семейств, среди которых субэндемичное семейство шалашников (*Ptilonorhynchidae*) и эндемичное – райских птиц (*Paradiseidae*). Обитают здесь и сорные куры со своими эндемичными родами. Основным хищником Новой Гвинеи является новогвинейская гарпия (*Harpyopsis novaeguineae*).

Фауна рептилий на Новой Гвинее представлена тремя из четырех ныне живущих отрядов пресмыкающихся. Самые многочисленные чешуйчатые, насчитывающие 300 видов, относятся к палеотропической группе или индо-малайскому типу. Ящерицы представлены 200 видами, большинство из которых относится к семейству сцинковых (*Scincidae*), есть также гекконообразные (*Gekkota*), агамовые (*Agamidae*) и вараны. Змей описано около 100 видов. Черепахи почти поровну представлены пресноводными и морскими видами. Пресноводные виды относятся к эндемичному монотипическому семейству двухкоготных черепах

(*Carettochelyidae*) и более широко распространенному семейству змеиношеих черепах (*Chelidae*). Отряд крокодилы представлен 2 видами: широко распространенным гребнистым крокодилем (*Crocodylus porosus*), который встречается от Восточной Индии до Северной Австралии и эндемичным новогвинейским крокодилем (*Crocodylus novaeguineae*).

Амфибии на Новой Гвинее ограничены отрядом бесхвостых (*Anura*), насчитывающим более 320 видов. Из 6 известных семейств представители четырех — австралийские жабы (*Myobatrachidae*), квакши (*Hylidae*), настоящие лягушки (*Ranidae*) и узкороты (*Microhylidae*) — являются местными. Виды семейств веслоногих лягушек (*Rhacophoridae*) и жаб (*Bufo*) были завезены на остров в начале XX в.

Беспозвоночные здесь в большинстве случаев индо-малайского типа: это и дождевые черви, многие группы жуков, бабочек (735 видов), стрекоз и муравьев.

Фауна острова Сулавеси, с одной стороны, характеризуется крайней видовой бедностью и высокой оригинальностью, а с другой — пестрым смешением индо-малайских и австралийских элементов. Млекопитающих на Сулавеси всего 16 видов, большинство из которых эндемики: черная бесхвостая макака (*Macaca niger*), буйвол аноа (*Bubalus (Anoa) depressicornis*), 5 эндемичных видов белок, кабан бабируса (*Babirusa alfurus*) со спирально закрученными бивнями, оленек (*Tragulus*), чрезвычайно близкий к виду с острова Борнео, и долгопята (*Tarsius*). Австралийский элемент представлен 2 видами кукусов рода *Phalangista* и 2 лесными крысами австралийского типа.

Орнитофауна тоже очень бедна и состоит из 164 видов, из которых 94 вида и 12 родов эндемичны. Азиатский элемент орнитофауны представлен 24 видами, австралийский — 16; в частности на острове есть представители семейства медососов, щеткоязычных попугаев (лорикетов) и сорных кур. Индийский элемент острова представлен некоторыми формами вьюрков, сизоворонок и мухоловок, имеющих ближайших родственников в Гималаях и вполне чуждых малайской фауне.

Из беспозвоночных наиболее интересны бабочки, имеющие своеобразный внешний вид.

К Полинезийской, или Пацифической, области относят большое количество островов Тихого океана, кроме Новой Зеландии и острова Кармадек. В западном направлении область простирается до островов Палау, архипелага Бисмарка и Соломоновых островов, в восточном — до островов Пасхи и Сала-и-Гомес, в северном — до Гавайских островов, а в южном — до островов Норфолк и Лорд-Хау.

Все острова данной области можно подразделить на вулканические (высокие), коралловые (низкие), складчатых дуг (известняковые) и материковые. Поэтому растительность и условия обитания на них очень разнообразны. На вулканических островах, к которым относятся Фиджи, Самоа, острова Общества (Товарищества) и Маркизские, преобладает гористый рельеф. Берега обрывистые либо имеют вид песчаных пляжей, либо низменные и окаймлены мангровыми зарослями. Наветренные склоны островов благодаря пассатам, несущим влагу, покрыты густой тропической растительностью. Растительность подветренных склонов гораздо беднее и состоит лишь из зарослей кустарников или трав. Коралловые острова узкие и вытянуты в длину либо имеют вид атолла. Растительность здесь скудная — встречаются только кокосовые пальмы, панданусы и галофильные кустарники. Острова складчатых дуг имеют крутые берега, покрыты скалами и изрезаны крупными оврагами. Как правило, здесь развиваются густые древесно-кустарниковые заросли. Острова, материковые по происхождению, такие как Новая Каледония и Луайоте, представляют, по-видимому, фрагмент более обширной суши, простиравшейся до Новой Зеландии и изолированной, вероятно, с палеогена.

Фауна Полинезийской области имеет ярко выраженный иммиграционный характер и крайне дефектна. В направлении на восток четко прослеживается тенденция обеднения фауны. Это одно из доказательств расселения животных с Азии через водные преграды. Из млекопитающих встречаются рукокрылые — представители индийского рода *Pteropus* и *Emballonura*, палеарктического *Myotis*, а также тропиколитного длиннокрыла *Miniopterus* — и немногочисленные мелкие грызуны. Нелетающие наземные млекопитающие достигают только Соломоновых островов.

Основное ядро фауны позвоночных составляют птицы. Около 100 родов птиц Полинезийской области подразделяются на несколько групп. Не менее 35 из них эндемичны, 40 родов общие с малайскими, остальные близки или тождественны папуасским. Доминируют различные плодоядные голуби из подсемейства *Treroninae* и *Gourinae*. На острове Самоа живет *Didunculus* — единственный в подсемействе *Didunculinae* монотипичный род. Кроме этого, есть стрижи-саланганы, белоглазки, зимородки и небольшое количество других семейств. Присутствуют и представители очень широко распространенных родов — ласточек (*Hirundo*), сов (*Asio*), кукушек (*Cuculus*) и др. На Новой Каледонии обитает кагу (*Rhinochetes jubatus*), относящийся к эндемичному отряду *Rhinocheti*, близкому к южноамериканским солнечным цаплям. Совершенно своеобразны птицы Гавайских островов. Это прежде всего эндемичное семейство гавайских цветочниц (*Drepanididae*), представленное 22 видами — потомками американских пищух-медососов.

Нет здесь крокодилов и сухопутных черепах. Змеи представлены очень немногими группами. Так, на Фиджи обитает эндемичный аспид, а на Тонга и Самоа — небольшой удав рода *Candoia*. Местные эндемичные ящерицы нередки на Новой Каледонии, Фиджи, Тонга и др. Большинство из них относятся к гекконам и сцинкам. Лишь на Фиджи и Тонга встречается реликтовый эндемичный род игуан.

Квакши и лягушки достигают архипелага Бисмарка, а на островах Фиджи есть 2 вида эндемичных лягушек. Жабы обитают только на Гавайских островах.

Для беспозвоночных, обитающих на островах Океании, характерна та же тенденция: они богато представлены в западной части, но к востоку разнообразие их убывает. На острове Новая Каледония до 80 % беспозвоночных — эндемики. Жуки на 30—75 % эндемичны, и среди них много нелетающих форм. Интересно здесь полное отсутствие бронзовок, которых совершенно нет и на островах Новой Зеландии, хотя они очень распространены в Папуасской и Австралийской областях. Наряду с этим здесь известно почти два десятка семейств жуков, отсутствующих на Новой Зеландии. Среди муравьев более половины видов и 2 рода эндемичны. Палочники (*Phasmatodea*) представлены 15 родами, из которых эндемичны 6. Довольно много сверчков (45 видов) и кузнечиков (15 видов), а саранчовые представлены довольно бедно — всего 8 видов. Дневные бабочки крайне многочисленны (из рода *Papilio* — 3 вида, в том числе 2 эндемичных).

Энтомофауна Гавайских островов прошла длительную (по крайней мере с палеогена) автохтонную эволюцию, в ходе которой здесь сформировались многие таксоны высокого ранга, поэтому ее иногда выделяют в особый хорон высшего порядка. Жуки представлены примерно 1200 видами, которые относятся к 250 родам из 42 семейств, среди которых эндемично близкое к долгоносикам семейство *Proterhinidae*. Оно включает один-единственный род *Proterhinus* и 130 видов. Жужелиц известно около 200 видов, в большинстве эндемичных. Среди дровосеков примечателен род *Plagithmysus*, состоящий из 60 видов, по-видимому, произошедших в результате интенсивной адаптивной радиации от одного общего предка, имеющего американское происхождение. Богаты эндемиками также блестянки (*Nitidulidae*), насчитывающие более 10 эндемичных родов и более 130 видов, среди которых есть нелетающие. Среди долгоносиков (*Curculionidae*) указано 137 видов, в том числе 131 эндемичных. Своеобразные эндемики есть в семействах *Elateridae*, *Eucnemidae*, *Colydiidae*, *Cisidae*. Карапузики представлены 31 эндемичным видом из одного рода *Aeletes*. Чешуекрылых известно около 800 видов, причем дневных бабо-

чек очень мало. Среди совок (*Noctuidae*) на долю эндемиков приходится 2/3 видов, еще больше эндемиков среди пядениц (*Geometridae*) и листоверток (*Tortricidea*), которые составляют около четверти всей фауны. Двукрылые представлены 26 семействами, 2 из которых (*Chironomidae* и *Drosophilidae*) очень богаты эндемиками. Прямокрылые представлены эндемичной трибой сверчков *Prognathogryllini* (3 рода, более 10 видов) и немногими кузнечиками и саранчовыми.

Моллюски Гавайских островов чаще всего принадлежат к семейству *Achatinellidae* с огромным количеством эндемичных видов и еще большим — географических рас, строго локализованных по отдельным горным хребтам и долинам.

ЦАРСТВО АРКТОГЕЯ

Арктогея, или Голарктическое царство, занимает территорию, охватывающую всю северную внетропическую часть земного шара — Европу, Северную Африку, большую часть Азии и Северную Америку. Сюда же относятся все острова полярного бассейна, Азорские, Мадейра, Зеленого Мыса, а также Японские, кроме самого южного из них. Южная граница царства соответствует границе, разделяющей пояса умеренного и жаркого климатов, т. е. совпадает с северными границами Палеогейи и Неогейи.

Ландшафты Арктогеи разнообразны. Вдоль северных побережий Евразии и Северной Америки протянулась зона тундры, на юге она сменяется зоной тайги, или хвойных лесов, а еще южнее расположены зоны лиственных лесов, степей и пустынь. В пределах Арктогеи расположены грандиозные горные системы с вертикальной зональностью климатов и растительности.

Фауна Арктогеи исторически связана с суперконтинентом Лавразией, однако, несмотря на большой размер территории, видовой состав сравнительно беден и содержит мало эндемичных групп. Это объясняется тем, что значительная часть территории лежит в высоких широтах с малопривлекательными для жизни условиями, а также относительной молодостью фауны, которая формировалась под действием оледенений. Сходство фауны северной части царства на двух материках обусловлено неоднократными и длительными контактами, т. е. существованием в плиоцене и четвертичном периоде сухопутных мостов (Североатлантического и Берингийского) между континентами. По этим мостам шли интенсивные миграции животных: лось, благородный олень, бурый медведь расселились из Ев-

разии в Северную Америку, а в обратном направлении – северный олень, овцебык и др. Многие формы представлены на обоих континентах близкими видами или подвидами (зайцы, лисицы, лоси, куницы, росомахи, бурундуки, сурки), много викарирующих видов (норка европейская и норка американская, европейский и американский соболь, европейский и американский бобр, бурый европейский и американский бурый медведь). К югу фауна царства (вне пустынь и высокогорий) становится богаче благодаря проникновению на его территорию многих животных из Палеогеи (агамы, настоящие ящерицы и др.) и Неогеи (опоссумы и др.), а также наличие убежищ (рефугиумов), где во времена оледенения сохранились представители местной третичной фауны (например, выхухоль) и некоторые древние формы (панцирные шуки, лопатоносы, хвостатые земноводные).

Млекопитающие наряду с широко распространенными семействами представлены 7 эндемичными: выхухоли (*Desmanidae*); бобры (*Castoridae*); тушканчики (*Dipodidae*); селевинии (*Seleviniidae*); пишухи, или сеноставки (*Lagomyidae*); аплодонтовые, или горные, бобры (*Aplodontidae*); вилороги (*Antilocapridae*). К субэндемичным семействам относятся кроты (*Talpidae*), гоферовые (*Geomyidae*) и мешотчатопрыгуновые (*Heteromyidae*), входящие в пределы Индо-Малайской и Неотропической областей.

Орнитофауна представлена 1 эндемичным отрядом гагар (*Gaviae*, или *Gaviiformes*) и 4 эндемичными семействами – чистики (*Alcidae*), тетеревиные (*Tetraonidae*), крапивниковые синицы (*Chamaeidae*) и завирушки (*Prunellidae*). Эндемичных же родов немало – это сорока, турухтан, подорожник, пуночка и др.

В фауне рептилий насчитывается только одно эндемичное семейство ядозубов (*Helodermatidae*), число же эндемичных родов довольно велико.

Амфибии представлены 7 эндемичными семействами, которые относятся к хвостатым: углозубы (*Hynobiidae*), скрытожаберные гигантские саламандры (*Cryptobranchidae*), амбистомы (*Ambystomatidae*), саламандры (*Salamandridae*), амфиумы (*Amphiumidae*), протеи (*Proteidae*) и сиреновые (*Sirenidae*). Среди бесхвостых эндемиков высокого ранга нет.

Пресноводные рыбы уступают по разнообразию тропическим, но включают 18 эндемичных семейств: осетровых (*Acipenseridae*), веслоносов (*Polyodontidae*), панцирных шук (*Lepidosteidae*), ильных рыб (*Amiidae*), лососевых (*Salmonidae*), сиговых (*Coregonidae*), хариусов (*Thymallidae*), чукучановых (*Catostomidae*), умбровых (*Umbridae*), даллий (*Dallidae*), щук (*Esocidae*), пещерных рыб (*Amblyopsidae*), перкопсид (*Percopsidae*), афредодерусов (*Aphredoderidae*), ушастых окуней (*Centrarchidae*), окуне-

вых (*Pescidae*), байкальских голомянок (*Comephoridae*) и широколобок (*Cottocomephoridae*).

Беспозвоночные Арктогеи далеко не так разнообразны и красочны, как в тропиках. Мало тут и эндемиков высокого ранга, но те, которые есть, принадлежат к живым ископаемым. Это эндемичный отряд гриллоблаттид (таракано-сверчки) (*Grylloblattidae*), встречающийся в Северной Америке, Японии и Российском Приморье. Примитивные стрекозы из реликтового семейства *Epiophlebiidae*, прямокрылые из почти вымершего семейства *Haglidae*, реликтовые семейства жуков — *Amphizoidea*, *Sphaeritidae* и *Cephaloidea*. Из двукрылых эндемичны 5 семейств, почти эндемичны верблюдки (отряд *Rhaphidioptera*). Из эндемичных или почти эндемичных следует назвать виды бабочек аполлонов (*Parnassius*) и желтушек (*Collas*), жукелиц (*Carabus*), шмелей рода *Cullumanobombus*. Встречаются также некоторые эндемичные пауки и речные раки семейства *Astacidae*.

В целом для фауны Арктогеи характерно отсутствие тропических групп, а если они и представлены, то лишь единичными видами широко распространенных родов.

Царство Арктогея состоит из Неарктического и подцарств Палеарктического, расположенных в Восточном и Западном полушариях соответственно.

Неарктическое подцарство

Географически Неарктическое подцарство охватывает большую территорию материковой части Северной Америки, лежащую к северу от тропика; острова Алеутские и Ванкувер — в Тихом океане; острова Ньюфаундленд, Гренландия и Бермудские — в Атлантике. Южная граница Неарктического подцарства является одновременно северной границей Неогена.

Рельеф Северной Америки сложный. Западную часть материка от Аляски до Панамского перешейка занимает меридиональная горная система Кордильеры. На востоке — горы Аппалачи, к северо-западу от них находится котловина Великих озер (Верхнее, Мичиган, Гурон, Эри и Онтарио), а северо-восточнее — полуостров Лабрадор с невысоким плоскогорьем. Большие пространства на севере, востоке и юге материка заняты равнинами и поймами рек, среди которых самая крупная — Миссисипи. Значительные пространства занимают горные хребты с присущей им поясной зональностью, во многом аналогичной широтной зональности. На севере Неарктики расположены крупный остров Гренландия, в основ-

ном покрытый ледниками, и система более мелких островов — Элсмир, Баффинова Земля и др. В связи с большой протяженностью материка с севера на юг на нем встречаются все типы климатов, кроме тропического. Климат тихоокеанского побережья мягче, чем атлантического.

В целом Неарктическая биота имеет древнее автохтонное ядро, сложившееся в основном в районе рек Соноры и Миссисипи, а также значительный элемент неотропического происхождения, который наиболее хорошо выражен в южных частях Неарктики. Для севера Неарктики (Канадской области), как было указано выше, характерна значительная общность с палеарктической биотой.

По характеру растительности в пределах царства выделяются зоны тундры, тайги, широколиственных лесов, прерий. Северная часть материка занята преимущественно темнохвойными лесами; средняя — смешанными и широколиственными; южная — обширными открытыми пространствами — прериями, занятыми степной растительностью. На западных склонах Сьерра-Невады и в Калифорнии вдоль тихоокеанского побережья простираются субтропические хвойно-широколиственные леса. Мексиканское нагорье и прилежащие районы к северу от него занимают субтропические пустыни с множеством кактусов.

Флора подцарства имеет много общих родов и семейств как с Палеарктикой, так и с Неогеей, однако содержит 8 эндемичных семейств. Это *Gyrothiraceae* из печеночников, близкое к лютиковым *Hydrastidaceae*, известное по пробковому дереву семейство *Leitneriaceae*, близкое к буковым *Simonsiaceae* и др.

Наиболее разнообразная фауна подцарства сосредоточена в южных районах, где образует сложный переход к неотропической фауне. К северу это разнообразие постепенно уменьшается, и фауна становится сходной с фауной северной Палеарктики.

Млекопитающие представлены 2 эндемичными и большим количеством широко распространенных семейств. Эндемично древнейшее из грызунов монотипическое семейство аплодонтовых (*Aplodontidae*) с представителем *Aplodontia rufa*, ведущим подземный образ жизни в западных областях Неарктики. В прериях этой же части подцарства обитает второе эндемичное монотипическое семейство вилорогов (*Antilocapridae*) из копытных.

Субэндемично семейство гоферовых (*Geomyidae*), насчитывающее около 40 видов, из которых лишь немногие заходят в Неогейю.

Из сумчатых присутствует американский опоссум (*Didelphis marsupialis*), проникающий из Неотропиков до Южной Канады. Насекомоядные очень своеобразны. Это многочисленные кротовые из родов, не встречающихся в Евразии и Северной Африке: *Scapanus*, *Scalopus*, *Neurotrichus* и др.

В южных областях подцарства сосредоточено основное разнообразие (65 видов) семейства мешотчатопрыгуновых (*Heteromyidae*), содержащее ряд эндемичных родов (*Perognatus*, *Micridipodops*, *Dipodomys*). Беличьи представлены эндемичными луговыми собачками (*Cynomys*), эндемичными родами антилоповых сусликов (*Ammospermophilus*) и бурундуковых белок (*Tamiasciurus*). Летяги — эндемичным родом *Glaucomys*. Немало эндемиков и среди мышевок, хомяковых, полевковых. Для Неарктики характерно отсутствие семейства мышинных (*Muridae*), компенсируемое обилием и разнообразием хомяковых (*Cricetidae*). Некоторые из них приобретают конвергентное сходство с мышами, например белоногие хомячки или олени мыши *Peromyscus*.

Хищники, кроме волка и лисицы, населяющих и Евразию, имеют своих представителей из семейства собачьих. Это эндемичный рыжий волк (*Canis lupus rufus*), американские карликовые лисицы (из них *Vulpes macrotis* отличается огромными ушами) и эндемичный род серых лисиц (*Urocyon*), ведущих полудревесный образ жизни. Медведи представлены крупным бурым медведем (гризли) и барибалом (*Euarctos americanus*), близким гималайскому. Из енотов типичен полоскун, акклиматизированный и в Евразии. Из куньих эндемичны американский барсук (*Taxidea*) и скунсы, или вонючки (*Mephitis*).

В орнитофауне Неарктики очень много птиц, общих с Палеарктикой, но есть и свои эндемики. Эндемично монотипическое семейство крапивниковых синиц (*Chamaeidae*), обитающих в Сонорской области, субэндемичны индейковые (*Meleagrididae*), родоначальники домашних индеек. Овсянковые представлены рядом эндемичных родов, среди гусей эндемичны американский лебедь, канадская казарка, очень красивая каролинская утка, заменяющая здесь мандаринку и относящаяся к тому же роду *Aix*. Эндемичны американские кукушки (*Coccyzus*, *Geococcyus*), сами насиживающие яйца, в отличие от европейских. Среди дневных хищников, с одной стороны, встречаются палеарктические роды и виды — беркут, ястреб-перепелятник, кречет, а с другой — эндемичные: белоголовый орлан (*Haliaeetus leucocephalus*), коршун-слизнеед (*Rosthramus sociabilis*) и вилхвостый коршун (*Elanoides forficatus*). Вместо стервятников в Северной Америке распространены грифы-индейки (*Cathartes*), а на юго-западе — даже калифорнийский кондор (*Gymnogyps californianus*). На крайнем юге Сонорской области к неарктической орнитофауне присоединяются экзотические колибри и попугаи.

Фауна рептилий отличается полным отсутствием настоящих ящериц и гадюковых змей. Эндемичны 2 семейства: ядозубов (*Helodermatidae*), включающих 2 вида единственных в мире ящериц, обладающих насто-

ящими ядовитыми железами; безногих ящериц (*Anniellidae*). Место агам здесь занимают игуановые — анолисы (*Anolis*) и фринозомы (*Phrynosoma*). Амфисбены, которых много в Южной Америке, также имеют своего представителя — пятнистую двуходку, обитающую в гнездах муравьев и термитов. Среди змей подавляющее большинство относится к американским семействам и родам. Это щитомордники (*Ancistrodon*) и гремучие змеи (*Sistrurus* и *Crotalus*) из ямкоголовых. Аспидовых мало, причем кобры вообще отсутствуют. На юг подцарства проникают небольшие удавы (калифорнийский, резиновая змея). Ужеобразные имеют ряд эндемичных родов. Из черепах встречаются представители семейств каймановых (*Chelydridae*) и иловых (*Kinosternidae*). Из сухопутных обитает гоферова черепаха (*Gopherus polyphemus*) из монотипического рода. Трехкоготные черепахи представлены 3 видами рода *Trionyx*. В бассейне Миссисипи живет аллигатор (*Alligator mississippiensis*), близкий к китайскому виду.

В составе класса амфибий хвостатых значительно больше, чем в других частях Северного полушария. Это скрытожаберники, амбистомы (28 видов), сиреновые (3 эндемичных вида), протеи, саламандры и, наконец, эндемичное семейство амфиум. Большинство групп хвостатых демонстрируют связи с Палеарктикой. Из бесхвостых земноводных в Неарктику из Неогей заходят узкоротые лягушки, есть представители чесночниц, жаб, квакш и настоящих лягушек, среди которых лягушка-бык достигает больших размеров (до 20 см в длину). Среди бесхвостых совершенно необычны хвостатые лягушки аскафусы — *Ascaphus truei* и *A. montanus*, относящиеся к эндемичному семейству хвостатых лягушек (*Ascaphidae*), родственных новозеландским гладконогим, или лиопельмидам.

Ихтиофауна Неарктики включает целый ряд древних форм. Это субэндемичный отряд панцирничкообразных (*Lepidosteiformes*) с единственным семейством каймановых рыб, или панцирников, известных с мелового периода, который встречается также в северных областях Неогей. Самое примитивное семейство среди ганоидных рыб — ильные рыбы (*Amiidae*) с эндемичным родом и видом *Amia calva*. Осетровые, населяющие воды Северного полушария, представлены осетрами (атлантическими, тупорылыми, озерными, белыми) и американскими лопатоносами (*Scaphirhynchus*) — близкими родичами аральских лопатоносов Палеарктики. Субэндемично семейство веслоносых (*Polyodontidae*), представленное эндемичным родом *Polyodon* в бассейне реки Миссисипи, а другой род *Psephurus* известен в Восточной Азии. Эндемичны семейства афредодер (*Aphredoderidae*) — обитателей бассейнов Великих озер и Миссисипи; слепоглазковых (*Amblyopsidae*), включающих 3 рода и 5 видов, лишенных зрения, живущих в подземных водах карстовых пещер; перкопсовых

(*Percopsidae*). Из настоящих костистых рыб отряда карпообразных есть чукучаны (*Catostomidae*) — 18 родов и 84 вида, представленные своими родами на северо-востоке Сибири и в Китае. На крайнем севере Неварктики живет даллия (*Dallia*), которую можно встретить и на северо-востоке Азии, однако отсутствуют карповые.

Фауна беспозвоночных также демонстрирует связи с фаунами Палеарктики и Неогей, которые проявляются в северной и южной частях Неварктики соответственно.

Многочисленные двухстворчатые моллюски подсемейства *Lampsilinae* из семейства унионид (*Unionidae*), включающие более 20 родов и около 600 видов, распространены на западе Неварктики и немного заходят в Неотропики.

Среди насекомых есть роды, общие с Палеарктикой. Практически отсутствуют многие таксоны, свойственные тропическим хоронам, но некоторые проникают на крайний юг подцарства. Среди них термиты, имеющие общие с Палеарктикой роды, насекомые отряда палочников, или привиденьевых (*Phasmoptera*), представители которых имеют в основном неотропическое происхождение и достигают эндемизма в ранге рода (*Timema*). Ручейники образуют в Неварктике эндемичное семейство улитчатых ручейников (*Helicopsychidae*), чьи домики сходны по форме с раковинами брюхоногих моллюсков. В составе фауны жуков (рогачей, пластинчатоусых и др.) много общих родов с их фауной Неотропиков. С палеарктическими жесткокрылыми родственные связи проявляются слабее. Напротив, в фауне чешуекрылых Неварктики преобладают роды, широко распространенные в Восточной Палеарктике — Сибири и на Дальнем Востоке России.

Фаунистическое деление Неварктики впервые было произведено Уоллесом на четыре области, мы же выделяем только *Канадскую* и *Сонорскую*.

Канадская область включает в себя север материка, ее южная граница проходит примерно по 50° с. ш. Основными ландшафтными зонами области являются тундра и тайга, испытавшие на себе четвертичное оледенение. Тундра Северной Америки чрезвычайно сходна с тундрой Евразии. Тайга при общем сходстве с евроазиатской отличается большей примесью лиственных пород и по видовому разнообразию растений превосходит тайгу Евразии.

Фауна запада и востока Канадской области имеет определенные отличия, что позволяет разделить ее на Аляскинскую и Лабрадорскую подобласти (или провинции). Гренландия также выделяется в особую провинцию. Фауна ее очень бедна, так как вся внутренняя часть острова покрыта сплошным ледяным щитом. Именно в Канадской области осо-

бенно проявляется фаунистическое сходство Неарктики с Палеарктикой, главным образом за счет циркумполярных и циркумбореальных видов. К ним относятся белый медведь, заяц-беляк, северный олень (карибу), белая и тундряная куропатки, полярная сова и т. д. Однако к югу сходство убывает, и уже в тайге здесь встречаются викарирующие виды и не свойственные Палеарктике формы.

Лемминги, столь характерные для тундры Евразии, представлены здесь 2 эндемичными видами, есть и лемминговая мышь рода *Synaptomys*, устраивающая массу сложных нор.

В тайге из копытных встречается лось, из тундры заходит северный олень, а из более южных лесов — белохвостый олень и вапити (подвид палеарктического марала). В горах запада области на скалистых участках обитают снежные бараны (*Ovis canadensis*) и снежные козы (*Oreamnos americanus*). Пока сохранился здесь лесной бизон (*Bison bison atabascae*), отличающийся от типичной формы из прерий крупными размерами и длинными рогами. Из хищных млекопитающих характерны медведи (гризли и барибал), рысь, пума, енот-полоскун и американская куница (*Martes americana*).

Среди грызунов Канадской области примечательны эндемичный род летяг *Glaucomys* и лесной сурок (*Marmota monax*), белки и бурундуковые белки *Tamiasciurus*, бурундуки (*Tamias striatus*), канадский бобр. Широко распространена обыкновенная ондатра (*Ondatra zibethica*), акклиматизированная во многих районах Евразии как ценный пушной зверь. Поркупин (*Erethizon dorsatum*), единственный в Северной Америке вид южноамериканского семейства древеснодикообразовых, заселяет лесные районы от Аляски до Мексики.

Фауна птиц Канадской области представлена сугубо американскими группами и видами, обитателями хвойных и смешанных лесов. Это древесницы, или американские славки *Dendroica* и *Seturus*, голубая сойка, тиранны, а также 2 вида колибри — рубиногорлая (*Archilochus colubris*) и огненная (*Selasphorus rufus*), улетающие зимой на юг.

Как и в других странах с холодным климатом, в Канадской области слабо представлены рептилии и амфибии. Здесь есть несколько видов пресмыкающихся, саламандра и несколько видов лягушек, из которых наиболее интересна *Rana sylvatica*, имеющая близкие палеарктические виды лесных лягушек.

Пресноводные рыбы в основном относятся к циркумполярным формам с преобладанием лососевых. Однако в водоемах большей части Канады живет лососе-окунь *Percopsis* из эндемичного семейства перкопсовых, очень разнообразны чукучаны, среди которых немало эндемиков.

К арктической территории приурочена рыба даллия, способная оживать после нескольких недель заморозки.

Энтомофауна бедна и однообразна, включает в себя много общих или викарирующих видов с Палеарктикой. Это двукрылые, ногохвостки, веснянки. В тундре и лесотундре встречаются дендрофильные насекомые, связанные в основном с хвойными породами. К югу число насекомых возрастает, особенно среди фитофагов.

Сонорская область располагается к югу от Канадской области, в рельефе чередуются массивные горные хребты (до 1000–1200 м) и низменности. Фауна в зоогеографическом отношении составляет единое целое и резко отличается от Канадской. Тем не менее отдельные территории Сонорской области имеют свои индивидуальные черты, что позволяет разделить ее на 3 подобласти: Калифорнийскую, Скалистых гор, или Центральную, и Восточную, или Атлантическую.

Калифорнийской подобласть. Площадь Калифорнийской подобласти небольшая. Она включает полосу тихоокеанского побережья примерно от острова Ванкувер на севере до границы с Мексикой на юге. Ей свойственен средиземноморский климат с мягкой зимой и сухим солнечным летом. Растительность здесь своеобразна. В целом она ксерофитна, на юге хвойно-широколиственные леса (с примесью вечнозеленых лиственных пород) носят субтропический характер. До сих пор сохранились реликтовые секвойи, а также тсуги, псевдотсуги и туи. Обычны различные виды сосен, заросли колючих кустарников (чапараль). В пустынях изобилие кактусов — от плоских опунций до толстых кактусов-бочонков и столбовидных сагуаро.

Фауна данной подобласти слагается из животных разного происхождения: палеарктических, распространяющихся с севера, и неотропических — с юга. Из млекопитающих в подобласти обитают эндемичные аплодонтовые с одним видом — горным бобротом (*Aplodontia rufa*). Этот близкий к беличьим грызун живет в густых лесах, роет сложные подземные ходы, хорошо плавает, питается преимущественно папоротниками. Здесь же, в верхних поясах гор, обитает единственная в Северной Америке пищуха *Ochotona princeps* из субэндемичного семейства сеноставковых. На севере подобласти встречаются примитивные кроты: крот-звездонос (*Condylura cristata*) — обитатель влажных лесов и лугов, имеющий на рыльце 22 мягких мясистых подвижных голых луча; оригинальный скапанус (*Skapanus townsendi*) и самый мелкий из американских кротовых — землеройкокрот (*Neurotrichus gibbsi*). Из хищников в подобласть заходит с юга енот-какомицли (*Bassariscus*), только здесь встречается серая лиси-

ца (*Urocyon littoralis*), а пума вообще обычна как в горах, так и на равнине. Среди грызунов выделяются олени мыши (*Peromyscus*) из хомячковых.

В подобласти много эндемиков среди птиц. Это крупный калифорнийский гриф, или кондор (*Gymnogyps californianus*), калифорнийская перепелка (*Lophotryx californicus*), земляная кукушка (*Geococcyx*), проводящая жизнь на земле и питающаяся ящерицами, мышевидными грызунами и насекомыми, спящий козодой (*Phalaenoptilus*), впадающий зимой в оцепенение, некоторые колибри и др. Здесь обитает своеобразная эндемичная крапивниковая синица (*Chamaea fasciata*), выделяемая ранее в особое монотипическое семейство *Chamaeidae*, а теперь отнесенная в семейство тимелиевых (*Timaliidae*).

Из рептилий можно отметить мелких удавов (*Lichanura*), резиновую змею (*Charina bottae*) и гремучих змей (рогатого и зеленого гремучников). Здесь распространены 3 вида безногих ящериц из эндемичного семейства *Anniellidae*, имеющие тонкое червеобразное тело, причем третий вид — *Anniella stebbinsi* — был описан только в 2013 г.

Из амфибий в подобласти обитают амбистомы *Dicamptodon* и *Rhyacotriton*, западноамериканские тритоны *Taricha*, саламандры *Ensatina* и червеобразные саламандры *Batrachoseps*, замечательная хвостатая лягушка (*Ascaphus truei*).

Подобласть Скалистых гор географически занимает центральное место в области. Осадков выпадает менее 100 мм в год, зимние температуры выше 0 °С. Основные ландшафты — прерии, горы и расположенные меридионально пустыни с растительностью, представленной крупными кактусами, идрией, креозотовыми кустами, юккой и др. Горные леса представлены различными соснами и дубами.

Из копытных в прериях обитает бизон, систематический викариат европейского зубра. Эндемичен вилорог (*Antilocapra americana*) из монотипического семейства, выделяющийся среди других копытных уникальной особенностью: вильчатые рога в виде чехла сидят на костном основании как у полорогих, но ежегодно сбрасываются и отрастают вновь, как у оленей. Эндемичны луговые собачки (*Synomus*) и суслики (*Citellus*), кенгуровые крысы (*Dipodomys*) и похожие на азиатских песчанок перогнаты (*Perognathus*). Из хищников встречаются похожие на азиатских шакалов койоты (*Canis latrans*).

Из птиц следует отметить луговых трупиалов (*Sturnella*) из одноименного семейства и лугового тетерева (*Tympanuchus americanus*), дорожно-го бегуна (*Geococcyx*) из наземных кукушек. Из хищных птиц — каракара, или каранчо (*Polyborus plancus*), относящийся к обособленной группе соколов, схожий по образу жизни и облику с грифами.

Из рептилий в прериях юга обитает знаменитая ящерица ядозуб (*Heloderma*). В пустынных районах наиболее примечательно семейство игуан с эндемичными или почти эндемичными родами. Среди них пустынная игуана (*Diplozaurus dorsalis*), ошейниковая ящерица (*Crotaphitus collaris*), чаквелла (*Sauromalus obesus*), различные рогатые жабовидные ящерицы (*Phrynosoma*), похожие на азиатских агам, и др.

В альпийской зоне Скалистых гор живут снежная коза, снежный баран, пищухи, из птиц — трехпалый дятел и кукушка. Типичны грифы-индейки (*Cathartes*), гнездящиеся на скалах, в пещерах и кормящиеся падалью.

К Атлантической, или Восточной, подобласти относится восточная часть материка Северной Америки от атлантического побережья приблизительно до меридиана 95°. Она занимает котловину Великих озер, хребты Аппалачей, Великие Равнины, район стока речного бассейна низменности в Мексиканский залив и полуостров Флориду. Ландшафты подобласти образованы широколиственными лесами (на юге субтропическими), прериями, горными лесами, состоящими из хвойных пород, а в настоящее время и плантациями хлопчатника, а также посевами сельскохозяйственных культур. Фауна богата и разнообразна, причем в ней преобладают специфические сонорские черты.

Из млекопитающих здесь обитает белохвостый виргинский олень (*Odocoileus virginianus*), ряд южных подвидов которого относится к исчезающим животным. Свиньи представлены ошейниковыми пекари (*Tayassu tajacu*). Из хищников встречаются пума, скунсы, черный медведь, а на крайнем юге — южноамериканские кошки: ягуар, оцелот и ягуарунди. В лесах живет куница-рыболов, или пекан (*Martes pennanti*). Среди грызунов выделяются восточные гоферы, эндемичны флоридская ондатра (*Neofiber alleni*), золотистые хомячки (*Ochrotomys*), ведущие древесный образ жизни, своеобразная хлопковая крыса (*Sigmodon hispidus*) и многие другие. Обычен американский опоссум (*Didelphis marsupialis*), южная летяга (*Glaucomys*). Совершенным экзотом выглядит девятипоясный броненосец (*Dasybus novemcinctus*), расселяющийся из Южной Америки.

Среди птиц не менее 32 видов являются эндемиками. Характерны каролинская утка, лесной ибис, дикая индейка, обитающая в лесистых районах, когда-то широко распространенный вилохвостый коршун. Здесь же водился странствующий голубь, уничтоженный человеком. Воробьиные птицы представлены многочисленными кардиналами (*Cardinalis virginianus*), отличающимися ярко-красным оперением и хохолком на голове, трупиалами (балтиморская иволга (*Icterus galbula*)), великолепным певцом долихониксом, или рисовкой (*Dolichonyx*), и другими видами, не уступающими по красоте южноамериканским птицам. С водоемами свя-

заны обыкновенный фламинго, бурые пеликаны и даже змеешейки-анхинги (*Anhinga anhinga*).

Из рептилий следует отметить аллигатора *Alligator mississippiensis*, достигающего в длину 5 м. В подобласти обитают самые крупные черепахи Северной Америки — каймановые (*Chelydrida*), а также замыкающиеся черепахи (*Kinosternon*). Из змей распространены коралловые аспиды (*Micrurus fulvius*) и водяные щитомордники (*Ancistrodon piscivorus*), питающиеся рыбой, лягушками и ящерицами, на долю которых приходится 95 % всех змеиных укусов. Встречаются подвязочная змея (*Lamnophis sauritus*), ужи (*Natrix*), желтогубые змеи (*Storeria*) и др. Из игуановых на юге встречается красноротый анолис (*Anolis carolinensis*). На юго-востоке подобласти и в северной части полуострова Флорида живет флоридская двуходка (*Rhineura floridana*) из особого подотряда двуходок, обитающего также в тропиках Южной Америки и Африки.

Амфибии представлены аллеганским скрытожаберником (*Cryptobranchys alleghaniensis*), близким к японской гигантской саламандре из семейства скрытожаберников (*Cryptobranchidae*); амбистомами, широко известными по их личинкам-аксолотлям, которых часто держат в аквариумах; эндемичными сиреновыми *Siren* и *Pseudobranchys* с зачаточными передними ногами; эндемичными амфиумами (*Amphiuma means*), метровыми хвостатыми амфибиями с конечностями длиной 2–3 см. Из бесхвостых амфибий стоит упомянуть громадную лягушку-быка (*Lithobates catesbeianus*), поедающую насекомых, моллюсков, других земноводных и даже рыб, а также птенцов.

Среди пресноводных рыб оригинальны осетровые, ильные рыбы и панцирники, но особенно многочисленны и разнообразны карпозубые. Эндемичны афредодеры, виды ушастых окуней, сакраментский окунь (*Archoplites*).

Среди насекомых много эндемиков высокого ранга. Это и подсемейство долгоносиков *Ithycerinae*, такие роды жукелиц, как *Sphaeroderes*, *Evarthrus*, *Abacidus* и ряд других, карапузики *Chelyoxenus* (единственный вид, живущий в норах черепах) и многие другие. Обитают здесь и голарктические неморальные виды с разрывами ареалов, такие как рогачи *Lucanus*, пластинчатоусые *Osmoderma*. Немало здесь и видов с неотропическими ареалами: жуки пассалиды, брентиды, бабочки павлиноглазки. Однако в последнее время состав фауны, особенно в широколиственных лесах, подвергся искусственной «европеизации» за счет случайно завезенных насекомых-вредителей, а затем уже специально для борьбы с ними — энтомофагов.

Палеарктическое подцарство, или Палеарктика

Палеарктика включает почти весь материк Евразию, за исключением юга Аравийского полуострова, полуостровов Индостан и Индокитай; Северную Африку к югу примерно до тропика Рака, а также ряд архипелагов и островов Атлантического (острова Зеленого Мыса, Канарские, Азорские, Исландия) и Тихого (Командорские, Курильские и Японские) океанов. На юге Палеарктика имеет широкий континентальный контакт с Палеогеей, а на северо-западе и северо-востоке – островные контакты с Неарктикой.

Из-за огромной территории природные условия Палеарктики достаточно разнообразны. Это связано с большой неоднородностью климатических условий в разных частях Палеарктики, а также с зональностью и секторностью в распределении растительности. С севера на юг простираются зоны тундры, тайги, смешанных, широколиственных лесов, лесостепей, степей, субтропических лесных и жестколиственных формаций, полупустынь и пустынь.

Флора и фауна Палеарктики, как и Неарктики, характеризуются молодостью по сравнению с другими рассмотренными царствами биогеографических царств, за исключением Неарктики. Большую роль в обновлении современной биоты подцарства, как и Голарктики в целом, сыграли мощные оледенения, происходившие в четвертичном периоде кайнозоя и закончившиеся сравнительно недавно.

Флора подцарства отличается от неарктической наличием почти 20 эндемичных семейств, представители которых произрастают главным образом на юго-востоке Палеарктики. К ним относятся реликтовые монотипические семейства некогда обширной группы растений гинкговых (*Ginkgoaceae*) и сциадопитиевых (*Sciadopityaceae*). Эндемизм на видовом и родовом уровне выражен в Палеарктике повсеместно. В горных регионах, особенно южной части, он достигает 50 %. В сравнительно бедной во флористическом отношении северо-восточной части (в Восточной Сибири) есть свои эндемичные роды из семейства крестоцветных (*Gorodkovia*, *Borodinia*, *Redowskia*).

Фауне Палеарктики свойственно множество филогенетически молодых групп, обладающих сухо- и холодоустойчивостью, возникших в результате похолодания и аридизации, происходившими с конца третичного периода. Однако, несмотря на значительную обедненность, в составе фауны присутствуют и реликтовые виды.

Среди млекопитающих Палеарктики есть 2 эндемичных семейства – выхухолы (*Desmanidae*) и селевинии, или сони боялычные (*Seleviniidae*) (сейчас иногда выделяют как подсемейство в семействе сонь), а также одно субэндемичное семейство – тушканчики (*Dipodidae*). Много эндемичных родов: серна (*Rupicapra*), косуля (*Capreolus*), верблюд (*Camelus*), хомяк (*Cricetus*) и др. Хищные немногочисленны и представлены в основном собачьими (волк, лисица), кошачьими (дикие виды кошек), куньими (лесная и каменная куницы, горностаи и др.), медвежьими (бурый медведь, белый медведь). Гиены и виверры заходят лишь в южные районы подцарства. В Палеарктике отсутствуют хоботные, носороги, жирафы, человекообразные обезьяны и некоторые другие группы, свойственные соседним фаунам.

В составе рифитофауны насчитывается 53 семейства, из которых одно – завирушки – эндемичное, представлено 2 родами и 12 видами. В других семействах эндемизм, как правило, не превышает уровня родового ранга: сорока (*Pica*), саксаульная сойка (*Podoces*) и др.

Несколько семейств являются голарктическими: чистиковые, тетеревиные, свиристелевые, синицевые, корольковые. Многие из семейств, представленных в Палеарктике, имеют ориентальное или эфиопское происхождение: фазановые, славковые, мухоловковые, скворцовые, ткачиковые и др. Здесь находятся центры видового разнообразия таких семейств, как славковые (свыше 300 видов), овсянковые, вьюрковые. Довольно многочисленны врановые. Пантропические группы (попугаи, нектарницы, птицы-носороги и др.) в Палеарктике либо отсутствуют вообще, либо представлены единичными видами и только на крайнем юге.

Для фауны рептилий характерны настоящие ящерицы (*Lacertidae*) и агамы (*Agamidae*). В Неарктике их замещают два других семейства – игуановые и теииды. На крайнем юго-западе Палеарктики встречаются отдельные виды хамелеонов. Ядовитые змеи относятся главным образом к гадюковым. На востоке встречаются единичные виды ямкоголовых (щитомордники), объединяющие герпетофауны Палеарктики и Неарктики, а также аспидовых (кобры). Удавы представлены лишь мелкими удавчиками рода *Eryx*. Крокодилы, слепозмейки и кожистые черепахи встречаются единичными видами только на юге Палеарктики.

Фауна амфибий представлена эндемичным семейством хвостатых амфибий – углозубами (*Hynobiidae*). Другие семейства хвостатых – скрытожаберники, настоящие и безлегочные саламандры, протеи – субэндемичны и имеют голарктическое распространение. Из бесхвостых эндемичны круглоязычные, или дискоязычные (*Alytidae*, *Discoglossidae*). Разнообразны и другие бесхвостые амфибии, в частности семейства лягушек и жаб,

но бедно представлено семейство квакш (только 2 вида). На крайний юго-восток Палеарктики из Ориентального царства проникают узкоротые и веслоногие лягушки.

Пресноводные рыбы в большинстве состоят из видов семейств карповых и лососевых, причем первые преобладают на юге, а вторые — на севере царства. Голарктические связи ихтиофауны проявляются на основе семейств лопатоносов, веслоносов, шуковых, осетровых, лососевых. В то же время ихтиофауна Палеарктики хорошо отличается от ихтиофауны Неарктики разнообразием и обилием карповых. Озеро Байкал населяют 2 эндемичных семейства — голомянковые (*Comphoridae*) и широколобки (*Cottocomphorinae*, или *Abyssocottinae*). Есть и эндемичные роды: караси (*Carassius*), горчаки (*Rhodeus*), ерши (*Acerina*) и др.

Из беспозвоночных эндемичны семейства наземных брюхоногих моллюсков *Helicidae* и *Limacidae*. Субэндемичны семейства *Bradybaenidae* и *Ariophantidae*, основное количество видов которых распространены в Ориентальной области Палеогей. Слизни рода *Arion* встречаются также и в Неарктике. В пустынях западной и центральной частей подцарства располагаются центры видового разнообразия сольпуг семейств *Galeodidae* и *Ragodidae*; скорпионов насчитывается около 100 видов и эндемичное подсемейство *Scorpioninae*. В Японии распространен представитель тропических паукообразных семейства телифонов (*Thelyphonidae*). Из Палеогей на территорию подцарства на юго-востоке заходят дождевые черви семейства *Moniligastridae*. До Японии и гор Южной Европы проникают наземные пиявки родов *Haemadipsa* и *Xerobdella*.

Хорошо выражен на родовом и видовом уровнях эндемизм среди насекомых (более 30 %). Ряд семейств отличается обилием эндемичных родов (род *Carabus* из семейства жуличиц, некоторые роды семейства чернотелок и др.). Имеются эндемичные роды в семействах парусников (*Papilionidae*) (например, махаон), бархатниц (*Satyridae*) и др. Особенно резко выражен родовой эндемизм в горных районах Южной Палеарктики.

В подцарстве разными авторами выделяется различное количество областей, подобластей и провинций с неодинаковым объемом. Единства во взглядах на это счет пока нет. Мы рассмотрим три основные, чаще всего выделяемые области: *Европейско-Сибирскую*, *Древнего Средиземья* и *Восточно-Азиатскую*.

Европейско-Сибирская область охватывает весь север Евроазиатского материка от Британских островов до Чукотского и Камчатского полуостровов. Южная граница области проходит по северу Пиренейского полуострова, вдоль Альп и Балкан, через горы Крыма и Главный Кавказский хребет и, не достигая западного побережья Каспийского моря, поворачи-

вает к северу. Далее она идет по полупустыням и степям Поволжья и Северного Казахстана к верховьям рек Иртыш и Енисей, через Северную Монголию до северо-западных частей хребта Большой Хинган и долины реки Амур. Природные условия такой огромной территории чрезвычайно разнообразны. Климат умеренно холодный и арктический. Данная область больше, чем любая другая часть Северного полушария, испытала влияние четвертичного оледенения. Это привело к обеднению и видоизменению древней третичной фауны Евразии.

Фауна области крайне бедна на севере и обогащается к югу. В ней четко проявляется зональная дифференциация. В Субарктике ареалы животных нередко носят кругоарктический характер, в зоне тайги это проявляется реже, а еще южнее практически отсутствуют.

Данная область подразделяется на две крупные подобласти: Европейско-Обскую и Ангарскую, или Восточно-Сибирскую.

Европейско-Обская подобласть занимает западную половину Европейско-Сибирской области до Енисея. Природные условия охватывают зоны тундры (Циркумпольная тундровая провинция), тайги (Евросибирская таежная провинция), лиственных лесов (Европейская неморальная провинция), степей (Евроазиатская степная, или Скифская). Подразделение зоны широколиственных лесов по фаунистическому принципу (в отличие от зоны тайги) сводится к выделению двух провинций или подпровинций — Западноевропейской и Восточноевропейской. Граница между ними проходит в западных частях Беларуси, Украины и на востоке Молдовы. Она примерно совпадает с границей распространения бука и граба. Соответственно и видовой состав каждой зоны будет отличаться.

Из млекопитающих в зоне тундры встречаются песец (*Alopex lagopus*), ласка, росомаха (*Gulo gulo*). Из грызунов типичны лемминги: норвежский (*Lemmus lemmus*) и обский (*L. obensis*), несколько видов полевок, красная (*Clethrionomys rutilus*) и красно-серая (*C. rufocanus*). В тайге обычны лесная куница, норка и черный хорек (*Mustela putorius*), соболь (*Martes zibellina*), летяга (*Pteromys volans*), лесной лемминг (*Myopus schisticolor*), бурундук (*Eutamias*), бурый медведь, косуля, бобр, заяц-беляк, белка обыкновенная и др. Фауна широколиственных лесов очень богата. Именно здесь обитает представитель эндемичного семейства выхухоли — русская выхухоль (*Desmana moschata*). Из копытных — благородный олень (*Cervus elaphus*), косуля (*Capreolus*), дикий кабан (*Sus scrofa*), в историческое время обитал зубр (*Bison bonasus*), а еще раньше — тур (*Bos primigenius*). До недавнего времени обычным был дикий лесной кот (*Felis silvestris*). Обитают волк, лиса и барсук, черный хорек, а европейская норка (*Mustela lutreola*) находится на грани вымирания; заяц-русак (*Lepus europaeus*), вытесняющий зайца-

беляка. Встречаются три вида сонь — садовая (*Eliomys quercinus*), лесная (*Dryomys nitedula*) и полчок (*Glis glis*). В этой же зоне находится основная часть ареала бобра (*Castor fiber*). Из мышевидных грызунов обитают рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), лесная (*Apodemus sylvaticus*) и желтогорлая (*A. flavicollis*) мыши. Из насекомоядных — еж (*Erinaceus europaeus*) и др.

Степная зона почти полностью видоизменена деятельностью человека, из нее совершенно вытеснены копытные, ранее представленные большими стадами диких лошадей (тарпанов), сайгаков и туров. Из хищников встречаются эвритоппные волк и лиса, а также специфические для этой зоны степной хорек (*Putorius evermanni*), истребляющий сусликов, и перевязка (*Vormela peregusna*). Из грызунов характерны малый (*Citellus pygmaeus*), крапчатый (*C. suslicus*) и серый (*C. citellus*) суслики; самый крупный грызун европейских степей — байбак, или степной сурок (*Marmota bobak*). Ночной образ жизни ведут тушканчики: земляной заяц (*Allactaga major*), малый тушканчик (*A. elater*), емуранчик (*Stylodipus telum*). Характерны слепыш обыкновенный (*Spalax microphthalmus*) и слепушонка (*Ellobius talpinus*). Из мышевидных грызунов обычны полевки *Microtus socialis*, характерна степная пищуха (*Ochotona pusilla*). Заяц-русак представлен особым западным подвидом. Из насекомоядных — обыкновенный еж, и лишь на востоке подобласти появляется ушастый еж (*Erinaceus auritus*).

Орнитофауна подобласти в зоне тундры состоит в большинстве из птиц прилетающих сюда в теплое время года для гнездования и вывода птенцов. Это связанные с водоемами казарки (*Branta*) — краснозобая и белощекая, гусь гуменник (*Anser fabalis*), малый лебедь (*Cygnus bewickii*), тулеса (*Pluvialis squatarola*), хрустан (*Charadrius morinellus*), плавунчики (*Phalaropus*) и др. Из птиц, не связанных с водоемами, в тундре обитают белая (*Lagopus lagopus*) и тундряная (*L. mutus*) куропатки; белая, или полярная, сова (*Nyctea scandiaca*), кречет (*Falco gyrfalco*), подорожник лапландский (*Calcarius lapponicus*) и пуночка (*Plectrophenax nivalis*) из овсянковых, краснозобый конек (*Anthus cervina*) из трясогузковых. Орнитофауна тайги связана с лесными и болотными формациями. Здесь обитают таежные птицы: глухарь (*Tetrao urogallus*), рябчик (*Tetrastes bonasia*), 2 вида клестов — еловик (*Loxia curvirostra*) и сосновик (*L. pityopsittacus*), кедровка (*Nucifraga caryocatactes*), ронжа, или кукушка (*Cractes infaustus*). В тайге гнездится шур (*Pinicola enucleator*). Для широколиственных лесов типичны: несколько видов дятлов, зеленый дятел (*Picus viridis*), вяхирь (*Columba palumbus*), клинтух (*Columba oenas*) и обыкновенная горлица (*Streptopelia turtur*), неясыть (*Strix aluco*), сплюшка (*Otus scops*) и сипуха (*Tyto alba*); осоед (*Pernis apivorus*), орел-карлик (*Hieraetus pennatus*), змеяд (*Circaetus gallicus*) и сокол-пустельга (*Falco tinnunculus*). Многочисленны воробьи-

ные: лесной жаворонок, или юла (*Lullula arborea*), красноголовый сорокопут (*Lanius senator*), певчий (*Turdus philomelos*) и черный (*T. merula*) дрозды, соловей (*Luscinia luscinia*), зарянка (*Erithacus rubecula*), пеночка-трещотка (*Phylloscopus sibilator*), синица-лазоревка (*Parus coeruleus*). Из вьюрковых встречается дубонос (*Coccothraustes coccothraustes*), зеленушка (*Chloris chloris*) и прекрасная иволга (*Oriolus oriolus*). Из вороновых — грач, серая и черная вороны, галка. В орнитофауне степей наряду с широко распространенными эвритопными видами обитают серая куропатка (*Perdix perdix*), перепел (*Coturnix coturnix*), дрофа *Otis tarda*, стрепет (*Otis tetrax*), журавль-красавка (*Anthropoides virgo*), степная пигалица (*Chettusia gregaria*). Хищные представлены степным орлом (*Aquila rapax*), степным луном (*Circus macrourus*) и степной пустельгой (*Falco naumanni*). Из птиц других семейств встречаются золотистая щурка (*Merops apiaster*), угод (*Upupa epops*), жаворонки — полевой (*Alauda arvensis*), хохлатый (*Galerida cristata*), малый (*Galandrella cineria*), черный (*Melanocorypha yeltoniensis*).

Из-за холодного климата рептилии и амфибии появляются только в тайге и их крайне мало: живородящая ящерица (*Zootoca vivipara*), остромордая лягушка (*Rana terrestris*) и тритон (*Triturus vulgaris*). С продвижением на юг их количество растет. В зоне широколиственных лесов рептилии представлены болотной черепахой (*Emys orbicularis*), ящерицы — зеленой (*Lacerta viridis*), прыткой (*L. agilis*), веретеницей (*Anguis fragilis*). Змеи — обыкновенной гадюкой (*Vipera berus*), ужом (*Natrix*) и медянкой (*Coronella austriaca*). В зоне степей распространены крупные полозы, особенно желтобрюх (*Coluber jugularis*), степная гадюка (*Vipera ursini*), ящурка разноцветная (*Eremias arguta*) и др.

Среди амфибий широколиственных лесов распространены: квакша (*Hyla arborea*) — единственный европейский вид этого семейства, краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina*), жаба-повитуха (*Alytes obstetricans*), самцы которой носят выметанную самками икру на своих бедрах до вылупления головастика, прудовая (*Rana esculenta*) и озерная (*Rana ridibunda*) лягушки. В степях чаще встречаются озерная лягушка и зеленая жаба.

Пресноводная ихтиофауна тундры представлена лососевыми. Водятся здесь семга (*Saimosalax*), голец (*Salvelinus*), несколько видов сига (*Coregonus*), число которых возрастает в тайге, а также хариусы (*Thymallus*). Нередки щука, окунь, карась. В водоемах широколиственных лесов и степей встречаются осетровые (немецкий осетр, белуга, стерлядь и др.) и карповые (густера, плотва, лещ, голавль, европейский горчак и др.).

Беспозвоночные тундры однообразны, фауна их бедна. По биомассе первое место занимает дождевой червь эйзеня Норденшельда (*Eisenia nordenskioldi*). Особи этого широко распространенного не только в тундре,

но и в тайге вида на севере довольно мелки, но численность их велика. Лучше других представлены в тундре членистоногие – мелкие панцирные клещи, первичнобескрылые насекомые, комары-кровососы, мухи и шмели, опыляющие цветы. Тундровые шмели отличаются густым опушением. Дневные бабочки немногочисленны. Чаще встречаются перламутровки (*Clossiana fria*, *C. polaris*, *C. frigga*), сатиры (*Oeneis norna*, *Erebia empla*, *E. disa*) и желтушки (*Colias*). Следует отметить, что для ряда бабочек тундры характерно арктоальпийское распространение.

В зоне тайги большинство растительноядных насекомых связаны с хвойными породами: шелкопряд-монашенка (*Ocneria monacha*), сосновый шелкопряд (*Dendrolimus pini*), еловая огневка (*Dioryctria abietella*), пилильщики *Cephaleia* и рогохвосты *Birex*. Большое количество в тайге жуков-короедов из родов *Ips*, *Pityogenes*, *Polygraphus*. Характерен для европейской тайги жук-восковик (*Trichius fasciatus*), родственник наших бронзовок. Только в таежных условиях встречаются жужелицы *Pelophila borealis* и *Trachypachis zettersted*, клопы *Aradus pictus*, живущие под корою хвойных, и тли хермесы (*Adelginae*), вызывающие образование на деревьях специфических галлов, и др. В тайге немало и кровососущих – комаров, мошек, мокрецов. Для зоны широколиственных лесов типичны переливницы *Apatura iris* и *A. ilia*, ленточница *Limenitis*, *Camilla*, пестрокрыльница (*Araschnia levana*), известная своим сезонным диморфизмом, перламутровки *Brenthis ino*, *Clossiana dia*, сатиры *Minois dryas*, *Erebia medusa*, голубянка коридон (*Lysandra coridon*) и масса других. Из жуков – хищные красотелы (*Calosoma*), охотящиеся на гусениц бабочек, жужелицы рода *Carabus*, особенно луговая (*C. arvensis*) и жужелица-прокруст (*C. coriaceus*), жук-олень (*Lucanus cervus*), обитатель европейских дубрав усач *Rosalia alpina*, многочисленные листоеды, долгоносики и др. Беспозвоночные степной зоны включают в себя уже виды средиземноморского и среднеазиатского распространения: сольпугу из рода *Galeodes*, южнорусского тарантула (*Lycosa singoriensis*), ядовитых каракуртов. Из насекомых многочисленны саранчовые (итальянский прус, перелетная саранча, кобылки, коньки и травянки). Богомолы из родов *Mantis*, *Bolivaria* и *Iris*. Степной таракан (*Ectobius duskei*) – единственный представитель из мезофильной и лесной группы. Из жуков много чернотелок, златок, листоедов, усачей, жужелиц и других семейств. Эндемиком являются жужелица *Carabus bessarabicus*, жужелица Бессера (*C. besseri*), усачи рода *Dorcadion*, листоеды *Cryptocephalus gamma* и *C. lateralis*, степная зорька (*Zegris eupheme*), сатир-бризеида и др. Среди мух значительное место в степной фауне занимают хищные ктыри, особенно выделяется гигантский ктырь (*Satanas gigas*). Много муравьев из родов *Camponotus*, *Proformica*, *Cataglyphis* (бегунки) и *Polyergus* (амазонки).

Наземные моллюски придерживаются в основном интразональных биотопов, но около 15 их видов (из 71) можно отнести к типичным обитателям степей европейской части подобласти. Это виды рода *Helicella*, несколько видов рода *Helix*. Дождевые черви *Eisenia gordejefi* и *Dendrobaena intermedius* обитают только в зоне степей.

Ангарская подобласть охватывает Восточную Сибирь, ее западная граница проходит по долине Енисея («линия Иогансона»), южная — от Алтая до северной оконечности Большого Хингана и далее вплоть до Охотского моря. Остров Сахалин большинство зоогеографов тоже относят к Ангарской подобласти.

Фауна Ангарской подобласти также подразделяется на ландшафтные зоны: тундра, восточносибирская тайга, лесостепи и степи, многие виды имеют циркумполярные ареалы. Большие горные хребты Ангарской подобласти нарушают зональность ландшафтов и приводят к фаунистическим инверсиям. Хребты Алтая, Саян, Хэнтей, Яблоновый и Становой пересекают лесостепи и степи или окружены ими. Альпийская зона этих горных хребтов похожа своей растительностью на тундру и на севере сливается с ней. Зато на юге в высокогорья длинными языками проникают степные формации вместе с обитающими в них животными. Продвижение степных элементов фауны в высокогорья, а через них и в тундру можно рассматривать как последствия аридизации климата в послеледниковую эпоху.

Фауна тундры Ангарской подобласти напоминает таковую Европейско-Обской подобласти и содержит значительное количество общих видов. Однако здесь обитают свои подвиды и виды леммингов — желтобрюхий (*Lemmus chrysogaster*), северная пищуха (*Ochotona alpina*), черношапочный сурок (*Marmota camschatica*) и суслик длиннохвостый (*Citellus undulatus parryi*), характерные больше для альпийской (гольцовой) зоны восточносибирских хребтов.

Еще большие отличия наблюдаются в восточносибирской тайге. Данная территория при всем сходстве с европейской и западносибирской имеет ряд специфических отличий. Огромную площадь здесь занимают леса из даурской лиственницы. На юге они сменяются лиственнично-сосновыми лесами. Ель встречается спорадически и только в условиях местного более влажного климата. Млекопитающие представлены особыми формами и восточносибирскими подвидами: олень марал (*Cervus elaphus sibiricus*), кабарга (*Moschus moschiferis*) — безрогий олень с саблеобразно выступающими верхними клыками, населяет горную тайгу и питается хвоей пихты, сосны и кедра. Свои подвиды соболя (*Martes zibellina*) — баргузинский соболь, рысь, колонок (*Mustela sibirica*) и солонгой (*Mustela*

altaica). В Восточной Сибири нет лесной куницы, норки и черного хорька. Из грызунов обитают бурундуки, лемминги *Lemmus amurensis* и *Myopus schisticolor*, белки и летяги. Из насекомоядных — особый вид крота *Talpa altaica* и даурский еж, несколько эндемичных видов землероек-бурозубок (*Sorex*). Лесостепная и степная зона очень фрагментарна и представляет собой участки степей среди тайги с одной стороны, и более или менее длинные языки тайги либо сосново-березовых лесов в окружении полупустынь или сухих степей Северной Монголии — с другой. Млекопитающие представлены антилопой дзереном (*Procapra gutturosa*), сурком тарбаганом (*Marmota sibirica*), даурской пищухой (*Ochotona daurica*) и даурским сусликом (*Citellus dauricus*), нередок заяц-толай (*Lepus tolai*), распространенный также в пустынях Средней Азии и даже Аравии и Северо-Восточной Африки. Цокор (*Myospalax myospalax*) сменяет слепыша и также ведет подземный образ жизни, питаясь сочными клубнями и корешками растений. Другие виды расселены значительно шире. В высокогорьях юга подобласти из копытных обитает баран аргали (*Ovis ammon*), а в восточной ее части — подвид снежного барана, или чубука (*O. canadensis*), другой подвид которого встречается на северо-западе Америки. Субэндемичен и сибирский козерог, или горный козел (*Capra sibirica*), распространенный также в горах Средней Азии, Афганистана и Северо-Западного Китая. Из грызунов здесь обитают камчатский сурок (*Marmota kamtschatica*) с подвидами, пищуха (*Ochotona alpina*) и даже суслики, заходящие из степей. Эндемичны каменные полевки (*Alticola*), среди них лемминговидная полевка (*A. macrotis lemminus*), интересная тем, что на зиму белеет.

В орнитофауне тундры кроме общих с Евро-Обской подобластью видов встречаются гусь-белошей (*Anser canagicus*), белый гусь (*A. coerulescens*), черная казарка (*Branta bemicia*), кулик-дутьш (*Calidris melanotus*) и др. Орнитофауна восточносибирской тайги отличается наличием каменного глухаря (*Tetrao parvirostris*) вместо европейского; рябчика обыкновенного сменяет дикуша (*Falci pennis falci pennis*). Эндемичны сибирский (*Turdus sibiricus*) и темный (*T. obscurus*) дрозды, серый снегирь (*Pyrrhula cinerea*), розовая чечевица (*Erythrma rosea*), сибирская мухоловка (*Muscicapa sibirica*), толстоклювая пеночка (*Herbivocula schwarzi*), синий соловей (*Luscinia cyane*). Ангарская подобласть — родина овсянки-дубровника (*Emberiza aureola*), расселившейся на запад. В степях типичных видов немного — это саджа, или копытка (*Syrhaptus paradoxus*), дрофа Дыбовского (*Otis dybovskii*), бородатая куропатка (*Perdix daurica*) и некоторые др. Среди птиц высокогорий распространены бекас-отшельник, или горный дупель (*Gallinago solitaria*), алтайский улар (*Tetraogalus altaicus*), белая и тундряная куропатка, а также другие птицы, усиливающие сходство альпийской тундры с зональной.

Амфибии и рептилии из-за сурового климата в тайге Ангарской под-области крайне редки. Встречается здесь единственный в Палеарктике представитель восточноазиатского рода – сибирский углозуб, или четырёхпалый тритон (*Hynobius keyserlingi*), из скрытожаберных. Обыкновенная жаба представлена местным подвидом *Bufo bufo asiaticus*. Из змей есть гадюка и щитомордник (*Ancistrodon halys*), а из ящериц – только живородящая. В степях есть и широко распространенные виды, и степные монгольско-сибирские типа монгольской ящурки (*Eremias argus*).

Фауне пресноводных рыб свойственно прежде всего наличие эндемичных байкальских семейств: голомянок (2 вида) и широколобок, или байкальских бычков (24 вида из 8 родов). Чрезвычайно интересно также присутствие чукучанов (1 вид) из североамериканского семейства чукучановых рыб (*Catostomidae*). Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* (кета, горбуша, чавыча, нерка, кижуч и семга) являются проходными рыбами, нерестящимися в реках Восточной Сибири.

Беспозвоночные тайги Ангарской подобласти включают массу эндемичных видов: сибирского аполлона (*Parnassius stubbendorfi*), желтушку *Colias viluensis*, кедрового шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus*), жуелиц-брызгунов *Carabus meander* и *C. hummeli*, усачей *Pronocera brevicollis* и *Xylotrechus altaicus*, рогахостов (*Paururus ermak*) и др. В высокогорьях обитают бабочки рода *Erebia* с типичным арктоальпийским ареалом. В ряде случаев арктоальпийские виды на юге выступают в качестве ледниковых реликтов.

Область Древнего Средиземья лежит к северу от Северного тропика, охватывает аридные и субаридные территории, окружающие Средиземное море и входящие в состав Средней и Центральной Азии.

Природные условия ее при всем разнообразии характеризуются прежде всего засушливостью климата. Осадки выпадают главным образом в холодное время года, лето сухое, что обусловило развитие пустынь, протянувшихся широкой полосой от Северной Африки до Центральной Азии. На западе области (в странах, окружающих Средиземное море) произрастают вечнозеленые жестколиственные леса, а в районах, подвергающихся воздействию человека, – ксерофитные кустарники и полукустарники, образующие формации маквис и томилляры. Южнее и восточнее уже встречаются полупустыни и настоящие пустыни, занятые ксерофильными полукустарниками (полыни, солянки, парнолистник) и древовидными растениями (саксаулы, песчаная акация), среди которых в зимне-весеннее время вегетируют эфемероиды (мятлики, луки, тюльпаны, ферулы) и эфемеры (костры, вероники, малькольмии). Чередование в рельефе области понижений и гор обуславливает большое разнообразие

растительности, что сказывается и на распределении животного мира. Здесь преобладают виды, связанные с открытыми ландшафтами.

Из млекопитающих распространены эндемичные семейства селевиевых, тушканчиковых, многие песчанки, из грызунов – слепыши, обитают также виверровые, гиеновые, кошки (степная, барханная, манул, каракал), из копытных характерны ослы, горные бараны (муфлоны), антилопы, лани. Из населяющих Палеарктику родов немало и эндемиков. Благодаря обилию пещер в горах многочисленны летучие мыши, в том числе подковоносы и длиннокрылы.

Орнитофауну составляют ямки, дрофы, жаворонки, пустынные сойки, из воробьиных – своеобразный канареечный вьюрок (родоначальник комнатной канарейки), испанский воробей, сорокопуты, славки (*Sylvia undata*, *S. hortensis*), каменки (*Oenanthe hispanica* и *O. deserti*). В условиях горного рельефа живут грифы из родов *Gyps*, *Aegyptius* и *Neophron*, горные куропатки, или кеклики (*Alectoris graeca*). Обитатели водоемов имеют явно тропический или субтропический облик, как, например, фламинго и пеликаны.

Рептилий значительно больше, чем в других областях Палеарктического подцарства. В основном это семейства гекконов из родов сцинковых гекконов (*Teratoscincus*) и геккончиков (*Alsophylax*), эндемичных для области; агамовых с эндемичными родами змеешериц (*Ophiomorus*) и круглоголовок (*Phrynocephalus*); настоящих ящериц. Последние особенно разнообразны, а род *Lacerta* богат видами именно в Средиземноморье, что дает основание считать этот район местом происхождения представителей рода. Много в области также ящурок (*Eremias*). Семейство веретеницевых представлено крупным желтопузиком (*Ophiosaurus apodus*) с восточносредиземноморским ареалом. Среди змей довольно разнообразны ужи и полозы (эскулапов полоз). Из удавчиков (*Eryx*), распространенных в Африке и Азии, встречаются степной, или западный, восточный песчаный. Настоящие ужи (*Colubrinae*) представлены как широко распространенными, так и присущими только области родами медянок (*Coronella*), литоринхов (*Lytorhynchus*), ринокаламусов (*Rhynchocalamus*), эйренисов (*Eirenis*). Лишь обыкновенная медянка выходит в Европе за пределы области на север. Среди ядовитых змей много гадюковых, особенно рода *Vipera*, насчитывающего около 10 видов (гадюка степная, носатая, кавказская, курносая, гюрза и др.). Из других гадюковых следует назвать виды родов *Pseudocerastes* и *Echis* (эфы). Есть и кобры (*Naja*) – очковая (некоторые подвиды не имеют очкового рисунка) и египетская, или гая. В области Древнего Средиземья встречается единственный палеарктический вид семейства слепозмеек (*Typhlopidae*).

В отличие от рептилий состав амфибий здесь беден. Из отряда хвостатых, эндемичного для всей Арктогеи семейства протеев (*Proteidae*), в пещерных водоемах Балканского полуострова в полной темноте живет европейский протей (*Proteus anguinus*), глаза которого скрыты под кожей. В области распространены и несколько родов настоящих саламандр — *Salamandra*, *Mertensiella*, *Chioglossa*, *Salamandrina*. Безлегочные саламандры (*Plethodontidae*), подавляющее большинство которых обитают в Северной Америке, представлены только одним родом, живущим в Южной Европе. Есть в области также эндемичные роды тритонов. Из бесхвостых амфибий встречаются сирийская и испанская чесночницы, из жаб и настоящих лягушек — несколько эндемичных (закавказская, малоазиатская лягушки) и ряд широко распространенных видов, но они немногочисленны.

Ихтиофауна рек и озер области на западе и востоке значительно различается по составу. Экзотический облик фауне придает наличие таких тропических рыб, как афании (*Aphanius*) и цихлиды из карпозубых. В основном же здесь распространены карповые, лососевые, осетровые, в том числе севрюга, осетры, ложные лопатоносы (*Pseudoscaphirhynchus*), живущие в бассейне ареала. Обыкновенные сомы (*Siluridae*) кроме европейского представлены эндемичным родом *Parasilurus*, один вид которого — сом Аристотеля — живет в реках Греции. В составе ихтиофауны области встречаются также горные (роды *Glyptosternum* и *Glyptothorax*) и клариевые (*Clarias*) сомы. Последние населяют водоемы африканской части Средиземья.

Беспозвоночные области Древнего Средиземья отличаются обилием теплолюбивых южных групп. Здесь встречаются тропические группы, заходящие в область с юга: скорпионы, сольпуги, пауки-тарантулы и др. Множество родов насекомых имеют типичные древнесредиземноморские ареалы. Из бабочек к ним относится *Zerynthia*, из жуков — кравчики *Brosicus*, *Duvalius*, *Pimelia*, *Lethrus*, усачики *Dorcadion*, листоеды *Lachnaia*, *Stylosomus*. Еще большее число родов эндемичны для отдельных частей области. Это же можно сказать о наземных моллюсках.

Область Древнего Средиземья расчленяется на две подобласти — Средиземноморскую и Сахаро-Гобийскую.

Средиземноморская подобласть занимает горные районы Южной Европы (Пиренейский, Апеннинский и Балканский полуострова), север Африки (горные части Алжира, Туниса и Марокко), а также прилегающие к Средиземному морю части Малой Азии и Ближнего Востока.

Средиземноморская подобласть в основном покрыта лесами. Как уже говорилось, доминирующая растительная формация здесь — вечнозеленые жестколистые леса, а маквис и томиляры составляют вторичную

формацию. В среднегорном поясе господствуют листопадные полуксерофитные кустарники, получившие название шибляк. В более высоких поясах развиты хвойные леса.

Из млекопитающих для фауны Средиземноморской подобласти характерны муфлоны (*Ovis*), лани (*Cervus dama*); хищники — генетта (*Genetta genetta*), ихневмон (*Heprestes ichneumon*) из виверровых; мелкие кошки *Felis ocreata* на Сардинии. Медведи сохранились в горах Марокко, в Пиренеях и на Балканском полуострове. Из насекомоядных отметим эндемичную пиренейскую вухухоль (*Galemus pyrenaica*).

Из многочисленных и разнообразных птиц в первую очередь необходимо назвать голубую сороку (*Cyanopica cyanea*), имеющую разорванный ареал, западная часть которого охватывает Пиренейский полуостров, а восточная — Дальний Восток. Распространены воробьи рода *Petronia*, канаречные вьюрки, славки (*Sylvia undata*, *S. hortensis* и *S. cantillans*), пересмешки (*Hippolais polyglotta*), каменки (*Oenanthe hispanica*), тугайные соловьи (*Erythropygia galactotes*), средиземноморские славки-портные (*Cisticola juncidis*). Из водоплавающих птиц типичен мраморный чирок (*Anas angustirostris*). Черный гриф (*Aegypius monachus*) и белоголовый сип (*Gyps fulvus*) наиболее свойственны этой подобласти, а обыкновенный стервятник (*Neophron percnopterus*) распространен до Средней Азии и Индии. Фламинго, пеликаны и змеешки составляют экзотический элемент средиземноморской орнитофауны.

Рептилии представлены большим количеством специфических видов. Из черепах встречаются водные клеммисы (*Clemmys*) и болотная черепаха (*Emys*), из наземных — греческая (*Testudo graeca*), балканская (*T. hermanni*) и окаймленная (*T. marginatta*) черепахи.

В Южном Средиземноморье встречаются хамелеоны (*Chamaeleo chamaeleon* и др.) — выходцы из Эфиопской области. Гекконы гораздо многочисленнее и представлены родами *Eublepharis*, *Gymnodactylus*, *Tarentola*. На южном и восточном побережье Средиземного моря есть также агамы, среди которых выделяются шипохвосты (*Uromastix*), заходящие по окраинам песков из соседней Сахаро-Гобийской подобласти. Сцинки представлены на островах Средиземного моря красивой золотистой мабуей (*Mabuia aurata*), а также веретенообразными (*Chalcides*) и длинноногими (*Eumeces*) сцинками. Многочисленны также настоящие ящерицы, особенно много «стенных ящериц», живущих на скалах (*L. muralis*, *L. saxicola* и др.), обычен желтопузик. Эндемична жемчужная ящерица (*Lacerta lepida*), достигающая в длину 75 см. Вараны встречаются редко. В Северо-Западной Африке обитает похожая на пестроокрашенного дождевого червя амфисбена *Trogonophis wiegmanni* из подотряда двуходок, широко

распространенного в тропиках Старого и Нового Света, ведущая наземный и роющий образ жизни.

Среди змей много ужей (*Coluber*) и полозов (*Elaphe*), к которым относится знаменитая эскулапова змея, а также красивый леопардовый полоз (*Elaphe leopardina*). Из ядовитых змей встречаются настоящие гадюки (аспидовая, курносая, носатая, гюрза).

Из малочисленных амфибий наибольшего внимания заслуживают европейский протей и пещерные саламандры рода *Hydromantes*, обитающие в Южной Европе и относящиеся к семейству, распространенному в основном в Америке.

Энтомофауна богата и разнообразна. Среди бабочек много локальных и более широко распространенных эндемиков. Это кавалеры *Papilio hospiton*, *Zerynthia rumina* и *Archon apollinus*, белянки *Pieris atlantica*, *Euchloe belimnia*, *Anthocharis belia* и *Gonepterus cleopatra*, нимфалида *Charaxes jasius*, сатиры *Melanargia larissa*, *M. occitanica*, *M. ines*, *Satyrus actaea* и *Pyronia cecilia*, а также локальный эндемик Испании коконопряд Изабеллы (*Attacus isabellae*). Немало эндемиков среди жуков: крупные жужелицы *Carabus gigas*, *C. splendens*, *C. rutilans* и др., светлянки рода *Luciola*, своеобразные чернотелки, навозники и т. д. Распространены здесь термиты, эфиопские по происхождению. Из паукообразных — скорпионы, которых особенно много на африканском побережье Средиземного моря.

Средиземноморская подобласть исходя их фаунистического своеобразия составляющих ее территорий может быть разделена на провинции: Макаронезийскую (острова Азорские, Канарские, Зеленого Мыса и Мадейра), Тирренскую, или Западно-Средиземноморскую, и Восточно-Средиземноморскую, куда относятся Балканский полуостров, часть Малой Азии, горные районы Сирии и Ливана, остров Кипр.

Сахаро-Гобийская подобласть занимает громадную территорию от атлантического побережья Сахары на западе до пустыни Алашань на востоке. В ее пределы входят: Северная и Центральная Сахара от Марокко до Египта, Синайский полуостров, Северная Аравия, пустыни Сирии, Палестины, Месопотамии, Средняя, Передняя и большая часть Центральной Азии, внутренняя часть Малой Азии, Восточное и Юго-Восточное Закавказье, северный и частично западный Прикаспий. Ландшафты равнин, низкогорий, плоскогорий и отдельных хребтов носят здесь характер пустынь, в горных странах нередки и экстразональные растительные формации. Из-за разнообразия природных особенностей и фаунистических отличий данную подобласть часто разделяют на три провинции: Сахаро-Синдскую, Ирано-Туранскую и Центрально-Азиатскую.

Климат подобласти характеризуется очень жарким летом (25–35 °С) и крайне незначительным количеством осадков, которое различается в разных частях. На большей части пустынь Северной Африки выпадает меньше 50 мм осадков в год, а в ряде районов дождей не бывает по несколько лет. Зима здесь теплая. На центральноазиатской части климат резко континентальный с холодной зимой (от –16 до –18 °С) и жарким летом (от +20 до +32 °С), когда выпадает большинство осадков (меньше 100 мм в год). Только в Ирано-Туранской части климат близок к средиземноморскому типу. Зима мягкая, осадки (свыше 100 мм в год) зимой и весной, лето жаркое (от +24 до +27 °С).

Млекопитающие представлены грызунами и копытными, играющими важную роль в местных биоценозах. Это оригинальный род африканских сусликов (Xerus), живущих в норах, родственный им тонкопалый суслик (*Spermophilopsis leptodactylus*) – обитатель песчаных пустынь Ирано-Туранской надпровинции. В Сахаре типичны песчаные тушканчики (*Jaculus*), в Средней Азии и Иране к ним добавляются гребнепалые (*Paradipus*), толстохвостые (*Pygerethmus*) и мохноногие (*Dipus*) тушканчики, а также земляные зайцы (*Allactaga*). В Центральной Азии преобладают трехпалые карликовые тушканчики (*Salpingotus*), длинноухий (*Euchoreutes naso*) и карликовый пятипалый (*Cardiocranius paradoxus*) тушканчики и тушканчик-прыгун (*Allactaga saltator*), заходящий в горы до высоты 2000 м.

В пустынях Северной Африки, Аравии и Передней Азии встречается подсемейство песчанки, среди которых самые массовые карликовые песчанки (*Gerbillus*), гололапые песчанки (*Tatera*). Малые песчанки рода *Meriones* доходят до Средней и Центральной Азии, род *Brachiones* живет лишь в пустынях Центральной Азии. Из подсемейства хомяков в Передней, Средней и Центральной Азии встречаются мохноногие (*Phodopus*) и средние (*Mesocricetus*) хомячки, среди которых самый известный сирийский, или золотистый, хомячок (*M. auratus*).

Из хищников распространены леопард и гепард, кое-где сохранился тигр; в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алтая изредка попадает снежный барс, или ирбис (*Panthera uncia*). Из мелких кошек в подобласти характерны степная кошка (*Felis lybica*), барханный кот (*F. margarita*), каракал (*F. caracal*), хаус (*F. chaus*). Виверровые подобласти представлены генеттой (*Genetta genetta*). Обычен медоед (*Mellivora capensis*). В пустынях Северной Африки, Синайского и Аравийского полуостровов живет фенек (*Fennicuzerda*). Из лисиц (*Vulpes*) в Иране, Афганистане и на северо-западе полуострова Индостан живет небольшая афганская лисица (*V. cana*); корсак (*V. corsac*) обитает в полупустынях и сухих степях от Ирана до Монго-

лии. Выходцем из Эфиопской области следует считать полосатую гиену (*Hyaena hyaena*), которая отсутствует только в центральноазиатской части подобласти.

Из копытных в подобласти встречаются антилопы — аравийский, или белый, орикс (*Oryx gazella leucoryx*), саблерогоя антилопа, или сахарский орикс (*O. dammah*), аддак (*Addax nasomaculatus*) и 3 вида газелей (*Gazella*), из которых наиболее известна эндемичная сахарская газель (*G. dama*). В Ирано-Туранской части — джейран (*Gazella subgutturosa*), а в Центральной Азии кроме него — монгольский (*Procapra gutturosa*) и тибетский (*P. picticaudata*) дзерены, оронго (*Pantholopus hodgsoni*), такин (*Budorcas taxicolor*) и сайгак (*Saiga tatarica*).

По горным системам от Северной Африки и Аравии до Тибета распространены горные козлы и бараны: на западе — нубийский козел (*Capra nubiana*), в Ирано-Туранской — безоаровый (*C. aegagrus*), винторогий (*C. falconeri*) и сибирский, или каменный (*C. sibirica*), козел. Гривистый баран (*Ammotragus lervia*) живет в Северной Африке, различные подвиды горного барана (*Ovis ammon*) — так называемые муфлоны, архары и аргали — в Передней, Средней и Центральной Азии. Из быков встречается лишь тибетский як.

Орнитофауна подобласти на равнинах и горах характеризуется своим видовым составом. В пустынях обитают 2 вида саксаульных соек (*Podoces panderi* в Средней Азии и *P. hendersoni* в Монголии), рябки (*Pterocles*), и саджи. Обыкновенная саджа, или копытка (*Syrrhaptes paradoxus*), живет в пустынях и полупустынях Средней и Центральной Азии. Свое название она получила благодаря сращению оперенных пальцев ног и толстым кожистым подошвам, предохраняющим ноги от ожогов при беге по раскаленной почве. В горных пустынях Тибета и на Восточном Памире водится горная саджа. Встречаются в пустынях и дрофы (вихляй, или джек (*Chlamydotis undulata*)), ареал которого охватывает все равнинные части подобласти, а также куропатки, из которых пустынная (*Ammoperdix griseogularis*) обитает в Передней и на юге Средней Азии. Много на равнинах и жаворонков (малый, хохлатый и др.). Из других воробьиных «пустыньниками» являются пустынный сорокопуд, славка-скотоцера, саксаульный воробей, пустынная каменка.

Особую группу биотопов на равнинах Сахаро-Гобийской подобласти представляют оазисы, тугаи и орошаемые участки. Тут встречаются фазаны (подвиды колхидского фазана), испанский воробей, тонкоклювая камышовка, большая бухарская синица, зимородок, изредка орел-змееяд. По ленточным тугаям — своеобразным «экологическим желобам» — происходит расселение птиц с юга на север. Это касается великолепной

райской мухоловки (*Terpsiphone paradisi*) и синего дрозда, или синей птицы (*Myophonus coeruleus*), из Индии. В более отдаленном прошлом такими путями пользовался розовый скворец (*Pastor roseus*). Многие из тугайных птиц переселяются в оазисы и становятся спутниками человека. Белый аист и египетская горлица (*Streptopelia senegalensis*) обитают только с человеком в африканской и среднеазиатской частях подобласти.

Горная орнитофауна отличается большим своеобразием. Здесь обитают крупные высокогорные птицы улары (*Tetraogallus*) из отряда куриных: каспийский (*T. caspicus*), гималайский (*T. himalayensis*) и тибетский (*T. tibetanus*). Это ловко бегающие по крутым склонам птицы, которые живут на высоте свыше 4000 м, не пьют воду, а ограничиваются влагой растений.

Альпийскую зону населяют клушицы (*Pyrhocorax pyrhocorax*), альпийские галки (*Pyrhocorax graculus*). Типичны для высокогорий черный гриф, белоголовый сип, снежный гриф, или кумай (*Gyps himalayensis*), бородач, или ягнятник (*Gypaetus barbatus*). Среди воробьиных выделяются вьюрки — альпийский (*Montifringilla nivalis*) и горный (*Leucosticte*), обитающие в Средней и Центральной Азии. Водоемы альпийской зоны привлекают на период гнездования оригинального индийского гуся (*Anser indicus*), ареал которого охватывает Среднюю и Центральную Азию. Высоко в горах гнездится также кулик-серпоклюв (*Ibidorhyncha struthersi*) — единственный хорошо плавающий представитель особого подсемейства куликов.

Фауна рептилий намного богаче, чем в других подобластях и представлена главным образом ящерицами и змеями. Наибольшим видовым и родовым разнообразием представлено семейство гекконов. Это иранский зублефар (*Eublepharis angamainyu*) из примитивного подсемейства зублефаров, обитатели барханных песков — сцинковые гекконы (*Teratoscincus*), гребнепалые гекконы (*Crossobamon*), тонкопалые гекконы (*Stenodactylus*), геккончики (*Alsophylax*) и голопалые гекконы (*Gymnodactylus*). Широко распространены в подобласти и агамовые, которые, в отличие от гекконов, отсутствуют в Западном полушарии. На всем протяжении подобласти от Сахары до Центральной Азии викарирующие виды агам сменяют друг друга. В песчаных пустынях Средней Азии обитают круглоголовки (*Phrynocephalus*), интересны также шипохвосты (*Uromastix*), обладатели короткого, плоского, покрытого сверху большими колючими чешуями хвоста, и достигающие 75 см в длину. Из семейства сцинков здесь встречаются мабуи (*Mabuia*), гологлазы (*Ablepharus*) со сросшимися, как у змей, веками в виде прозрачного окошка, змеяящерицы (*Ophiomorus*) с редуцированными конечностями, настоящие сцинки (*Scincus*) и др. Из настоящих ящериц в подобласти широко распростране-

ны ящурки (*Eremias*), встречаются и змееголовки (*Ophisops*), гребнепалые ящерицы (*Acanthodactylus*). В Передней и Средней Азии по речным долинам и в предгорьях живет крупная безногая ящерица желтопузик, упоминавшаяся ранее в Средиземноморской подобласти. Один род семейства варанов представлен крупным серым вараном (*Varanus griseus*). Ареал его охватывает всю подобласть, за исключением Центральной Азии.

Змеи подобласти не менее разнообразны. Это семейства слепунов с единственным видом — обыкновенной слепозмейкой (*Typhlops vermicularis*), узкоротых змей, удавов с родом удавчиков (*Eryx*), ужеобразных, аспидовых, гадюковых и ямкоголовых. Среди ужеобразных выделяется род полозов *Coluber*. Одни виды его широко распространены в подобласти — разноцветный (*C. ravergieri*) и пятнистый (*C. tyria*), другие имеют малые ареалы, приуроченные в основном к Сахаро-Синдской, как краснополосатый полоз (*C. rhodorachis*), или к Ирано-Туранской — поперечнополосатый полоз (*C. karelini*), территориям. В пустынях Северной Африки и Передней Азии встречаются остромордые ужи, или литоринхи (*Lythorhynchus*), ведущие полуройный образ жизни. Из них венценосный литоринх (*L. diadema*) живет только в Сахаре и Ливийской пустыне, а афганский (*L. ridgewayi*) — в Передней Азии. Из других ужеобразных отметим еще ложных песчаных ужей (*Psammophis*), к которому относится знаменитая стремительно передвигающаяся и питающаяся ящерицами стрела-змея (*P. lineolatus*). Аспидовые представлены кобрами (*Naja*) — индийской (среднеазиатский подвид без очкового рисунка) и египетской, а гадюковые — рядом видов, среди которых наиболее известны степная гадюка, гюрза, рогатые гадюки (*Cerastes*) и эфы (*Echis*), передвигающиеся «боковым ходом». Ямкоголовые змеи представлены щитомордником обыкновенным. Ареал его захватывает также часть Средней и Центральной Азии. Черепахи в подобласти мало, из водяных обитают каспийская (*Clemmys caspica*) и болотная (*Emys orbicularis*) черепахи. Из сухопутных встречаются египетская (*Testudo kleinmanni*), средиземноморская (*T. graeca*) и степная (*T. horsfieldi*) черепахи.

Из-за климатических условий состав амфибий очень беден. Из хвостатых живут только углозубы (*Hynobius*) — сибирский и семиреченский. Саламандра заходит лишь на запад Малой Азии. Там же попадаетея и малоазиатский тритон (*Triturus vittatus*). Бесхвостые представлены лягушками и жабами, из которых наиболее обычна серая жаба. В Северо-Восточной Африке живет нильская лягушка, ведущая водный образ жизни.

Среди пресноводных рыб выделяются своеобразные осетровые — 3 вида аральских лопатоносов (*Pseudoscaphirhynchus*), эндемики Амударьи и Сырдарьи. Из лососей есть аральский лосось, нерестящийся в Амударье, ручьевая форель (в верхнем течении Амударьи), хариусы (в Монго-

лии). В нижнем течении Нила, т. е. в Северо-Западной Африке, обитает единственный представитель особого семейства – гимнарх (*Gymnarchus niloticus*), способный испускать электрические импульсы. В реках и озерах подобласти распространены карповые рыбы: плотва, кутум, ельцы, в Центральной Азии алтайские османы (*Oreoleuciscus*), пескари (*Gobio*), усачи (*Barbus*) и храмули (*Varicorhinus*), средне- и центральноазиатские маринки (*Schizothorax*) и османы (*Diptychus*). В Центральной Азии, реже в других районах восточной и центральной частей подобласти многочисленны гольцы (*Nemachilus*). Некоторые из них живут только в высокогорных водоемах, например тибетский голец (*N. stoliczkae*). Нередки в подобласти и сомы, в верховьях Средней и Центральной Азии обитает тибетский сомик (*Glyptosternum reticulatum*), водоемы Сахары населяют сомы семейства *Clariidae*. По всей Сахаро-Синдской части распространены рыбы семейства карпозубых (*Cyprinodontidae*), и только здесь встречаются представители тропического семейства цихлид.

Многочисленны и разнообразны насекомые Сахаро-Гобийской подобласти. В аридных территориях подобласти типично обилие жуков-чернотелок (*Tenebrionidae*), среди которых много не только эндемичных видов, но и родов, есть даже своеобразное эндемичное подсемейство *Kuhitangiinae* с единственным родом и видом *Kuhitangia kryzhanovskii*. По всей подобласти обитают крупные *Pimelia*, роды *Pachyscelis*, *Catomus*, в песках живут *Sphenaria*. На западе подобласти из чернотелок очень характерен род *Mesostena*, а также *Asida* и *Erodius*. В пустынях Турана большинство чернотелок составляют эндемичные виды, относящиеся к родам *Stemodes*, *Pisterotarsa*, *Trigonoscelis* и др. В Центральной Азии есть свои эндемики, в основном обитатели пустынных плоскогорий (*Colposcelis*, *Anotalica*, *Platyope*, *Platyscelis* и др.). Подобная картина распространения свойственна большинству хрущей, листоедов, жужелиц и других семейств жуков. Из наиболее характерных представителей в песчаных пустынях живут жуки-хрущи из родов *Pharaonus*, *Chioneosoma* (белые хрущи), *Achranoxia*, *Dynamopus* и *Thynorycter*. Пустынные предгорья и низкогорья населены многочисленными жуками-кравчиками *Lethrus*, из которых только в Средней Азии 60 эндемичных видов, а также представителями древнесредиземноморского рода листоедов *Thelyterotarsus*, *Oreomela*, *Xenomela* и *Stemoplatus*.

В горах Сахаро-Гобийской подобласти мир насекомых очень богат и высокоэндемичен. Это аполлоны (*Parnassius*), сатиры *Hyponophele* и *Chazara*, саранчовые и кузнечики *Gomphomastax* и *Conophyma* и др. Субтропический характер биоценозов подобласти выражен наличием термитов, палочников, скорпионов, сольпуг и т. д.

Восточно-Азиатская, или Гималайско-Китайская, область включает в себя юго-восток в нетропической части Азии: Приморье, Северный и Средний Китай, Корею, Японию (кроме северного острова Хоккайдо), Восточный Тибет и восточную часть южного склона Гималаев. Граница области не везде отчетлива, особенно на севере и юго-востоке, в то время как на западе она вполне четко идет по хребту Большой Хинган. Климат здесь теплый или умеренно теплый, выпадает много осадков, особенно летом. Смягчающее и увлажняющее влияние океана чувствуется почти везде. Основной растительной формацией является лиственный лес. Южные районы области расположены в зоне вечнозеленого леса. Большую территорию занимают горы, ряд хребтов имеет хорошо выраженную альпийскую зону. Естественно, что в таких районах распределение климата и растительности подчиняется правилу вертикальной зональности.

Животный мир очень разнообразен. Это объясняется географическим положением, так как область граничит с тропиками Юго-Восточной Азии, что объясняет наличие некоторых индо-малайских форм.

Из млекопитающих широко представлены копытные. Очень разнообразны олени, что позволяет считать данную область возможным центром их происхождения. Здесь встречаются олени от мелких — хохлатый (*Elaphodus cephalophus*) и водяной (*Hydropotes inermis*) эндемик Китая — до крупных — пятнистый (*Cervus nippon*) и беломордый (*C. albirostris*), открытый Н. М. Пржевальским в Тибете. Еще один крупный олень Давида, или милу (*Elaphurus davidianus*), сохранился в настоящее время только в неволе. В горах Западного Китая обитают оригинальные виды из подсемейства козлов: горал (*Nemorhaedus goral*), серау (*Capricornis sumatraensis*) и такин (*Budorcas taxicolor*).

Насекомоядные включают в себя большое число эндемиков. Это своеобразные виды семейства гимнуровых: китайский гимнур (*Neotetracus sinensis*), живущий в горах Сычуани; кротовые из рода мопера — большая (*Mogera robusta*) и малая (*M. wogura*), распространенные в Китае, Японии и в Приморье, а также оригинальный сычуаньский землеройкокрот (*Uropsyllus soricipes*).

Из грызунов здесь обитают эндемичные южноазиатские полевки *Eothenomys* и крысovidные хомячки (*Cricetulus*). Индо-малайский элемент в фауне представляют белки рода *Dremomys*. Обитает в Японии и крайне примитивный древесный заяц (*Pentolagus furnessi*).

Из хищников встречаются волк и лисица, енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*); в горах — эндемичный красный волк (*Cuon alpinus*) из восточноазиатского рода; тигр; дымчатый леопард; снежный барс; крупная куница харза. Индо-малайский элемент представляет здесь

трехполосная циветта (*Arctogalidia trivirgata*) из виверровых. Из медведей распространен гималайский, или черный (*Ursus thibetanus*).

Обитает большая панда (*Ailuropoda melanoleuca*), которая теперь относится к отдельному семейству *Ailuriniidae*. Таким образом, в фауне млекопитающих Восточно-Азиатской области есть эндемик высокого ранга.

В богатую орнитофауну Восточно-Азиатской области входят разнообразные фазаны из родов *Phasianus*, *Chrysolophus* (золотой и алмазный), *Syrmaticus* (королевский), *Tragopan* (рогатый фазан) и *Lophophorus* (монал). Свообразны журавли. Японский журавль (*Griis japonensis*) занесен в Красную книгу. На грани исчезновения находится и красноногий ибис (*Nippon ianippon*). Аисты представлены эндемичным *Ciconia boyciana*, а утки — очень красивой мандаринкой (*Aix galericulata*). Много в области выходцев из соседней Индо-Малайской области. Это многочисленные зимородки из родов *Halcuon*, *Ceryle* и *Alcedo*, стрижи рода *Chaetura* (иглохвосты), широкороты (*Eurystomus*) из сизоворонковых, белоглазки и даже птицы бюль-бюли и рыбный филин (*Bubo lakistoni*).

Среди рептилий встречаются трехкоготные черепахи из рода *Trionyx*, полозы рода *Elaphe* (амурский, красноспинный, тонкохвостый, японский и др.), почти эндемичны виды рода *Dinodon*, попадающиеся в Приморском крае и на Южном Сахалине, а в Японии — ксенодерм. Аспидовые змеи отсутствуют. Гадюковые представлены крайне примитивной бирманской гадюкой (*Azemiops feae*) и смертельно ядовитой цепочной гадюкой (*Viperarusseli*). Из ямкоголовых змей обычен щитомордник восточный (*Ancistrodon blomhoffi*). Среди ящериц следует отметить лесных долгохвостиков (*Tachydromus*), отличающихся чрезвычайно длинным хвостом, которым они могут цепляться за ветки деревьев и в таком состоянии проводить целые ночи. Из гекконов и сцинков здесь встречаются несколько видов.

Фауна амфибий представлена оригинальными видами из хвостатых. Это когтистые тритоны рода *Onychodactylus*, распространенные в Китае, Корее, Японии и заходящие в Приморский край. Они снабжены роговыми когтями, что не свойственно амфибиям. У вида *O. fischeri* нет легких. Исполинская саламандра (*Megalobatrachus japonicus*), живущая в горных реках Японии и Восточного Китая, считается очень редким самым крупным современным видом земноводных (достигает 160 см). Среди лягушек и жаб есть эндемичные виды.

Пресноводные рыбы на севере области представлены викарирующими видами палеарктических родов (горчак, калуга, китайский сом и др.), но уже в Китае ихтиофауна приобретает своеобразные черты. К ней относятся обитающие и в бассейне Амура касатковые сомы (*Bagridae*), опасные из-за острых колючек и выделяемой ими ядовитой слизи. Из карпо-

вых, достигающих в Юго-Восточной Азии особого разнообразия, следует упомянуть серебряного карася, черного амура (*Mylopharyngodon piceus*) и белого амура (*Stenopharyngodon idella*), близких к усачам субэндемичных кони (*Hemibarbus*), желтоперов (*Plagiognathops*), белых и черных лещей, хищных желтощек (*Elophichthys bambusa*), лабиринтовых и карпозубых.

Насекомые Восточно-Азиатской области интересны не только из-за эндемизма многих из них (не менее 50 %), но и главным образом благодаря их фаунистическим связям. Здешняя фауна насекомых включает в себя много третичных реликтов. Только здесь встречается род *Cupes* из семейства жуков *Cupedidae*, представители которого живут и в тропиках, и в Северной Америке. Эндемичны семейства *Cephaloidae* (с североамериканскими связями) и *Helotidae* (с индо-малайскими связями). Представителей палеотропических или индо-малайских семейств, проникающих в Палеарктику через Восточно-Азиатскую подобласть, немало. Эндемичны для подобласти крупные и очень красивые металлически окрашенные жуки-брызгуны рода *Carabus* (*C. ignimetalla* и *C. pustulifer* из Китая, *C. gehini* из Японии, *C. constricticollis* из Кореи и Приморского края), огромный реликтовый усач (*Callipogon relictus*), относящийся к роду, распространенному в Центральной и Южной Америке. Из бабочек отметим кавалеров-хвостоносцев *Papilio helenus*, *P. bianor* явно тропического облика. Для многих шмелей (*Bombus sapporoensis*, *B. ussuriensis*) характерны ареалы, уходящие в южные районы Восточной Азии.

ЦАРСТВО НЕОГЕЯ

Царство Неогей, или Неотропическое, охватывает Центральную и Южную Америку, за исключением ее крайнего юга (Патагонии, Огненной Земли и Фолклендских (Мальвинских) островов). Кроме материковой части к царству относят прилегающие острова Атлантического океана: Большие Антильские, Багамские, Малые Антильские; и Тихого океана — Галапагос, Хуан-Фернандес. Северная граница царства проходит по югу Мексиканского плоскогорья.

Фауна этого царства богата и разнообразна, что обусловлено исторически длительным периодом изоляции Южной Америки от других материков. В то же время биота этого царства имеет древние связи с царством Палеогей, точнее с Эфиопской областью и Австралийской областью царства Нотогея через Антарктиду, современная связь с которыми прервалась в мезозое. Через Панамский перешеек, который то погружался под воды

океана, то вновь поднимался, сюда проникали как древние, так и более молодые представители Голарктики, преимущественно Nearктики.

Это царство характеризуется в первую очередь отсутствием однопроходных, наличием двух семейств сумчатых, отрядов неполнозубых и броненосцев, а также почти полным отсутствием насекомоядных млекопитающих. Как мы уже говорили, с учетом фауны беспозвоночных животных, в пределах царства Неогейя выделяются две области: *Неотропическая* (не включая юга Чили и Аргентины) с подобластями (Гвиано-Бразильская, Центральноамериканская) и *Карибская*, или *Антильская* (острова Карибского моря).

Неотропическая область. Северная граница области совпадает с границей всего царства. Южная проходит по умеренным широтам юга материка, оставляя за пределами области (и царства) юг Чили и Аргентины (в том числе Огненную Землю, Фолклендские и другие группы островов), а также острова Карибского моря, образующие самостоятельную область.

Природные условия Неотропической области разнообразны. Через нее вдоль западного края материка тянется система гигантских хребтов — Кордильер, Анд, отдельные вершины которых превышают 7000 м, отделяющих узкую прибрежную полосу на западе от широких аллювиальных равнин на востоке. На северо-востоке Южной Америки располагается сравнительно невысокое Гвианское нагорье, а на востоке — Бразильское нагорье, где берут начало правые притоки реки Амазонки. Остальные части материка представляют собой равнины. Климат области разнообразный: влажный тропический — в Центральной Америке и в бассейне Амазонки; периодически засушливый, жаркий, субтропический и даже пустынный — в южной части материка.

Равнины в бассейне Амазонки, а также ряд других районов тропической зоны покрыты влажными экваториальными лесами (гилями) с обилием заболоченных или периодически затопляемых участков. При продвижении с севера на юг и увеличении продолжительности сухого периода дождевые леса сменяются полувечнозелеными сезонными, затем появляются светлые листопадные леса — «хатинги», после них — колючее редколесье, далее — заросли кактусов и, наконец, саванны, или льяносы. Западные склоны Кордильер и прибрежная равнина покрыты редкой пустынной растительностью.

Флора Центральной и Южной Америки имеет общее происхождение с палеотропической, для нее характерны многочисленные семейства анноновых, лавровых, страстоцветных, ризофоровых, миртовых, орхидных, пальм, перечных, крапивных, баобабовых, молочайных и др. Одним из примеров такой связи флоры тропической Западной Африки

с флорой Южной Америки является распространение семейства бромелиевых. Почти все виды этого семейства произрастают в тропической Южной Америке, за исключением одного эндемичного вида из Гвинеи.

Среди эндемичных семейств флоры отметим канновые с одним родом канна с великолепными красными и оранжевыми цветами, опыляемыми колибри. Этими же птицами опыляются деревья и эпифиты семейства настурциевых, циклоцветных и др. Исключительно велико родовое разнообразие пальм, чрезвычайно богато представлены орхидные, например ваниль — ценное пищевое растение, длинные и тонкие плоды которого известны замечательным запахом. Наиболее древняя и оригинальная флора в области Гвианского нагорья, насчитывающая 100 эндемичных родов.

Богатейшая флора бассейна реки Амазонки содержит лишь одно эндемичное семейство, но не менее 500 эндемичных родов и более 3000 эндемичных видов. Общая площадь роскошных дождевых тропических лесов превышает 5 млн км². Нигде в мире эти леса не занимают столь большие площади и не отличаются таким богатством растительных форм. Так, в бассейне Амазонки только цветковых растений более 15 тыс. Здесь сосредоточено более 60 видов эндемичных пальм, из деревьев упомянем бертолецию, дынное дерево (папайя), сейбу (шерстяное дерево). Много бобовых, лавровых, разнообразны бамбуки, мимозовые. Эндемичны и водные растения, среди которых наиболее известна королевская виктория (*Victoria regia*) с гигантскими листьями и великолепными цветами. Именно отсюда известны культивируемые ныне в тропических странах гевея (каучуконосное дерево), дерево какао.

Своеобразна флора Бразильского нагорья, хотя здесь и отсутствуют эндемичные семейства, но имеется примерно 400 эндемичных родов. Растительность представлена сухими тропическими лесами, редколесьем, кустарниками и саваннами. В тропических редколесьях своеобразны деревья из рода ваточник со вздутыми редькообразными стволами диаметром до нескольких метров, рыхлая ткань которых содержит много влаги, необходимой в засушливые периоды. Светлые хвойные леса образует еще один эндемик — араукария. Эндемичны многочисленные кактусовые. Флора Анд содержит 1 эндемичное семейство и около 200 эндемичных родов. По числу таксонов флора относительно небогата, в ее состав входят мигранты с севера и юга. Из эндемиков отметим хинное дерево. Не менее известно дерево кока, кроме того, Анды — родина многих культурных растений (картофель, помидоры, фасоль) и др.

Фауна этого царства богата и разнообразна, отличается высоким уровнем эндемизма и наряду с этим дефективностью. Очень многие живот-

ные, подобно многим растениям этой области, широко распространены по всей территории. Однако немало и тех, чей ареал невелик.

Из сумчатых млекопитающих субэндемичен отряд ценолестов (*Paucituberculata*) с единственным семейством ценолестовых (*Caenolestidae*) и отряд *Didelphimorphia* американских опоссумов (*Didelphidae*), некоторые виды которых проникают в Голарктику и Патагонию.

Из плацентарных млекопитающих эндемичен отряд настоящих неполнозубых (*Pilosa*), включающий в себя семейства ленивцев (*Bradypodidae*, *Megalonychidae*) и муравьедов (*Myrmecophagidae*, *Cyclopedidae*). Субэндемичен отряд броненосцев (*Cingulata*), один вид из которого выходит за пределы царства. Из 9 семейств рукокрылых, встречающихся здесь, 7 являются эндемичными: футлярохвостые (*Emballonuridae*); рыбацкие (*Noctilionidae*); американские присосконогие (*Thyropteridae*); воронкоухие (*Natalidae*); дымчатые летучие мыши (*Furipteridae*); настоящие вампиры (*Desmodontidae*); листоносы (*Phyllostomidae*). Приматы все без исключения относятся к эндемичному параотряду широконосых обезьян (*Platyrrhini*) с 5 семействами: игрунковые (*Callitrichidae*); цепкохвостые, или цебиды (*Cebidae*); ночные обезьяны (*Aotidae*); саковые (*Pitheciidae*) и паукообразные обезьяны (*Atelidae*).

Особенно разнообразны грызуны, среди которых насчитывается 10 эндемичных семейств: древесные дикобразы (*Erethizontidae*), свинковые (*Caviidae*), водосвинковые (*Hydrochoeridae*), агутиевые (*Dinomyidae*), хутиевые (*Capromyidae*), шиншилловые (*Chinchillidae*), нутриевые (*Myocastoridae*), восьмизубые (*Octodontidae*) и др.

Из непарнокопытных встречаются только субэндемичное семейство тапировых (*Tapiridae*), которое представлено здесь тремя видами, а четвертый вид – чепрачный тапир – распространен изолированно в Юго-Восточной Азии. Из парнокопытных субэндемично семейство пекари (*Tayassuidae*), похожее на мелких кабанов, обитающее также в Северной Америке. Другие семейства представлены эндемичными родами и видами: из оленей это род мазама (*Mazama*), пуду (*Pudu*) (субэндемичен); из верблюдовых – гуанако (*Lama guanicoe*) и викунья (*Vicugna vicugna*).

Отряд хищных представлен несколькими семействами, среди которых есть как широко распространенные виды, так и эндемики. Наиболее многочисленны енотовые – это носухи (*Nasua*), кинкажу (*Potos flavus*), енот-ракоед (*Procyon cancrivorus*) и др. Из псовых эндемичны саванновая лисица (*Cerdocyon thous*), гривастый волк (*Canis jubatus*), кустарниковая собака (*Icticyon veneticus*) и др. Из медведей эндемичен очковый медведь (*Tremarctos ornatus*), имеющий узкий ареал в северной части Анд. Из кошек обычны оцелот (*Felis pardalis*), ягуарунди (*F. yaguarundi*), эйру (*F. eyra*), пума (*F. concolor*), онцилла (*F. tigrinus*), ягуар (*Panthera onca*) и др.

Описание уникальности млекопитающих Неогей было бы неполно без пресноводных дельфинов бонто. Один вид — белый речной дельфин (*Inia geoffrensis*) — встречается даже в верхнем течении южноамериканских рек (Амазонка и Ориноко); второй — ла-платский дельфин (*Pontoporia blainvillei*) — в низовьях и дельтах; амазонская соталия, или амазонский дельфин (*Sotalia fluviatilis*) — в реках бассейна Амазонки. Распространены в пресных водах также ламантины — бразильский (*Trichechus inunguis*) и американский (*T. manatus*).

Фауна птиц необычайно богата и оригинальна, как и вообще в Южном полушарии. Еще Ф. Дарлингтон назвал Южную Америку «континентом птиц». Из 67 семейств более половины эндемичны, а это 1500 видов. Неогей является родиной 35 семейств птиц, из которых 9 успели распространиться и вNearктику; из 920 родов 78 % эндемичны. С другой стороны, здесь отсутствуют почти все типичные для Арктогеи семейства, даже многочисленные в Северной Америке тетеревиные (*Tetraoninae*).

Субэндемичны 3 отряда: нандуобразные (*Rheiformes*), которые представлены южно-американским страусом, или нанду (*Rhea*), обитающим в пампасах Бразилии и Аргентины; тинамуобразные (*Tinamiformes*), насчитывающий 50 видов древних птиц, внешне похожих на куропаток и плохо летающих, обитающих в лесах и степях; отряд колибриобразных (*Trochiliformes*).

Из эндемичных семейств остановимся на наиболее ярких представителях. Это обитающие в пампасах семейство паламедий, или шпорцевых гусей (*Anhimidae*); семейство крупных лесных птиц кракс (*Scacidae*); семейство гоацинов (*Opisthocomidae*), представленное одним-единственным видом; монотипические семейства — солнечные цапли (*Eurypygidae*), любящие стоять на солнце, расправив широко хвост и крылья; арамовые (*Aramidae*), или пастушковые, журавли; гуахаро (*Steatornithidae*), гнездящиеся колониями в глубоких пещерах. Эндемичны также семейства трубочей (*Psophiidae*) и серием (*Cariamidae*). Богато видами и оригинальное семейство тукановых (*Rhamphasidae*) с огромными яркоокрашенными клювами; семейства тоди (*Todidae*) и момотов (*Momotidae*), птиц-пуховок (*Bucconidae*) и бормотушек (*Galbulidae*). Из обширного отряда воробьиных птиц для Неогей характерно обилие и разнообразие так называемых одноголосых или кричащих (*Clamatores*), насчитывающих 9 семейств и более 800 видов. Среди них эндемичны следующие семейства: печниковые (*Furnariidae*), насчитывающее более 200 видов небольших птиц; котинговые (*Cotingidae*), или скальные, петушки — около 100 видов; муравьеловковые (*Formicariidae*) — около 224 видов. Среди двухголосых, или певчих воробьиных (*Oscines*), которые бедно представлены в этом царстве, энде-

мичны красочное семейство танагр (*Thraupidae*) – около 200 видов; трупяловых, или кассиков (*Icteridae*), около 90 видов и др.

Некоторые семейства выходят за пределы Неотропиков: пересмешниковые (*Mimidae*), насчитывающее 30 видов, американские славки, или коньки (*Pencedramidae*), – 110 видов, тиранновые (*Tyrannidae*) – 360 видов и др. Среди них и очень мелкие, яркоокрашенные колибри (*Trochilidae*), 500 видов из которых являются эндемиками, а 12 видов заходят в Неарктику в качестве летних гнездящихся птиц. Из широко распространенных групп птиц в Неотропиках разнообразны голенастые, пластинчатоклювые, хищные, совы, кукушки, голуби, попугаи, дятлы. Для горных ландшафтов характерны кондор (*Sarcorhamphus gryphus*), королевский гриф (*S. papa*), в лесах – дневные хищники гарпии (*Trasaetus* и *Morphus*) и каракары (*Polyborus*). Очень разнообразны попугаи, насчитывающие 13 эндемичных родов. Это великолепные ара (*Ara*), зеленые амазоны (*Amazona*), крошечные воробьиные попугаи (*Paittacula*) и др. Однако в Неотропиках отсутствуют журавли, дрофы, птицы-носороги, рогоклювы и другие семейства, обитающие в Неарктике и Евразии и Африке. Все это характеризует древность и значительную самостоятельность очага формирования неотропической орнитофауны.

Среди рептилий эндемизм на уровне семейств не выражен, что подтверждают древние континентальные связи Южной Америки с Африкой и Австралией. Здесь отсутствуют настоящие ящерицы, вараны и некоторые другие семейства, характерные для Арктогеи. Каймановые (*Chelydridae*) и иловые (*Kinosternidae*) черепахи, обитающие в северной части Неотропиков, обитают и в Неарктике, а сухопутные и пресноводные черепахи широко представлены в тропиках всего мира. Однако родовой эндемизм проявляется очень ярко. Из семейства змеиношеих черепах (*Chelidae*), другие виды которого обитают в Австралии и Новой Гвинее, эндемичен род лягушковых черепах (*Batrachemys*), гидромедуз (*Hydromedusa*), выпуклых черепах (*Mesoclemmys*), жабоголовых черепах (*Phrynops*), плоских черепах (*Platemys*), а род бахромчатых черепах (*Chelus*) представлен одним видом матамата (*Ch. fimbriatus*). Из семейства пеломедузовых (*Pelomedusidae*), широко представленного в Африке и Мадагаскаре, в Южной Америке встречаются эндемичные роды: гвианские щитоногие черепахи (*Peltocephalus*) (1 вид) и щитоногие черепахи (*Podocnemis*) – 6 видов, среди которых известная тартаруга (*P. expansa*).

В Неотропиках находится центр происхождения и разнообразия ящериц обширного семейства игуановых (*Iguanidae*) – встречаются крупные древесные формы, мелкие горные, степные, полуводные – всего более 700 видов. Эндемичными родами представлены гекконы (*Gekkonidae*):

вкладнопалые гекконы (*Coleodactylus*), южноамериканские гекконы (*Homonota*), американские вараны (*Teiidae*) и др.

Семейство ложноногих змей (*Boidae*) представлено такими эндемичными родами, как настоящие удавы (*Boa*); узкобрюхие, или древесные, удавы (*Corallus*), анаконды (*Eunectes*) — 4 вида. Ядовитые змеи семейства аспидовых (*Elapidae*) включают в себя эндемичные роды стройных аспидов (*Leptomicrurus*) и небольших, пестроокрашенных коралловых аспидов (*Micrurus*), насчитывающих 50 видов. Такое значительное число видов при ограниченном числе родов свидетельствует о недавнем проникновении этой группы в Неотропики. Настоящих гадюк в Новом Свете нет, но их с успехом замещают ямкоголовые гадюки (*Crotalinae*), включая гремучих змей (всего свыше 40 видов), имеющие термолокаторный орган. Среди них самые крупные ядовитые змеи Америки — бушмейстер (*Lachesis mutus*) и жарараки (*Bothrops*).

В отряде крокодилов эндемичны 3 рода кайманов из семейства аллигаторов (*Alligatoridae*) — это 3 вида очковых кайманов (*Caiman*), 1 вид черных кайманов (*Melanosuchus*) и 2 вида гладколобых кайманов (*Paleosuchus*). Семейство настоящих крокодилов (*Crocodylidae*) представлено типичным родом *Crocodylus*.

Из земноводных в Неотропиках встречаются общие сNearктикой семейства амбистомовых (*Ambystomatidae*) и безлегочных саламандр (*Plethodontidae*), которые утратили легкие с переходом к постоянному водному образу жизни. В целом хвостатые амфибии представлены здесь очень бедно, эндемичен род разнозубых червяг (*Rhinatrema*). Из бесхвостых исключительного разнообразия достигает семейство квакш (16 родов), большинство из которых являются эндемичными: тонкопалые (*Aplastodiscus*), гребнистоголовые (*Aparasphenodon*), каскетные (*Argenteohyla*); заботливые (*Cryptobatraelus*), шелеспинки (*Flectonotus*), выводковые (*Fritziana*), сумчатые (*Gastrotheca*), квакши-треуголки (*Hemiphractus*), американские (*Ololygon*), жабовидные (*Phrynohyas*), листники (*Phyllodytes*), филломедузы (*Phyllomedusa*), клиноголовы (*Sphaenorhynchus*), панцирноголовые (*Trachycephalus*) и др.

Другие семейства бесхвостых также изобилуют эндемичными родами и видами. Семейство пиповых (*Pipidae*) иллюстрирует древние связи Неотропиков и Африки. Эндемичный род пипы (*Pipa*) населяет Амазонию, а виды шпорцевых лягушек этого семейства обитают в Южной и Восточной Африке.

Семейство свистунов, или зубатых жаб (*Leptodactylidae*), представлено эндемичными родами, которых более 35. Это остропалые лягушки (*Adelophryne*), ямочные свистуны (*Adenomera*), шипогруды (*Alsodes*), не-

полнороты (*Atelognathus*), дисконоги (*Barycholos*), леснянки (*Batrachyla*), шлемоголовые свистуны (*Caudiverbera*), крупные яркоокрашенные ротатки (*Ceratophrys*), земляные лягушки (*Geobatrachus*), лающие жабы (*Hyloctophryne*), лесолюбы (*Hylodes*), андские свистуны (*Telmatobius*) и др. Настоящие жабы (*Bufo*) представлены следующими эндемичными родами арлекины (*Atelopus*), древесные арлекины (*Dendrophryniscus*), черноспинки (*Melanophryniscus*), тучные арлекины (*Osornophryne*), клюворылые жабы (*Rhizophryne*). Другие же роды этого семейства имеют свои эндемичные виды, среди которых выделяется громадная ага (*Bufo marinus*), обитающая и в солоноватых водах.

Чрезвычайно разнообразны и практически эндемичны семейства стеклянных лягушек (*Centrolenidae*), древолазов (*Dendrobatidae*). Настоящие же лягушки (*Ranidae*) отсутствуют в южной половине материка, а в северную проникли сравнительно недавно.

Безногие земноводные представлены двумя эндемичными семействами хвостатых червяг (*Rhinatreumatidae*) и водных червяг (*Typhlonectidae*) (19 видов). Семейство настоящих червяг (*Caecilidae*) представлено 9 эндемичными родами.

Ихтиофауна Неотропической области достигает огромного богатства при полном отсутствии карповых, характерных для тропиков Азии. Среди рыб следует прежде всего упомянуть древнюю двоякодышашую рыбу лепидосирен (*Lepidosiren paradoxa*) из эндемичного семейства американских чешуйчатниковых (*Lepidosirenidae*), длиной более метра, способную впадать в спячку до 8 месяцев при высыхании водоема. Примечательно, что другое семейство из отряда двулегочникообразных (*Lepidosireniformes*) распространено в тропической Африке. Обитает здесь и самая крупная пресноводная рыба — арапаима (*Arapaima gigas*) из семейства арапановых (*Osteoglossidae*).

Эндемично монотипическое семейство электрических угрей (*Electrophoridae*), населяющее реки бассейна Амазонки. Из карпообразных многочисленны (около 800 видов) представители семейства харациновых (*Characidae*), которых охотно держат в аквариумах. Не менее известны представители эндемичного семейства пираньевых (*Serrasalminidae*), обладающие острыми зубами и сильными челюстями (10 родов и более 50 видов). Очень разнообразны сомообразные (12 семейств и более 1000 видов) — это эндемичные панцирные сомы (*Callichthyidae*); пимелодовые (*Peimelodidae*); представители семейства ванделлиевых (*Trichomycteridae*), ведущие паразитический образ жизни и др. Разнообразны также семейства зубатых карпов (*Cyprinodontidae*) и цихлид (*Cichlidae*), представители которых встречаются и в тропической Африке.

Беспозвоночные Неотропиков еще более разнообразны, чем позвоночные животные, среди которых много представителей очень крупных размеров. Только насекомых в этой области зарегистрировано более 5600 родов, из которых на долю эндемиков приходится 61 %. Причем эта территория считается наименее изученной, и ежегодно открываются десятки новых видов и таксонов более высоких рангов. Однако, несмотря на такое видовое богатство, здесь нет эндемичных подотрядов и сравнительно мало эндемичных семейств насекомых, что объясняется историей этого региона, первоначально входившего в состав Гондваны, а в начале третичного периода соединявшегося ненадолго с Северной Америкой.

Среди эндемичных семейств упомянем *Pseudostigmatidae* из стрекоз; из прямокрылых — семейство *Proscopiidae*, *Romaleidae* и *Pauliniidae*; из полужесткокрылых — *Termitaphididae*.

Разнообразие бабочек столь велико, что в окрестностях небольшого города можно собрать до 700 видов дневных бабочек, что почти равно всему видовому составу дневных бабочек Неарктики. Привычные для нас ночные бабочки, такие как бражники и совки, летают днем, что, возможно, связано с обилием летучих мышей. Кроме широко распространенных семейств эндемичными являются *Morphidae* (около 29 видов), *Dalceridae* (50 видов) и *Brassolidae* (70 видов); субэндемичными — семейства *Ithomiidae* (500 видов) и *Heliconiidae* (более 100 видов), *Riodinidae* (около 200 видов).

Двукрылые (*Diptera*) представлены небольшими по видовому составу эндемичными или субэндемичными семействами. Эндемичны *Pantophthalmidae*, *Eurychoromyiidae*, *Richardiidae*, *Rhopalomeridae*, *Somatiidae*, *Syringogastridae* и *Mesembrenellidae*. Субэндемичны *Cuterebridae*, распространенные также в Северной Америке, и *Tanypezidae*, из которого в Голарктике известны 2 вида.

Перепончатокрылые (*Hymenoptera*) представлены колоссальным числом эндемичных родов и видов, среди которых особое внимание представляют муравьи. В состав мирмикофауны входят две большие группы: странствующие муравьи и муравьи-листорезы. Полностью отсутствуют многие голарктические и палеотропические роды. Многочисленны также термиты. Здесь находится центр разнообразия цикадовых семейства горбатов (*Membracidae*), насчитывающий более половины мировой фауны.

Жесткокрылые (*Coleoptera*) выделяются эндемичными подсемействами примитивных *Megascelidinae* из листоедов и *Trypanaeinae* из карапузиков. Субэндемичны подсемейства *Scarabaeinae* из пластинчатоусых и *Megalopsidinae* из стафилинид, часть видов которых заходят на юг Северной Америки.

Из прочих членистоногих, характерных для данной области, упомянем пауков-птицеедов (*Ariculariidae*) (около 600 видов), гигантских сколопендр (*Scolopendra*) и кивсяков (*Julida*). Скорпионы представлены эндемичным подсемейством *Chactinae*. Эндемичны здесь два древних семейства сенокосцев — *Cosmetidae* (300 видов) и *Gonyleptidae* (около 600 видов).

Другие беспозвоночные представлены эндемичными группами легочных моллюсков (*Glandina*, *Buliminus*), наземных пиявок (*Hirudinea*). Эндемичны крупные почвенные планарии из отряда *Tricladida*.

Неотропическую область подразделяют на две подобласти: Гвиано-Бразильскую и Центрально-Американскую, выделяемую ранее Чилийскую подобласть сейчас, согласно фаунистическим данным по беспозвоночным животным, ее северную часть относят к Центрально-Американской подобласти, а южную — к Чилийско-Патагонской области царства Нотогея.

Гвиано-Бразильская подобласть занимает большую часть области. Она охватывает территорию от Панамского перешейка на севере до границ Чилийско-Патагонской области (до 35° южной широты на западе и 38° — на востоке). К ней же относятся материковые острова Тринидад, Тобаго и Фернандо-Норонья. Большая часть этой огромной территории покрыта девственными тропическими лесами. Сюда же относятся саванны и пампасы Бразилии, льяносы Венесуэлы и горные леса восточных склонов Кордильер.

Фауна этой подобласти достигает здесь наиболее полного выражения. В этой специфической лесной фауне преобладают эндемичные группы и реликты.

Из млекопитающих встречаются опоссумы (род *Caluromys*, 3 вида), трехпалые и двупалые ленивцы, древесные муравьеды (карликовый и тамандуа), широконосые обезьяны семейства игрунков (*Callitrichidae*), не выходя за пределы подобласти тамарины, дурукули, капуцины, паукообразные и ревуны. В наземном ярусе обитают большой муравьед (*Myrmecophaga tridactyla*), броненосцы, которые, помимо широко распространенных мелких видов, представлены чисто лесными родами *Cabassous* и *Priodontus*. Здесь водится большинство видов пекари и оленей, например болотный олень (*Blastocerus dichotomus*), и мелкие мазамы (*Mazama*). Столь характерные для Южной Америки тапиры представлены наиболее распространенным видом *Tapirus americanus*. Из хищных особенно характерны ягуар, кустовая собака (*Speothos venaticus*), из грызунов — капибара, не переходящая на юг Ла-Платы. Во влажных горных лесах Анд встречается очковый медведь (*Tremarctos ornatus*) — единственный представитель медвежьих, обитающий на южноамериканском континенте.

Сумчатые крысы достигают здесь наибольшего разнообразия; здесь же встречаются и замечательные ценolestы (роды *Caenolestes* и *Lestoros*), связывающие растительноядных сумчатых и плотоядных. Ламантины живут только в реках описываемой провинции.

Птицы представлены в подобласти наиболее богато, причем целый ряд семейств встречается только здесь, например *Pipridae* и значительная часть *Cotingidae*, среди них уже упомянутые выше каменные петушки (*Rupicola*); то же самое относится к таким видам, как солнечная цапля (*Eurypyga helias*) и гоацин (*Opisthocomus hoazin*), попугаи ара, амазоны, разнообразные колибри, орел-гарпия, хохлатый гокко, паламедии, американский страус, тинаму и др.

Из рептилий наиболее разнообразны игуановые, только здесь встречается огромный водяной удав анаконда. Невероятно разнообразны бесхвостые амфибии пипы, квакши и др. Типичные рыбы Амазонии — двоякодышащий чешуйчатник, электрический угорь, гигантская арапаима, аравана, различные виды пираний.

Беспозвоночные животные охватывают все группы, рассмотренные ранее. Только в этой подобласти встречаются многие гиганты энтомофауны неотропиков — бабочки *Morpho* и *Erebius*, дровосеки *Macrodonia* и *Titanus*. Пределами этой подобласти ограничены ареалы многих эндемичных семейств насекомых.

Центрально-Американская подобласть охватывает территорию от Панамского перешейка до южной окраины Мексиканского нагорья и небольшие островки вдоль ее восточного берега. Рельеф местности гористый, хотя и не достигает больших высот. Большую часть занимают средневысотные горы, прорезанные глубокими ущельями рек, крупные низменности находятся лишь на севере. На низменностях и северо-восточных наветренных склонах господствуют влажные тропические вечнозеленые леса с обилием пальм. Значительные участки на низменностях заболочены; берега обрамлены мангровыми зарослями. На северо-западе растут ксерофильные леса и кустарники. В горах четко выражена высотная поясность, встречаются смешанные леса из вечнозеленых лиственных и хвойных пород, альпийские луга, экваториальные луга парамос.

Фауна этой подобласти носит переходный характер, поскольку в Южной Мексике и Центральной Америке наблюдается перекрытие ареалов неотропических и неарктических животных. Однако, несмотря на определенное количество общих видов и групп, своеобразие фауны достаточно велико.

Из млекопитающих встречаются кинкажу и эндемичный енот — какомицли (*Bassariscus sumichrasti*), центральноамериканский тапир (*Tapirus*

bairdi), девятипоясный броненосец и др. Местные птицы представлены королевским грифом, эндемичным родом тинаму *Nothocercus*, своеобразной зонтичной птицей-звонарем, многочисленными эндемичными колибри, видами тиранновых и т. д. Что касается рептилий и амфибий, то в Центрально-Американской подобласти встречается игуана василиск (*Basiliscus americanus*), ядозуб (*Heloderma*), ящерицы *Chirotes* с атрофированными задними конечностями, аксолотль и безлегочная саламандра (*Spelerpes*). Все эти виды заходят из южных частей Неарктики. Из рыб особенно многочисленны зубатые карпы (*Cyprinodontidae*); встречаются и неарктические формы – сомик *Amiurus* и панцирная щука (*Lepidosteus*). В фауне насекомых необходимо отметить эндемичное семейство мексиканских саранчовых *Xyronotidae*, большое количество эндемичных родов из многих групп, почти полное отсутствие жуков-рогачей (*Lucanidae*) и наличие усача *Callipogon*, встречающегося также в Гималайско-Китайской подобласти.

Североамериканские элементы фауны состоят из землероек (*Sorex*), полевок, летяг, хорьков, рыси, зайцев, к ним также относятся индейки, пищухи, синицы, каймановые черепахи, ямкоголовые змеи и рыбы чукучаны. Но отсутствуют очень многие гвиано-бразильские формы, игрунки, каменные петушки, кариамы, солнечные цапли и др.

Карибская, или Антильская, область охватывает острова Карибского моря: Большие Альгийские (Куба, Ямайка, Гаити, Пуэрто-Рико), Малые Альгийские и Багамские. Большинство островов имеют вулканическое происхождение и возникли в позднекрейцеровое время. Багамские острова образованы коралловыми рифами.

Флора и фауна имеют типично островной характер. На островах большую часть занимают сельхозугодья, также произрастают пальмовые леса, колючие кустарники, вечнозеленые и саванные тропические леса.

Фауна бедна и дефектна из-за отсутствия целого ряда материковых групп животных. Млекопитающих очень мало, но есть эндемичное семейство шелезубовых (*Solenodontidae*) с двумя видами – кубинским (*Atopogale cubana*) и гаитянским (*Solenoclon paradoxus*) шелезубами.

На островах Куба, Пинос и других обитают цепкохвостые хутии (*Capromyidae*), на острове Гаити – свой эндемичный род этого семейства загути (*Plagiodontia*).

Островной опоссум обитает на Малых Антильских островах, один вид енота – на Багамских. Рукокрылые представлены 5 семействами: вампиры, зайцегубые, рыбадные, листоносые и листобородые. Всего насчитывается 24 рода летучих мышей, 5 из которых эндемичны.

Помимо перелетных и зимующих птиц, орнитофауна области представлена более 140 видами, из которых 35 являются эндемичными, а остальные неотропического и неарктического происхождения. На Больших Антильских островах обитает эндемичное семейство тодди, или плоскоклювов (*Todidae*), причем на каждом острове свой эндемичный вид. Много эндемиков среди колибри, трогонов, кукушек, тираннов, дятлов, славков и других семейств.

Рептилии представлены несколькими видами черепах рода *Testudo*, немногочисленными и в большинстве своем неядовитыми змеями (удава *Epicrates* и *Corallus*; ужеобразные; ядовитая копьеголовая змея (*Bothrops atrox*) на Малых Антильских островах и др.), большим числом ящериц. Имеются 2 вида крокодилов: *Crocodylus acutus* и эндемик Кубы — *C. rhombifer*.

Фауна амфибий очень бедна, здесь нет безногих и хвостатых земноводных. Бесхвостые представлены 5 родами, среди которых листовые лягушки (*Eleutherodactylus*) с эндемичными кубинскими карликовыми и пуэрториканскими коки; пуэрториканские жабы (*Bufo lemur*); квакши и южноамериканские свистуны; короткоголовые лягушки, или седлоносые жабы (*Brachycephalidae*).

Фауна пресноводных рыб также очень бедна и представлена наибольшим числом видов в семействе карпозубов, среди которых немало живородящих эндемиков (например, *Lebistes* с острова Барбадос). В пещерах Кубы обитает 2 эндемичных вида семейства бротулевых (*Brotulidae*), остальные представители которого являются морскими. Встречаются здесь также хромисы, знаменитая рыбка гамбузия и североамериканская панцирная щука, ванделлиевые сомики.

Из беспозвоночных животных невероятно разнообразия достигают наземные моллюски, среди которых более 11 эндемичных родов. Удивительна пещерная фауна беспозвоночных, из которых половина — эндемики.

Среди энтомофауны Карибской области также отсутствуют многие таксоны, обитающие в континентальных неотропиках. Вероятно, заселялись острова мигрантами в основном из Центральной и северо-запада Южной Америки, которые успели обособиться и дать ряд эндемиков. В горах Больших Антильских островов встречается эндемичный подвид жулики *Antilloscaris*, эндемичные виды рода *Strategus* из пластинчатосухих, светляки родов *Alecton* и *Lychnuris*, чернотелки родов *Pelonoecus* и *Stomion*, эндемичные виды рода *Derancistrus* из усачей, эндемичные роды палочников (*Lamponius*, *Clonistria*, *Diapheridus*). Чешуекрылые немногочисленны, но имеется ряд эндемичных родов (*Burtia*, *Calisto*, *Cydimon*). Из саранчовых известно 8 видов, 7 из которых эндемики.

ЦАРСТВО НОТОГЕЯ

К царству Нотогея отнесены умеренные области Южного полушария. Вопрос о составе и границах данного царства до сих пор остается спорным, большинство зоогеографов по традиции включает в него Австралию с Тасманией, Новую Гвинею с соседними островами и Новую Зеландию, а юг Южной Америки рассматривают как часть Неотропической области. Однако объединение Австралийской и Новозеландской областей с югом Южной Америки в одно царство основано на сходстве современных биот и на общности их истории. Движение Австралии на север после распада Гондваны началось в середине мелового периода, а миграционные связи между Австралией и Южной Америкой продолжались до миоцена. На основании этого в состав царства входят: юг материка Южной Америки, включая Патагонию и Огненную Землю; Австралия с прилегающими островами; остров Тасмания; Новая Зеландия; субантарктические острова Мирового океана.

В царстве Нотогея выделяют три области: *Австралийскую*, *Новозеландскую* и *Патагонскую* (*Чилийско-Патагонскую*).

В целом Нотогея отличается от других царств древностью, обусловленной существованием Южного проматерика, и значительной бедностью видового состава, связанной с географической изоляцией в течение последних примерно 90 млн лет, а также процессами аридизации.

Фауна царства характеризуется высоким эндемизмом и автохтонным видообразованием. Ее особенностями являются: наличие однопроходных, эндемичных для этого царства; господство сумчатых млекопитающих и почти полное отсутствие плацентарных; насекомые представлены наиболее древними и примитивными формами.

Австралийская область включает материк Австралию, крупный остров Тасманию и ряд мелких — Кенгуру, Кинг, Флиндерс и др.

Характер природных условий области определяется тем, что северная часть материка лежит в тропическом поясе; центральная — в субтропическом; а южная — в умеренном. Горные хребты, расположенные по периферии материка (на западном побережье невысокие горы Дарлинг и Виктории, на восточном — большой водораздельный хребет высотой до 2000 м), задерживают основную массу осадков, не пропуская их в центр континента. Больше всего осадков выпадает на северо-востоке Австралии и острове Тасмания, а самая аридная зона — каменистая пустыня Стерта, где выпадает не более 125 мм осадков в год. Таким образом, растительный покров Австралии представлен на северо-востоке тропическими лесами, южнее — субтропическими. При продвижении на юг

их сменяют хвойно-широколиственные вечнозеленые, а на юго-западе — сухие и редкостойные леса. Остальная территория покрыта пустынями всех типов и вариаций (щелбнистые, каменистые, песчаные, глинистые, солончаковые и т. д.), которые охватывают почти всю внутреннюю часть континента, а на северо-западе выходят на морское побережье.

Флора Австралийской области самобытна и отличается высоким эндемизмом: из 12 тыс. видов растений более 9 тыс. эндемики. Однако имеются общие с Южной Америкой семейства араукариевых, подокарповых, винтеровых, протейных, рестионовых, и роды — южный бук (*Notofagus*), *Hebe*, *Donatia*, *Drapetes*, многие из которых являются общими с родами Новой Зеландии. Наибольшую роль во флоре области играют злаки: бобовые (более 1000 видов); сложноцветные; орхидные; протейные, среди которых известен род банксия, относящийся к орнитофильным растениям; миртовые (более 1000 видов), сюда же относят эвкалипт. Всего эвкалиптов в Австралии насчитывается более 525 видов, растущих по всей территории от влажных лесов до знойных пустынь, где встречаются кустарниковые эвкалипты (130 видов), достигающие всего 2—3 м. Многочисленны и насекомоядные растения (36 видов), что свидетельствует о бедности почв.

Австралийская фауна не менее уникальна, чем растительность. Только в этой области распространены оба семейства отряда однопроходных (*Monotremata*): утконосовые (*Ornithorhynchidae*) и ехидновые (*Tachyglossidae*). Утконос эндемичен, а ехидны выходят за пределы царства, проникая в Новую Гвинею.

Характерная особенность Австралийской области — многообразие сумчатых млекопитающих (*Marsupialia*), представленных надотрядом *Australidelphia*, включающим в себя 4 отряда, 17 семейств и около 200 видов, из которых большинство (за исключением новогвинейских) эндемичны для области.

Именно здесь сумчатые занимают те экологические ниши, которые в других областях и царствах заняты плацентарными млекопитающими. Конвергентное сходство в облике, поведении и биологии отражены в названиях этих животных.

Отряд хищных сумчатых (*Dasyuromorphia*) включает в себя 3 семейства. Семейство хищных сумчатых (*Dasyuridae*) насчитывает более 50 видов, многие из которых занесены в Международную красную книгу (МКК). К наиболее ярким представителям этого семейства относятся тасманийский дьявол (*Sarcophilus harrisi*) — хищник с крупной головой и мощными челюстями; крапчатая куница (*Dasyurus viverrinus*), у которой сумка развивается только в период размножения; толстохвостая сумчатая

землеройка (*Sminthopsis crassicauda*) — обитатель аридных районов Австралии; двугребнехвостые сумчатые мыши (*Dasyuroides byrnei*) — обитатели каменистых пустынь и полупустынь. К этому семейству также относятся сумчатые тушканчики, плоскоголовые мыши и т. д. Сумчатый волк (*Thylacinus cynocephalus*) — единственный представитель одноименного семейства *Thylacinidae* — вымер в середине XX в. Семейство сумчатых муравьедов, или намбатов (*Myrmecobiidae*), включает один вид *Myrmecobius fasciatus*, обитающий на юго-западе материка (занесен в МКК). У этого сумчатого животного сумка отсутствует вообще, и детеныши (а их обычно 4) вынуждены держаться ртом за сосок матери и ее шерсть конечностями.

Отряд сумчатых кротов (*Notoryctemorphia*) представлен одноименным семейством *Notoryctidae*, обитающим в песчаных пустынях центра материка и являющимся экологическим викариатом европейских кротов и африканских златокротов. Всего известно два вида: сумчатый крот (*Notoryctes typhlops*) и северный сумчатый крот (*Notoryctes caurinus*), они не делают постоянных нор, а передвигаются в грунте вблизи поверхности.

Отряд бандикутов, или сумчатых барсуков (*Peramelemorphia*), включает в себя виды, обитающие как в Австралии, так и в Новой Гвинее. Семейство бандикутовых, или сумчатых барсуков (*Peramelidae*), насчитывает примерно 17 видов небольших и преимущественно ночных животных, из них грубошерстный бандикут (*Perameles bougainvillei*) занесен в МКК. Второе семейство отряда — кроличьи бандикуты (*Thylacomylidae*) — эндемично для Австралии и включает только 1 ныне живущий в пустынях вид — кроличий бандикут (*Macrotis lagotis*).

Отряд двурезцовых сумчатых (*Diprotodontia*) насчитывает более 130 видов и является самым разнообразным отрядом среди сумчатых, включающим в себя 11 семейств, 5 из которых эндемичны. Это монотипическое семейство поссумов-медоедов, или хоботноголовых кускусов (*Tarsipedidae*), с представителем *Tarsipes spenserae*, обитающим на юго-западе материка. Семейство кенгуровых крыс, или потору (*Potoroidae*), включает в себя 10 видов небольших, бурого окраса зверьков, похожих на крупных грызунов. Семейство мускусных кенгуровых крыс (*Hypsiprymnodontidae*) с единственным видом цепконогом (*Hypsiprymnodon moschatus*) распространено на побережье северо-восточного Квинсленда. Обитает монотипическое семейство сумчатых медведей, или коал (*Phascolarctidae*), — очень медлительных животных с одним видом *Phascolarctos cinereus*, питающихся листьями эвкалиптов определенных видов. Семейство вомбатовых, или сумчатых сурков (*Vombatidae*), преимущественно ночных растительноядных обитатели лесов, саванн и степей, насчитывает 3 вида.

Представители 6 субэндемичных семейств распространены в Австралии и на Тасмании, а также в Новой Гвинее и ряде мелких островов: это семейство лазающих сумчатых, или кускусов, или поссумов (*Phalangeridae*) (примерно 18 видов), ведущих древесный образ жизни; семейство поссумов-пигмеев, или карликовых кускусов (*Burramyidae*) (около 6 видов) (некоторые его виды способны при низких температурах впадать в спячку); семейство сумчатых летяг (*Petauridae*) (23 вида), имеющих по бокам тела складки кожи, позволяющие им совершать планирующие прыжки; кольцехвостые кускусы (*Pseudocheiridae*) — небольшое семейство преимущественно растительноядных зверьков, похожих на сумчатых летяг; семейство перьехвостых кускусов (*Acrobatidae*), включающее в себя всего два вида: перьехвостого кускуса (*Distoechurus pennatus*), обитающего в Австралии, и карликового летучего кускуса (*Acrobates pygmaeus*) — на Новой Гвинее.

Очень разнообразно семейство кенгуровых (*Macropodidae*) насчитывающее около 50 видов. Сюда относятся одиночные животные валлаби, или заячьи кенгуру (*Lagorchestes conspicillatus*), древесные кенгуру (*Dendrolagus*) и кенгуру, ведущие более-менее стадный образ жизни. В строении пищеварительного тракта и зубов у последней группы наблюдается конвергенция с копытными пустынь Азии и Африки. К ним относятся гигантский рыжий кенгуру (*Macropus rufus*) и серый кенгуру (*M. giganteus*), кочующие по открытым равнинам; скальный, или горный, кенгуру (*Petrogale penicillata*), ведущий оседлый образ жизни, и др.

Тот факт, что сумчатые давно живут в Австралии, подтверждают находки ископаемых остатков гигантского вомбата, или дипротодона (*Diprotodon optatum*), и хищного сумчатого льва (*Thulacoleo*).

Высшие, или плацентарные, звери представлены двумя отрядами: рукокрылых (*Chiroptera*) и грызунов (*Rodentia*). Из рукокрылых немало эндемиков, например австралийский ложный вампир из семейства *Megadermatidae* и золотистый листонос из ложных подковоносов (*Hipposideridae*), встречающиеся также в Африке, Юго-Восточной Азии и Южной Европе. Грызуны проникли сюда очень давно и включают в себя примитивные и специфические формы, из которых 9 родов эндемичны: австралийские полевые мыши (*Gyomys*), прутогнездные крысы (*Leporillus*), псевдомисы (*Pseudomys*), банановые крысы (*Melomys*), австралийские мыши (*Leggadina*), кенгуровые мыши (*Notomys*), кроликовые крысы (*Conilurus*), мантбулы (*Mesembriomys*), бобровые крысы (*Hydromys*). Сравнительно недавно, вероятно вместе с первобытным человеком, сюда проник представитель хищных — материковая собака динго.

Эволюция австралийских птиц шла параллельно эволюции млекопитающих. Предки многих из них жили во времена Гондваны, а некоторые пе-

ребрались сюда сравнительно недавно из Юго-Восточной Азии. В настоящее время орнитофауна Австралийской области представлена более чем 50 семействами и 720 видами. Из них эндемично семейство эму (*Dromaiidae*), представленное самой крупной птицей царства – обыкновенным эму (*Dromaius novaehollandiae*). Второй вид *D. minor* уничтожен на о. Тасмания в XIX в. Эндемичны также включающие по 2 вида семейства лирохвостов (*Menuridae*) и кустарниковых птиц (*Atrichornithidae*). Субэндемичными являются семейства лесных ласточек (*Artamidae*) – 10 видов; сорочьих жаворонков (*Grallinidae*) – 4 вида; австралийских сорок, или флейтовых птиц (*Cracticidae*), – 10 видов; казуаров (*Casuariidae*) – 3 вида.

Другие семейства имеют свои эндемичные виды, из них наиболее широко известны глазчатая курица (*Leipoa ocellata*) из сорных кур (*Megapodiidae*), черный лебедь (*Cygnus atratus*) из утиных (*Anatidae*), кукабарра (*Dacilo novaeguineae*) из зимородков (*Alcedinidae*). Очень разнообразны и включают в себя много эндемиков на уровне рода семейства медососов (*Meliphagidae*) и попугаев (*Psittacidae*).

Эволюция австралийских рептилий, которых насчитывается около 420 видов, шла по иному пути, нежели эволюция млекопитающих и птиц. Большинство рептилий произошли сравнительно недавно от родственников из Юго-Восточной Азии. Почти эндемично семейство чешуеногов (*Pygopodidae*), в котором из 13 видов, 12 водятся в Австралии, и только один на Новой Гвинее. Субэндемичны два семейства черепах: змеинойшейные черепахи (*Chelidae*), распространенные также в Южной Америке и Новой Гвинее и представленные в области эндемичными родами (*Chelodina*, *Pseudemydura*, *Rheodytes*); монотипическое семейство двухкоготных черепах (*Carettochelyidae*) с единственным видом *Carettochelys insculpta*, обитающим в реках Северной Австралии и Новой Гвинее. Много эндемичных родов и видов в семействах сцинковых (*Scincidae*), агамовых (*Agamidae*), варанов (*Varanidae*) и гекконов (*Gekkonidae*). Но отсутствуют в области настоящие ящерицы (*Lacertidae*) и игуаны (*Iguanidae*).

Среди змей Австралии встречаются как широко распространенные группы, так и эндемики – водяные австралийские питоны (*Morelia*) из ложноногих (*Boidae*); браминские слепуны (*Ramphotyphlops*) из слепозмеек (*Typhlopidae*) и др.

Аспидовые (*Elapidae*) составляют две трети всей фауны змей и представлены наиболее древними и примитивными видами. Конвергентная эволюция привела к возникновению форм, сходных с гадюковыми (род *Acanthophis*), ужовыми и ямкоголовыми. Ядовитых змей больше, чем на других континентах, среди них тайпан (*Oxyuranus scutellatus*), чей яд в 50 раз сильнее яда кобры; австралийские медноголовые змеи; австра-

лийские коралловые аспиды; скрытоглазые аспиды; демаксии; эхиопексы; фурины и т. д.

Семейство крокодилов (*Crocodylidae*) распространено только на севере материка и представлено эндемичным австралийским узкорылым крокодилом (*Crocodylus johnsoni*) и субэндемичным гребнистым (*C. porosus*), встречающимся также на Новой Гвинее.

Из амфибий (*Amphibia*) распространены только бесхвостые (более 200 видов). Эндемично семейство австралийских жаб (*Myobatrachidae*), к которым относятся округлые жабы, норницы, моховые лягушки, кринии. Среди них интересна пустынная австралийская жаба (*Chiroleptes platicephalus*), обитающая в пустынях центральной части материка. Семейство квакш (*Hylidae*), обычно живущее в лесах, здесь представлено пустынными видами – это эндемичный род *Cyclorana*, имеющий ускоренный жизненный цикл, многие из них способны переживать засуху, запасая воду в своем теле и закапываясь в грунт. Есть свои эндемики и среди микроквакш (*Microhylidae*): квинслендский лазун (*Cophixalus neglectus*), лазун-чревовещатель (*C. ornatus*) и др.

Пресноводная ихтиофауна довольно бедная и насчитывает около 230 видов. В области мало сомов, отсутствуют карповые, лососевые, карпозубые, большинство пресноводных видов произошло от морских предков. Однако здесь встречается древнее эндемичное монотипическое семейство рогозубовых (*Ceratodontidae*). Рогозуб, или баррамунда (*Neoceratodus forsteri*), обитает в реках Восточной Австралии. Из аравановых, или костноязыких (*Osteoglossidae*), встречаются свои эндемичные виды, другие представители семейства заселяют пресные воды Южной Америки, Африки, Индокитая и островов Малайского архипелага. Эндемичные виды есть в семействе аплохитоновых (*Aplocheilichthysidae*) – австралийский прототрокт (*Prototroctes maraena*) и ловеттия (*Lovettia sealii*). Хорошо представлено семейство Южного полушария галаксиевых (*Galaxiidae*), три рода которого эндемичны.

Беспозвоночных в Австралийской области насчитывается более 65 тыс. видов. Из дождевых червей мегасколецид (*Megascolecidae*), широко распространенных в тропиках Евразии и Африки, здесь обитают самые крупные виды (*Megascolides australis*) длиной до 2,5 м. Подтверждение гондванских связей прослеживается в распространении древнего семейства перипатописиды (*Peripatopsidae*), встречающегося как в Австралийской области, так и в Новой Зеландии, Южной Америке, Южной Африке, на Новой Гвинее, Соломоновых островах, Новых Гебридах и Новой Каледонии. Пресноводные ракообразные отряда *Anaspidacea* (5 видов) эндемичны для Юго-Восточной Австралии и Тасмании. Равноногие раки

подотряда *Phreatoicidea* (около 50 видов) свидетельствуют о связи Австралийской области с древними фаунами Новой Зеландии, Индии и Южной Африки. Эндемично семейство речных раков *Austrastacidae*, обитающее в южной части материка. Среди хелицероных есть как широко распространенные виды, большинство из которых относятся к пантропической группе, так и эндемики. Это семейство скорпионов *Bothriuridae*, виды которого распространены далее на север до Суматры, а также и в Неотропиках; семейство мигаломорфных пауков-птицеядов *Dipluridae*. Клещей описано более 5,5 тыс. видов, среди которых субэндемичны ядовитые клещи-голотеры (*Holothyrus*).

Энтомофауна области насчитывает около 60 тыс. видов, среди которых немало древних групп. Это субэндемичное семейство *Eustemiidae* из отряда веснянок, распространенное также в Новой Зеландии и на юго-западе Южной Америки, является мезозойским реликтом времен древнего материка Гондваны. Из отряда сетчатокрылых эндемично семейство *Myiodactylidae*, личинки которых обитают на листьях эвкалиптов. Отряд стрекозы (*Odonata*) малочислен (около 240 видов), однако имеет эндемичное семейство *Platycnemididae*. В отряде *Homoptera* эндемично реликтовое семейство певчих цикад *Tettigarctidae* и род пенницы (*Macherotes*). Эндемичен род блох (*Echidnophaga*), являющихся эктопаразитами сумчатых и однопроходных животных. Из перепончатокрылых (более 12 тыс. видов) многочисленны муравьи, представленные наиболее древними группами, такими как муравьи-бульдоги (*Myrmecia*) с огромными челюстями и жалом и австралийские медовые муравьи (*Melophorus*). Помимо эндемиков, здесь встречаются виды, общие с Ориентальной областью, например зеленые муравьи-портные рода *Oecophylla*. Из отряда чешуекрылых (*Lepidoptera*), насчитывающих более 20 тыс., представлены в большом разнообразии моли, дневных бабочек гораздо меньше и встречаются они лишь на северо-востоке материка. Термиты немногочисленны (170 видов), большая часть их обитает в северных и центральных районах, где преобладают виды молодого и прогрессивного семейства *Termitidae*. К югу фаунистическое разнообразие уменьшается и представлено более примитивными древними семействами: *Kalotermitidae*, *Hodotermitidae* и *Rhinotermitidae*. Только 4 вида обитает во влажных тропических лесах, а остальные – в аридных и семиаридных ландшафтах. Многочисленны саранчовые. В отряде *Coleoptera* более 28 тыс. видов; эндемично семейство *Merycidae* (2 вида). Другие семейства представлены эндемичными родами (хрущи, чернотелки) и видами, реже трибами (листоеды), подсемействами (долгоносики, карапузики). В надсемействе *Curculionioidea* почти 97 % видов эндемики.

Необычность фауны Австралийской области связана с тем, что длительное время она развивалась в изоляции, на большой территории (7,6 млн км²), с различными природными условиями, что и привело к возникновению такого многообразия форм.

Новозеландская область — это островная область, охватывающая кроме Северного и Южного островов ряд мелких — Стьюарт, Окленд, Кермадек, Чатем и др. Острова Новой Зеландии образовалась 60 млн лет назад благодаря движению тихоокеанской и австралийской тектонических плит. Имеют гористую местность с высокими плато, альпийской зоной, ледниками, глубокими фьордами, озерами, вулканами и горячими источниками. Климат мягкий, умеренный, с большим количеством осадков (до 1000 мм в год). На Северном острове произрастают влажные тропические леса; на Южном — вечнозеленые с большим количеством южного бука (*Nothofagus*), вдоль восточного берега тянется полоса степей.

Во флоре Новой Зеландии отсутствуют эндемичные семейства, но очень высок видовой эндемизм, который среди хвойных достигает 100 %, а цветковых — 80 %. Кроме южного бука основными лесообразующими деревьями являются араукария (*Araucaria heterophylla*) и агатис, или дерево каури (*Agathis australis*). Не менее известен гигантский папоротник *Cyatea arborea* высотой до 20 м.

Подобно другим отдаленным океаническим островам, фауна Новозеландской области крайне дефектна. До того как европейцы завезли сюда многие виды из других областей (более 54 видов), единственными эндемичными млекопитающими здесь были три вида летучих мышей. Это длиннохвостый футлярокрыл, или новозеландский выростогуб (*Chalinolobus tuberculatus*) из широко распространенного семейства гладконосых мышей (*Vespertilionidae*) и 2 вида короткохвостых футлярокрылов — большой (*Mystacina robusta*) и малый (*M. tuberculata*) — из эндемичного семейства футлярокрылых, или новозеландских летучих мышей (*Mystacinidae*), ведущих, в отличие от других рукокрылых, наземный образ жизни, питаясь насекомыми, фруктами и падалью. А живущая главным образом на деревьях маорийская крыса (*Rattus exulans maorium*) из семейства мышинных (*Muridae*), возможно, была завезена древними мореплавателями племени маори.

Орнитофауна Новой Зеландии насчитывает 308 видов, из которых эндемичны почти все 250 видов местных птиц. Поскольку на островах нет хищников, здесь образовалась самая большая из всех островных коллекций нелетающих птиц, включающая 1 эндемичный отряд и 5 эндемичных семейств. Это знаменитые киви — обладатели ноздрей на конце клюва. В отряде кивиобразных (*Apterygiformes*) семействе бескрылых (*Apterygidae*)

насчитывают 5 видов: обыкновенный киви (*Apteryx australis*), большой серый, или хаастов, киви (*Apteryx haastii*), малый, или оуэнов, киви (*Apteryx owenii*) и др. Эндемично семейство нелетающих совиных попугаев (*Strigopidae*) с очень редким единственным представителем какапо (*Strigops habroptilus*); из отряда попугаев — семейство несторов (*Nestoridae*), включающее два вида кеа (*Nestor notabilis*) и кака (*Nestor meridionalis*). Из воробьиных — семейство плохо летающих птиц новозеландских крапивников (*Xenicidae*) и семейство новозеландских скворцов, или гуйи (*Callaeatidae*), включающее 3 вида: седлистая гуйя, или тико (*Philesturnus carunculatus*), исчезнувшая на главных островах и обитающая только на мелких островах; вымершая в 1960-х гг. разноклювая гуйя (*Heteralocha acutirostris*); признанная вымершей с 2007 г. кокако, или гуйя-органист (*Callaeas cinerea*).

Всего лишь около 300 лет назад вымерли не без участия человека гигантские нелетающие птицы моа, или динорнисы (*Dinornis*), относящиеся к эндемичному отряду *Dinornithiformes*. Описано более 20 видов этих птиц, многие из которых достигали 4 м в высоту и весили более четверти тонны. Немногим позднее, предположительно всего около 200 лет назад, был истреблен и крупнейший из известных видов орлов — орел Хааста (*Harpagornis moorei*), имевший размах крыльев до 3 м и весивший до 15 кг.

Много эндемиков и среди других семейств. Наиболее яркий представитель из пастушковых (*Ralloidae*) — бескрылая султанка такахэ (*Porphyrio hochstetteri (mantelli)*), долгое время считавшаяся вымершей и заново открытая в 1948 г. Эта уникальная птица живет в долинах альпийской зоны и является самым крупным представителем семейства. Эндемичен также нелетающий пастушок уэка (*Gallirallus australis*). Из утиных — оклендский чирок (*Anas aucklandica*), который хотя и держится вблизи воды, ведет наземный образ жизни; голубая утка, вайо (*Hymenolanius malacorhynchos*), обитающая в чистых быстротекущих с водопадами реках. Из медососовых (*Meliphagidae*) эндемичны известные своим великолепным пением новозеландский туи (*Prostremadera novaeseelandiae*) и птица-колокольчик, или медосос-макомако (*Anthornis melanura*). Из голубиных — новозеландский голубь кереру (*Hemiphaga novaeseelandiae*), населяющий леса Новой Зеландии и выполняющий основную роль в их возобновлении, рассеивая семена редких деревьев. Эндемична и находится на грани вымирания (насчитывается 36 птиц) самая маленькая из крачек — волшебная крачка (*Sterna nereis*). На грани исчезновения находится и эндемик Чатемских островов — черная мухоловка (*Petroica traversi*), которой насчитывается 250 птиц. Кроме того, в Новой Зеландии эндемичны пять видов пингинов.

Рептилий немного, но встречаются настоящие зоологические анахронизмы. Эндемична гаттерия, или туатара (*Sphenodon punctatus*), ранее

считавшаяся единственным представителем древнего отряда клювоголо-
вых (*Sphenodontia* (= *Rhynchocephalia*)), являющегося современником ди-
нозавров. Этот ранее широко распространенный вид сохранился лишь
на 32 мелких островах. Второй вид *Sphenodon guntheri* населяет (около 400
особей) пляжи и лесные участки острова Норт-Бразер в проливе Кука.
Среди ящериц известно около 90 видов. Из гекконов (*Gekkonidae*) энде-
мичны живородящие новозеландские гекконы (*Hoplodactylus*) – 10 видов;
древесные новозеландские зеленые гекконы (*Naultinus*) – около 8 видов.
Сцинковые (*Scincidae*) представлены как мелкими, так и крупными ви-
дами. Эндемичен род *Oligosoma*, насчитывающий более 20 видов. Сре-
ди них самые крупные представители (до 30 см) живородящие большой
сцинк (*Oligosoma grande*) и сцинк Отаго (*O. ottagense*), а также сцинк Суте-
ра (*O. suteri*). К этому же роду относится одна из самых редких ящериц,
обитающая вблизи воды – шевроновый сцинк (*Oligosoma homalonotum*).
Эндемичны и самые маленькие ящерицы рода *Cyclodina*, например мед-
ный сцинк (*Cyclodina aenea*) имеет 12 см в длину. Здесь отсутствуют змеи,
черепахи и крокодилы.

Амфибии представлены видами древнего и примитивного рода
Leiopelma, выделяемого в отдельное семейство *Leiopelmatidae*, сохранив-
шего ряд черт хвостатых амфибий. Из известных семи видов три вымерло,
а четыре встречаются преимущественно на мелких островах: лиопельма
Арчея (*L. archeyi*), Гамильтона (*L. hamiltoni*), северная, или Хохштеттера
(*L. hochstetteri*), и пакека (*L. pakeka*). Примечательно, что ближайшие род-
ственники этих лягушек, а именно семейство хвостатых лягушек, обита-
ют в Северной Америке.

Пресноводная ихтиофауна немногочисленна, насчитывается 29 видов
рыб, 8 из которых находятся на грани исчезновения. Рыбы Новой Зелан-
дии относятся в основном к трем семействам, распространение которых
ограничено только Южным полушарием. Это хорошо знакомые уже га-
лаксиевые, насчитывающие здесь 20 видов как мелких, так и более круп-
ных рыб, например гигантская галаксия (*Galaxias argenteus*) длиной более
30 см, а также рыбы рода неоханна (*Neochanna*), способные зарываться
в грязь и переживать отсутствие воды до двух месяцев. Из аплохитонов-
вых (*Aplochitonidae*) эндемичен новозеландский прототрокт (*Prototroctes*
oxyrhynchus), находящийся на грани вымирания. И третье семейство ре-
тропинновых (*Retropinnidae*) представлено как широко распространен-
ными видами, так и эндемиками. Из семейства угревых (*Anguillidae*) эн-
демичны два вида – малоплавниковый (*Anguilla australis*) и долгоперый
(*Anguilla dieffenbachii*) угри. Эндемичен род gobiоморфусов (*Gobiomorphus*)
из бычковых рыб, насчитывающий 3 вида, обитающих на дне быстроте-
кущих водоемов.

Беспозвоночные представлены довольно бедно. Дождевые черви имеют родственные связи с червями Австралии и Мадагаскара. Из членистоногих обращает на себя внимание полное отсутствие скорпионов. Из пауков встречается общий с Австралией красноспинный каракурт (*Latrodectus mactans*), или катипо. Эндемичны пресноводные креветки, или коуара *Astacidae*, обитающие среди камней на дне ручьев и пресноводных рек, представленные двумя разными видами на Южном и Северном островах, а также наземные улитки рода *Powelliphanta*, насчитывающие 21 вид и 51 подвид, — крупные ночные хищники с диаметром завитка до 9 см, питающиеся дождевыми червями и слизнями. Некоторые моллюски области также имеют древние гондванские связи, среди них хищные наземные улитки рода *Rhitiida*, известные и в Южной Африке.

Энтомофауна очень разнообразна и включает в себя большое количество крупных нелетающих насекомых (нелетающий жук-гогач *Geodorcus helmsi*, жук-усач и палочники), что связано с отсутствием змей и мелких млекопитающих. Это, вероятно, привело к тому, что многие из них заняли пустующие ниши грызунов. Так, гигантские бескрылые кузнечики Уэта (*Deinacrida rugosa*), достигающие 7 см в длину, взяли на себя экологическую роль специализированных распространителей семян растений с сочными плодами. Из муравьев 11 видов являются эндемиками. Жуки (*Coleoptera*) составляют до четверти всей фауны насекомых Новой Зеландии и насчитывают более 5 тыс. видов, которые составляют 1100 родов и 82 семейства. Наибольшее разнообразие наблюдается в семействах долгоносиков (*Curculionidae*) — около 1,5 тыс. видов, стафилинид (*Staphylinidae*) — около 1 тыс. видов и жужелиц (*Carabidae*) — более 400 видов. Три семейства жуков (*Agapythidae*, *Cyclaxyridae*, *Metaxinidae*), а также три подсемейства: *Horelophinae* (семейство *Hydrophilidae*), *Euderinae* (семейство *Bostrichidae*), *Agapythinae* (семейство *Phloeostichidae*) являются эндемиками.

Патагонская область включает южную оконечность Южной Америки (юг Чили и Аргентины), Огненную Землю, архипелаг Хуан-Фернандес, Фолклендские (Мальвинские) острова и ряд мелких островных групп, а также отдельные острова, разбросанные в южной части Мирового океана: Кергелен, Крозе, Южная Георгия, Тристан-да-Кунья, Амстердам и др. Для данной области характерен умеренный засушливый климат с сильными ветрами и количеством осадков от 150 до 700 мм в год. Условия достаточно суровы, часто бывают внезапные летние заморозки или зимние оттепели.

Область очень фрагментарна. Для нее характерно преобладание степных пространств (пампасов) в предгорьях Анд, а южнее — злаково-кустар-

никовых полупустынь и даже пустынь. Реки текут в глубоких каньонах, у подножия Анд имеются крупные озера. Патагонская пустыня (четвертая по величине в мире) тянется узкой полосой длиной 1600 км вдоль Атлантического океана, занимая Патагонское плато на высоте 600–800 м. Растительный покров здесь разреженный и состоит из редких дерновин, злаков (ковыль, овсянец, мятлик), кустиков (маторро и др.) и подушек болакса и азореллы. Холодные высокогорья Кордильер — «пуны» — близки по растительности к полупустыням на равнинах. На архипелаге Чилоэ и на Огненной Земле растут влажные леса, состоящие из южного бука и араукарии. Это самый южный лесной массив на планете, значительную площадь которого занимает криволесье из-за сильных ветров.

Фауна области не отличается многообразием, здесь встречаются виды, свойственные Неотропике (колибри, броненосцы), но их число невелико. Обитающие же эндемичные виды отличаются крайне ограниченными ареалами. Млекопитающих насчитывается около 70 видов. Сумчатые представлены наиболее древними и примитивными группами. Эндемичен отряд микробиотерий (*Microbiotheria*) с единственным семейством колоколовых, или соневидных, опоссумов (*Microbiotheriidae*), включающим один реликтовый вид колоколо, или чилоэского опоссума (*Dromiciops gliroides*). Субэндемично семейство ценолестовых (*Caenolestidae*) из отряда ценолестов (*Paucituberculata*), сочетающее в себе признаки хищных и растительноядных сумчатых. С данной территории известны палеонтологические находки этой группы раннетретичного времени. Здесь обитают виды, относящиеся к родам эквадорских ценолестов (*Caenolestes*) и чилийских ценолестов (*Rhyncholestes*). Из семейства опоссумовых (*Didelphidae*) эндемичны виды родов мышевидных опоссумов (*Marmosa*) и толстохвостых опоссумов (*Thylamys*). Плацентарные млекопитающие изобилуют специфичными эндемичными видами. Это крупные грызуны мара (*Dolichotis patagonica*) из семейства свинок (*Caviidae*), равнинные (*Lagostomus*) и горные (*Lagidium*) вискачи из шиншилловых (*Chinchillidae*), а также туко-туко (*Stenomys*) из семейства гребнемышинных (*Stenomyidae*). В лесах водятся эндемичные, находящиеся на грани исчезновения, олени: южный (*Pudu pudu*) и северный (*Pudu mephistophiles*) пуду, самые маленькие в мире (до 9 кг); пампасский олень (*Odocoileus campestris*). Из псовых эндемична похожая на лис магелланова собака, или кульпео (*Cerdocyon magellanicum*); из кошачьих — чилийские кошки, или кодкод (*Leopardus guigna*), с заметной гривой вдоль хребта, обитающие в лесах на высоте от 1900 до 2500 м над уровнем моря. В лесах также обитает южная выдра (*Lontra provocax*), на открытых пространствах — дикий вид лам гуанак (*Lama guanicoe*) и патагонская ласка (*Lyncodon patagonicus*), из крупных хищников в северной части встречается пума.

В орнитофауне эндемично семейство белых ржанок (*Chionidae*), включающее в себя 2 вида и относящееся к очень древней группе, связывающей куликов с голубями. Это обитающие у побережья птицы (*Chionis*) с белоснежным оперением и необычным клювом, имеющим над ноздрями развитые особые чешуевидные крышечки. Субэндемичны отряд нандуобразных (*Rheiformes*) с обитателем пустынь нанду Дарвина (*Rhea pennata*) и семейство зобатых бегунков (*Thinocoridae*). Из утиных эндемичен род *Merganetta*, близкий к новозеландским уткам, черношейный лебедь (*Cygnus melanocoryphus*). Эндемичны также магелланский дятел (*Campephilus magellanicus*), патагонский овсяночник (*Phrygilus patagonicus*), патагонский певчий пересмешник (*Mimus patagonicus*). Из хищных птиц встречаются кондоры и орлы, кроличий сыч (*Athene cunicularia*). На берегах озер в долинах собираются многочисленные колонии фламинго и других водных птиц. Большинство птиц, обыкновенно гнездящихся на деревьях, здесь предпочитают вить гнезда прямо на земле, например попугаи, некоторые совы и др. До самой южной оконечности Огненной Земли здесь встречается хохлатый колибри (*Eustephanus galeritus*).

Фауна рептилий немногочисленна и насчитывает около 65 видов. Это некоторые америгуаны (род *Liolaemus* доходит до Огненной Земли), тейиды, или американские вараны (*Teiidae*), примитивные ужеобразные змеи.

Из амфибий большой интерес представляют некоторые бесхвостые, обитающие в Чили, — ринодерма Дарвина (*Rhinoderma darwini*) из семейства ринодермы (*Rhinodermatidae*), которая замечательна тем, что вынашивает развивающуюся икру в горловом мешке. Другой представитель *Calyptocephalus gayi* из эндемичного семейства *Calyptocephalellidae* имеет сплошной костный покров головы. Пресноводные рыбы представлены галаксиевыми, горные реки Анд изобилуют своими эндемиками, но в целом ихтиофауна бедна.

Гораздо богаче в области представлены беспозвоночные. Они включают в себя большое количество своеобразных эндемиков, нередко высокого ранга. О. Л. Крыжановский приводит характерные примеры относительно распространения ряда жужелиц. Так, для Патагонии эндемичны трибы *Cnemacanthini* и *Antarctiini*. Чрезвычайно своеобразно распространение отдельных эндемичных родов. Великолепные жужелицы рода *Ceroglossus*, обитающие от севера Южной Америки до Огненной Земли, имеют ближайших родственников среди голарктических красотелов (*Calosoma*). Жужелицы трибы *Migadopini* обитают в Патагонии, Новой Зеландии и Австралии, жук-скакун *Lecanomor*, встречающийся в Чили, представлен другим видом в Австралии. Жуки-рогачи из подсемейства *Chiasognathinae* населяют леса Чили, Австралии и юга Африки. Обычная

в Европе, в Палеарктической Азии и Неарктике бабочка *Erebia* имеется и в Патагонии, причем местный вид (*Erebia patagonica*) стоит ближе к европейским, чем к восточносибирским. Встречаются свои эндемичные виды шмелей и мух. Многочисленны и разнообразны саранчовые. Много пустынных муравьев, которые обнаруживают конвергентное сходство с пустынными видами Средней Азии. Не менее интересна эндемичная веснянка *Andiperla willinki*, обитающая в зоне ледников и способная переносить низкие температуры.

На островах Тристан-да-Кунья вулканического происхождения единственными наземными позвоночными являются птицы: 2 эндемичных рода нелетающих пастушков, 1 эндемичный род дрозда; 2 эндемичных рода вьюрков, родственные южноамериканским (патагонскими) группам.

Фолклендские (Мальвинские) острова отличаются умеренно холодным климатом и полным отсутствием древесной растительности. Фауна позвоночных здесь очень бедная — 1 вид мышей, 18 видов птиц, амфибий и рептилий нет вообще, насекомых известно 84 вида. Единственный крупный эндемик — волкоподобная лисица (*Dusicyon australis*), родственная южноамериканским видам, — была истреблена в XIX в. Несомненно, эти острова были некогда частью Патагонии. Впрочем, Ф. Дарлингтон высказал предположение, что предки фолклендской лисицы достигли архипелага на дрейфующих льдах. На островах Южной Георгии фауна еще беднее, там найдено всего 17 видов насекомых.

Хуан-Фернандес расположен к востоку от Чили и имеет крайне бедную фауну, состоящую из выходцев Южной Америки. Кроме хищных птиц, залетающих сюда с материка, здесь постоянно живет 4 вида, среди них эндемичные виды колибри и тиранна (*Anaertes fernandensis*). В фауне беспозвоночных насчитывается 34 вида бабочек, близких или общих с чилийскими, около 20 видов эндемичных моллюсков, относящихся к родам, распространенным в Чили.

Несмотря на то, что острова Субантарктики расположены в приполярной зоне, климат здесь океанический, прохладный и сырой, близкий к климату высокогорий тропической зоны. Древесной растительности нет. Многие растения имеют вид подушек (азорелла на Кергелене и др.). В фауне преобладают морские звери и птицы — королевский и золотоволосый пингвин, буревестники и эндемичное семейство белых ржанок (*Chionididae*), морские слоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основной

Воронов, А. Г. Биogeография с основами экологии : учебник / А. Г. Воронов [и др.]. М., 2002.

Воронов, А. Г. Биogeография мира : учеб. для студ. высш. учеб. завед. / А. Г. Воронов, Н. Н. Дроздов, Е. Г. Мяло. М., 1985.

Второв, П. П. Биogeография : учебник / П. П. Второв, Н. Н. Дроздов. Владос-Пресс, 2001.

Крыжановский, О. Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара : учебник / О. Л. Крыжановский. М., 2002.

Лопатин, И. К. Зоogeография : учеб. для ун-тов / И. К. Лопатин. Минск, 1989.

Дополнительный

Абдурахманов, Г. М. Основы зоологии и зоogeографии : учебник / Г. М. Абдурахманов, И. К. Лопатин. М., 2001.

Биogeография : учебник / Г. М. Абдурахманов [и др.]. М., 2003.

Воронов, А. Г. Биogeография с основами экологии : учебник / А. Г. Воронов. М., 1987.

Зедлаг, У. Животный мир Земли / У. Зедлаг. М., 1975.

Наумов, Г. В. Краткая история биogeографии / Г. В. Наумов. М., 1969.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ВВЕДЕНИЕ.....	4
Основные разделы зоогеографии и связи с другими науками	5
Цели и задачи зоогеографии.....	8
История развития зоогеографии	10
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЗООГЕОГРАФИИ.....	14
Факторы среды. Экологическая толерантность животных.....	17
Условия существования и распространения животных в пресных водах	18
Условия существования животных организмов на суше.....	29
ХОРОЛОГИЯ	49
Ареалы и их классификация.....	49
Классификация ареалов по размерам	54
Классификация ареалов по форме (очертаниям)	56
Расселение животных и динамика ареалов.....	59
Центры происхождения и распространения видов	67
УЧЕНИЕ О ФАУНЕ.....	70
Понятие о фауне, ее характеристика и генезис.....	70
Типы фауногенеза	77
Теории происхождения материковых фаун	82
Островные фауны.....	91
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЗООГЕОГРАФИЯ.....	96
Принципы и методы зоогеографического районирования.....	96
Зоогеографическое районирование континентальных водоемов.....	99
Зоогеографическое районирование суши.....	104
Царство Палеогоя.....	106
Царство Арктогоя.....	126
Неарктическое подцарство	128
Палеарктическое подцарство, или Палеарктика	138
Царство Неогоя	159
Царство Нотогоя	172
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	186

Учебное издание

Лопатин Игорь Константинович
Мелешко Жюльетта Евгеньевна

ЗООГЕОГРАФИЯ
(с электронным приложением)

Пособие

Редактор *Н. Ф. Акулич*
Художник обложки *Т. Ю. Таран*
Технический редактор *Т. К. Раманович*
Компьютерная верстка *С. Н. Егоровой*
Корректор *Е. В. Гордейко*

Подписано в печать 31.05.2016. Формат 60×84/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 10,93. Уч.-изд. л. 12,72. Тираж 100 экз. Заказ 309.

Белорусский государственный университет.
Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 1/270 от 03.04.2014.
Пр. Независимости, 4, 220030, Минск.

Республиканское унитарное предприятие
«Издательский центр Белорусского государственного университета».
Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 2/63 от 19.03.2014.
Ул. Красноармейская, 6, 220030, Минск.