127187

М. Дзунино А. Дзуллини

БИОГЕОГРАФИЯ

(эволюционные аспекты)



Москва
2010

Итало – Российский Институт
Экологических Исследований и Образования

БИОГЕОГРАФИЯ

(эволюционные аспекты)

М. Дзунино
профессор
университета Палермо

А. Дзуллини
профессор
университета Милана

Перевод с итальянского
Л. Р. Павловой

Под редакцией:

Е. Г. Мяло,
профессор
каф. Биогеографии МГУ,
доктор географических наук

О. А. Леонтьевой
доцент
каф. Биогеографии МГУ,
кандидат биологических наук

Москва
2010

УДК 574.9
ББК 28.08
Д 438

Дзунино М., Дзуллини А. Биогеография (эволюционные аспекты). – Москва 2010, – 317 с.

Книга М. Дзунино и А. Дзуллини посвящена выявлению закономерностей формирования биоразнообразия, связанных с историческими особенностями развития биоты. «Биогеография» – серьезное обобщение концепций и методов, ориентированных на выявление основных закономерностей освоения организмами пространства, реализации жизни во времени и пространстве. Рассмотрение фундаментальных положений науки удачно сочетается с критическим анализом принципов и методов биогеографических исследований, направленных на изучение распространения организмов для воссоздания истории Земли, с одной стороны, и интерпретацию их современного распространения на основе представлений о развитии планеты и эволюции органического мира.
Книга предназначена для студентов, магистрантов, аспирантов и специалистов в области биогеографии, геоботаники, зоогеографии, экологии и других естественных наук.

Перевод с итальянского Л. Р. Павловой (Казанский государственный университет, г. Казань)

Научный редактор – профессор, доктор географических наук Е.Г. Мяло

Ответственный редактор – О.А. Леонтьева

ISBN 5-85941-387-4

© М. Дзунино & А. Дзуллини, 2010
© Итало-российский институт экологических исследований и образования, 2010
© Географический факультет МГУ, 2010

Итало-Российский Институт
Экологических Исследований и Образования

Создан в 1999 г.

Итало-Российский Институт Экологических Исследований и Образования объединяет в Италии университеты Палермо, Барии, Витербо, Сиена, Урбино, Турина, Катании, Сассари, Университетский Институт Архитектуры Венеции, а в России – университеты Москвы (МГУ им. М.В. Ломоносова), Казани, Санкт-Петербурга, Екаринбурга, Ульяновска, Перми и Свободный Международный Университет Политологии и Экологии.

Данная книга выпущена Итало-Российским Институтом Экологических Исследований и Образования при содействии Географического факультета МГУ в рамках программы распространения научной культуры между двумя странами.

СОДЕРЖАНИЕ

стр.

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА 6

ПРЕДИСЛОВИЕ 8

ПРОЛОГ 10

ВВЕДЕНИЕ 12

Глава 1. ВЕХИ РАЗВИТИЯ БИОГЕОГРАФИИ **15**
1.1. Возникновение биогеографии 15
1.2. Додарвинская биогеография 17
1.3. Уоллес, Дарвин и современная биогеография 19

Глава 2. ПРЕДПОСЫЛКИ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА **24**
2.1. Концепция вида и биогеография 24
2.2. Видообразование 27
2.3. Надвидовые группы 33
2.4. Изучение филогенетических связей 34
2.5 Построение кладограмм 40
2.6. Теория дендрограмм и филогенетические гипотезы 42
2.7. Филогенез и систематика 49

Глава 3. АРЕАЛОГИЯ 56
3.1. Ареал вида 56
3.2. Изучение ареала 57
3.3. Динамика ареала 61
3.4. Ареалы надвидовых групп 69
3.5. Анализ ареала 71

Глава 4. БИОХОРОЛОГИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ, РАЙОНИРОВАНИЕ **77**
4.1. Биогеографические классификации 77
4.2. Биогеографическое районирование 78
4.3. Биогеографические аспекты изучения растительности 89
4.4. Фитогеографические регионы 92
4.5. Хорологические категории 95
4.6. Хорологические типы итальянской флоры 97
4.7. Общий трек (General Track) 100
4.8. Модели распространения 102
4.9. Региональные биотические единицы 103

Глава 5. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БИОГЕОГРАФИЯ **105**
5.1. Сообщества, биомы, биосфера 106
5.2. Экологическое разнообразие 122
5.3. Число возможных видов 125
5.4. Дисперсия 134
5.5. Вымирание 150
5.6. Острова 162

Глава 6. БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ПАНОРАМА **186**
6.1. Некоторые систематические группы 186
6.2. Биогеография человека 216
6.3. Биогеография пресных вод 224

6.4. Биоразнообразие пресных вод 228
Глава 7. ЖИЗНЬ ВО ВРЕМЕНИ И ПРОСТРАНСТВЕ 234
7.1. Основные этапы истории Земли и развития жизни 235
Глава 8. ИСТОРИЧЕСКАЯ БИОГЕОГРАФИЯ 261
8.1. Современная историческая биогеография 261
8.2. Эволюционная биогеография 262
8.3. Филогенетическая биогеография 275
8.5. Панбиогеография 289
Глава 9. К СИНТЕЗУ КОНЦЕПЦИЙ И МЕТОДОВ 294
9.1. Центр происхождения 295
9.2. Еще раз о викаризме и дисперсии 295
9.3. Генеральный трек как оборотная сторона моделей распространения 296
9.4. Форма и пространство или же пространство и форма 297
ЭПИЛОГ 301
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ 302
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 313

Предисловие редактора

За последние десятилетия в биогеографии происходит формирование новых направлений, оформившихся в виде так называемых мобилистской биогеографии и панбиогеографии, само становление и теоретические положения которых вызывали и вызывают до сих пор оживленные дискуссии (см., например, «Биосфера. Эволюция, пространство, время», 1988; «Фауногенез и филоценогенез», 1984 и др.). Становление и развитие этих направлений объективно выдвигает на первый план эволюционно-биогеографические проблемы: флоро- и фауногенез, вопросы исторического развития биоты. В отечественной литературе только в учебном пособии В.Г. Мордковича «Основы биогеографии» (2005) рассматриваются основные понятия этих направлений. Актуальность исследований определяется глубокими изменениями, происходящими в биосфере, в том числе, и под антропогенным воздействием.

Одно из ключевых направлений современной биогеографии – выявление закономерностей формирования биоразнообразия, напрямую связанного с историческими особенностями развития биоты. Представляемая вниманию читателя книга двух итальянских ученых, М. Дзунино и А. Дзуллини, несомненно, привлечет внимание читателей, интересующихся современными проблемами биогеографии. Как пишут сами авторы, «Биогеография» – не вполне учебник. По существу, это серьезное обобщение концепций и методов, ориентированных на выявление основных закономерностей освоения организмами пространства, реализации жизни во времени и пространстве.

Рассмотрение фундаментальных положений науки удачно сочетается с критическим анализом принципов и методов биогеографических исследований. Анализ методов, используемых в викариантной и мобилистской биогеографии, принципов построения кладограмм и ареалов представляют, на наш взгляд, одни из наиболее интересных разделов книги. Довольно четко прослежены различия между викариантной, мобилистской и кладистической биогеографией, и хотя вряд ли это больше, чем направления, глубокий анализ трех методологических подходов позволяет оценить возможности каждого из них при изучении изменений во времени.

Определяя биогеографию как науку о пространственных и пространственно-временных закономерностях биоразнообразия, авторы, в первую очередь, видят в качестве одной из ее целей изучение распространения организмов для воссоздания истории Земли, с одной стороны, и интерпретацию их современного распределения на основе представлений о развитии планеты и эволюции органического мира. Таким образом, в работе глубоко раскрывается фундаментальный характер биогеографии.

Огромная библиография, частично сокращенная нами, и интересный иллюстративный материал также относятся к достоинствам этой книги. Привлечет внимание читателей и раздел, посвященный истории науки – в общий поток развития биогеографии включены имена ряда исследователей, мало знакомых нашему читателю.

При переводе были произведены незначительные сокращения, не меняющие содержания исследования. В редактировании текста, на разных этапах его подготовки к печати, значительный вклад внесли профессор, зав. кафедрой Общей экологии Казанского университета Т.В. Рогова и профессор

факультета Географии и Экологии Казанского университета А.А. Савельев, а также доцент Биологического факультета Московского университета им. М.В. Ломоносова Г.С. Сурова.

Некоторые термины и понятия несколько различаются в рамках отдельных национальных школ биогеографии. В редакторских примечаниях приводится трактовка отечественной школы. В тексте сохранено большинство авторских примечаний.

Предлагаемая книга представляет значительный интерес для студентов, аспирантов и молодых исследователей, интересующихся проблемами эволюционной биогеографии.

Профессор кафедры Биогеографии
Географического факультета МГУ

Е. Г. Мяло

Памяти Леона Круаза, дважды изгнанника, и всех тех, кто, будучи еретиками, для науки своего времени, явились предвестниками ее обновления, посвящают авторы эти страницы.

Предисловие

Итальянский ученый по традиции не является автором трактатов. Он, действительно, более аналитик, чем синтетик, больше любит первоначальную работу, чем ученые размышления. И все же в определенный момент, когда в какой-то области ученые других стран уже дали волю полету мысли, итальянский ученый берется за дело и часто превосходит предшественников. Так появились в свое время великие трактаты *Анатомия человека* Кьяруджи, *Энтомология* Берлезе, *Биология* Падоа и многие другие.

И вот теперь, более чем через 40 лет после создания итальянского биогеографического общества, в результате труда двух ученых увидела свет *Биогеография*. Эти ученые скорее эволюционисты-систематики, чем биогеографы подарили биогеографическому союзу свое произведение. Один из них больше эколог, другой больше историк, один исследователь мельчайшей, почти невидимой водной фауны, другой любитель более крупных объектов, способных к активному перемещению. Оба – эрудированные библиографы и в то же время полевые исследователи. По моему мнению, появилась очень умная книга, заслуживающая достойного места в только что упомянутой блестящей династии новаторских итальянских трактатов.

Итак, по поводу трактата: речь идет не об учебнике, который для биогеографии, вероятно, имел бы мало смысла, т.к. она не является наукой для краткого изложения.

Эта книга написана добротно и единообразно (редкий случай для работы нескольких авторов). Теоретические положения в ней подкреплены новейшими исследованиями, поставленные задачи решаются и ставятся новые. Легко понять, что он обязал тех, кто его написал, к постоянной работе, чтобы ответить на уже поставленные вопросы и сформулировать новые. И потому привяжет к теме двух авторов на всю жизнь и создаст лавину новых последователей.

Итальянское биогеографическое общество этим очень довольно.

Это основательный трактат, который органично распределяет огромный материал и находит для каждой темы заключения и синтез. Натуралист, который изучит эту книгу, станет биогеографом; тот, кто уже биогеограф, найдет здесь информацию и идеи, которые заставят его сделать неожиданные шаги вперед и преодолеть старые трудности. Он будет верным путеводителем для многих исследователей, у которых он будет в руках, и которые будут советоваться с ним на каждом шагу. Поэтому он будет жить во множестве потрепанных экземпляров на лабораторных столах.

Это изящный, взвешенный, насыщенный библиографией, хорошо иллюстрированный трактат. В него входят такие разделы, как прелестная жемчужина книги – «Вехи развития биогеографии», конкретный раздел – «Синтезом концепций и методов» и, наконец, «Приложение», содержащее методологические подсказки. Этому трактату предстоит прожить две параллельные жизни: потрепанных настольных экземпляров, а также великолепных и изящных книг в шкафах.

Это трактат классический и благородный. Он не предается (это было бы легко) ни лиризму защитников природы, ни возбуждает фанатизма коллекционеров. Если когда и разжигает страсть тех и других, то с высоты научного достоинства, которая никогда не снижается.

Это универсальный трактат для геологов, палеонтологов, зоологов, антропологов, ботаников, экологов, географов, эволюционистов и (почему бы и нет) для любителей истории и философии. Книга предназначена для исследователей, студентов и ученых. Легко предвидеть его широкое распространение.

Благодарю друзей Марио Дзунино и Альдо Дзуллини за честь, которую они мне оказали, доверив это предисловие, и желаю их книге большой удачи в Италии и во всем мире.

Президент итальянского биогеографического общества
Баччо Баччетти

Пролог

Предлагаемая вниманию читателя работа появилась в связи с тем, что в Италии нет настоящей книги по *биогеографии.* Этот факт вызывает беспокойство у тех, кто изучает и преподает эту науку, а также *зоогеографию* или *фитогеографию.* Поэтому мы решили попробовать не заполнить эту пустоту, но сделать ее менее абсолютной.

Терпеливый и отважный издатель разделил наши устремления, вдохновил в этом предприятии и главным образом любезно делал вид, что верит в невероятные объяснения, к которым мы прибегали, чтобы оправдать свои задержки.

Наше решение повлекло за собой проблему выбора: ограничиться учебником или, более амбициозное, попытаться разработать нечто, подобное монографии. Сделать «выбор» среди различных теоретических подходов, сегодня в той или иной степени конфликтных, или просто взять все вместе? Ограничиться идеями, уже утвердившимися в литературе, или также предложить новые?

Мы выбрали виртуозно промежуточное решение – написать нечто большее, чем учебник для базового университетского курса, и явно гораздо меньшее, чем монография. Мы хотели обсудить основные аспекты теоретического и методологического конфликта современной биогеографии, пытаясь быть критичными, но не слишком пристрастными, не забывая упомянуть и о наших авторских идеях, когда они у нас были.

Вдумчивый читатель сразу заметит, что эта книга, в действительности, имеет две составляющие, две ипостаси, свойственные науке, которой мы занимаемся: экологическая и историческая биогеография. Мы попытались сделать так, чтобы они не вели себя как дьявол и святая вода, хотя иногда для этого требовались определенные усилия. Однако это стоило сделать, так как биогеография является синтезом этих направлений и еще многого другого. В любом случае мы убеждены, что добились результата и кое-что изучили. Мы надеемся, что наш опыт не будет бесполезным и для других.

Мы в долгу перед многими итальянскими и зарубежными коллегами, которые являются в первую очередь нашими друзьями. Они терпеливо перечитывали целые главы и честно критиковали их, или же иным образом помогали нам: Энрико Барберо, Джордж Криши, Марко Феррагути, Гонцало Халфтер, Марчелло Ла Грека, Микеле Лутсато, Моника Маджиони, Алесандро Минелли, Гвидо Пачетти, Клаудиа Палестрини, Нельсон Папаверо, Эдуардо Рапопорт, Сильвио Ренесто, Валерио Збордони, Нерина Фантини Сестини и Винченцо Вомеро. Особая благодарность Энрико Барфи за помощь в вопросах, касающихся ботаники. Некоторые разделы шестой главы отредактировали: Пьетро Аликата, Роберто Аргано, Фабио Бернини, Пьерджорджио Бьянко, Луиджи Каноларо, Тереза Кантарелла, Брунетто Кьярелли, Фернандо Дини, Фолко Джюсти, Джулио Мелоне, Пьетро Омодео, Лидиа Орси, Карло Пезарини, Сандро Руффо, Микеле Сара и Гвидо Този. Поскольку никто из перечисленных коллег не держал в руках окончательный вариант книги, то возможные ошибки и упущения остаются на совести исключительно авторов.

Благодарим Баччо Баччетти, президента итальянского биогеографического общества, который любезно согласился написать предисловие к нашей книге. Кроме того, мы искренне благодарны всем тем,

кто не отказал нашим просьбам в срочных поисках библиографии и взял на себя труд прислать ее нам.

Мы будем благодарны также тем, кто захочет поучаствовать в последующих рекомендациях и критике (мы не отказываемся от мысли о следующих изданиях).

Марио Дзунино
Альдо Дзуллини

Палермо, Милан и некоторые промежуточные населенные пункты,
лето 1994.

ВВЕДЕНИЕ

Биогеография: пространственный масштаб эволюции

Последнее время в литературе часто появляются определения биогеографии и родственных дисциплин: зоогеографии и фитогеографии. Некоторые из них очень кратки и мало информативны, другие более пространны, но иногда слишком аналитичны. По определению М. Удварди (1969) зоогеография – это наука о распространении животных на Земле. Е. Пьелоу (1979) трактует биогеографию более емко, но ограничивается только перечислением дисциплин, которые включает эта наука. Маргалеф рассматривает биогеографию как науку о биологических явлениях в их пространственном проявлении, в то время как П. Мюллер (1974) определяет зоогеографию как "часть биогеографии, которая изучает фаунистическую составляющую ландшафтов и зон, эволюцию и современную динамику ареалов животных и взаимоотношения между этими ареалами и человеком". Удварди утверждает, что эволюция, изучаемая во времени – это филогенез, а в пространстве – биогеография. Можно привести много примеров трактовок, которые, как и вышеизложенные, будут содержать элементы субъективности. Но это не должно удивлять. Как подчеркивают А. Мейерс и П. Гиллер (1988), биогеография переступает границы классических дисциплин и включает многие другие науки, и поэтому содержание ее в трактовке разных авторов может существенно различаться.

Мы не пытаемся предложить универсальное и исчерпывающее определение биогеографии и рассматриваем ее как науку о пространственных и пространственно-временных аспектах биоразнообразия, точнее, как науку, изучающую в пространственных масштабах биологическую эволюцию. Уточним наше понимание этой науки.

Наука – это часть человеческого познания, характеризуемая, как минимум, фактом изучения данной темы согласно собственным критериям и методам, хотя часто и не оригинальным. Если предположить априори, как постулат, что биогеография – это наука, то в первую очередь надо сформулировать четко ее определение, чтобы выделить эту науку из общей сферы знаний.

Место науки в классификации научных дисциплин зависит от объекта изучения. *Предмет изучения биогеографии – пространственное распространение живых существ.*

Цели биогеографии

Основной целью биогеографии является описание и анализ распространения живых существ, как в современных, так и в исторических границах. Согласно многим современным ученым, это наука о структуре и процессах.

Основной объект биогеографического исследования – ареал, или область распространения организмов. Существуют разные подходы для изучения выделенных и нанесенных на карту ареалов (согласно их границам и структуре).

Описательно-систематический подход в биогеографии использует показатели ареалов в нескольких направлениях. Зональная биогеография стремится выделить на поверхности Земли ряд территориальных категорий (областей, провинций и т.д.) и классифицировать их согласно принципам,

сходным с принципами классификации К. Линнея[1]. Хорология начинается с выделения категорий (или хоротипов), основанных на совпадении ареалов систематических групп (или сообществ живых существ) между собой и часто с абиотическими параметрами (климатическими и физико-географическими).

В описательную биогеографию входит также биогеографический подход к изучению разных систематических групп. Он основан, прежде всего, на сопоставлении ареалов подчиненных элементов (например, видов, составляющих анализируемый род) друг с другом, а также с региональными сообществами, которые существуют на смежных территориях.

Причинный (каузальный) подход в биогеографии имеет своей целью интерпретацию факторов, обусловливающих географическое распространение живых существ. Этот подход состоит из двух аспектов – экологического и исторического. Экологический аспект основывается на сопоставлении ареалов с абиотическими (географическими и климатическими) и биотическими (составом и структурой сообществ) характеристиками рассматриваемой территории. Исторический аспект имеет целью воссоздать смену распространения живых существ под влиянием факторов, существовавших в предшествующие эпохи, путем сравнение современных ареалов, филетических и эволюционных отношений элементов, которые их занимают, и развития рассматриваемых территорий в географическом, геологическом и климатическом плане.

Согласно К. Паттерсону (1983) цель биогеографии двоякая: использовать распространение живых существ для воссоздания истории Земли, и в то же время интерпретировать их распространение, используя теории развития Земли и органической эволюции.

Таким образом, разные подходы в биогеографии не должны рассматриваться как альтернативные или даже противоречивые. В действительности они представляют собой последовательное приближение к решению проблем одного порядка, которое может происходить только при интеграции результатов, полученных с помощью разных методов.

Биогеография в составе наук о жизни и о Земле.

Из выше сказанного следует, что биогеография – это синтетическая наука, использующая методы и данные дисциплин, казалось бы, далеких друг от друга, таких как физическая география, филогенетическая систематика, палеонтология и сравнительная физиология, климатология и экология сообществ. Их отношения могут быть представлены схематически в виде сложной сети (рис. 1).

В то же время биогеография может использовать данные этих дисциплин в пространственно-временной сфере, что дает возможность достичь более разносторонней интерпретации. Поэтому связи между дисциплинами, изображенными на рисунке 1, могут быть как прямыми, так и обратными.

[1] Здесь, по-видимому, имеется в виду разработка иерархичной системы биохорологических единиц (прим. ред.).

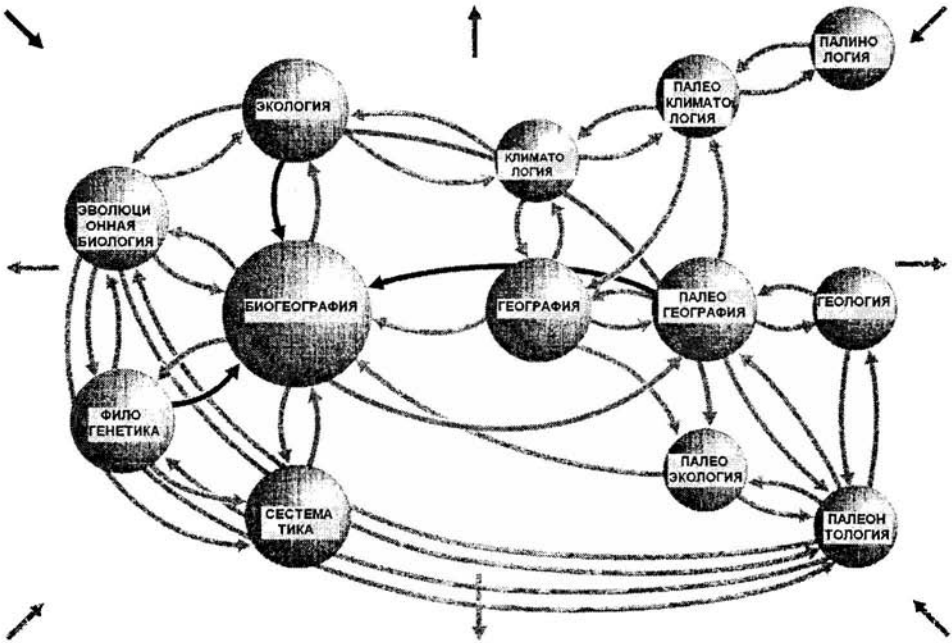


Рис. 1. Связи биогеографии с другими естественными науками. Направление линий обозначает их прямые и косвенные отношения к биогеографии. Внешние стрелки указывают на то, что данная система является частью более крупной дисциплинарной системы.

Глава 1. ВЕХИ РАЗВИТИЯ БИОГЕОГРАФИИ

1.1. Возникновение биогеографии.

Традиционно началом биогеографии считают работы Альфреда Рассела Уоллеса (1823-1913). Но содержание, которым мы сегодня наполняем понятие "биогеография", просматривается уже на заре человеческой мысли. Религиозные источники и мифы, принадлежащие разным цивилизациям Средиземноморья, содержат сведения о сотворении или, что то же самое, о происхождении живых существ, рассматриваемом во времени и пространстве. Н. Папаверо и Н. Балса 1986) указывают на биогеографический смысл библейских сказаний, сопоставляя их с космогонией Египта и Месопотамии, а также с идеей существования единого "центра расселения" живых существ и "центра рассеивания и дифференциации", по крайней мере, человеческой популяции, прослеживаемого в рассказах о саде Эдем, Ноевом ковчеге и Вавилонской башне. Концептуально не сильно отличаются от них космогонические греко-латинские (об Уране и Гее) и индийские (о Пуруше) мифы.

В основе этих мифов лежит идея о том, что мир живых существ имеет начало, четко определенное во времени и пространстве. Возникновение жизни во времени и пространстве отождествляется с творящим существом или Богом. Это представление одинаково для разных культур даже за пределами Старого Света. Среди космогонических мифов доколумбовой Мексики можно вспомнить миф о Нагуа. В нем Бог, называемый "Два пути", подбрасывает вверх яйцо, из которого возникает первая человеческая пара, а вокруг он создает свет, солнце, луну, звезды, а затем растения и животных для обеспечения их пищей.

С другой стороны, как утверждает Керени, один из крупнейших современных исследователей мифологии, каждый миф обращается к одному из способов создания Вселенной, к моменту единства составляющих его частей или происхождению природных явлений. Поэтому мы можем утверждать, что исследование мира во времени и пространстве было потребностью даже первобытных человеческих культур и обусловливало их развитие. В биогеографии это ведет к развитию представлений о центре происхождения и о распространении в пространстве и во времени. Критический пересмотр этих представлений начался только в середине XX века. Опираясь на мнение Н. Папаверо (1989, 1991) о сильном влиянии традиций иудейской и христианской религий на развитие биогеографии, и, в первую очередь, на представления о центре происхождения жизни, вполне вероятно предполагать влияние на них и особенностей человеческого мышления.

Началом перехода от мифов к науке мы можем считать работы греческих философов, в частности, представления Аристотеля о естественных науках. В сопоставлении Аристотелем (384 – 322 гг. до н.э.) разных живых существ и соответствующих им "природных мест" заложена глубоко экологическая, даже эколого-географическая мысль. Идеи Аристотеля были развиты Плинием Старшим (23-79 гг.) в монументальной работе «Естественная история». В ней дано подробное описание живых существ и их географических характеристик.

Христианское учение, а также другие господствовавшие религиозные идеи влияли на науку; они сужали, а иногда и изменяли ее характер, который

сформировался еще в греческом мире. В то же время появился труд Св. Августина (354-430 гг.) "Откровения", в котором автор с теологических позиций затронул научные проблемы. В его литературной обработке библейского рассказа о потопе все виды животных нашли пристанище в Ноевом ковчеге, а после потопа рассеялись и заселили весь мир. Св. Августин поднял вопрос о заселении островов, наиболее удаленных от материков. Не смотря на все очевидные расхождениях во взглядах, вывод Св. Августина, о переносе живых существ человеком или специальными ангелами концептуально не отличается от современных взглядов на дисперсию. Позднее, возможно в VII веке, неизвестный автор (Псевдоавгустин) объяснял наличие диких животных в Ирландии существованием древних связей острова с континентом, предвосхищая тем самым теорию о межконтинентальных мостах, которая доминировала в биогеографии до появления гипотезы геологического мобилизма.

В следующий период развитие знаний принадлежит в основном исламской культуре. Например, Аль-Бируни (937-1050 гг.), единомышленник Авиценны (Абу Али аль-Хуссейн ибн Сина, 980 - 1037 гг.), под влиянием трансформистских идей других мусульманских ученых утверждал, что виды стараются расширить свое распространение и занять максимально возможную территорию.

Обилие классических произведений с комментариями исламских и иудейских ученых, которыми интересуется Европа с первых крестовых походов, привело к настоящей культурной революции и привлечению внимания западной мысли к космогоническим проблемам. В работах Фомы Аквинского (1225-1274 гг.) просматривается попытка синтеза библейских сюжетов и основных натуралистических воззрений Аристотеля. Автор считает, что природа *физического* места положения Земного Рая, "центра происхождения" живых существ, отделенная от остального мира различными географическими барьерами, была защищена от умеренного климата, а вторичное расселение происходило с горы Арарат уже после окончания потопа.

Великие географические открытия XV – XVI веков внесли в существовавшие представления серьезные сомнения, касавшиеся, в частности, происхождения животного мира Америки. Иезуит Дж. Акоста (1590) разносторонне проанализировал этот вопрос. Не вступая в противоречие с догматами веры, он в то же время выдвинул предположение, что американский континент мог быть в некоторых местах соединен или, по крайней мере, сильно приближен к какой-то части Старого Света, и что население Америки появилось из "центра происхождения-расселения". Примечателен тот факт, что Акоста не прибегал, как многие его современники, к более фантастическим объяснениям, например, таким, как существование Атлантиды. Сходства и различия в составе и распространении животных Старого и Нового Света приводят Акосту к убеждению, что характерные признаки живых организмов Америки возникли не в результате случайных событий, а явились результатом закономерных исторических причин. Позже В. Рели напишет в работе «История мира» (1614), что некоторые виды Старого Света, достигшие Америки, в процессе расселения постепенно изменялись до современных видов под влиянием новых климатических условий.

Более еретическими были идеи Исаака Пейрьере (1594 – 1676 гг.). Он подверг сомнению всемирность библейского потопа и утверждал, что виды

автохтонны для тех регионов, в которых они обитают. Он также сомневался в перворождении Адама, аргументируя это большей древностью китайцев в сравнении с евреями. Тем самым он подвергал свою жизнь серьезной опасности, поскольку к тому же был потомком гугенотов.

Развитие представлений о неевропейской фауне и флоре ставит новые концептуальные проблемы. Среди них особое значение приобретает проблема дизъюнктивного распространения, т.е. присутствия одинаковых организмов в разных областях, сильно удаленных друг от друга. Наиболее простым, но вызвавшим длительную полемику вплоть до нашего века, было предположение, что один и тот же вид возник независимо в разных местах (см., например, работу И. Г. Гмелина «Флора Сибири», 1747 г.).

Чтобы объяснить современный характер географического распространения растений и животных из центра происхождения последовательным их расселением, одинаковым для всех живых существ, Карл Линней (1707–1778 гг.) предположил существование сада Эдем, единственной первобытной земли, расположенной на экваторе, но имеющей такую форму, что на ней представлены все типы климатов (Философии ботаники, 1751). Конформист Жозеф Питтон де Турнефор (1656–1708 гг.) переместил этот центр на гору Арарат, основываясь на идее о всемирном потопе и личных наблюдениях, не лишенных, однако, очевидных погрешностей. Понятие «географическая зоология» впервые введено Е. А. Г. Циммерманом в работах, опубликованных в 1777-83 гг.

Бюффон (1707–1788 гг.) в противоположность Линнею, занимавшемуся классификацией организмов, посвятил себя изучению "естественной истории" животных. Важно его утверждение, что не существует млекопитающих одинаковых для тропических областей Старого и Нового Света («Естественная история», т. 9, 1761). Из этого утверждения, взятого на вооружение зоологами и ботаниками на рубеже XVIII и XIX вв., не вытекает, однако, несостоятельность принципа определения центра происхождения и расселения. Бюффон приводит аргументы, опровергающие предположение о неизменности видов, и утверждает, что они меняют во времени свои характеристики под влиянием условий окружающей среды. Ход рассуждений Бюффона был не всегда последователен, но представлял собой важное звено в развитии эволюционных идей.

Трудно предположить, однако, что биологический эволюционизм мог быть принят раньше французской революции, освободившей социальную и политическую сцену западной Европы от стабильности "старого режима", открывшей дорогу концепциям сначала Ламарка, затем – Дарвина и Уоллеса.

1.2. Додарвинская биогеография

О работах первых истинных биогеографов, А. Гумбольдта (Картины природы, 1808; Географическое распространение растений, 1817) и А. Декандоля (География растений, 1855) написано много. Не смотря на разные биогеографические подходы этих ученых, ими, как и Линнеем, руководило стремление к *порядку*, классификации. Линней классифицировал животных и растения по сходству их признаков. Первые биогеографы пытались классифицировать географические области на основе сходства их зоологических и ботанических характеристик. Иными словами, они пытались систематизировать биогеографические регионы до выявления и анализа процессов, определяющих их существование и очертания. Таким образом,

возникла современная описательная биогеография с указанием зоо- и фитогеографических царств, зон, подзон и провинций, которые существуют до настоящего времени.

Среди первых попыток зонирования биосферы можно выделить фитогеографическую работу уже упомянутого А. Декандоля и зоогеографические работы С.Вудварда (1851–1856) и Ф. Склатера (1858). А. Декандоль выделяет несколько фитогеографических регионов на основе изучения ареалов и классифицирует их, опираясь на флористические сходства и различия между областями. С.Вудвард проводит классификацию в основном на распространении моллюсков, используя при этом эндемизм таксонов низкого ранга. Однако этот метод не удачен в качестве отличительного признака разных областей. Ф. Склатер в качестве критерия использует присутствие эндемичных таксонов высокого ранга в каждой области и продолжает логическое подразделение аристотелевского типа. Ф. Склатер, основываясь на распространении птиц и отчасти млекопитающих, выделяет два крупных района суши – Палеогею и Неогею, разделенные линией меридионального направления (рис. 1.1). Неогея включает обе Америки и состоит из двух царств – Неарктического и Неотропического, соответствующих обоим континентам. Палеогея включает 4 царства: Палеарктическое, Эфиопское, Ориентальное и Австралийское.



(а)

Рис. 1.1. Зоогеографическое районирование Земли, предложенное Ф. Склетером (1898).

Дискуссии в биогеографии не затихали с конца XVIII до середины XIX вв., от Бюффона до Уоллеса и Дарвина. Крупнейший английский геолог Ч. Лайель (1797–1875 гг.), работа которого «Основы геологии» (1833) сопровождала Ч. Дарвина в его путешествии на борту "Бигля", широко использует биогеографические примеры и соображения в подтверждение своих геологических толкований. В 1830 г. он утверждал, что для каждого вида существует один единственный центр происхождения, понимаемый как "единственный центр сотворения", из которого организмы расселялись потом при помощи своих средств перемещения в результате климатических и

географических изменений. Аргументы, выдвинутые Ч. Лайелем в пользу этой гипотезы, и примеры изменений, названные как причины и подтверждающие различные миграции, безусловно, предваряют те, о которых позднее напишет Ч. Дарвин. Решающее значение придавалось климатическим изменениям и, в частности, четвертичным оледенениям в комбинации со способностью к расселению таксонов. Возникшая теория о расселении, начавшемся в северном полушарии (голарктизм), господствовала в биогеографии до начала второй половины XIX в.

Религиозные взгляды и креационизм Ч.Лайеля не позволили ему допустить спонтанного зарождения живых существ на тех территориях, где они вымерли. Без расселения, которое дает возможность вторичного заселения с сопредельных территорий, многие области Земли были бы лишены жизни. Д'Орбиньи (1850) напротив предположил серию последовательных сотворений, направленных на исправление ущерба, причиненного такой же впечатляющей серией ужасных катастроф, уже предсказанных в свое время Кювье (Дискуссии об изменениях поверхности Земного шара, 1812) и вновь высказанных в США Ж. Агассизом (1807–1873).

Взгляды ранее упомянутого А. Декандоля были менее метафизичны. Позаимствовав идеи А. Гумбольдта (О зонах, которые наблюдаются в распространении растительных форм, 1816), он анализирует современное распространение растений и животных, отмечая различия между недавними и давними причинами, вызвавшими его.

Изучение географии распространения видов вызвало критику не только фиксистов, но и креационистов. Ламарк (Система беспозвоночных животных, 1801; Зоологическая философия, 1809), Д. Гукер (Флора Австралии, происхождение, родство и распространение, 1859) утверждают, что виды не только не неизменны во времени, но связаны друг с другом родственными отношениями. В этой связи следует вспомнить, как Р. Оуэн, даже не будучи дарвинистом, утверждал, что "зоолог под термином "сотворение" подразумевает процесс, которого он не знает". И когда он упоминает виды, созданные специально для острова и потому особенно хорошо приспособленные, "это значит, прежде всего, что он не знает, как они попали в это место и только в него". В научной сфере креационизм постепенно превращается в "способ для выражения невежества". К счастью для биологов и биогеографов, костры Святой инквизиции были уже погашены!

1.3. Уоллес, Дарвин и современная биогеография

На основе дарвиновской теории существует обоснованное представление о географическом распространении живых организмов. Несомненно, что биогеографические идеи Ч. Дарвина повлияли на вековую историю развития биогеографии. Несмотря на критический пересмотр его идей, начатый в 60-е годы XX века, они, безусловно, пропитали обширные пласты нашей науки. В своей наиболее известной работе "Происхождение видов" Ч. Дарвин отталкивался от того факта, что животные и растения различаются в разных областях, но в отличие от Бюффона, он утверждал, что невозможно только климатом и другими физическими условиями объяснить сходство и различие организмов разных зон. Из серии эмпирических и теоретических рассуждений он делает вывод, что географическое распространение вида, каким бы по форме ни был его ареал, есть результат процесса расселения (дисперсии), происходящего из определенного, единственного "*отдельно взятого* центра *предполагаемого*

сотворения". Такая же концепция, сходная с общетеоретической формулировкой дарвиновского эволюционизма, применяется к надвидовым группам, поскольку родственные виды, даже географически разделенные и далекие, считаются происходящими из одной области распространения их прародителей.

Все это приводит к разработке теории миграции. Ч. Дарвин утверждает, что каждый вид появился в одной области и постепенно мигрировал в другую в соответствии со своими способностями к расселению и своими «способностями к существованию». В данном утверждении очевидно влияние Ч. Лайеля, но, возможно, приоритетна идея аль-Бируни!

Дарвин уделяет много внимания анализу способов расселения организмов, расширяя и корректируя этот раздел в последующих изданиях своей работы. Даже понимая малую вероятность многих упомянутых им событий, он все же считает их возможными в течение предполагаемых в его время 200 млн. лет жизни на Земле.

Именно климатические изменения в значительной степени содействовали началу перемещений организмов в определенных направлениях. В частности, оледенения северного полушария и смена климатических периодов могут объяснить различия как между видами на севере и юге континентов, так и между видами разных высотных поясов. Дифференциацию мигрировавших популяций затем произведет естественный отбор и естественные барьеры, которые в дальнейшем будут противодействовать более поздним миграционным потокам.

А. Уоллес разрабатывал теорию эволюции живых существ путем естественного отбора одновременно с Ч. Дарвином и первоначально независимо от него. Интересы Ч. Дарвина были всегда направлены на изучение в основном эволюции, а биогеография рассматривалась как основа для анализа ее механизмов. Напротив, эволюционные гипотезы А. Уоллеса были основой для интегрирования биогеографических интерпретаций. Наиболее известные направления работы А. Уоллеса – существующая до настоящего времени система биогеографических царств и провинций, а также биогеографический анализ Индо-Малайзии (отсюда берет начало концепция Переходной зоны). Позже система биогеографических царств с небольшими изменениями была заимствована Х. Гексли (1869). Но нельзя забывать о том, что А. Уоллес был ученым мыслителем-новатором, обладавшим редкой способностью моделировать исторические *процессы*, объяснявшие *пространственные* структуры, и анализировать возможную динамику их отношений и изменений во времени. Он умел находить различия и устанавливать взаимосвязи между этапами развития биоты, точнее, ее животной составляющей, и пространственными аспектами филогенеза. Уже в 1855 г. он утверждал, что существуют тесные связи между географией, геологией и эволюцией, и сформулировал *закон* о том, что каждый новый вид существует в пространственном и временном совпадении с предковым видом и тесно связан с ним.

Используя методы биогеографического анализа, требующего синтеза большого количества данных и интерпретации сведений из области филогенетики, географии, геологии, палеогеографии, палеонтологии, климатологии, а также благодаря глубокому знанию природы юго-западной Азии, А. Уоллес получил блестящий результат – он провел биотическую границу, известную как Линия Уоллеса. Сегодня эту линию называют "Переходной зоной" между Ориентальным и Австралийским царствами. В

1876 г. А. Уоллес создал окончательную версию деления земной биосферы на регионы и провинции (рис. 1.2), которая является усовершенствованной и углубленной схемой Ф. Склетера. Позже он развил теоретические основы и утверждал, что "зоологические регионы для того, чтобы быть одновременно естественными и полезными в наибольшей степени, должны удовлетворять следующим требованиям:

- должны быть основаны и приближены к крупным первичным географическим делениям Земли, которые, вероятно, оставались неизменными в течение долгих геологических периодов;
- должны быть богаты и разнообразны по *каждому* из основных типов животного мира;
- должны обладать большой индивидуальностью, проявляющейся как в *присутствии* многочисленных разнообразных видов, родов и семейств, так и в *отсутствии* родов и семейств, распространенных и многочисленных в прилегающих регионах.



Рис. 1.2. Зоогеографические области, выделенные А.Р. Уоллесом в 1876 г.

А. Уоллес изучал также биогеографию островов. В 1880 г. он использовал островную фауну для объяснения происхождения континентальных, океанических, древних и новых островов. Позиция А. Уоллеса по этой проблеме отличается от общепринятых представлений, но некоторые интерпретации (пример с шотландской куропаткой, *Lagopus scoticus* (L.)) не так уж далеки от сегодняшнего представления о замещении (викарирующие виды). Взгляды ученого были приняты только в более позднее время, когда работы Дж. Хеннинга, Л. Брундина и Л. Круазета положили начало радикальному пересмотру идей, как в области систематики, так и в области биогеографии, а геологическая теория тектоники плит открыла неожиданные горизонты для новых систематических интерпретаций. Идея о том, что "Земля и жизнь развиваются вместе" намечалась уже у К. Вильденова (1765–1812 гг.). Современное прерывистое распространение он объяснял массовым исчезновением организмов в результате природных катаклизмов. Концепция эволюционного параллелизма развития Земли и жизни представлена также в трудах А. Гумбольдта и прослеживается в работах А. Декандоля и У. Гукера.

С середины XIX до второй половины XX в. в биогеографии преобладали идеи Ч. Дарвина и А. Уоллеса. Парадигма *центр происхождения – рассеивания*, поддержанная также идеями американского ботаника А. Грея (1810–1888 гг.) об околополярной эволюции и последующей миграции некоторых видов растений к западу Северной Америки и Азии, идеями Дж. Кролла (1875), а затем В. Мэтью (1915), развилась в голарктизм. Эта концепция объясняет заселение южных континентов, предлагая для этого пути расселения, иногда длинные и ошибочные, часто невероятные и противоречивые, исходная точка которых всегда расположена в северном полушарии. Из немногих оппонентов вспомним аргентинца Ф. Амегино (1854–1911 гг.), который на основе палеонтологических исследований и, следуя установкам Ч. Дарвина, указал на юге Южной Америки вероятный центр происхождения эволюционной линии гоминид. Примерно в этот же период в Италии Д. Роза (1857–1944 гг.) сформулировал оригинальную эволюционную теорию, известную как гологенез, которая по движущим силам соответствовала ламаркистским принципам эволюции и утверждала строгую (но ошибочную) дихотомию в филогенетическом процессе, предваряя, таким образом, идеи Дж. Хеннинга. В биогеографии это привело Д. Роза (Гологенез, 1918) к пересмотру принципа «центр происхождения-рассеивания» и утверждению космополитизма первых форм жизни и прогрессивной локализации ареалов видов, параллельной процессу их размножения. Из биогеографической концепции Д. Роза, однако, не были исключены и другие факторы, прежде всего геологические. Само рассеивание не отрицалось, но его важность уменьшалась по сравнению с расселением. Идеи Д. Роза были объектом серьезной критики, но нельзя забывать их важность для современной теории викарирующих видов.

Критика голарктизма, принципа центра происхождения и рассеивания является частью современных дискуссий и будет изложена в последующих главах. Голарктическая биогеография принимала во внимание гипотезы о предполагаемых "межконтинентальных мостах" (рис. 1.3).

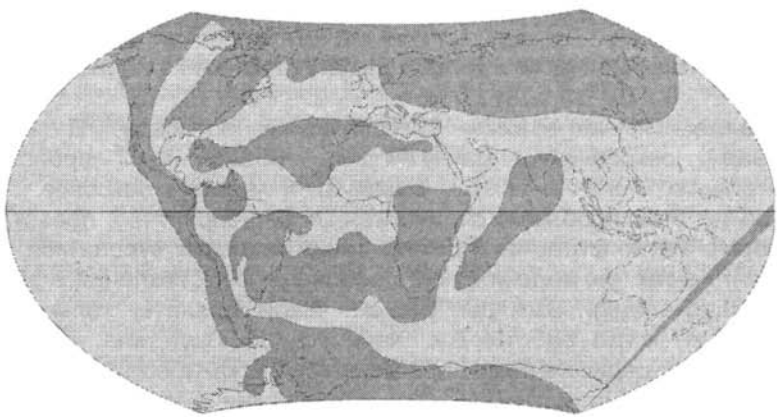


Рис. 1.3. Межконтинентальные мосты мелового периода (темно серого цвета) в интерпретации фон Иеринга

Эти гипотезы (Г. фон Ihering (1927), Шарф (1911) и Ф. Склатер (1858)) появлялись и исчезали. Согласно им, когда-то были соединены Техас с Марокко и Испанией, Мадагаскар с Индией, юго-запад Азии с экваториальной

Америкой, и так далее. Все это находило доказательства в геологических теориях о постепенном уменьшении диаметра Земли. Мобилистская теория Альфреда Вегенера (1915) о "дрейфе материков" (рис. 1.4) не принята была геологами, а позже и подавляющим большинством биогеографов. Полезно вспомнить, что Жаннель (1942) использовал мобилистические схемы Вегенера в биогеографии. Один из самых ярых приверженцев голарктизма Ф. Дарлингтон (1949) написал, что речь идет о "догматических заявлениях без разграничения фактов и мнений". Однако позже, когда быстро начала развиваться теория тектоники плит, он вынужден был признать, что: "Данные.... заставили меня сделать заключение, что южные континенты дрейфовали" (1965). Но, несмотря на это, он продолжал утверждать, что подвижность материков практически не повлияла на историю биосферы.

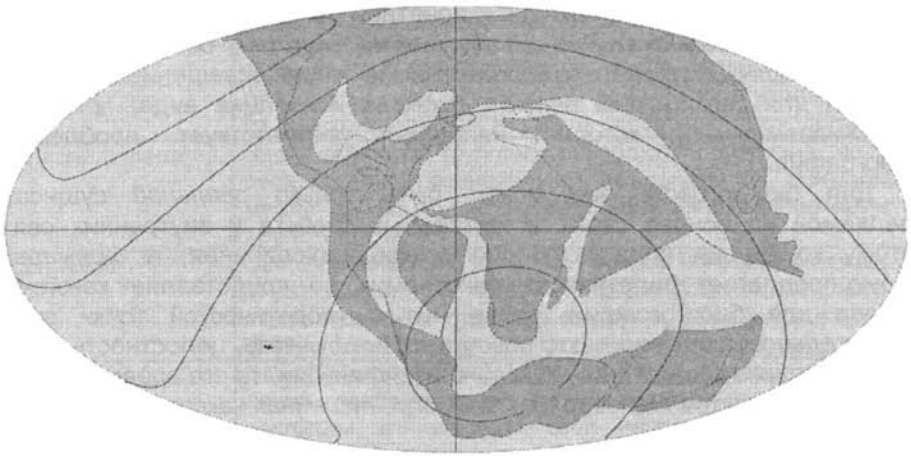


Рис. 1.4. Континенты (темно серого цвета) в меловом периоде в интерпретации А. Вегенера

Глава 2. ПРЕДПОСЫЛКИ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

2.1. Концепция вида и биогеография

В биогеографическом исследовании, какие бы теоретические подходы ни использовались, и какая бы цель ни намечалась, основным всегда является область распространения. Поэтому необходимо определить концепцию ареала недвусмысленным, не чисто интуитивным и не произвольным образом и установить возможные естественные связи с его населением. Все это требует предварительного обсуждения с биологической точки зрения основных концепций вида, видообразования и выделения надвидовых групп. Без такого предисловия невозможно строго определить ареал.

Концепция *вида* интуитивно понятна, но трудно определяема и осознаваема в своей глубинной сущности, поэтому об этом предмете написаны тысячи страниц. Мы ограничимся лишь освещением некоторых моментов для того, чтобы пояснить, какова концепция вида, которой мы придерживаемся, и которая наиболее соответствует проблематике биогеографии.

Для биогеографа вид может быть только *реальной* сущностью, выделяемой на основе своих естественных свойств и внутренних связей. Поэтому концепция вида не биологически-эволюционная, а *формальная*, которую предлагает филетическая таксономия, не представляет какого-либо интереса для биогеографии, разве что с теоретической точки зрения. Действительно, если вид – это совокупность объектов, целостность которой является чистым продуктом процесса классификации, то его ареал – это лишь совокупность пунктов на поверхности Земли, лишенная какого-либо реального содержания.

В определении вида существуют определенные трудности. Ч. Дарвин, который не очень задумывался о реальности вида, определял его как "постоянную разновидность". Спустя столетие Е. Майр дает биологическое определение вида: "Группа природных популяций, которые скрещиваются реально или потенциально и репродуктивно изолированы от других подобных групп". Отсюда происходит хорошо известное определение, согласно которому два животных относятся к одному виду, если, скрещиваясь, дают плодовитое потомство[2].

Биологическая концепция вида, существующая в литературе во множестве вариантов, несмотря на очевидные достоинства, для биогеографа несет в себе недостаток, будучи "непространственной", вырванной из пространственного и временного контекста, что затрудняет ее применение в анализе истории проблемы. Нужна концепция, которая имела бы более четкий эволюционный оттенок, как, например, концепция вида, определенная Е.О. Вили: "Группа популяций, которые поддерживают собственные характерные отличия при наличии других сходных групп, имеющая собственную эволюционную тенденцию и собственную историческую судьбу".

---

[2] Представление о принадлежности к одному виду особей, дающих при скрещивании нормальное плодовитое потомство ввел Ж. Бюффон – крупнейший французский естествоиспытатель XVIII в. Майру принадлежит заслуга выделения критерия репродуктивной изоляции в природных условиях, т.е. установления статуса обособленности естественных групп (прим. Суровой).

Эти и другие определения вида, представленные в литературе (табл. 2.1), тем не менее, не лишены сложности, особенно для биогеографа. Например, некоторые близкие виды растений, и в некоторых случаях животных, могут скрещиваться, давая плодовитые гибриды. Гибридизация, таким образом, может давать начало новым видам и определять эволюционную модель сетчатого типа. Кроме того, многие низшие организмы (бактерии и простейшие) имеют различия в строении половых систем или могут быть полностью лишены их. Кроме того, проблематично говорить о виде для, животных, лишенных самцов, которые размножаются только путем партеногенеза. Наконец для вирусов концепция вида нуждается в переосмыслении.

Таблица 2.1. Определения вида некоторыми авторами.

Добжанский, 1935	Вид представляет такой этап в эволюционной дивергенции, в результате которого формы, реально или потенциально плодовитые, разделяются на две и более изолированные группы, физиологически уже не способные к скрещиванию.
Майр, Лисли, Усинджер, 1953	Виды являются группами природных популяций, которые реально (или потенциально) размножаются, скрещиваясь между собой, и которые репродуктивно изолированы от других подобных групп.
Симпсон, 1961	Эволюционный вид является чередой популяций, связанных отношениями типа предок-потомок, которые эволюционируют отдельно от других, выполняют в природе особую роль и имеют единую эволюционную судьбу.
Вили, 1978	Эволюционирующий вид – это череда популяций одной линии предок-потомок, отличающейся от других линий эволюции и имеющая свои направления, характер и историю.
Гизелин, 1974	В природе видом можно считать максимально возможную совокупность особей, внутри которой существует репродуктивная конкуренция.
Элдредж, Крэкрафт, 1980	Вид есть определенная совокупность особей, которые поддерживают между собой тесные родственные связи типа предок-потомок, совокупность, которая связана генеалогически-филогенетическими связями с другими подобными ей группами.
Нельсон, Платник, 1981	Вид есть минимальная дискретная совокупность организмов, способных к неограниченно долгому существованию, и которые обладают специфическим комплексом признаков.
Патерсон, 1985	Мы можем рассматривать вид как наиболее крупную популяцию организмов, произошедшую от двух родителей, и которые могут свободно скрещиваться друг с другом.
Чизелин, 1986	Вид – это максимальная популяция, обладающая внутренней целостностью.

Дарвиновское определение вида имеет слабое место, связанное с предполагаемым, но не явным знанием будущего. Идея будущего также присутствует в определении Э. Майра (все рассматривается "потенциально"), и Э. Вили ("историческая судьба"). Таким образом, понятие "вид" не наделено единым, значимым для всех живых существ смыслом: в действительности

рассматриваются и учитываются различные реальные ситуации, зависящие от исследуемой группы.

Поясним вышесказанное конкретным примером. Рассмотрим гипотетическую популяцию из 12 особей (рис. 2.1 a, первый ряд кружочков внизу), которых через 22 поколения становится 36. Каждая особь имеет двух родителей (на каждом кружочке сходятся две стрелки) и в свою очередь может произвести от 0 до 4 детей. На прилагаемой диаграмме сразу становится очевидным наличие, по крайней мере, двух барьеров (географического, экологического и др.), которые разделяют исходную популяцию на подпопуляции (= виды?) *A, B* и *C*, чьи филогенетические отношения можно изобразить рисунком 2.1 c. При более тщательном рассмотрении находим, что 22-е поколение разделено уже на 6 ветвей (*D ,E, F, G, H, J*), генетически более или менее изолированных друг от друга (рис.2.1 d). Но расхождение между *F* и *G* (4-ое поколение) возможно еще не приводит к окончательному разделению, так как и более длительная изоляция (по правому ряду от 11 до 17 поколения) оказалась обратимой. Более того, даже при дальнейшем разделении ветвей *A* и *B* две особи 13-го поколения оказываются способными к спариванию, частично нарушая таким образом длительную репродуктивную изоляцию или, другими словами, длительную генетическую независимость двух ветвей. Спрашивается: достаточно ли этого факта, чтобы рассматривать *A* и *B* как единую ветвь (*K*), которую можно противопоставить *C* (рис.2.1 g)? Или же более правильно рассматривать обособления всех этих групп как временные и относить все особи 22-го поколения к одному виду (рис. 2.1 h)? Очевидно, что точный ответ может быть дан только, если известно будущее. Поэтому реализация каждого из 6 предложенных вариантов вполне возможна, так как каждый из них является лишь обобщением сложной сети событий. Данная проблема частично может быть преодолена, если рассматривать описанные ситуации в более широких хронологических рамках, таких как этапы процесса видообразования (см. раздел 2.2).

С биогеографической точки зрения как синхронной, так и диахронной одновременно, вид может рассматриваться как *комплекс естественных популяций, единство которых проистекает из их монофилетического происхождения. Это единство поддерживается в пространственно-временных границах, в пределах которых дискретные подъединства, которые формируют его в каждый отдельный момент времени (особи), поддерживают его внутреннюю репродуктивно-генетическую целостность и обособленность генофонда, и поэтому взаимодействуют как единое целое с окружающей средой*[3].

Это видение вида включает в себя аспекты как биологической (непространственной) так и эволюционной концепции. Согласно М. Гизелину, вид есть особая сущность. Из его внутренней целостности и из следующего отсюда единства его связей с окружающей средой вытекает возможность

---

[3] Нет сомнения в том, что понятие вида, как совокупности организмов, которые постоянно обмениваются генетической информацией между собой, не может быть применено дословно к организмам, которые обычно размножаются партеногенетическим или неполовым способом. Можно предположить, что, биогеографические проблемы, которые связаны с подобными организмами, методологически разрешимы, если использовать в качестве единицы анализа отдельные однородные генеалогические линии (прим. авторов).

рассматривать ареал вида не только как чисто пространственную проекцию, но как реально существующий объект, со всеми вытекающими отсюда последствиями, которые и будут обсуждаться далее (см. Гл. 3).

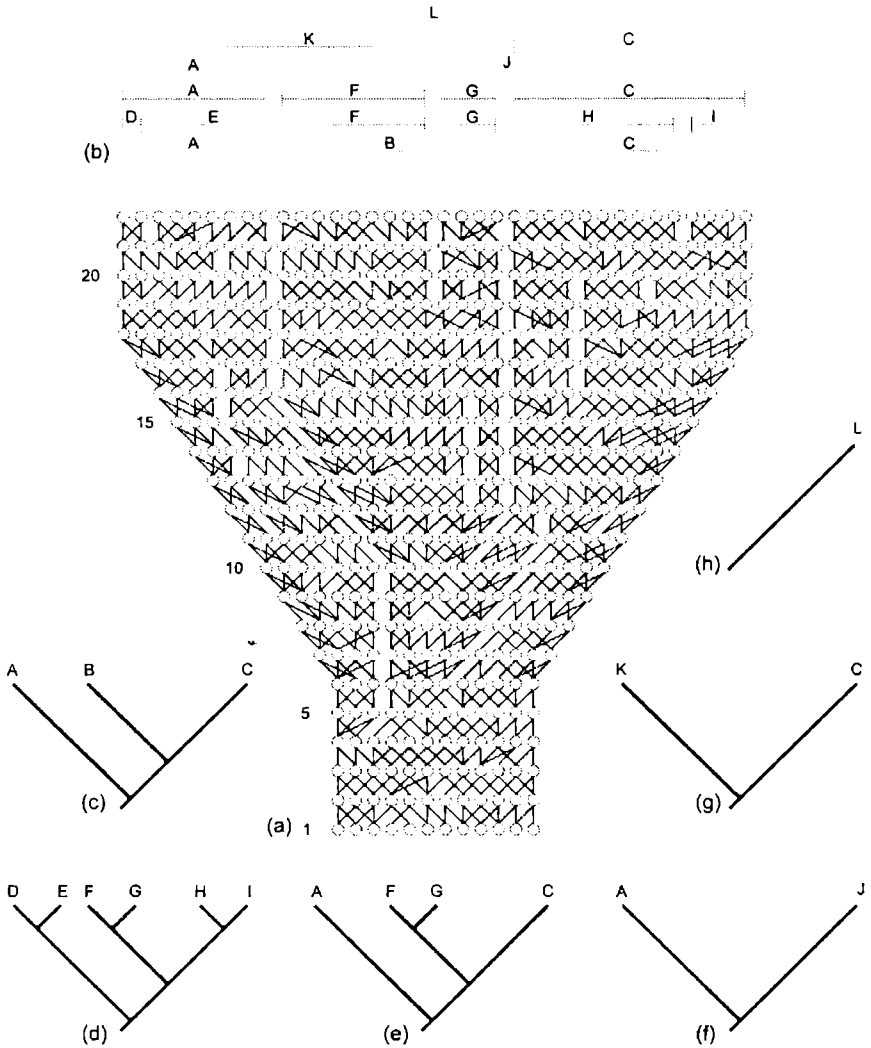


Рис. 2.1. Гипотетическая популяция из 12 особей (в первом поколении), которая достигает численности в 36 особей (к 22 поколению) и одновременно формирует подпопуляции, генетически более или менее изолированные друг от друга (по Р. О`Хара)

2.2. Видообразование

Видообразование – это явление, происходящее в определенном пространстве и времени. Поэтому его анализ есть предмет биогеографических исследований. Предполагаются, по крайней мере, 4

модели видообразования: аллопатрическая, симпатрическая, парапатрическая и видообразование путем гибридизации (рис. 2.2, 2.7).

• Аллопатрическое видообразование (allos = разный; patria = территория). Ареал вида (В) может подразделяться на два участка возникающим географическим барьером (рис.2.3). Барьер изолирует популяции и нарушает

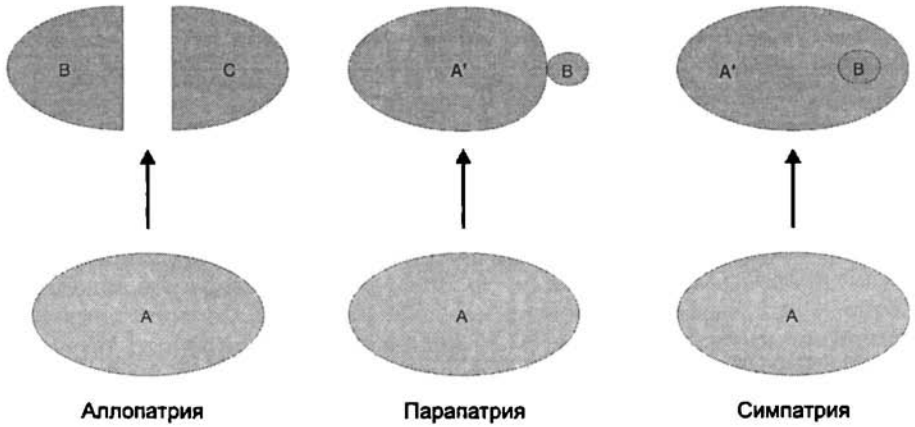


Рис.2.2. Модели видообразования (по П. Аксу)

генный поток между ними. Случайные различия генетического состава в новых популяциях, накопление разных мутаций, часто (но не обязательно) различные селективные воздействия завершают их дифференциацию на репродуктивно несовместимые группы, то есть на два разных вида. Со временем ареал *A* дочернего вида снова подвергается разделению: так формируется два новых вида *a* и *b*. Позже формы ареалов могут измениться, и они начнут перекрываться, образуя участок вторичной симпатрии.

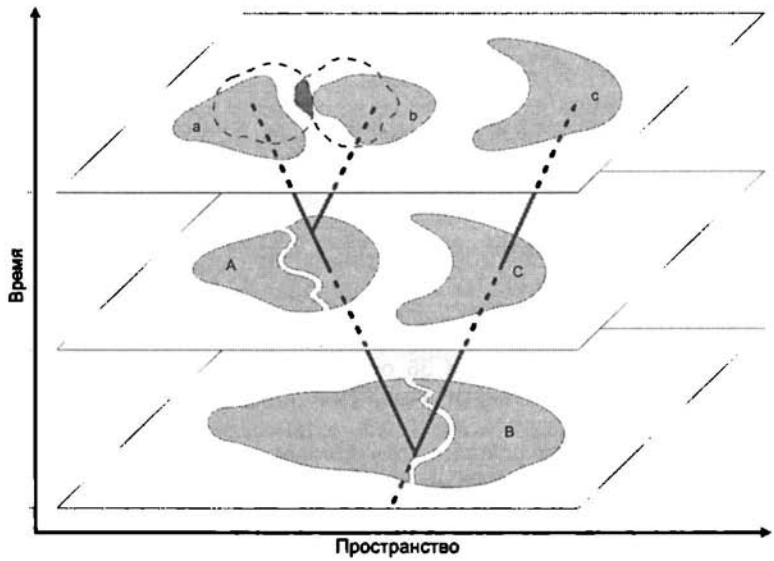


Рис. 2.3. Аллопатрическое видообразование при разделении барьером в пространстве.

Другой путь аллопатрического видообразования, когда немногочисленная часть основной популяции случайно преодолевает барьер и захватывает новое географическое пространство. Например, часть особей предкового вида, живущего в ареале *B*, преодолевает барьер и захватывает территорию *B`* (рис. 2.4). Так образуются два новых вида. Таким же образом преодолевается барьер между *A* и *A`*, и видообразование происходит во второй раз.

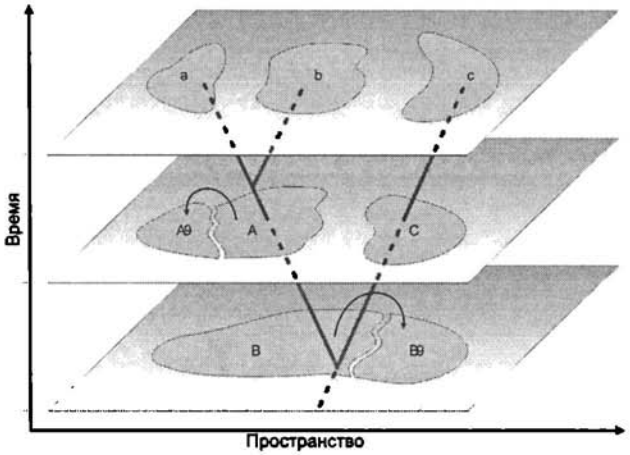


Рис.2.4. Аллопатрическое видообразование через случайное преодоление барьеров.

• Парапатрическое видообразование (para = около). Маленькая приграничная популяция (рис. 2.5), не отделенная барьером от основного генофонда, испытывает жесткое давление отбора, отличное от того, которому подвержены остальные популяции вида, что ведет к понижению приспособленности особей, появившихся в результате межпопуляционных скрещиваний на территории периферийной популяции. Эта популяция из-за элиминации гибридов превращается в новый вид.

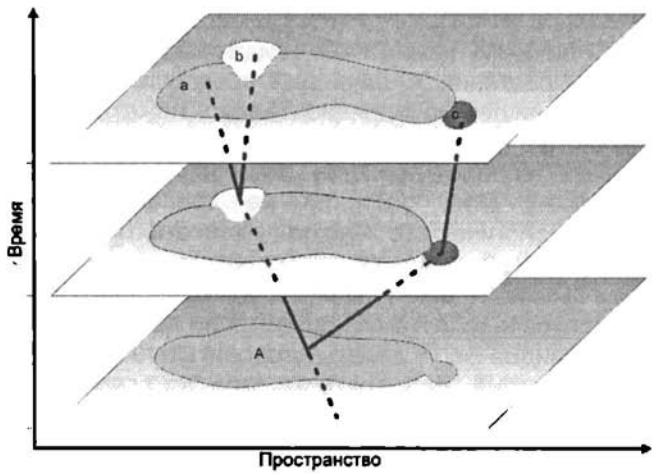


Рис. 2.5. Физические барьеры (между популяциями с и *b* и основной частью ареала вида *a*) отсутствуют во время всего процесса видообразования, вызываемого и поддерживаемого различными селективными факторами.

• Симпатрическое видообразование (syn = вместе). Внутри одного вида, по причинам, не связанным с пространственными факторами, группа особей приобретает какую-либо биологическую особенность, которая приводит к отделению ее от основной популяции (рис. 2.6).

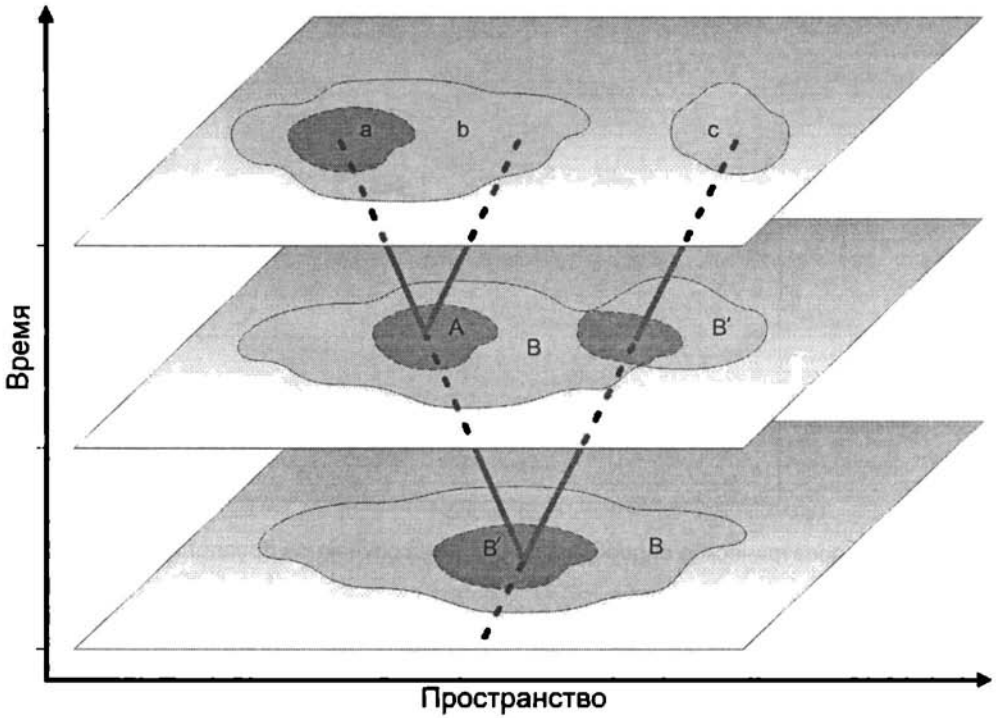


Рис. 2.6. Часть предкового вида обособляется от основного пула внутри его прежней территории (*B′* полностью перекрывается с *B*; *A* также полностью перекрывается с *B*). Последующая эволюция ареалов может привести как к сохранению симпатрии (виды *а* и *в*), так и к появлению вторичной аллопатрии (*с*).

Например, личинки какого-либо вида насекомых, которые обычно питаются листьями растения X, начинают предпочитать листья растения У. Такое изменение пищевого предпочтения может вызвать изоляцию (функциональную, а не территориальную) между двумя комплексами популяций и дать начало процессу видообразования. Процесс может развиваться, если у этих растений не совпадают сезонные ритмы: приспособление биологического цикла насекомого к растению-хозяину вызывает временной сдвиг между двумя популяциями и, таким образом, приводит к более высокому таксономическому разделению групп.

• Видообразование путем гибридизации (рис. 2.7). Симпатрические популяции близких видов могут давать плодовитые гибриды. Формирующаяся таким образом популяция, поддерживая себя во времени и пространстве, приобретает собственные характерные признаки, отделяющие ее от родительских видов (дивергенция при этом постоянно усиливается). Такая модель видообразования, видимо, редка среди животных (известна у насекомых отряда палочники *Phasmodea*, а среди позвоночных у лягушек *Rana esculenta*, гибрида *R. lessonae* и *R. ridibunda*), и чаще встречается у растений, где реализуется путем аллополиплоидии.

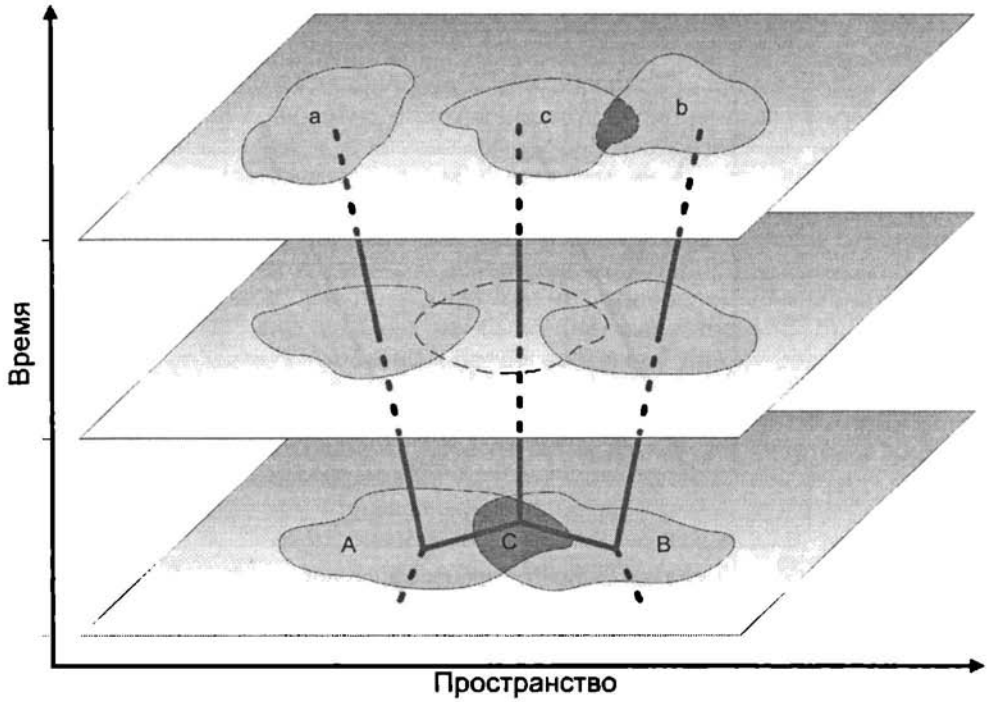


Рис. 2.7. Вид *c* образуется в результате гибридизации в участке *C* на пересечении ареалов двух "родительских" видов *A* и *B*. Позже ареалы могут полностью разделиться или сохранить определенную область перекрытия.

Таким образом, эволюционный механизм видообразования *может* заключаться в формировании адаптаций (например, в парапатрической модели), однако это *условие не всегда является обязательным.* Важнее то, что происходит *отделение* нового вида. Ботаники обозначают особыми терминами разную степень подразделенности вида. Так, *конвивиум (Convivium)* – группа особей, свободно и случайно скрещивающихся между собой, *коммискуум (Commiscuum)* – группа особей, свободно скрещивающихся, но образованная биотипами, имеющими географические различия, возникшие в результате отбора, и *компариум (Comparium)* – совокупность близких групп, обособленных генетически, но способных давать стерильные гибриды.

Важно отметить, что видообразование заключается в *умножении* видовых признаков, а *не* в их изменении в течение времени. Другими словами, вид *A* поддерживает собственные характерные особенности в течение времени до тех пор, пока поддерживает собственное единство, независимо от количества "эволюционных новшеств", которые может накопить (рис.2.8). Последовательные стадии эволюции вида могут существенно отличаться, но это не приводит к образованию новых видов (филетическое видообразование или видообразование путем анагенеза). Для этих стадий недавно был предложен термин эйдофоронты (от eidos = образ и fero = нести) по аналогии с термином семафоронты (от sema = сигнал), примененный Хеннигом для обозначения последовательных стадий развития одной особи (рис. 2.9).

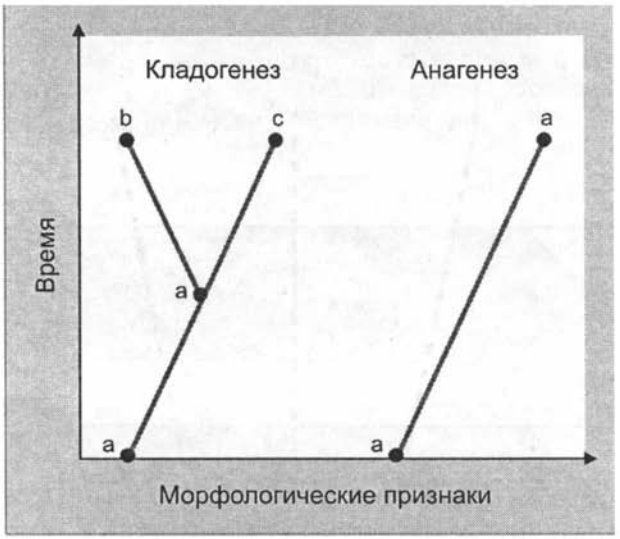


Рис. 2.8. У вида *a* сразу начинается процесс анагенетической эволюции, в ходе которой накапливаются новые признаки. В отсутствии кладогенеза могут быть выделены эволюционные стадии в развитии вида ("эйдофоронты" того же вида).

Вид характеризуется не своим генотипом или фенотипом (что проявляется в существовании политипических или многомерных видов), а своими филогенетическими отношениями.[4]

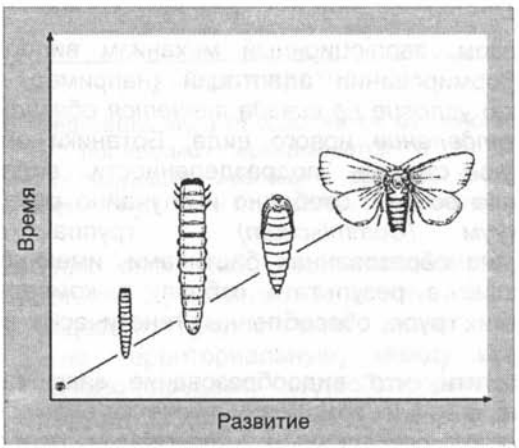


Рис. 2.9. Последовательные стадии жизненного цикла одной особи (были обозначены Хеннигом термином "семафоронты". Последовательные "семафоронты" одной особи связаны онтогенетическими отношениями. (В качестве примера взято развитие чешуекрылых).

[4] Это достаточно ограниченный взгляд на видообразование, принятый сторонниками биологической концепции вида. В русскоязычной литературе не отвергается филетический способ видообразования – последовательная смена видов во времени без дивергенции. В пределе каждую дивергентную линию можно рассматривать как две разнонаправленные филетические эволюции (прим. Суровой).

Согласно традиционному представлению, если от одного вида *a* появляется вид *b* в результате симпатрического или парапатрического видообразования (или в любом другом случае, но когда число особей вида *b* гораздо меньше по сравнению с оставшимся популяционным пулом *a*) речь идет о *двух* видах: вид *a*, в отношении которого образование нового вида является несущественным событием, и отделившийся вид *b* ("латеральное" видообразование, рис.2.10). Альтернативный вариант рассмотрения этого вопроса состоит в том, что не важен тот факт, что вид *a* после отделения вида *b* изменяется много, мало или вовсе не изменяется по сравнению с тем, каким он был раньше. Важно только то, что теперь он филогенетически взаимосвязан с *b*, чего раньше не было (не существовало *b*). Поэтому недопустимо говорить о "выживании предкового вида" даже в рассмотренных нами случаях сильно асимметричного видообразования. После события видообразования существует не *один*, а *два* новых вида, *b* и *a* (или, если угодно, *c*), даже если последний существенно не изменился ни с точки зрения генотипа, ни с точки зрения фенотипа.

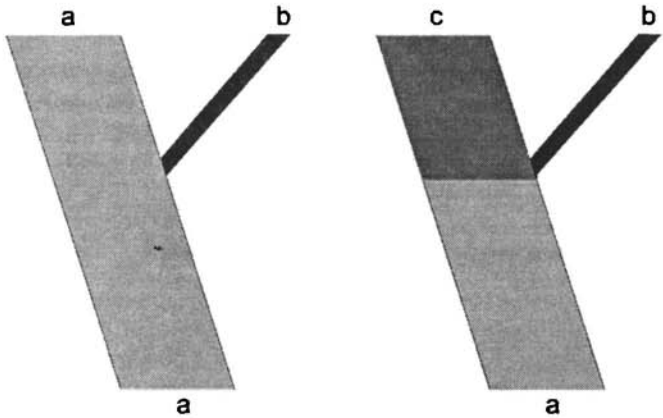


Рис. 2.10. В процессе видообразования образуются два вида, всегда новых. Схема (слева), предполагающая выживание предкового вида *a* даже после отделения вида *b*, ошибочна.

2.3. Надвидовые группы

Как было отмечено в предыдущем разделе, виду, как целостному единству, свойственна естественная обособленность. С другой стороны виды связаны между собой родственными узами, т.е. генеалогическими связями: на этом основано выделение систематических надвидовых групп. Каждая систематическая единица *(таксон)*, правильно определенная и подлежащая биогеографической интерпретации, есть монофилетический комплекс (monophylum) соподчиненных естественных групп, т.е. совокупность, содержащая группу-родоначальника *плюс* всех его потомков. Например, монофилетический таксон Млекопитающие содержит родоначальника и все формы, произошедшие от него, живущие в настоящее время и вымершие. Некоторые авторы, однако, придерживаются несколько иной концепции. Они рассматривают в качестве монофилетической группы только *современных* потомков одного предка, основоположника только данной группы (или его потомков внутри определенного временного среза) (рис. 2.11).

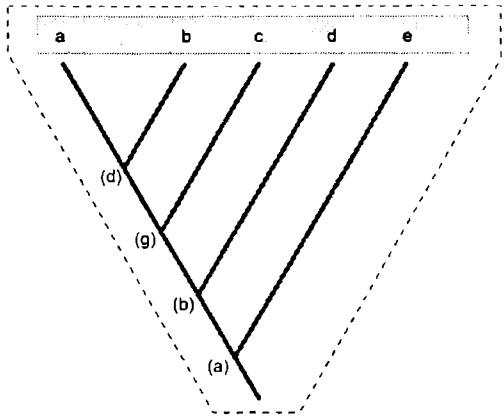


Рис. 2.11. Монофилетическая группа, изображенная на схеме, согласно одним авторам, включает те и только те таксоны, которые ее представляют в данный момент (современные *a – e*); согласно другим – включает также и предка (*a*), от которого произошла эта группа, и всех промежуточных предков (*b, g, d*).

Надвидовые монофилетические группы это совокупности видов, более родственных друг другу, чем кому-либо другому. Поэтому они объединяются по *естественным* свойствам формирующих их объектов. Таким образом, речь идет о реальных категориях, которые не зависят от наших познавательных и классификационных приемов.

2.4. Изучение филогенетических связей

Основным элементом филогенетических реконструкций является адельфотаксон (adelphotaxa). Под адельфотаксонами понимают виды, или иные монофилетические группы, с филетическим родством первой степени[5]. Они происходят от разделения надвое (дихотомического деления) и составляют, таким образом, монофилетическую пару (рис. 2.12). Для филогенетической (кладистической) школы, с позиций которой написаны эти страницы, сестринские группы (виды, роды, семейства или др.) одного уровня рассматриваются в одном систематическом ранге. Согласно классификации Линнея очевидно, что не все таксоны одного и того же систематического ранга являются сестринскими. Действительно, согласно кладистике, два вида группируются в один таксон или в разные таксоны исключительно на основе степени родства, т.е. филогенетического ветвления. Любые другие данные (и, в частности, какие-либо сходства или различия между двумя таксонами, отнесенные к плезиоморфным а не к синапоморфным признакам, или к эффектам анагенетической эволюции) не существенны для целей классификации, которая должна выводиться прямо из кладограммы взаимно связанных элементов.[6]

---

[5] Принятым является термин "сестринские группы" (sister-groups) (прим. ред.)

[6] Согласно кладистике ранг таксона определяется в зависимости от последовательности обособления ветвей (клад) на филогенетическом древе, без учета диапазона эволюционных изменений в какой-либо группе (см. Биологический энциклопедический словарь). Степень родства отождествляется исключительно с порядком последовательных дихотомий (прим. Суровой).

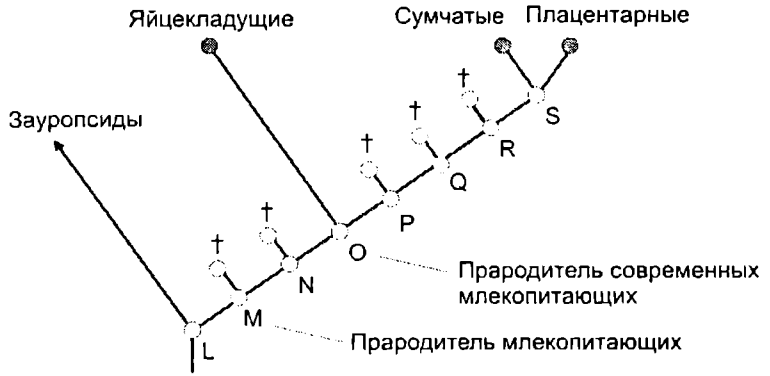


Рис. 2.12. Филогенетические связи между *Sauropsida* (= Рептилии + Птицы) и млекопитающими. *Sauropsida* являются сестринской группой для млекопитающих; Однопроходные (Яйцекладущие) являются сестринской группой для Theria (Зверей) (= Сумчатые+Плацентарные); Сумчатые и Плацентарные являются также сестринскими группами между собой (по П. Аксу).

Филогенетические связи выявляются анализом признаков. Каждый признак может иметь два (или более) состояния, теоретические правила их определения следующие (рис.2.13):

- Плезиоморфное (= примитивное) состояние признака. Например, в рамках класса Насекомые отсутствие крыльев – это состояние, свойственное примитивным насекомым.
- Апоморфное (= прогрессивное) состояние признака. Например, обладание крыльями у более развитых насекомых.

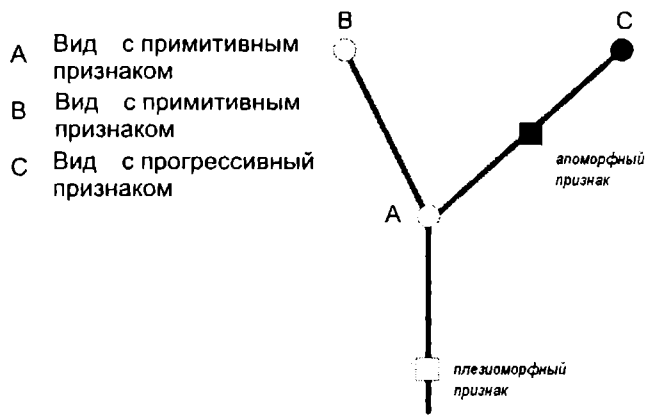


Рис. 2.13. Признак может быть примитивным (белый квадрат) или прогрессивным (черный квадрат).

Плезиоморфия и апоморфия являются значимыми понятиями только относительно рассматриваемого таксономического уровня. Например, если взять раздел Крылатые насекомые (*Pterygota*) (=высшие насекомые), обладание крыльями оказывается плезиоморфным (примитивным) признаком, в то время как их последующая потеря (например, у блох) является апоморфным (прогрессивным) признаком.

Если два или более видов (или группы более высокого таксономического ранга) имеют общий примитивный признак, говорят о *симплезиоморфии*. Например, человек и кот имеют в среднем ухе три косточки (наковальню, молоточек и стремечко): речь идет о примитивном признаке, общем для всех других млекопитающих (симплезиоморфном) и, в частности, появившемся в таком виде у вида-родоначальника.

И наоборот, вид-родоначальник, произошедший от предков рептилий, имеющих лишь одну слуховую косточку (стремечко), обладал тремя косточками как новым и вместе с тем только ему свойственным (автоапоморфным) признаком.

Две ветви млекопитающих с общим видом-родоначальником, т.е. *Monotremata* (Однопроходные) и *Theria* (Сумчатые + Плацентарные) имеют этот новый признак (три слуховые косточки), который представляет для них синапоморфию (они унаследовали его от общего предка) (рис. 2.14).

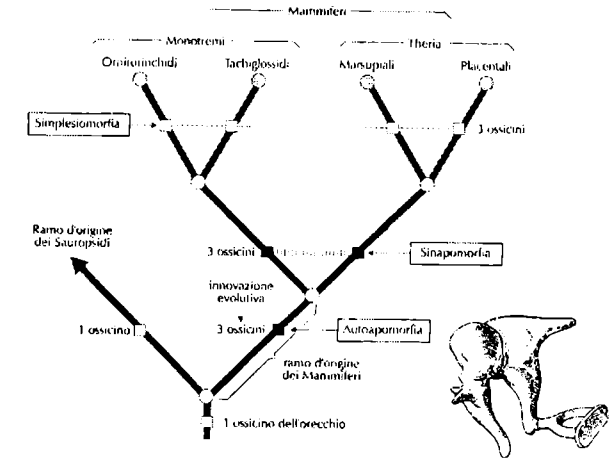


Рис. 2.14. Одна и та же структура является автоапоморфной, когда представляет эволюционное новшество, синапоморфной, когда представлено у нескольких видов, и синплезиоморфной в линиях, последовательно сменяющих друг друга в процессе эволюции, для которых она является примитивным признаком.

Предположим, имеется три группы таксонов (*A*, *B* и *C*), два из них обладают общим признаком. Какую информацию можно извлечь в плане установления родственных, вернее филогенетических связей между этими группами? Предлагается три варианта (рис. 2.15).

- **Синапоморфия**. Состояние признака (наличие крыльев), общего для двух групп (*B* и *C*), определяется как производное, т.е. апоморфное (черный квадрат), и встречается исключительно в этих группах. Оно указывает, что между этими двумя группами (мухи, пчёлы) существует более близкое родство, чем между ними и третьей группой, которая не обладает этим признаком (примитивные насекомые).
- **Симплезиоморфия.** Состояние признака (наличие крыльев), общего для двух групп (*B* и *C*), и уже представленного у предка трех рассмотренных таксонов (*V*), определяется как примитивное, плезиоморфное (белый квадрат). Этот признак не является полезным для выявления филогенетического родства рассматриваемых групп. На рис. 2.15, например,

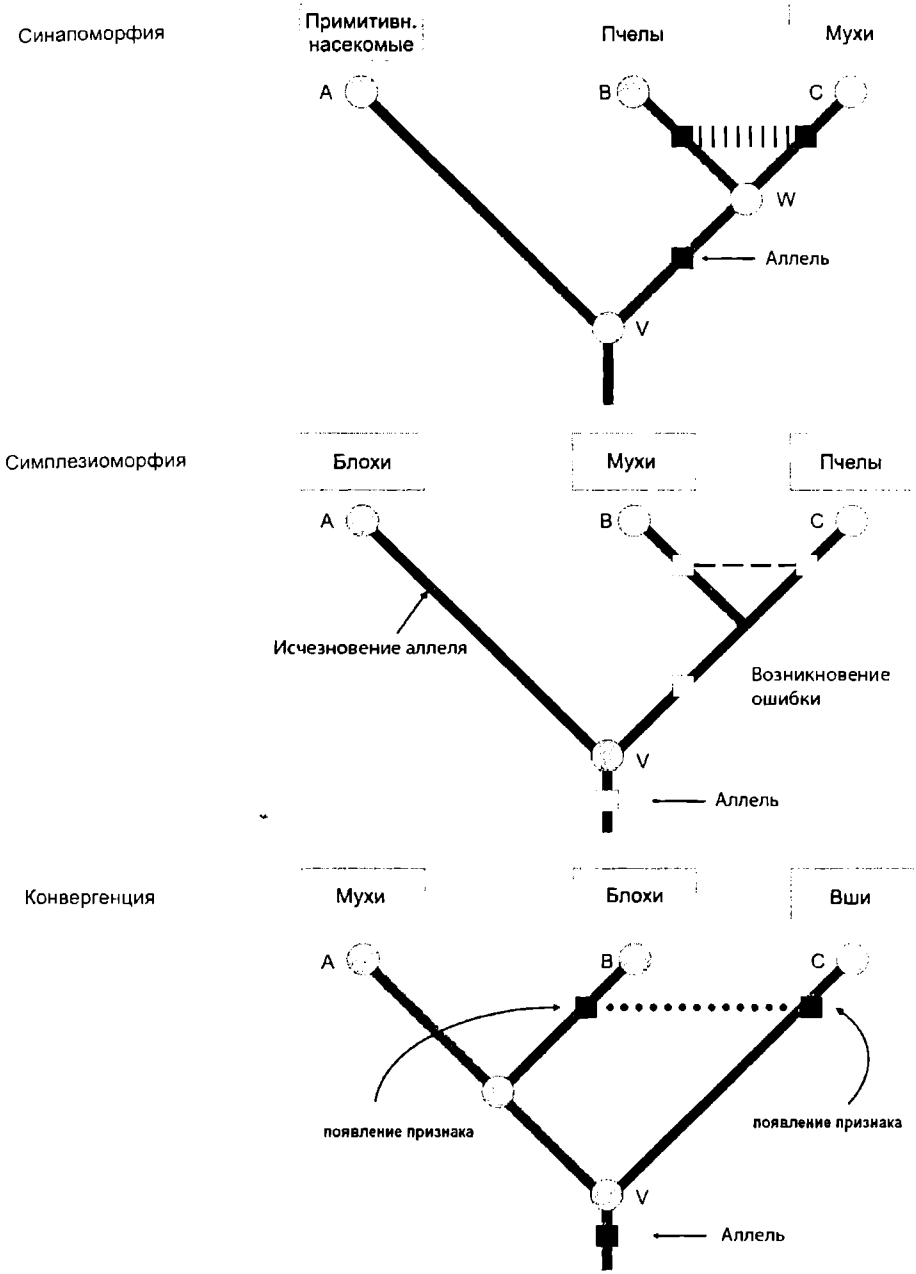


Рис. 2.15. Признак наличия/отсутствия крыльев может служить для описания филогенетических отношений между насекомыми. Филогенетическая реконструкция на второй диаграмме ошибочна, т.к. основывается на синапоморфии.

изображена филогенетическая реконструкция, основанная на симплезиоморфии, оказывается ошибочной. Действительно, мухи и блохи (*B* и *A*) более близкородственны, нежели мухи и пчелы (*B* и *C*). Если таксон *A* и лишен крыльев, то только потому, что это была вторичная потеря.

• **Конвергенция** (или параллелизм)[7]. Состояние признака (отсутствие крыльев), общего для двух групп, является апоморфным (черный квадрат). Но признак появляется дважды и независимо у предков обоих интересующих нас таксонов: блох и тлей (*B* и *C*). Поэтому будет ошибкой объединять оба таксона на основании наличия этого признака.

Выявление статуса признака.

В основе теории систематики, на которую мы опираемся, лежит "элементарная филогенетическая задача". Её можно сформулировать следующим образом (рис. 2.16). Даны три таксона (*A, B* и *C*), из которых два (*A* и *B*) имеют общий гомологичный признак, спрашивается: правомерно ли утверждать, что *A* и *B* более близко родственны между собой, чем с *C*? Ответ будет положительным, если общий признак является синапоморфным, (а *C* имеет тот же признак в плезиоморфном состоянии или в любом другом, но не в апоморфном) Ответ отрицателен, если признак определен как симплезиоморфный.

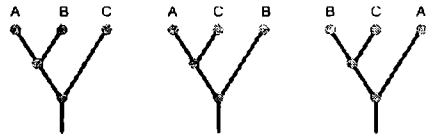


Рис.2.16. Даны три родственных вида. Какая филогенетическая реконструкция верна?

Отношение к внешней группе. Чтобы проанализировать статус признака, т.е. чтобы понять, является ли признак плезиоморфным или апоморфным для данного таксона, прибегают к *"тесту outgroup"* (сравнение с внешней группой) (рис. 2.17).

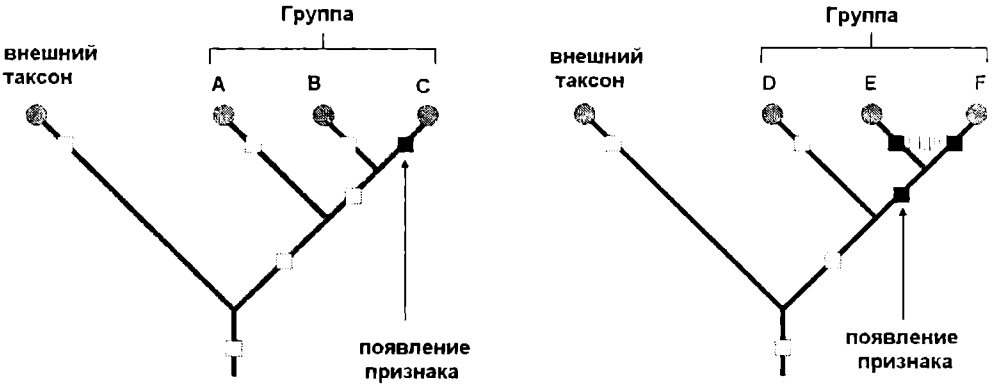


Рис. 2.17. Два примера выявления статуса признака (скорее плезиоморфного, чем апоморфного). Такая интерпретация основана на возможной плезиоморфии того же признака во внешней группе (out-group) (по П. Аксу).

[7] Конвергенция и параллелизм представляют собой разные эволюционные явления: конвергентное сходство признаков определяется условиями среды обитания, при параллелизме влияние среды накладывается на сходную наследственную основу (то есть бывшее родство групп организмов) (прим. Суровой).

Эта процедура подчиняется следующему правилу: "Если в рамках предполагаемой монофилетической группы признак присутствует у более чем одного, но не у всех входящих в нее таксонов, и представлен в этом состоянии, по крайней мере, у одного таксона другой систематической группы (внешней по отношению к первой, но филогенетически близкой к ней), то этот признак по всей вероятности плезиоморфный". Другими словами, этот признак появился у предка, общего для рассматриваемой и для внешней группы, и сохранился в некоторых линиях, произошедших от этого предка.

Важно подчеркнуть, что если состояние данного признака не совпадает с таковым во внешней группе, это не является бесспорным доказательством того, что он апоморфный (он мог быть просто утрачен в ходе эволюции внешней группы). Однако предположение о его апоморфной природе не исключается. В современной практике филогенетический анализ группы (предположим монофилетической) считается неполным, если нельзя использовать для сравнения внешнюю группу. Использование out-group действительно дает возможность оценить, находятся ли признаки в состоянии апоморфии или плезиоморфии (вернее, позволяют оценить *полярность* эволюционного статуса одних и тех же признаков). Это дает возможность построить укорененные кладограммы, т.е. схемы, которые выражают одновременно и генеалогические связи между интересующими нас группами и последовательность их становления (рис. 2.18).

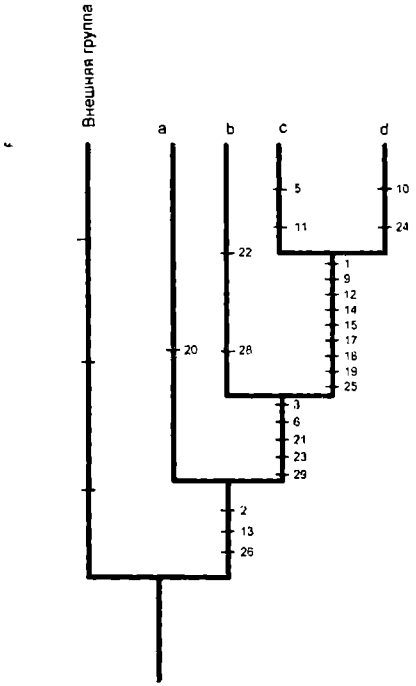


Рис. 2.18. Кладограмма, которая отражает связи между таксонами *a, b, c* и *d*, основана на матрице из 29 признаков, проанализированной с помощью алгоритма метода максимальной экономии. Признаки в апоморфном статусе сгруппированы в филетических ветвях, которые они образуют (отмечены числами). Использование внешней группы позволяет укоренить кладограмму, то есть определить исходные точки временной последовательности кладогенетических событий.

Выделение таксонов высших рангов, которое необходимо для установления апоморфной или плезиоморфной природы признаков (которые, однако, рассматриваются ортодоксальными кладистами с большой осторожностью), основывается на онтогенетических и палеонтологических данных.

Онтогенетические данные основываются на идеях, высказанных в XIX в. К. Бэром и Э. Геккелем: "Статус признака, присутствующего у особей предполагаемой монофилетической группы только на ювенильных стадиях, является, скорее всего, плезиоморфным". Например, современные киты, которые лишены зубов, имеют на эмбриональной стадии зачатки зубов, которые потом редуцируются. Поэтому правильнее полагать, что отсутствие зубов есть апоморфное состояние признака. В свою очередь киты произошли от предков, имевших зубы (плезиоморфное состояние).

Палеонтологические данные. Анализ данных производится путем сопоставления строения древних ископаемых и современных форм: "В предполагаемой монофилетической группе структуры более древние являются, вероятно, плезиоморфными". Например, лошади имеют только один палец на ноге: резонно думать, что речь идет об апоморфном состоянии, так как данные по ископаемым остаткам свидетельствуют о том, что у предков лошадей были ноги с тремя и более пальцами.

Использование выше перечисленных критериев должно проводиться с большой осторожностью. Онтогенетические сравнения могут вести к ошибочным заключениям, например, при анализе неотенических признаков (= ювенильные признаки, остающиеся во взрослом состоянии у особей некоторых видов). Так у человека череп больше похож на череп детеныша обезьяны, чем взрослой.

Несмотря на это, данный признак у человека является апоморфным, а не плезиоморфным, потому что человек может рассматриваться как неотенический потомок обезьяны.

Палеонтологические сравнения также могут быть обманчивы. Например, в определенной монофилетической группе апоморфная структура может показаться древнее соответствующей плезиоморфной только потому, что по чистой случайности, найденные плезиоморфные ископаемые остатки геологически моложе, чем остатки апоморфных форм.

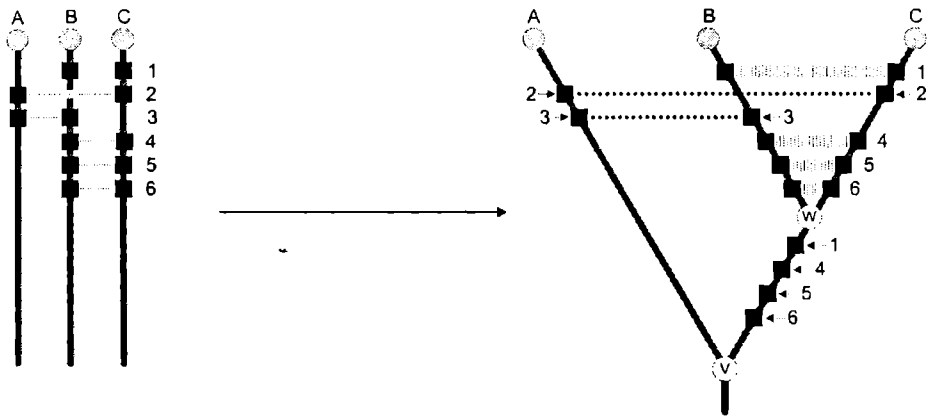
2.5. Построение кладограмм

Согласно общепринятым правилам филогенетики, кладограмма, которая отражает связи между иерархически подчиненными группами, входящими в какой-либо монофилетический таксон, должна строиться таким образом, чтобы минимизировать число одинаковых эволюционных новшеств, которые появляются независимым образом *(гомоплазия). Т.е. применяется критерий экономичности*. Этот критерий берет начало от принципа "бритвы Окама", выдвинутого великим предшественником эмпиризма. Согласно этому принципу, перед решением любой проблемы следует удалить все лишние гипотезы. Натуралист, который пользуется этим критерием, не обязательно утверждает, что природа экономична сама по себе (т.е. что эволюция не может повторяться путем многочисленных гомоплазий, повторных независимых "изобретений" одинакового характера). Он просто придерживается *методологической* экономичности. На практике с помощью данной матрицы признаков мы пытаемся построить филогенетическое древо

наиболее простым способом, уменьшая эволюционное расстояние, которое связывает предка с одним из его потомков, полагая, что такая последовательность событий наиболее вероятна.

Является ли повторное возникновение какого-либо явления независимым событием или нет – это общая проблема для всех исторических наук. Антропологи, например, задаются вопросом, явилось ли изобретение лука и стрелы однократным событием в истории человека (что соответствовало бы принципу экономичности), или же разные и далекие друг от друга народы пришли к этому независимыми путями (что в филогенетических терминах являлось бы гомоплазией).

Рассмотрим пример. Имеются три вида (*A*, *B* и *C*) с 6-ю признаками, которые могут присутствовать (1) или отсутствовать (0). Предположим, что морфологический анализ позволил построить матрицу, изображенную на рисунке 2.19. Теперь выясним, каким будет наиболее вероятное филогенетическое древо.



	A	B	C
1	0	1	1
2	1	0	1
3	1	1	0
4	0	1	1
5	0	1	1
6	0	1	1

Рис. 2.19. Анализ трех видов по шести признакам с использованием метода максимальной экономии (матрица и диаграмма слева) позволяет построить филогенетическую схему (справа) (по П. Аксу).

Так как виды *B* и *C* проявляют наибольшее число общих признаков (4), а сопоставление с внешней группой выявило малую вероятность плезиоморфии для этих признаков, есть основания думать, что из имеющихся трех видов, они находятся в наиболее близком родстве друг к другу. Такая общность признаков, однако, могла проистекать не из родства, а быть следствием конвергенции. Оперируя терминами кладистики, ее можно объяснить не синапоморфией, а гомоплазией. В этом случае принцип

экономичности может быть применен следующим образом. Вид *B* больше схож с видом *C*, чем с *A*, однако имеет один общий признак (третий) с видом *A*. Сходство по этому признаку не будет существенным, если мы предположим, что третий признак появился в эволюционной линии, которая ведет к *B*, независимо от его происхождения в линии, ведущей к A (гомоплазия за счет конвергенции).

Древо, изображенное на рисунке 2.19 (справа) предполагает наличие только двух гомоплазий: уже упомянутую между *A* и *B*, и для второго признака – между *A* и *C*. Снижая число возможных гомоплазий в соответствии с принципом экономичности, строится древо, отражающее наиболее вероятную схему филогенетических связей между *A, B* и *C*.

Принцип экономичности не единственный критерий, применяющийся в кладистическом анализе для построения филогенетических схем. Некоторые прикладные информационные программы, используемые в кладистике, основаны на принципе *совместимости*. Согласно этому принципу, наиболее вероятная кладограмма – это та, которая совпадает с наибольшим числом кладограмм, построенных для данной совокупности признаков.

К сказанному выше добавляется всегда живо обсуждаемая проблема веса признаков. Не будем вдаваться в подробности данной проблемы (они не очень существенны для историко-биогеографических исследований). Ограничимся упоминанием того, что разные эволюционные интерпретации некоторых авторов могут возникать потому, что ими используются разные *наборы* признаков внутри одной и той же монофилетической группы. Подобные разночтения могут быть устранены не столько путем применения принципов экономичности или совместимости, а с помощью приема придания разной значимости (веса) признакам, относящимся к структурам с разной биологической ролью.

2.6. Теория дендрограмм и филогенетические гипотезы

Для биогеографа очень важно иметь надежные гипотезы, позволяющие реконструировать филогенетические связи между организмами. Это имеет непосредственное отношение к проблемам биогеографии. Кладограммы, полученные с помощью матриц признаков, обработанных на компьютере, являются, как говорилось ранее, вероятностными гипотезами о генеалогических связях рассматриваемых групп. Другой метод проверки этих гипотез апеллирует к теории дендрограмм и вероятностным моделям, связанным с динамикой возникновения и исчезновения видов во времени. Теория построения кладограмм является частью теории *графов,* предложенной Эулеро в 1736 г.

Изложим теорию дендрограмм. Наиболее демонстративный метод изображения филогении живых существ – это древо с дихотомическим ветвлением. Любые биогеографические связи, как синхронные, так и диахронные, могут быть представлены в виде одного или большего количества двух- или трехмерных древ. Древо позволяет представить более или менее крупный этап эволюционной истории живых существ и их связей с физическим пространством, в котором эта история разворачивается, и с которым она тесно взаимодействует. Эволюция и филогенез не являются чем-то, что *происходит* с живыми существами, это составляющие их существования. Верно также и то, что организмы и жизненные пространства эволюционируют вместе, как неразрывно связанные. Действительно, изменения организмов и их ареалов – явления взаимозависимые,

приводящие к расхождению эволюционных событий, что можно выразить с помощью дендрограмм.

Фрактальное измерение

Под *фрактальной* (от *fractus* = "излом") понимается фигура, сходная сама с собой, т.е. с тенденцией к повторению самой себя одинаковым образом с разной степенью увеличения. Фигурами этого типа являются береговая линия, траектория броуновского движения, молнии, деревья, горы, кровеносная система, почка цветной капусты и т.д. Действительно, фрагмент цветной капусты, рассмотренный через увеличительное стекло, похож на весь побег.

Понятие ломаной линии расширяет возможности геометрического измерения. Известно, что точка – это геометрическая фигура, не имеющая измерения, что линия одномерна, плоскость – двухмерна, а объем - трехмерен. Размерность d предмета определяется формулой

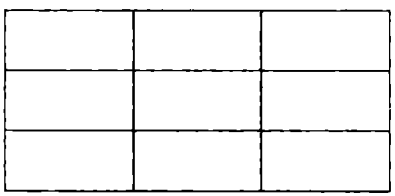
$N = (P/p)^{d}$

откуда

$d = log\ N/log\ (P/p)$

где p – размер части, на которые фигура была разделена, P – соответствующий исходный размер, N – число частей, на которые поделена фигура.

Например, стороны четырехугольника делятся на 3 равные части (то есть p = 1 и P = 3) и между ними проводятся линии, делящие поверхность фигуры таким образом, что образуется 9 прямоугольников (N = 9), подобных большому прямоугольнику (рис. 2.20 a).



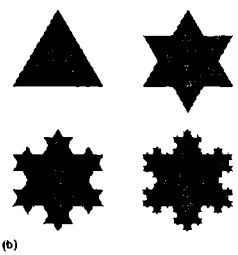


Рис. 2.20. a – собственное тождество: каждый из 9 маленьких прямоугольников похож на большой прямоугольник; b – фрактальная Коха.

Применяя формулу, получаем

$d = log9/log3 = 2$

Другими словами, поделив стороны фигуры на 3 (знаменатель) и получив 9 схожих фигур (числитель), из отношения логарифмов выводим, что рассматриваемая фигура имеет 2 измерения, т.е. она плоская. Предлагаем читателю сосчитать пространственное измерение (фрактальное) параллелепипеда или другой трехмерной фигуры.

С более сложными фигурами связаны не простые случаи. Например, кривая Коха получается, если разделить стороны равностороннего треугольника на 3 равные части (P = 3, p = 1), поместить вершины над средним отрезком и все это повторить бесчисленное количество раз. Такая операция увеличивает в четыре раза (N = 4) число сторон фигуры (рис. 2.20 b). Получаем

$D = log4/log3 = 1.26$

Так возникает дробное (фрактальное) измерение, которое принимает значение между 1 и 2. Это означает, что замкнутая линия кривой Коха после бесконечного повторения дробления есть нечто большее, чем линия, но меньшее, чем плоскость. Измерения классической геометрии, выраженные в целых числах (0, 1, 2 и 3 для точек, линий, плоскостей и объемов, соответственно) есть лишь частные случаи измерений, которые могут иметь любое значение, даже и дробное.

Другой пример касается эволюционного древа. Совершенное дихотомическое древо (без вымираний) напоминает фрактальную Кантора, фигуру, получаемую путем повторного деления отрезка на 3 (P = 3, p = 1) с удалением центральной части и созданием двух новых отрезков (N = 2). Если каждый отрезок раздваивается (рис. 2.21), получается древо, конечные

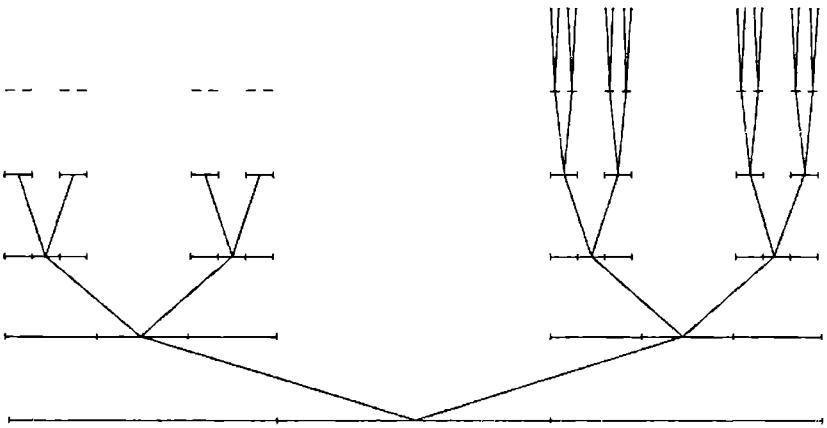


Рис. 2.21. На фрактальную Кантора (горизонтальные линии) наложены соответствующие линии ветвления. В действительности ветвление продолжается в бесконечность. Совокупность конечных точек имеет размерность 0.63.

ответвления которого имеют фрактальное измерение d = log 2/log3, т.е. около 0,63. Это означает, что n-ое поколение (или раздвоение) есть совокупность особей (или видов, или других таксонов), которые представляют собой нечто большее, чем совокупность точек (размерность 0), но все же меньшее, чем непрерывная линия (размерность 1). Таким образом, эволюция живых форм и способ ее выражения тяготеют к фрактальному измерению (рис. 2.22).

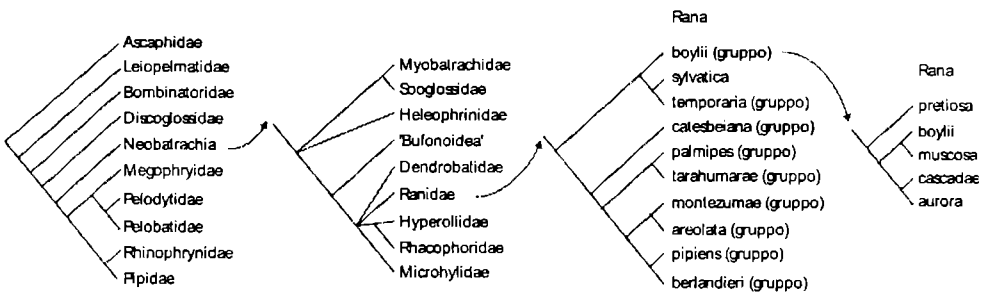


Рис. 2.22. Филогенетическое ветвление имеет фрактальную структуру. Здесь отмечен эволюционный путь, ведущий только к роду *Rana*. Наблюдаемые структуры подобны всему целому (по Д.М. Грину)

Теория ветвления

Изучение топологии древ и их эволюционного и биогеографического значения получило большое развитие в последние годы в связи с прогрессом информатики. Здесь мы ограничимся рассмотрением некоторых простых и наиболее интересных аспектов этой проблемы.

Начнем с вопроса. Если дано определенное число видов, составляющих монофилетическую группу, сколько существует способов их объединения по родству?

Допустим, есть 3 вида *A, B* и *C,* связанные прямым родством. Они могут быть связаны между собой 13-ю возможными способами (рис. 2.23).

Однако обычно биологи располагают только конечными видами, т.к. часто предковые формы не оставляют ископаемых остатков, достаточных для филогенетической реконструкции. Кладистический анализ не предусматривает непосредственного использования признаков ископаемых форм; они по большей части привлекаются для конечного уточнения в филогенетических схемах, уже построенных на признаках рецентных видов. Кроме того, ветвление обычно имеет дихотомический характер, а какие-либо политомии рассматриваются как признаки, не учитываемые кладограммой. Детальные исследования могут решить вопрос об очевидности тритомии (или политомии) в серии последовательных дихотомических ветвлений. Итак, постулируем следующие условия:

- все ветвления являются дихотомическими;
- известны только конечные виды.

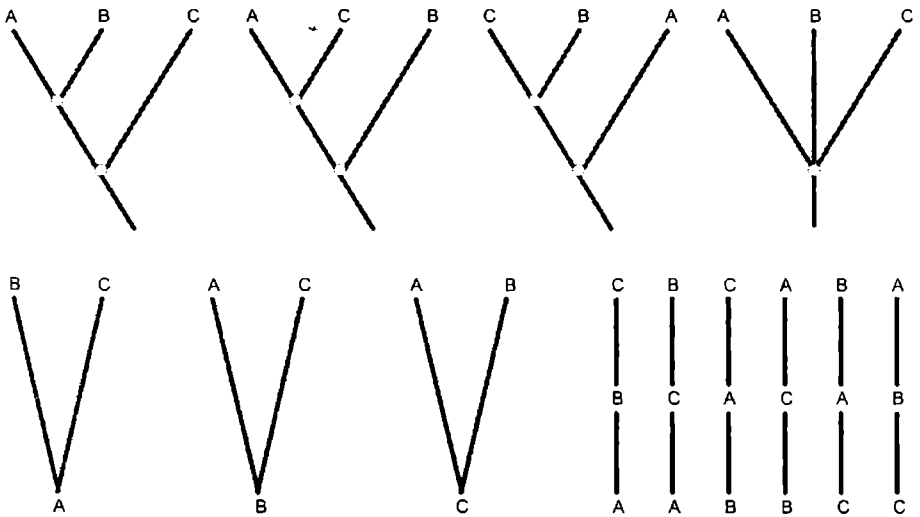


Рис. 2.23. Три близкородственных вида могут быть связаны друг с другом 13-ю возможными способами (по В. Вомеро).

В случае с тремя видами мы будем иметь только три типа кладограмм, т.е. первые три пары на рис. 2.23: их пространственное распределение подчиняется одной и той же схеме ветвления (топологической схеме). Естественно число кладограмм и топологических схем возрастает, если изучаемых видов 4 или больше (рис. 2.24).

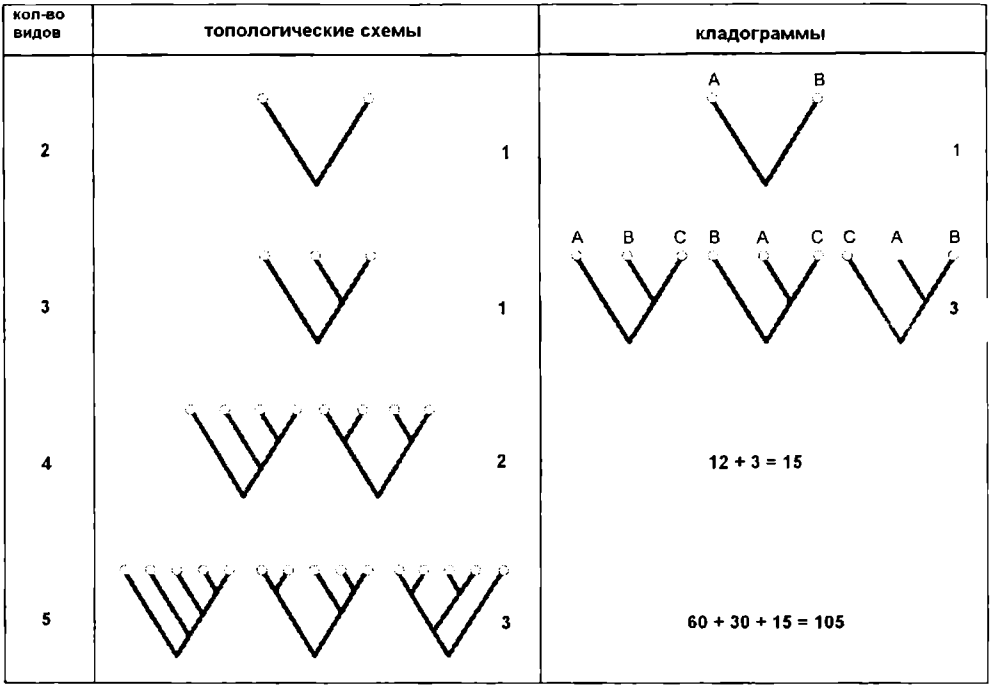


Рис. 2.24. Топологические схемы и соответствующие кладограммы (по Д. Симберлофф).

Число возможных кладограмм C для n видов выводится из формулы:

$C = (2n-3)!/\ 2^{n-2}(n-2)!$

Например, для 9 видов возможно более 2 млн. кладограмм. Ясно, что реконструкция филогенеза – это трудное интеллектуальное занятие, не лишенное возможных ошибок. Помимо реконструкции, вытекающей из объективных показателей (анатомических, палеонтологических, молекулярных), достоверность построений филогенетических древ может также проверяться с помощью статистических и формальных критериев. Рассмотрим вкратце, каким образом.

В пределах отрезка времени $\Delta t = t_0-t_1$ каждая эволюционная линия имеет определенную возможность исчезнуть (p_0), остаться (p_1) и дать начало двум новым видам (p_2). Для трех видов, из которых образуются 4, возможно, 6 случаев, т.е. 2 типа временных срезов с 3-мя *вариантами* филогенетических преобразований каждый (рис. 2.25). Вероятность возникновения числа видов S_1 во времени t_1 описывается следующей функцией: $[f(x)]^{s_0} = (p_0 + p_1x + p_2x^2)^{s_0}$

Вероятность того, что имеется S_1 линий (видов) во времени t_1 – есть коэффициент x^{S_1} этой функции. Например, если рассматривать 3 вида, т.е. $S_0 = 3$, тогда

$$F(x)^3 = (p_0+p_1x+p_2x^2)^3 = p_0^3 + x(3p_0^2 p_1) +$$
$$x^2(3p_0^2p^2 + 3p_0p_1^2) + x^3(6\ p_0\ p_1\ p_2 + p_1^3) +$$
$$x^4(3\ p_0 p_2^2 + 3\ p_1^2 p_2) + x^5(3p_1p_2^2) + x^6(p_2^3)$$

При необходимости перейти к рассмотрению 4-х видов, надо искать коэффициент при x^4, т.е. $(3p_0 p_2^2 + 3p_1^2 p_2)$.

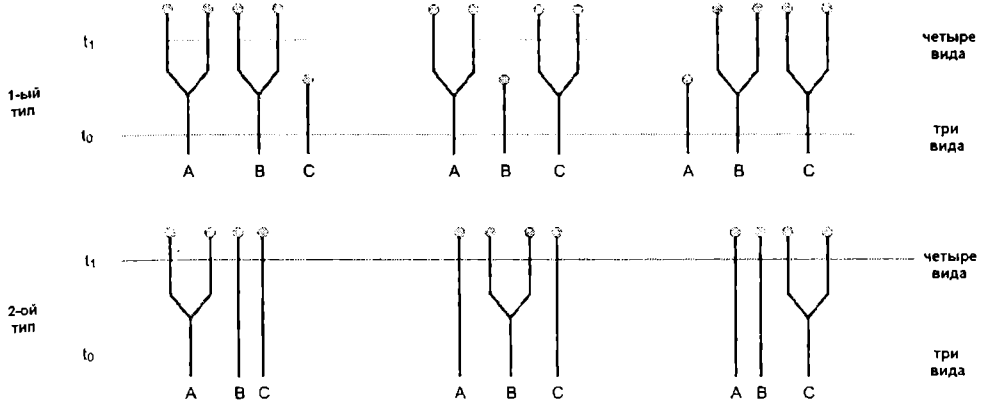


Рис. 2.25. С момента времени t_0 до момента времени t_1 один вид может дать начало двум новым видам, может исчезнуть или же остаться без изменений. Для трех видов каждый тип временного среза имеет 3 варианта событий (по Н.Л. Жилинскому).

Это означает 3 варианта, в которых (см. показатель степени) одна линия (p_0) исчезает и две линии (p_2) удваиваются + 3 варианта, в которых две линии (см. показатель степени) остаются (p_1) и одна линия разделяется на две (p_2). Если же нужно узнать, сколькими способами можно прийти от 3 к 6 видам, можно найти коэффициент при x^6, т.е. (p_2^3). Это означает, что существует только один единственный вариант или только одна вероятность, с которой (см. показатель степени) 3 вида разделяются на два (p_2) (рис. 2.26). Если в качестве экстремальной ситуации от 3 видов перейти к 0, необходимо найти коэффициент при x^0, т.е. 1: имеется только один единственный вариант, при котором возможно исчезновение трех (см. показатель степени) видов (p_0^3). Аналогичные расчеты производятся и для других ситуаций.

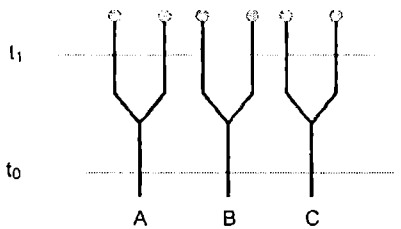


Рис. 2.26. Графическое представление случая p_2^3.

Если же взять случай изменения в числе видов не от 3 к 4, а от 10 видов к 11, тогда число *типов* временного среза и, прежде всего, возможных *вариантов* эволюционных преобразований возрастает умопомрачительно. Только расчет на компьютере дает 5 типов и 8350 вариантов (первый тип: 10 вариантов с одним вымиранием, 9-ью переживаниями видов и одним удвоением; второй тип: 360 вариантов с одним вымиранием, семью переживаниями и двумя удвоением; третий тип: 2520 вариантов с двумя вымираниями, пятью переживанием, тремя удвоениями и т.д.). Если же из 10 образуется 20 видов, имеется, очевидно, только 1 тип и 1 вариант, т.е. (p_2^{10}), в котором все 10 видов раздваиваются (p_2). Если от 10 видов образуется 15 (или 5), будут иметь место промежуточные значения числа путей преобразования видов. Если, наконец, исходить не от 10, а от 5 ...15 видов,

получатся еще и другие наборы значений. Когда исходно имеем 10 видов, возможные варианты филогенетических реконструкций исчисляются десятками тысяч (их, для точности, 59049); если же исходим от 15 видов – насчитываются десятки миллионов. Если за время t_0 имеется 20 или более видов, число возможных вариантов преобразований делается буквально астрономическим.

Все эти соображения, интересные уже сами по себе, служат базой для оценки степени вероятности филогенетической реконструкции. Другими словами, служат для расчета степени вероятности конкретного древа. Например, нужно узнать, имеет ли определенная реконструкция эволюции слонов за последние 6 млн. лет хотя бы формальное правдоподобие (рис. 2.27). Это важно, поскольку речь идет о филогенетическом древе, построенном на основе серии данных, претендующих на объективность, т.е. на ископаемых находках.

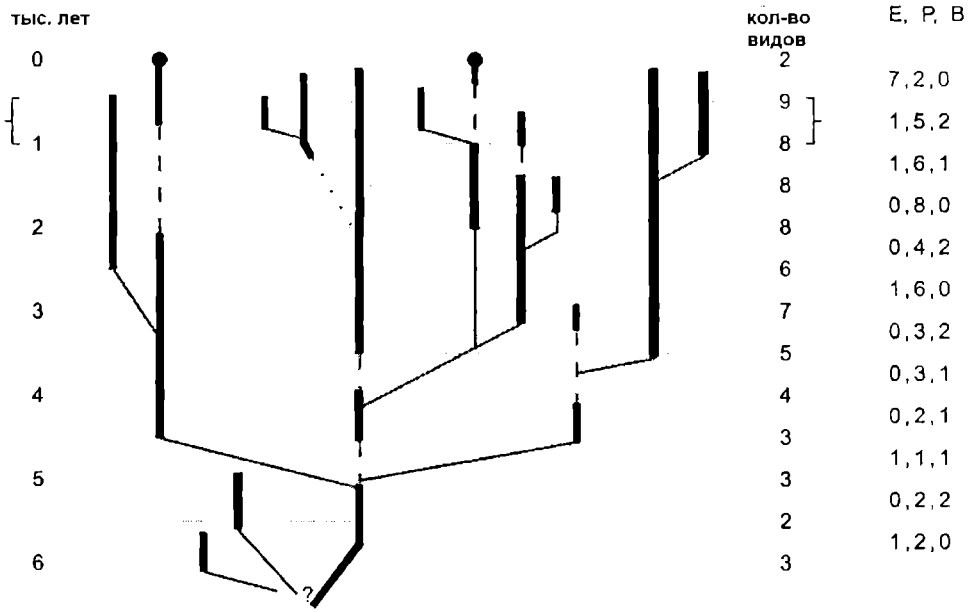


Рис. 2.27. Филогенетическое древо хоботных. Названия видов (ныне живут только два вида) опущены. Жирные линии – известные стратиграфические ряды форм; тонкие линии – восстановленные последовательности. Количество видов: E – вымерших, P – выживших, B – удвоений. (по Н. Жилинскому)

Первым делом рассечем предлагаемое древо на интервалы по 0,5 млн. лет, считая для каждого среза число вымираний (*E*), выживаний (P) и удвоений (B) (см. правую колонку на рис.2.27). Затем анализируем первый интервал, например, от 1 до 0,5 млн. лет. Видно, что от исходного разнообразия в восемь видов приходим к девяти видам через одно вымирание, пять выживаний видов и два видообразования. Легко сосчитать, что имеющийся тип преобразований (т.е. тип 1, 5, 2) – это один из 168 возможных вариантов (в общем, их 1016 на 4 типа) (табл. 2.2). Вероятность рассматриваемого случая статистически оценивается в 0,268. Повторяя эту процедуру для всех временн□х срезов и применяя соответственно тест χ^2, получаем в результате, что правильность сделанной нами реконструкции (с

24 степенями свободы, т.е. 12 сечений на 2) можно принять с вероятностью между 0,1 и 0,5. Поэтому рассматриваемое эволюционное древо является вероятностно правдоподобным. В противном случае было бы необходимо перепроверить данную филогенетическую реконструкцию. Возможно, стоило бы начать поиск новых ископаемых остатков или, в качестве альтернативы, предположить наличие особых путей эволюции, еще не рассматривавшихся для данной монофилетической группы.

Таблица 2.2. Типы и варианты преобразований, когда из 8 видов образуется 9.

Число вариантов	Число событий		
	вымирания	выживания	удвоения
8	0	7	1
168	1	5	2
560	2	3	3
280	3	1	4
Всего 1016			

2.7. Филогенез и систематика

Естественные и искусственные группы

Авторы филогенетической или иначе кладистической школы, (которая берет начало от работ В. Хеннига) считают естественной только монофилетическую группу и признают только те категории (типы, классы, порядки и др.), которые можно рассматривать как строго монофилетические. В результате (рис. 2.28) они признают значимым тот таксон, который включает виды *c* и *d*, а также более обширный таксон *b+c+d*, и еще более обширный таксон *a+b+c+d*. Такие таксоны *устанавливают* только в неонтологическом масштабе времени. Соответствующие им предковые группы в одном диахронном срезе содержат также все предковые виды, как общие, так и специализированные для каждой монофилетической группы. Каждая монофилетическая ветвь, как об этом говорилось ранее, определяется по синапоморфным признакам и представляет собой значимый таксон.

Авторы традиционной эволюционистской школы (которая берет начало от работ Майра и Симпсона) также считают естественными группами совокупности *a, b* и *b, c*, а также *a, b, c* на рисунке 2.28. Такие таксоны, называемые в кладистике парафилетическими, обладают общим предком, но не специфическим только для данной группы. Например, виды *a, b, c* имеют общего предка, но он является *также* и предком вида *d*. С точки зрения распределения признаков эти три вида отличаются от *d* только тем, что *не* обладают апоморфией (или апоморфиями), которые характеризуют *d*. Виды *a, b, c*, таким образом, обобщены "отрицательным " признаком, другими словами, они имеют в примитивном (плезиоморфном) состоянии те признаки, которые у *d* представлены в производном (апоморфном) статусе. На надвидовом уровне классический пример подобной ситуации – это кладограмма Рептилии / Птицы (рис. 2.29). По мнению кладистов, так называемые рептилии составляют неприемлемую искусственную группу. Действительно, на этой схеме видно, что Крокодилы ближе к Птицам, чем к Чешуйчатым (= Ящерицы и Змеи). Согласно кладистическому подходу, крокодилы и птицы сами составляют монофилетическую группу Архозавров.

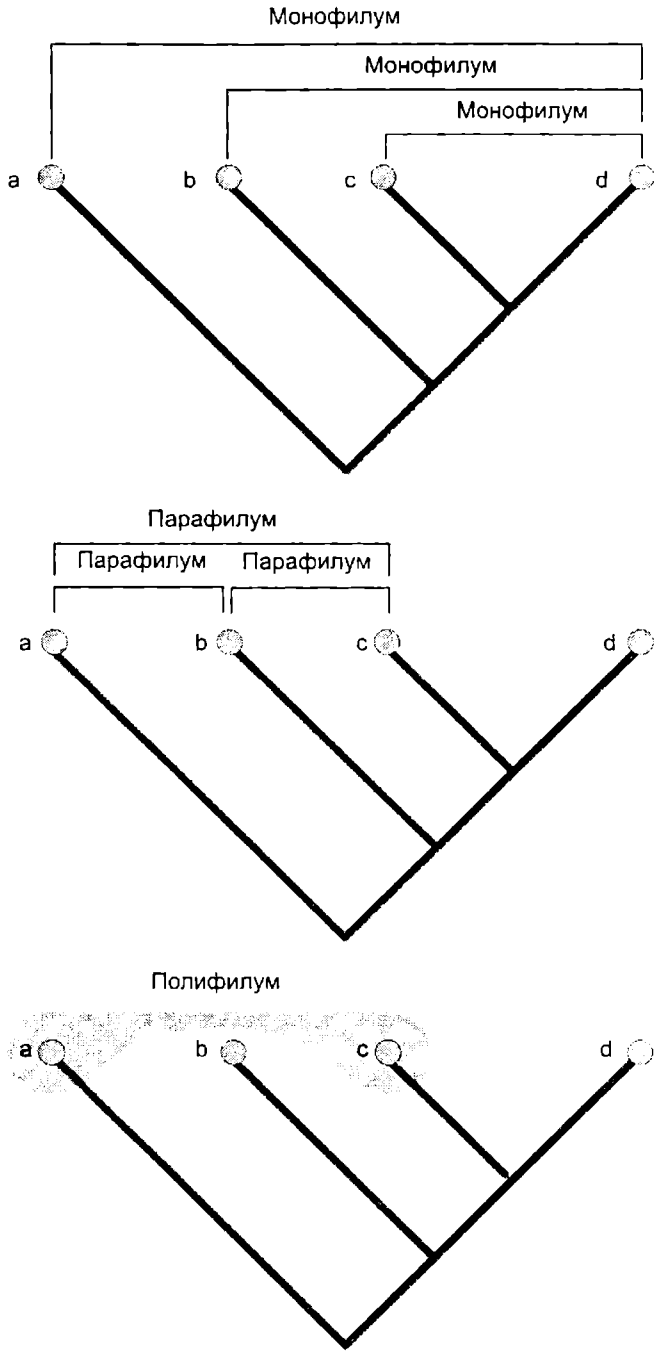


Рис. 2.28. Примеры монофилетических, парафилетических и полифилетических таксонов (по М. Ридли).

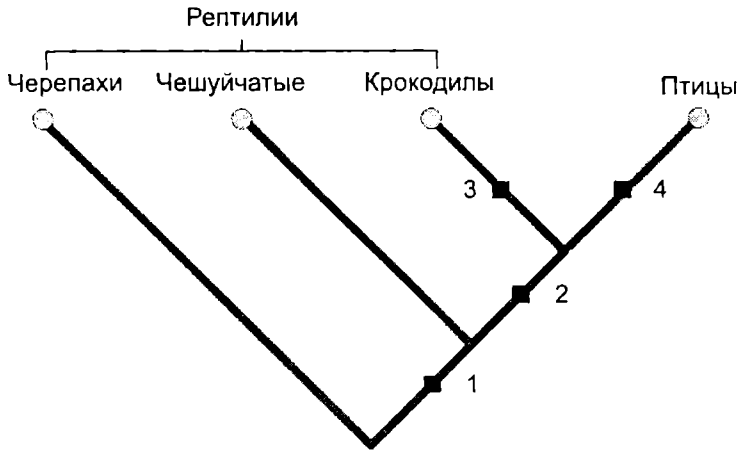


Рис. 2.29. Крокодилы имеют более близкое родство с птицами, чем с другими "рептилиями" (название, которое нужно писать в кавычках ввиду того, что оно относится к парафилетической группе).

Хотя аргументы, используемые кладистами, кажутся правильными, поскольку основаны на связях генеалогического типа и, следовательно, на естественных отношениях между видами и группами, все же нельзя отрицать, что "Рептилии" являются однородной группой с биологической точки зрения, если не брать во внимание парафилетичность этого таксона.

Таким образом, чтобы не отказываться от термина "Рептилии" (и других терминов общего употребления, применение которых оправданно по аналогичным соображениям) некоторые авторы предлагают следующее определение: "Под "Рептилиями" понимается самый недавний предок Птиц и Млекопитающих и все его потомки, *исключая* Птиц и Млекопитающих". Другое решение может заключаться в сохранении монофилетического таксона "Рептилии", если рассматривать Птиц и Млекопитающих как две части группы Рептилий. Некоторые авторы предлагают в тех случаях, когда нужно учесть результаты сильной анагенетической дифференциации эволюционной линии, допускать таксономическую правомерность так называемых "непрерывных"[8] групп (рис. 2.30). Они определяются так: "Совокупность видов является непрерывной, если для любой пары составляющих ее видов предковые таксоны, представляющие неразрывную последовательность преемственных форм, тоже входят в состав этой группы". Иными словами, не существует никаких разрывов на филогенетическом древе, которое объединяет эти виды.

Ни одна научная школа не признает значимыми полифилетические группы (рис. 2.28). Выделение этих групп основано на признаках, приобретенных независимыми путями (конвергенция или параллелизм). Полифилетическим, например, было бы специфическое объединение, включающее рыб и дельфинов, на основе их внешнего сходства.

[8] Здесь использовано авторами итальянское слово convesso, которое буквально переводиться как "выпуклый". В русской кладистической литературе подобный термин не используется, поэтому мы переводим его здесь как "непрерывный" (прим. переводчика).

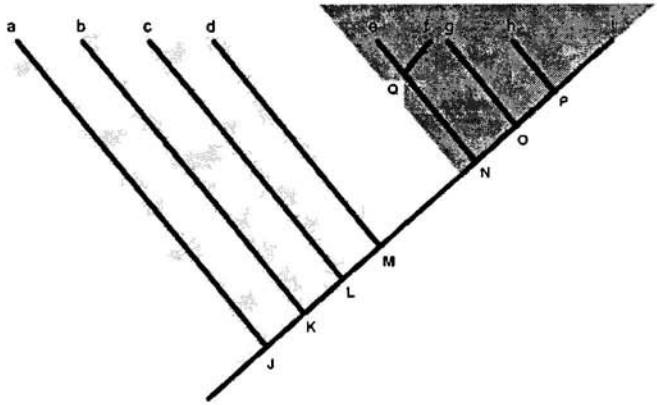


Рис.2.30. В рамках монофилетической группы, представленной таксонами *a....i* (все они и только они одни происходят от предка J), подгруппа *e....i*, восходящая к предку N, также монофилетическая. Подгруппа *a....d* – парафилетическая, т.к. включает не все таксоны, происходящие от J, и непрерывная, поскольку не существует никаких разрывов во фрагменте кладограммы, который соединяет эти таксоны с J.

Систематика традиционная и систематика кладистическая.

В эволюционной терминологии существуют понятия *клады* (монофилетические группы) и "категории" или *грады* (объединения не обязательно монофилетические, но выделенные на основе различий в морфологии: например, Рептилии и Птицы (рис. 2.29)) (рис. 2.31).

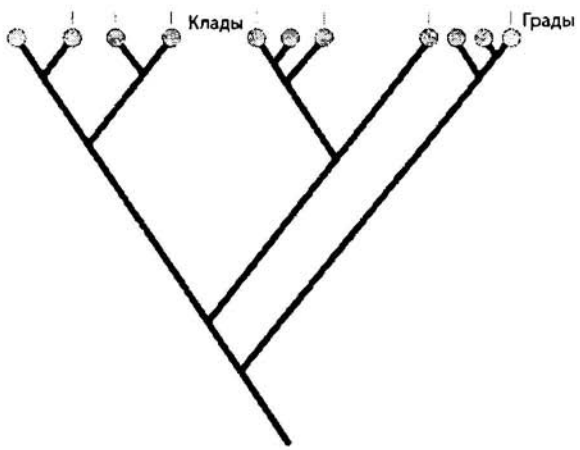


Рис. 2.31. Отметьте различия между кладами (монофилетическими) и градами (по Д.Д. Симпсону).

Клады идентифицируются по признакам различного значения, в то время как грады – исключительно по адаптивным признакам. В эволюционистской школе генеалогическая история организмов представляется с помощью *филограмм* (систематических схем), характеризующихся следующими свойствами и принципами:

- различаются клады и грады.

- дихотомические ветвления имеют разные углы, т.к. учитывают число автоапоморфий и, таким образом, степень дивергенции признаков. Сторонники филограмм утверждают, что они более информативны, чем кладограммы (утверждение, оспариваемое кладистами).
- с таксономической точки зрения сестринские таксоны могут иметь разные систематические ранги.

Кладистическая постановка проблемы подрывает самые основы классической систематики. Систематические категории линнеевского происхождения (класс, порядок, семейство, род, вид) рассматриваются как смирительная рубашка, не способная отобразить сложное ветвление эволюционного древа. И, как часто случается с ветвями дерева, ветвление видов и таксонов также следует строго дихотомическому принципу. Поэтому в филогенетической (или кладистической) систематике каждый таксон включает два (а не три и более) таксона более низкого порядка. Например, таксон *Млекопитающие* не должен включать более трех таксонов низшего ранга (однопроходные, сумчатые, плацентарные), а должен включать только два: однопроходные и звери. Звери же (Theria) в свою очередь подразделятся на два таксона: сумчатые и плацентарные (рис. 2.14).

Кладограмма характеризуется следующими свойствами и принципами:

- дихотомическое ветвление
- каждый предковый вид исчезает в результате дихотомии потому, что в противном случае, "старый вид" был бы парафилетическим комплексом.
- дихотомии имеют одинаковые углы.
- с таксономической точки зрения сестринские группы имеют один и тот же ранг.

Некоторые авторы вводят в графы древа наряду с вертикальным компонентом (время), горизонтальный компонент, выражающий эволюционные дистанции (рис. 2.32). В связи с этим наклон отрезков, которые представляют собой разные филетические линии, меняется от события к событию, что приводит к различиям в углах дихотомий. Такое изображение древ все-таки довольно примитивно (отклонение от предкового состояния отображается только качественно, к тому же добавляются трудности при графическом изображении ветвей).

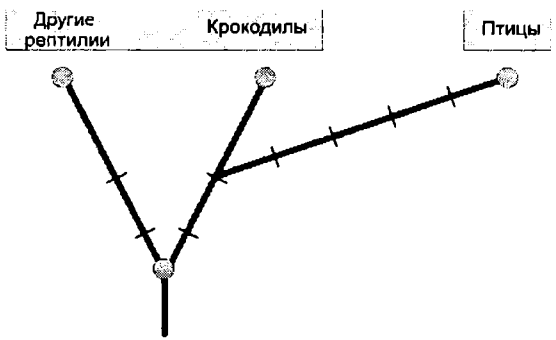


Рис. 2.32. Более длинная и наклонная эволюционная ветвь, ведущая к птицам, обозначает бóльшую дистанцию между ними и остальными таксонами (по Э. Майру).

Самая последняя система, применяемая в кладистике, предлагает варьирование длины отрезков (ветвей) древа в зависимости от числа изменений в состоянии признаков. Недостаток этой системы в том, что выходы кладограмм (рис. 2.33) не выровнены по отношению к вертикальной оси, которая таким образом теряет свое значение мерила времени.

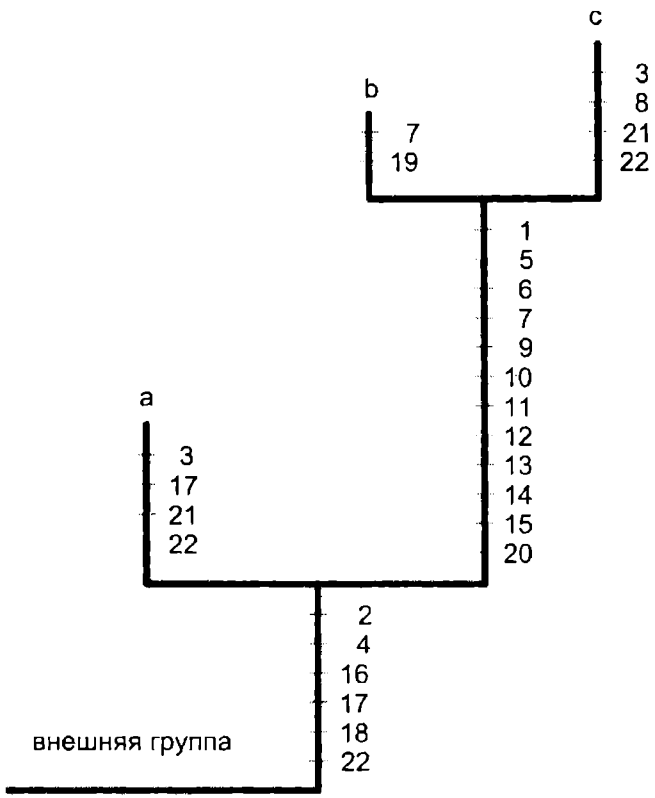


Рис. 2.33. На кладограмме, основанием которой является внешняя группа, длина отрезков соответствует количеству накопленных апоморфий в разных филетических ветвях. Группы *a....c*, будучи современниками, не оказываются на одной линии, как на классических изображениях эволюционных древ.

Что касается систематики, кладизм в предельном своем выражении полностью избегает традиционных линнеевских категорий. Положение таксона в иерархической системе отражается с помощью различной величины отступа от левого поля рисунка кладограммы, как в приведенном выше примере. Между тем этот метод позволяет сразу представить графически полученную кладограмму (рис. 2.34). С формальной точки зрения метод несколько механистичен, особенно когда нужно сопоставить в биогеографических целях систематическое положение разных групп. Преимущество же его в очевидности представления непосредственных генеалогических связей, что представляет существенный интерес для биогеографов по причинам, которые мы обсуждали ранее.

Пример традиционной классификации

Класс Рептилии (*Reptilia*)
- Отряд Морские черепахи (*Chelonioidea*)
- Отряд Клювоголовые (=гаттерия) (*Rhynchocephalia*)
- Отряд Чешуйчатые (*Squamata*)
- Отряд Крокодилы (*Crocodilia*)

Класс Птицы (*Aves*)
Класс Млекопитающие (*Mammalia*)

Пример филогенетической классификации

Зауропсиды (*Sauropsida*)
- Лепидозавровые (*Lepidosauromorpha*)
  - Клювоголовые (*Rhynchocephalia*)
  - Чешуйчатые (*Squamata*)
- Архозавровые (*Archosauromorpha*)
  - Морские черепахи (*Chelonioidea*)
  - Архозавры (*Archosauria*)
    - Крокодилы (*Crocodilia*)
    - Птицы (*Aves*)

Млекопитающие (*Mammalia*)

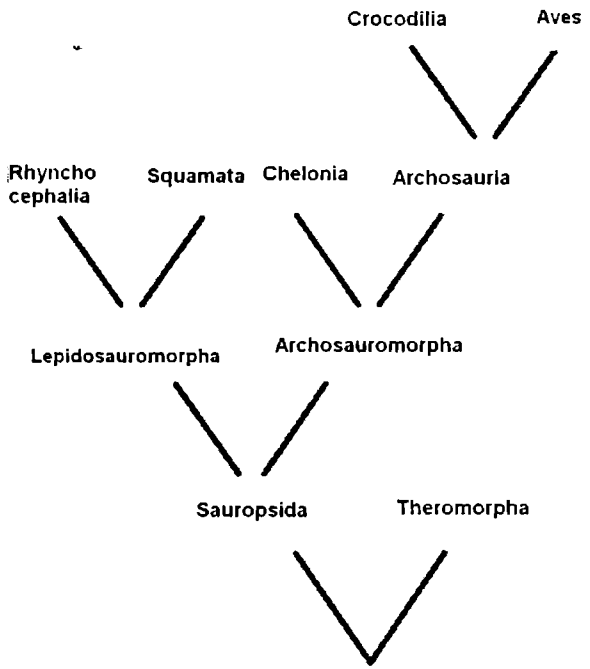


Рис. 2.34. Филогенетическая схема построена на основе приведенной выше классификации

Глава 3. АРЕАЛОГИЯ

3.1. Ареал вида

Начальная стадия любого биогеографического исследования состоит в анализе и нанесении на географическую карту областей распространения или ареалов видов. Поэтому необходимо четко определить понятие ареал.

Если ареал рассматривать только как географическую проекцию распространения вида, то он будет представлять собой лишь совокупность точек в пространстве. Любая биогеографическая интерпретация в этом случае, являясь по своей сущности анализом современного или исторического распространения вида, требует теоретического обоснования.

Из предыдущих глав, посвященных виду и процессам видообразования, следует, что ареал должен рассматриваться как часть географического пространства, которая определяется характером взаимодействия вида со всем комплексом условий внешней среды. Такое представление включает в себя наиболее современные положения теоретической экологии, рассматривающей географическое пространство не только как физическую основу биосферы, но и как второй элемент системы, в которой обе составляющие существуют и изменяются взаимозависимо. Иными словами, мы можем рассматривать ареал вида как *часть географического пространства, в которой этот вид присутствует и взаимодействует с окружающей средой продолжительное время.*

Такое понимание ареала вида позволяет однозначно и объективно трактовать некоторые явления, связанные с разнообразием способов живых существ занимать пространство. Например, часто возникает вопрос, является ли каждая географическая точка находки вида частью его ареала. Примером могут служить области зимовок мигрирующих птиц. Должны ли они рассматриваться как части их ареалов наравне с территориями гнездования, часто расположенными на расстояниях тысяч километров? Очевидно, что такие виды в местах зимовок влияют на местные сообщества. Но, с другой стороны, биологическая роль этих видов наиболее полно проявляется только в областях гнездования. Отсутствие в зимний период ласточек и перепелок, мигрирующих в более благоприятные южные районы сопоставимо с временным отсутствием сонь, сурков и летучих мышей, которые периодически самоисключаются из системы, впадая в спячку[9].

Если между видом и пространством, которое он занимает, существует взаимодействие, как между частями интегрированной системы, то ареал и вид имеют общую историю. Ареал, как и вид, имеет историю развития с момента зарождения вида, изменение во времени и исчезновение вместе с вымиранием его популяций. С этой точки зрения мы можем рассматривать эволюцию ареала вида (рис. 3.1) не только как чисто временное изменение географической проекции вида, но и как ряд последовательных "областей семафоронтов". Между последовательными этапами эволюции вида в анагенезе ("эйдофоронт", см. гл. 2.3) существуют причинно-следственные связи. Такие же связи существуют и между последовательными этапами изменения ареала вида.

---

[9] Это сопоставление не является удачным, т.к. сони, сурки и др., впадающие в спячку, остаются на той же территории, внося свой вклад в жизнь экосистемы. Что же касается птиц, то для них принято различать гнездовую и зимовочную части ареала (прим. ред.).

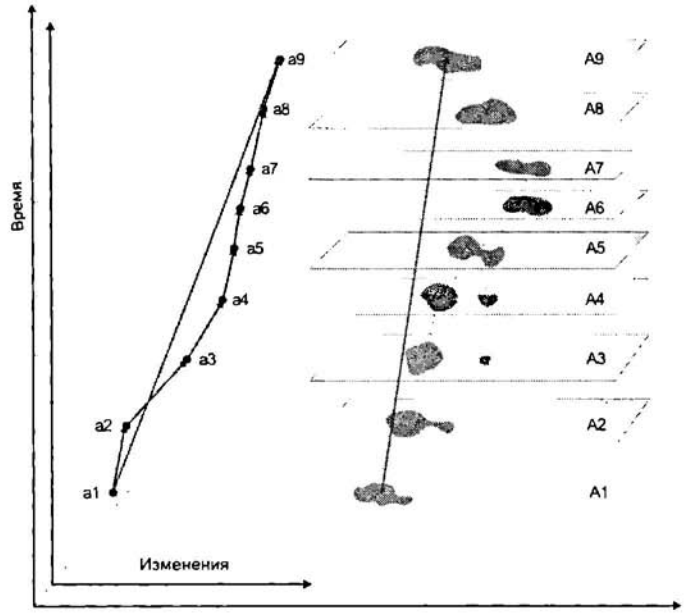


Рис. 3.1. Последовательные этапы эволюции ареала А вида *a*. Также как вид проходит этапы анагенетической эволюции (график слева), которые могут быть обозначены как "эйдофоронты", так и ареал претерпевает качественные и количественные эволюционные изменения, этапы которого можно обозначить как "ареалы семафоронты". В обеих схемах прямая, соединяющая первый и последний этапы процесса, представляет сумму всех изменений, произошедших на рассматриваемом отрезке времени.

3.2. Изучение ареала

Изучение ареала вида подразумевает, прежде всего, нанесение его на карту, обозначение его границ. Эта операция начинается с нанесения скоплений точек (рис. 3.2), каждая из которых представляет собой пункт, относящийся к этому ареалу. В чисто описательных целях множество точек на карте может быть достаточно для изображения географического распространения вида. Но в целях более глубокого анализа и для сравнения ареалов необходимо проведение границ. Эта процедура может осуществляться "на глаз" (рис. 3.3) или с помощью разных стандартных методов, которые не допускают субъективности в изображении. Среди них упомянем методы минимальной окружности (рис.3.4, c), окружности среднего радиуса от геометрического центра (рис.3.4, b), аналогичной системе Кэлхоун и Кэсби (рис.3.4 a) и метод выпуклого минимального многоугольника. В настоящее время эти методы уже устарели прежде всего потому, что не учитывают того, что используемые данные – это не геометрические точки, а случайные выборки популяций, занимающих определенную территорию. И все же они являются попытками избежать вопиющей субъективности, с которой ареалы часто обозначаются до сих пор.



Рис. 3.2. Обозначение ареала с помощью "облака точек"

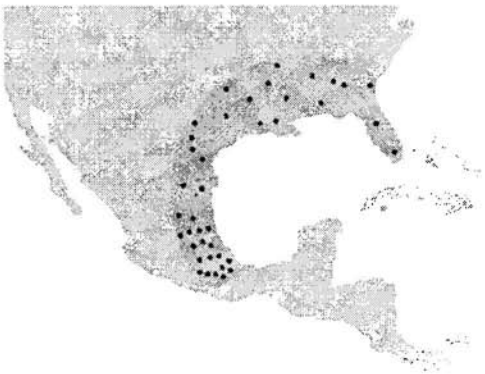


Рис. 3.3. Обозначение ареала "на глаз" по серии точечных данных.

В настоящее время используются два альтернативных информационных метода: картографический и ареографический. *Картографический метод* состоит в наложении на карту сетки с квадратными ячейками обычно размерами 10 x10 км. В качестве основы используются карты в универсальной проекции Меркатора. Размещение точки внутри ячейки делает ее "положительной", т.е. занятой, независимо от местоположения данной точки в ячейке. Использование различных обозначений позволяет судить об обилии вида или о времени фиксации самих находок (рис. 3.5).

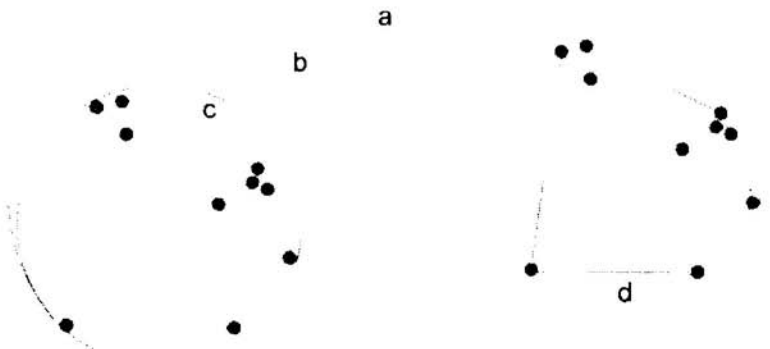


Рис. 3.4. Обозначение ареала по серии точечных данных с помощью метода минимальной окружности (c), среднего радиуса от геометрического центра (в), по методу Колхоун и Касби (а) и выпуклого минимального многоугольника (d) (по Е. Рапопорту, 1979).

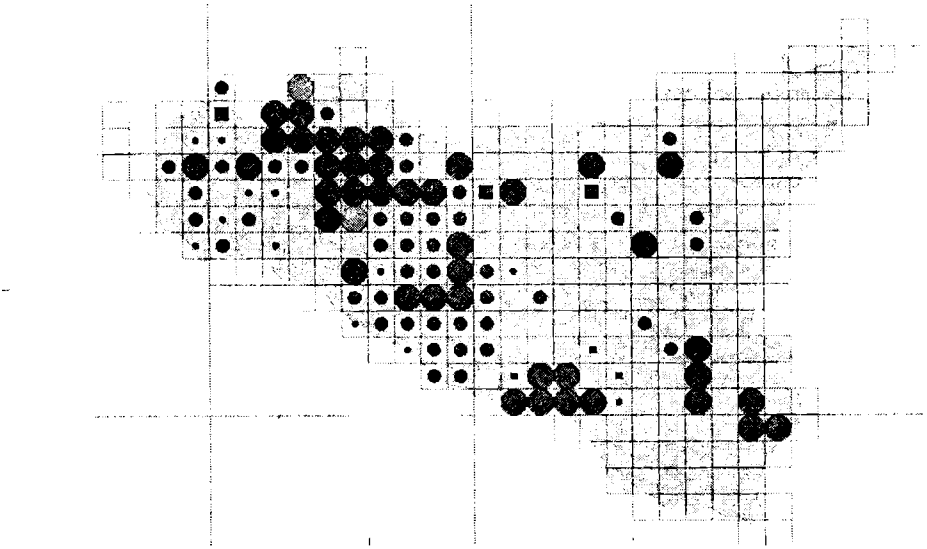


Рис. 3.5. Обозначение ареала картографическим методом. Использование различных значков позволяет дифференцировать частоту встреч вида и даты его фиксации в каждой ячейке сетки (по Ч. Япикино и Б. Масса).

Ареографический метод традиционно использует множества точек, полагая, что тщательное нанесение точек на карту позволяет избежать заведомой ошибки, при которой точке придаются произвольные размеры (как это происходит при использовании картографического метода)[10]. При этом предполагается, что каждая точка – это популяция, расположенная на территории и имеющая определенную пространственную протяженность. Эта протяженность не устанавливается априорно, но является функцией количества и частоты точек находок. Ареал зависит от того, как вид распределен по территории, т.е. от истинных свойств вида гораздо больше, чем можно предположить. Ареографический метод опирается на теорию графов (линий), в частности, на концепцию дерева максимальной связанности. Точки соединены простыми линиями (без контуров), которые представляют собой самое короткое расстояние между точками облака. Размер дуг (сегментов, которые связывают 2 точки) определяется статистически, вычислением "показателя средней близости", который принимается за радиус для очерчивания окружностей вокруг каждой точки (рис.3.6 а). Так изображается элементарная единица ареала (как ячея сетки в картографии). При объединении этих единиц, с использованием статистической обработки, получается контур ареала (рис.3.6 в).

Применение искусственных моделей позволило продемонстрировать, что эффект ареографического метода выше при случайном отборе проб (способ взятия выборки, который обычно используют биогеографы), а также тогда, когда скопление исходных точек не чересчур плотное. Несмотря на то, что ареографический метод более точен, картографический метод получил в последние годы широкое распространение, особенно в Европе, поскольку он

[10] В отечественной биогеографии рассматриваются методы картографирования ареала – сетчатый (или растровый), (у авторов – картографический) и точечный, или значковый (у авторов – составная часть ареографического метода) (прим. ред.).

более гибок и позволяет разносторонне использовать современные компьютерные технологии.

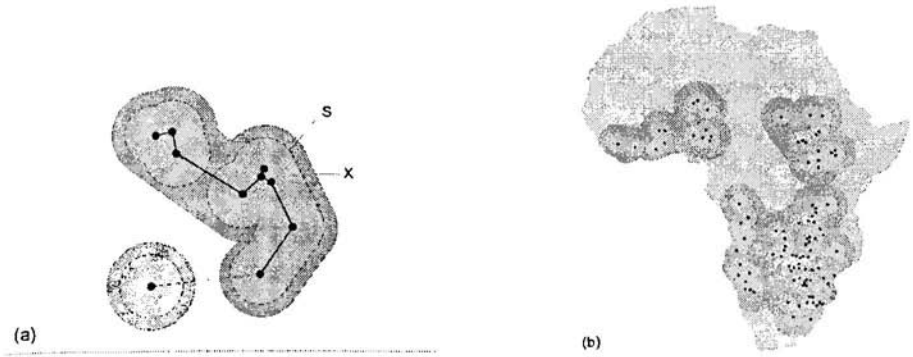


Рис. 3.6. Изображение модельного (a) и реального (b) ареалов ареографическим методом. Пространственные единицы, соответствующие каждой точке, были обрисованы с использованием в качестве радиуса средней арифметической длин дуг (X) или стандартного отклонения (S) (по Э. Рапопорт, 1979).

Очевидно, однако, что оба метода изображения ареала имеют недостаток: географическая карта – это попытка перенести кривую поверхность на плоскость, что с математической точки зрения невозможно, к тому же она искажается или не отображает рельеф.

Вышеупомянутые методы позволяют все же обозначить более или менее удовлетворительно контур ареала вида, его границы и возможные разрывы. Биогеограф должен придавать значение и структуре ареала. Очевидно, что ареал может рассматриваться, как более или менее сплошной в зависимости от масштаба изображения (рис. 3.7)[11]. Заселенность ареала никогда не бывает однородной, как по причине анизотропии окружающей среды (разнородности факторов, действующих на организмы в разных точках ареала), так и из-за динамичности популяций.

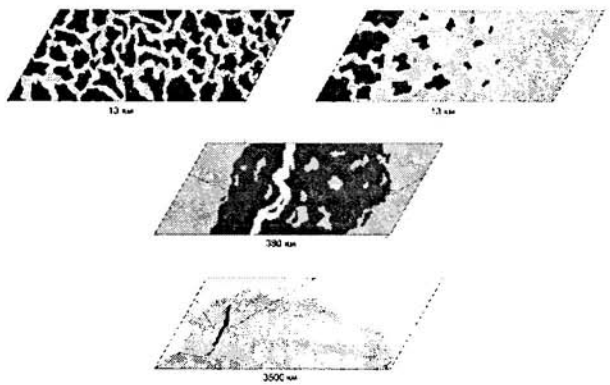


Рис. 3.7. В зависимости от масштаба, т.е. при разной разрешающей способности, население ареала может казаться распределенным по его территории равномерно или более или менее прерывисто (мозаично).

[11] На рис. 3.7 показаны разномасштабные уровни исследования ареала (прим. ред.)

3.3. Динамика ареала

Размер популяции есть результат равновесия между рождаемостью и смертностью, иммиграцией и эмиграцией. Часто достаточно малейших изменений влажности или температуры, чтобы существенно изменить репродуктивные способности растений и животных. Почти никогда количество особей в любом поколении не бывает равно их количеству в предыдущем; при благоприятных условиях численность популяций увеличивается, в противоположном случае начинается расселение на новые территории, характеризующиеся не всегда благоприятными для них условиями. Когда же численность популяции уменьшается, сокращается и занимаемое ею пространство. Таким образом, площадь, занимаемая популяцией или видом, расширяется и сжимается с большей или меньшей регулярностью. Карта ареала отображает определенный момент в постоянно меняющемся характере распространении (рис. 3.8).

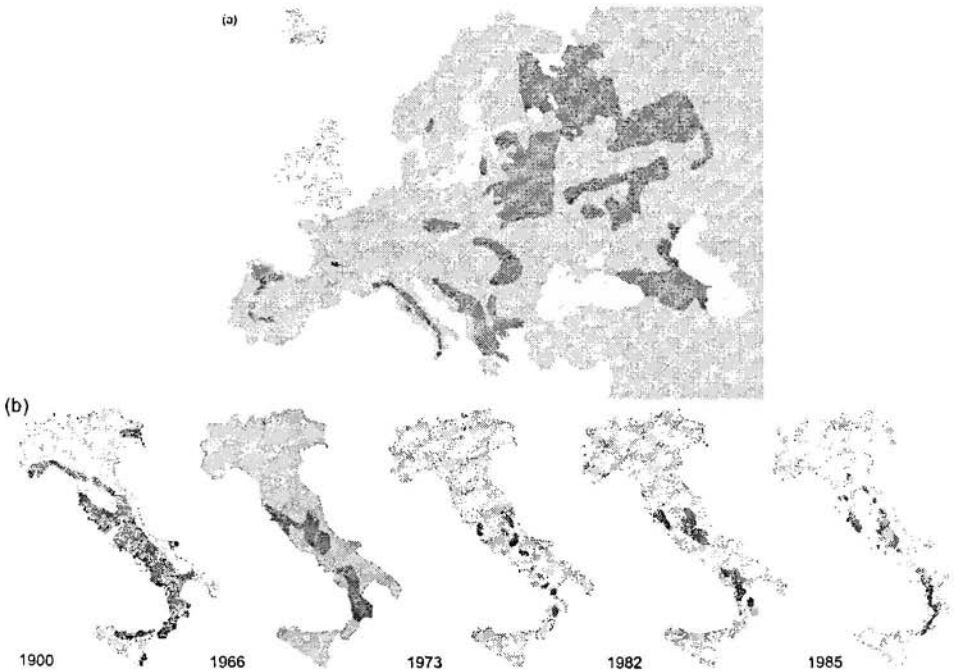


Рис. 3.8. a – европейский ареал волка в 1990 г.; b – ареал волка в Италии (по Дж. Боскальи и др.)

Кроме того, демографические параметры популяций вида (рождаемость, смертность, плотность и др.) не одинаковы в разных частях ареала и в разное время. Есть области, в которых рождаемость превышает смертность (области пополнения), и области с большей смертностью (области истощения). В области истощения плотность вида уменьшается, и вид может рано или поздно исчезнуть. Если же он сохраняется, то только потому, что из областей пополнения туда постоянно идет приток мигрантов.

Особый случай – ситуация на границе ареала, где условия становятся неблагоприятными для вида. Периферийная зона ареала часто является областью истощения, и ее существование зависит от притока мигрантов из

центральных частей ареала. На рисунке 3.9 представлена краевая часть ареала красной сосны: ниже высоты 1800 м над уровнем моря этот вид благополучно размножается и его численность растет, а на периферии ареала (в интервале высот 1800 – 2000 м над уровнем моря) деревья произрастают в неблагоприятных условиях и не размножаются. Они – потомки сосен, произрастающих на более низких высотах. Таким образом, периферийная часть ареала вида занята особями, не участвующими в его воспроизводстве (Д.Н.Йензен назвал их «*живыми мертвецами*»)[12].

Краевые области, занятые "живыми мертвецами", больше для видов с малыми ареалами. Поскольку размеры ареалов уменьшаются с широтой, можно утверждать, что зоны с "живыми мертвецами" увеличиваются, прежде всего, в тропиках: это один из факторов, способствующих увеличению биоразнообразия в тропических зонах. Соотношение между широтой и размерами ареала изложено в правиле Э. Рапопорта: "Средняя амплитуда широт, занятых одним видом, возрастает с увеличением широты". Так, например, в Северной Америке деревья, произрастающие на параллели 30° (Техас-Флорида), имеют ареалы со средней амплитудой в 18 градусов, в то время как виды древесных пород, произрастающих близ 70-й параллели (Аляска) имеют более обширные ареалы с амплитудой до 38 градусов по широте (рис. 3.10). Это обусловлено значительными перепадами температур в высоких широтах. Например, в Центральной Аляске зимние температуры могут понижаться до –30° С, а в летние дни повышаться до +30°С. Поэтому растения и животные, обитающие в высоких широтах, должны быть толерантны к большим амплитудам температуры: это и позволяет им заселять обширные территории с разными климатическими характеристиками.

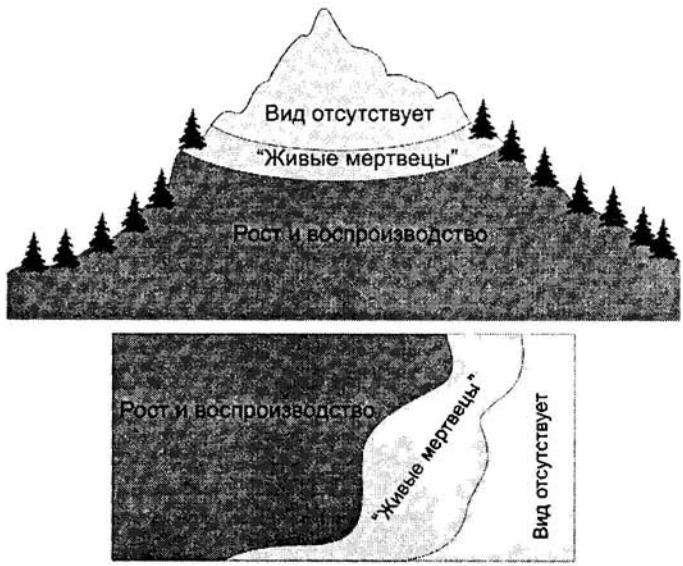


Рис. 3.9. Часто границы ареала населяют особи, не дающие потомства ("живые мертвецы").

[12] По сути дела, речь идет о пограничных частях ареала и периферических (краевых) популяциях (прим. ред.)

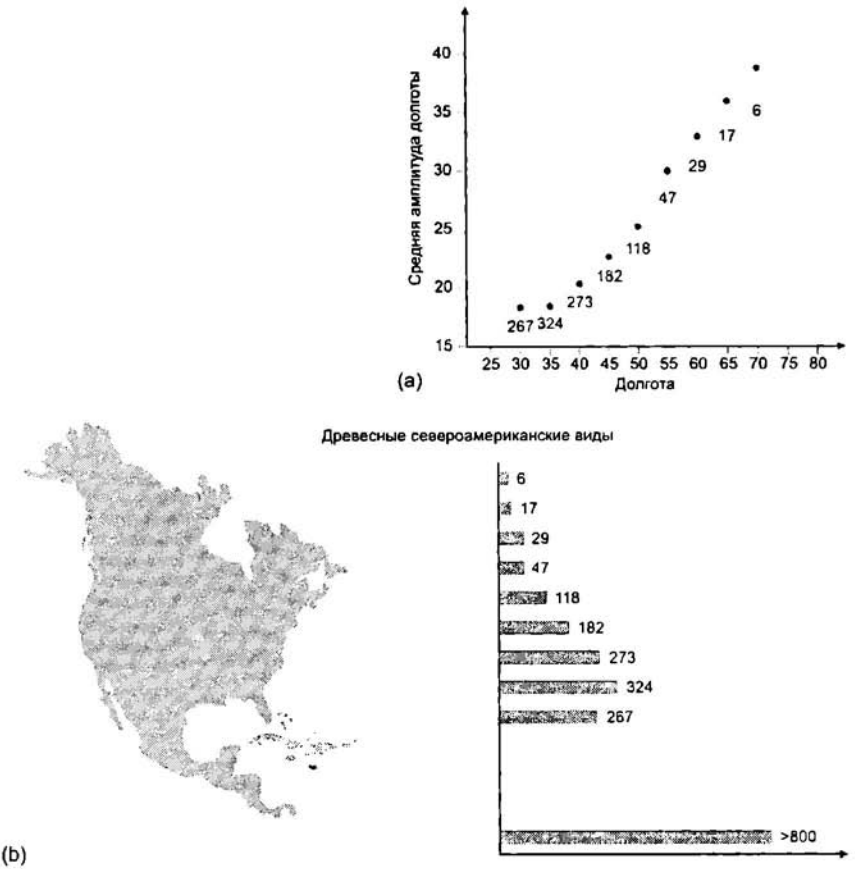


Рис. 3.10. a – средние амплитуды ареалов североамериканских видов древесных пород по широте. Точки обозначают средние значения, черточки – стандартное отклонение, стоящие внизу цифры – число видов деревьев; b – количество американских древесных видов на разных широтах (по Д. Стивенсу, 1989).

Итак, ареал – это сложная, не однородная и, прежде всего, динамичная структура. Его размер и структура являются результатом взаимодействия многих, часто противоположных тенденций и находятся всегда в состоянии динамического равновесия. Изменяется не только число особей, но и занимаемая ими территория. Перемещение животных в пределах их популяции (дема) случайны и сравнимы с движениями молекул газа. Случайное попадание в места с благоприятными условиями увеличивает вероятность выживания и размножения особей; обратное происходит в неблагоприятных условиях.[13]

[13] С позиции современной зоологии территориальное распределение и направление миграции особей в популяциях нельзя считать случайными. Наличие "сигнального поля" (Наумов, 1973) – совокупности продуктов жизнедеятельности и специальных сигнальных меток, создает пространственно-временную информацию о структуре среды и ее населения. Это позволяет особям разных видов оценивать пригодность территории для обитания. Кроме того, характерная для каждого вида система скрещиваний также влияет на пространственно-временную структуру популяции и направленность миграционных потоков (прим. ред.)

Изменения ареала

Ареал вида может расширяться, сокращаться, смещаться, дробиться и претерпевать другие изменения, прежде чем исчезнет окончательно с вымиранием самого вида (рис. 3.11). Ранее некоторые авторы полагали, что смогут выявить в развитии ареала стадии, подобные биологическим стадиям развития особи: молодость, зрелость, старение. Симпсон назвал такие аналогии сомнительными.



Рис. 3.11. Фрагментация ареала может происходить по-разному. По горизонтали представлена пространственная компонента, по вертикали – временная (по Ф. Эрендорферу)

Самое простое изменение ареала – его расширение и сокращение. Если в результате территория, занятая видом, не совпадет с исходной – можно говорить о смещении ареала (рис. 3.12 а). Другой тип смещения наблюдается тогда, когда вид постепенно занимает новые территории без значительного расширения или сокращения ареала (рис. 3.12 в). Чаще всего это результат многочисленных часто случайных перемещений особей или семейных групп. Особи, которые движутся в "верном" направлении, т.е. в благоприятные местообитания, выживают, другие – нет. Этапы расширения или сокращения ареала могут различным образом усложняться и приводить к формированию демов, разделенных (или не разделенных) барьером (рис. 3.12 c, d).

Динамика ареалов разных видов определяет, по современным представлениям, структуру биоты (присутствие, отсутствие, обилие). Ландшафтное распределение флоры и фауны, которое нас окружает, является реальным результатом истории развития ареалов. Каждая природная среда, от луга до леса, от пустыни до морского побережья, населена множеством видов бактерий, простейших, грибов, растений и животных (каждый квадратный метр земной поверхности, даже не очень плодородной, населен в среднем почти сотней видов нематод и других столь же многочисленных видов микрофауны). Даже в бедных на взгляд непрофессионалов природных условиях специалисты (орнитологи, териологи, энтомологи и др.) обнаруживают большое число видов.

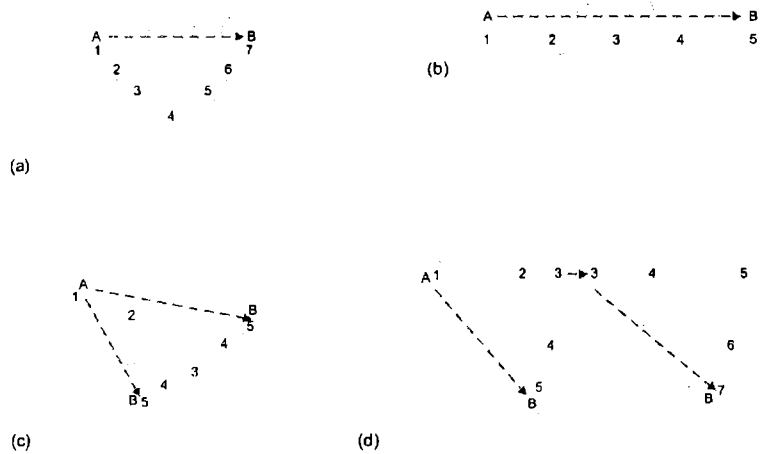


Рис. 3.12. Ареал А может расширяться, а потом сужаться (a), или же постепенно смещаться в пространстве; (b) – буквой В обозначено конечное положение ареала (по П. Дарлингтону); (c) – эволюция ареала А, который дает начало ареалам В; (d) – ареал А становится разделенным с В после преодоления биогеографического барьера (вертикальная линия) (по П. Дарлингтону).

Это обусловлено двумя обстоятельствами. Во-первых – трудностями обнаружения организмов (например, многие мелкие млекопитающие активны только ночью). Во-вторых, редкие виды обычно представлены популяциями с низкой численностью, в то время как обычные широко распространенные виды характеризуются высокой численностью (рис. 3.13).

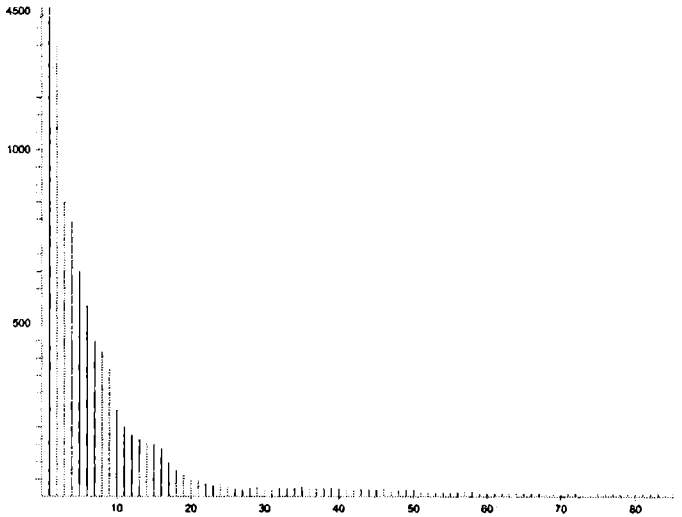


Рис. 3.13. Из 85 видов нематод, собранных в донных отложениях притока р. По, только наиболее многочисленный вид *Paroigolaimella bernensis*, найденный в количестве 4500 экземпляров, и немногие другие могут быть названы действительно широко распространенными.

Распространенные таксоны, или доминанты, превосходят всех остальных по количеству и биомассе и вызывают значительный биогеографический и экологический интерес. К ним относятся организмы, наиболее приспособленные к широкому спектру условий среды. Если рассматривать только континентальных позвоночных животных, то таксоны-доминанты составят очень короткий список:

- Семейство Карповые (*Cyrpinidae*): рыбы – доминанты внутренних вод
- Семейство Лягушки (*Ranidae*): земноводные, распространенные почти во всем мире
- Семейство Ужовые (*Colubridae*): пресмыкающиеся, распространенные во всем мире
- Отряд Воробьинобразные (*Passeriformes*): отряд птиц, распространенный повсеместно
- Отряд Грызуны (*Rodentia*): повсеместно распространенная группа включает в себя 41% всех видов современных млекопитающих.

Оставим читателю возможность самостоятельно дополнить список доминирующих семейств беспозвоночных и растений. В любом случае получится, что ограниченное число таксонов (ранга семейства и выше) фактически монополизировало большую часть ресурсов планеты. Таким образом, существует тип биологической олигархии, включающий немногие группы организмов, которым свойственен максимальный репродуктивный, экологический и биогеографический успех. Всё это не мешает существованию огромного числа редких или мало распространенных таксонов: они занимают экологические ниши, "промежуточные" по отношению к нишам таксонов-доминантов. Есть основание думать, что редкие виды играют существенную роль в природном равновесии, даже если они немногочисленны и имеют малую биомассу. Их вклад в биоразнообразие может быть существенно больше, чем у видов-доминантов.

Вероятно, высокая приспособленность доминантных форм связана с особенностями морфо-функциональных характеристик предковых таксонов, которые с течением времени повышали свое преимущество, используя механизмы положительных обратных связей. Действительно, расширяют ареал (и, следовательно, повышают свои эволюционные возможности) всегда доминантные группы, а не те, что находятся в угнетенном состоянии (в фазе упадка). В общем, организмы распространяются в пространстве для того, чтобы получить какие-либо преимущества, а не для того, чтобы избежать неблагоприятных условий[14].

Доминирование группы не является ее постоянным свойством. Рано или поздно окружающая среда (физическая и/или биологическая) изменится, и благоприятные факторы могут смениться на негативные. Поэтому со временем некоторые распространенные таксоны исчезают (например, динозавры) или становятся редкими (например, тип *Brachiopoda*). Последние составляют реликтовые формы, известные как "живые ископаемые". Кроме

---

[14] В отечественной литературе особенности существования доминантных групп и групп в фазе упадка описываются в терминах биологического прогресса и регресса. Эти понятия адекватно отражают сущность биогеографических процессов, происходящих с таксоном. Для биологического прогресса свойственно: увеличение численности таксона, расширение территории, увеличение таксономического разнообразия данной группы, связанного с освоением новых местообитаний; соответственно для биологического регресса свойственно снижение численности и сокращение территории, занимаемой данной группой и снижение ее внутреннего таксономического разнообразия (А.Н. Северцов, 1934г.) (прим. ред.).

упомянутого семейства Brachiopodae, в настоящее время почти полностью состоящего из двустворчатых моллюсков, можно вспомнить двоякодышащих рыб, которые сохранились лишь в пресных тропических водах, червяг, саламандр, черепах и крокодилов, а среди млекопитающих – однопроходных и сумчатых. Некоторые реликтовые таксоны обязаны своим выживанием обитанию в далеких и изолированных от остального мира областях: например, гаттерия (*Sphenodon punctatus*), выжившая только в Новой Зеландии, и сумчатые, оказавшиеся "запертыми" в Австралии и Южной Америке. Чаще реликтовые таксоны выживают потому, что обитают в областях климатически и экологически стабильных, в первую очередь, таких как тропические регионы. Это относится ко многим вышеупомянутым видам животных. Не всегда реликтовые формы находятся на стадии упадка или вымирания. Например, опоссум – примитивное сумчатое животное сейчас с успехом соревнуется с гораздо более "современными" млекопитающими. Не случайно его ареал постоянно расширяется от Южной Америки к Северной.

Ареал и лимитирующие факторы

Одним из главных лимитирующих факторов, определяющих размеры и форму ареала, является климат (температура и влажность). Температура, в частности, в значительной степени определяет распространение организмов в пространстве. Только не температура сама по себе, а её колебания, как мы упоминали выше в связи с правилом Рапопорта. Согласно многим классикам (Д. Бюффону, А. Уоллесу, В. Мэтью и др.) главным центром эволюции и расселения животных являлись умеренные области северного полушария, прежде всего Старого Света. Согласно этим представлениям, несколько евроцентрическим, климатические изменения в северных широтах (оледенения, выраженная сезонность) дают эволюционный толчок к возникновению разнообразных новых адаптаций. Эта гипотеза послужила хорошим стимулом для дальнейших исследований и дискуссий, что в свою очередь дало импульс в развитии исторической биогеографии.

Гипотеза, однако, была опровергнута в первые десятилетия XX века. Сейчас биогеографы-эволюционисты считают, что большая часть таксонов возникла в тропиках, которые до сих пор вносят важный вклад в биоразнообразие. Только ограниченному числу видов удалось проникнуть в умеренные широты, и лишь очень немногие достигли околополярных регионов. Пример этому – случай с родом *Rana* (лягушки), таксоном, доминирующим почти повсеместно. Этот род происходит из тропических зон Старого Света, но многие его виды захватили также и умеренные зоны. Только два евроазиатских вида – *Rana temporaria* и *Rana arvalis* – заселили территории за северным полярным кругом, где они могут жить благодаря сокращению периода личиночного развития. Быстрый рост головастиков играет большую роль в преуспевании вида в условиях короткого арктического лета. Единственная американская лягушка – *Rana sylvatica*, родственная упомянутым выше видам, способна выжить в арктической области. Это объясняется распространением в давние эпохи азиатской лягушки на запад через Берингию и ее дальнейшей ассимиляцией в Северной Америке.

Низкие температуры оказываются лимитирующими во многих случаях: северная (или южная) граница распространения организмов может быть определена средней температурой, или скорее минимальными зимними (реже летними) температурами. Кроме того, критические температуры могут неблагоприятно воздействовать на организмы (особенно на ранних этапах

жизни). Наиболее уязвимы они в момент рождения. Сказывается и непрямое опосредованное воздействие температуры, например, мощность и продолжительность снежного покрова (важно для травоядных), наличие конкурентов, более приспособленных к температурным колебаниям.

Холодный климат ограничивает, прежде всего, ареалы эктотермных позвоночных животных, и этот процесс находится в прямой зависимости от уровня их эволюционного развития (рис. 3.14). Действительно, рыбы, для которых водная среда ограничивает амплитуду колебания температур и препятствует чрезмерному её понижению, смогли расселиться даже в холодные моря и озёра полярных регионов. Амфибии, полуводные организмы с простым репродуктивным циклом, имеют термические требования, сходные с рыбами. Более требовательны к температуре рептилии, животные, характеризующиеся гораздо более высокоорганизованной репродуктивной системой и сложным развитием. Потребность пресмыкающихся в тепле сильно ограничивает их распространение у полюсов. Многие ящерицы и змеи северных регионов приспособились к низким температурам, став яйцеживородящими: самка не откладывает яйца, а носит их внутри себя и "следует за солнцем", греясь, пока они не вылупятся.



Рис. 3.14. Северные границы распространения некоторых позвоночных животных (по П. Дарлингтону).

Другой вариант использования среды связан с гомойотермными животными (птицами и млекопитающими). Они способны поддерживать постоянную температуру тела, и низкие температуры не являются для них ограничивающими. Чайки, крачки, совы, грызуны, медведи, северные олени, тюлени и другие теплокровные животные не имеют таких жестких термических границ как рептилии и другие позвоночные с непостоянной температурой тела.

Тем не менее, не стоит удивляться тому, что некоторым гомойотермным организмам не удается освоить регионы с суровым климатом, где они погибают от холода; речь идет о видах, которые происходят из низких широт. Например, вид *Homo sapiens*, который принадлежит к группе тропических приматов, приспособлен только к теплому климату. И сейчас ещё наше тело под одеждой или другим покровом постоянно находится в тропическом микроклимате с температурой около 30

градусов выше нуля. Наш вид смог расширить свой ареал только благодаря искусственному микроклимату, который он создал.

Можно долго размышлять о значении высоких температур, влажности/сухости и других лимитирующих факторах среды, представляющих большой биогеографический интерес. Но поскольку об этом существует много экологической литературы, мы отправляем читателя к ней.

3.4. Ареалы надвидовых групп

Ареал сообщества, растительной формации может быть истолкован только в связи с современными условиями. Исторический анализ связей, которые существуют между отдельными видами или их комплексами, играющими сходные роли в сообществе, невозможен. Другими словами, нет основания утверждать, что ареал сообщества или формации не является просто набором видовых ареалов, и его статус есть статус просто класса объектов. Например, ареал такой формации как "средиземноморские кустарники" принадлежит именно к подобному классу совокупностей объектов, поскольку элементы, входящие в эту формацию, объединены через экогеографические закономерности, и не зависят от внутренне объединяющих их исторических связей.

Совсем иной смысл у ареала группы видов, связанных филогенетическими отношениями. Допустим, имеются 4 вида h, i, l, m, входящие в монофилум Z, а их ареалы – H, I, L, M, соответственно. Ареал Z получается в результате суммирования ареалов нескольких видов (рис. 3.15). Основываясь на понятии ареала и на том факте, что виды монофилетической группы имеют родственные отношения, связи между H, I, L, M также будут родственными (по крайней мере, отчасти). Поэтому ареал монофилетической надвидовой группы является не простой суммой ареалов, а реальной единицей, чьи подчиненные элементы имеют связи родственного типа. На этом основаны некоторые методологические и теоретические положения.

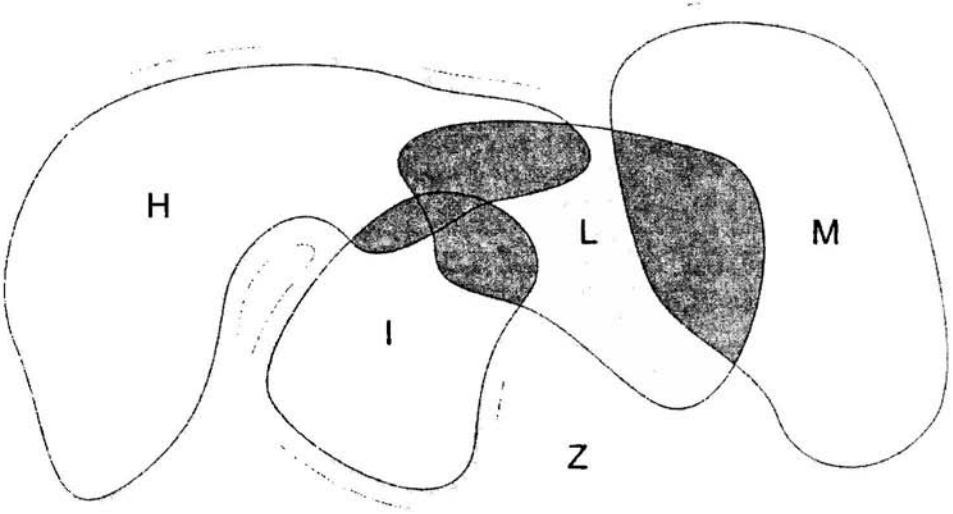


Рис. 3.15. Ареал монофилума (Z – внешний контур), полученный в результате совмещения ареалов. H, I, L, M – внутренние контуры видов, которые его составляют. Темно-серым цветом обозначены места наложения ареалов.

Если допустить, что ареалы претерпевают процессы *анагенеза* и *кладогенеза*[15], то с методологической точки зрения неверно обозначать ареал монофилетической надвидовой группы, используя недифференцированную совокупность данных, касающуюся исходно различных групп. Во-первых, это может замаскировать возможное наложение ареалов видов. Во-вторых, анагенетическая эволюция каждого вида может проходить за счет различных способов освоения пространства. В частности, это касается плотности популяции (рис. 3.16), выражаемой свойственным каждому виду индексом. Таким образом, выделение разных групп из всего множества имеющихся точек (в отличие от генерализации видовых ареалов) может привести к потере информации и искажению контура ареала.

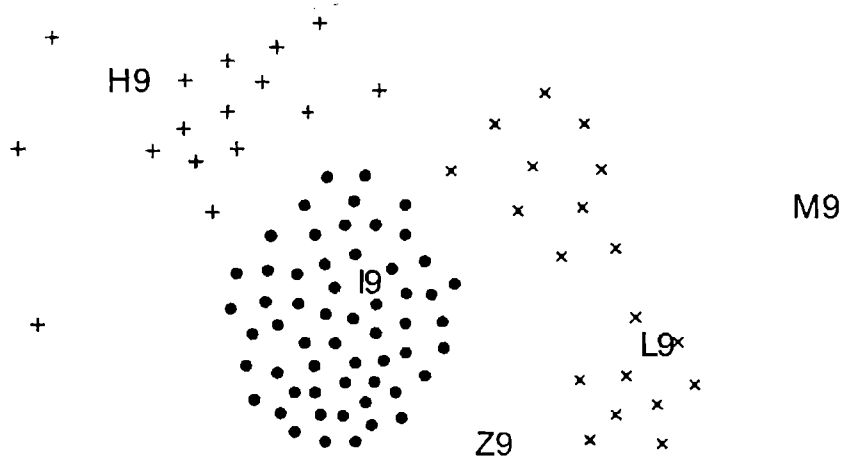


Рис. 3.16. Ареал монофилюма (Z`) с предыдущего рисунка, где составляющие его виды (h`, i`, l`, m`) объединены. Обратите внимание на меньшую разрешающую способность рисунка.

Теоретический подход заставляет быть крайне аккуратным в использовании парафилетических групп в биогеографии и, прежде всего, в исторической биогеографии. Поясним на примере. Пусть имеется монофилетическая группа A-us (рис. 3.17), в рамках которой образовались подчиненные группы B-us (с видами *a, ..., g*) и J-us (с видами *h, ..., m*). J-us однозначно является монофилетической группой: все ее представители происходят от одного предкового вида. Ее ареал образован, таким образом, через родственные связи ареалов видов *h`, l`, l`* и *m`*. При их совмещении получается ареал группы J-us. Таксон же B-us является парафилетической непрерывной группой: действительно, прямые филогенетические связи наблюдаются у J-us не с B-us, а с комплексом B-us (*d, ..., g*) через их общий предковый вид. Так же можно описать и развитие их ареалов. Таким образом, сопоставление ареала таксона B-us с ареалом группы видов J-us корректно, поскольку этот ареал включает информацию и об ареалах *a, ..., g*.

[15] В этом контексте анагенез ведет к изменению ареала, кладогенез – к делению ареала надвое вследствие процесса кладогенеза, происходящего с его населением.

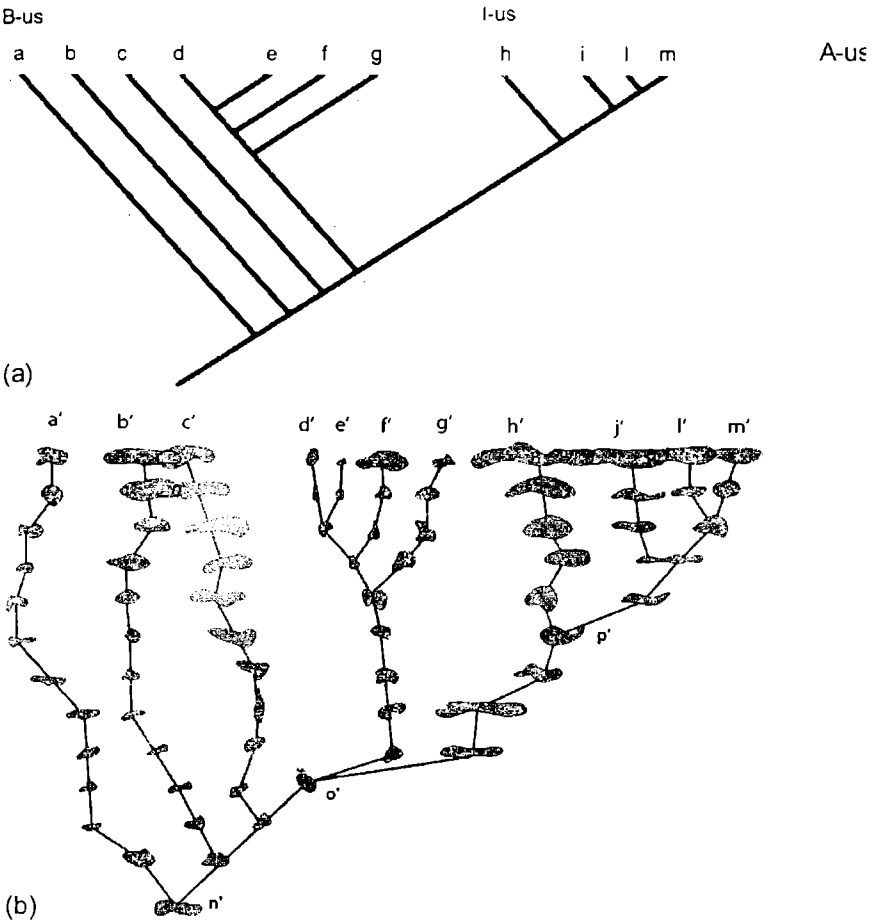


Рис. 3.17. Схема родственных связей между 11-тью видами *a, ..., m* (a), которые представляют род A -us и между соответствующими ареалами *a`, ..., m`* (b). Виды *a, ..., g* представляют собой соподчиненную непрерывную парафилетическую группу (B-us), а виды *h, ..., m* – подчиненную монофилетическую группу (I-us). Отметим, что последняя через предковый вид *c* ареалом o' имеет связь с группой, представленной видами *d, ..., g*, а не с целой группой B-us.

3.5. Анализ ареала

Для биогеографа представляет интерес изучение ареалов с разных точек зрения. В предыдущих разделах мы подчеркивали, что в процессе исторического развития ареал может претерпевать изменения положения, формы и плотности, и также некоторые экологические изменения в течение более коротких временных интервалов. На уровне вида эти колебания заметны по изменению плотности популяций внутри ареала, вернее по тому, как они распределены в ареале. На постоянной территории и без учета возможных анизотропных воздействий окружающей среды вид обычно имеет однородную плотность в центральной части ареала и тенденцию к более или менее постоянному снижению ее в краевых частях, где популяционные связи ослабевают, а распределение дисперсное (рис. 3.18). Процесс расширения ареала, напротив, приводит к резкому повышению плотности популяции в

периферийной части, то есть в непосредственном "тылу" пограничной полосы (рис. 3.19).

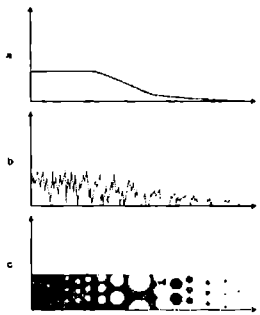


Рис. 3.18. Три разных способа изображения пограничной территории ареала в фазе равновесия (по Рапопорту).

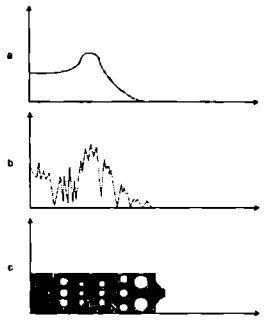


Рис. 3.19. Три разных способа изображения пограничной территории ареала в фазе расширения (по Рапопорту). Заметно резкое возрастание плотности популяции, которое предшествует снижению численности населения.

В изотропной почвенной среде ареал вида, не испытывающий воздействия таких факторов как климатические, конкурентные и др., должен приближаться по форме к кругу, от которого он может отклоняться только под влиянием случайных событий и локальных изменений репродукционного потенциала. Поскольку виды с ареалами круговой формы неизвестны, для биогеографа было бы интересно сопоставить направления осей (преобладающих направлений) ареалов (рис. 3.20) с пространственным распределением биотических или абиотических факторов среды, являющихся потенциальными ограничителями.

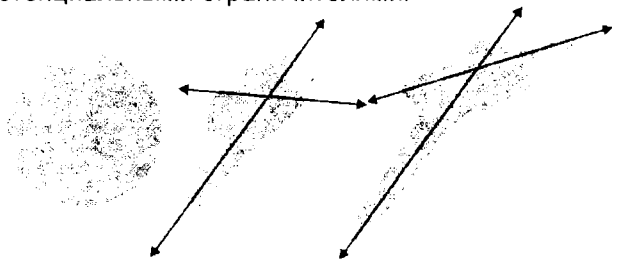


Рис. 3.20. Основные направления деформации ареала (два рисунка справа) по сравнению с круговой моделью. Они являются результатом ответа населения на разнонаправленные лимитирующие факторы среды (стрелки).

Ареалы видов, филетически близких или сходных по другим показателям, можно сопоставлять по характеру пространственных связей: два ареала могут полностью или частично накладываться, касаться друг друга или быть разделенными, т.е. находиться на более или менее большом расстоянии друг от друга. Эколога чаще интересует степень наложения ареалов или степень их асимметрии (рис. 3.21), биогеографа – их географическое расположение, которое помогает выявить возможные связи между разными биотами, разделенными в других местах преградами.

Пример, известный европейским энтомологам – территория между крайним юго-востоком Туркменистана и севером Ирана, где накладываются южные части ареалов центральноазиатской или центроазиатско-сибирской группы на северные части ареалов иранской или ирано-анатолийской группы видов.

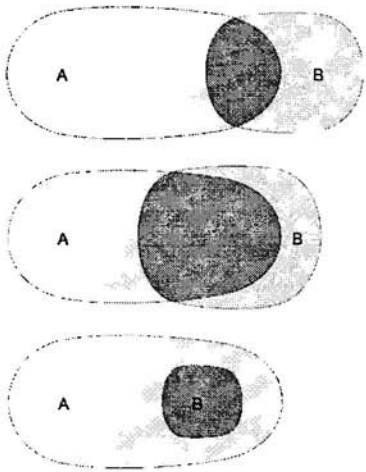


Рис. 3.21. Три случая наложения ареалов. Степень наложения B на A (сверху вниз) составляет 30%, 80% и 100%, соответственно; степень наложения A на B – 20%, 40% и 14%.

Географические разрывы (разрывы в распространении) между филогенетически взаимосвязанными ареалами очень важны в исторической биогеографии, они будут рассмотрены в главе 8. Здесь же мы ограничимся только пояснениями, в чем состоит разница между разделением и разрывом. Разделение и разрыв часто используются как синонимы[16], но, в действительности, термин разделение лучше использовать при анализе расстояния между ареалами, которые рассматриваются как отдельные структурные единицы. Термин разрыв (перерыв) более пригоден для анализа не одинаково заселенных участков внутри одного ареала. То есть под разрывом подразумевается разница между "полной и пустой" или населенной и незанятой территорией внутри ареала[17] (рис. 3.22). Подобное описание представляет интерес для биогеографа, но его применение не лишено некоторых сложностей. Действительно, может быть измерено расстояние между двумя ареалами, или между двумя наиболее близкими точками их границ, или от любых внутренних точек территории. В первом случае не учитывается форма, протяженность и структура сравниваемых ареалов, что неправильно (см. предыдущие главы). Более правильным является определение расстояния между т.н. «*центрами тяжести*» ареалов (рис. 3.23). Они определяются по географическим координатам каждой точки (пункта находки вида) с использованием теоремы Вариньона.

---

[16] Синоним разрыва в отечественной литературе – дизъюнкция (ареалы разорванные или дизъюнктивные) (прим. ред.).

[17] Иными словами авторы предлагают использовать термин «разрыв» для обозначения пространственной структуры ареала вида, степени и характера населения его популяциями (прим. ред.).

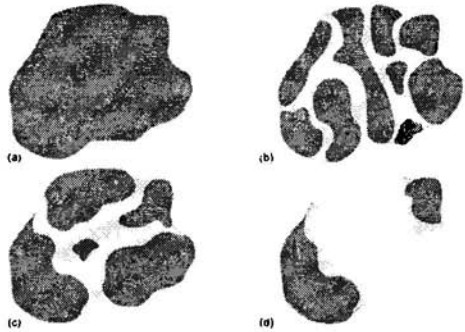


Рис. 3.22. Ареал непрерывный (a), ареалы прерывистые (b и c) и ареалы разделенные (d). Ареографический метод может предоставить объективные критерии различий между прерывистостью и разделением.

Она позволяет рассчитать центр тяжести большого числа частиц, расположенных на плоскости. Чтобы применить теорему для решения нашей задачи необходимо допустить, что все "частицы", т.е. точки, имеют одинаковый вес (равный 1). Итак, центр тяжести B определяется по координатам x_b и y_b, где:

$$x_b = \sum m_i x_i / M \quad \text{и} \quad y_b = \sum m_i y_i / M,$$

где $M (= \sum m_i)$ – общая масса системы.

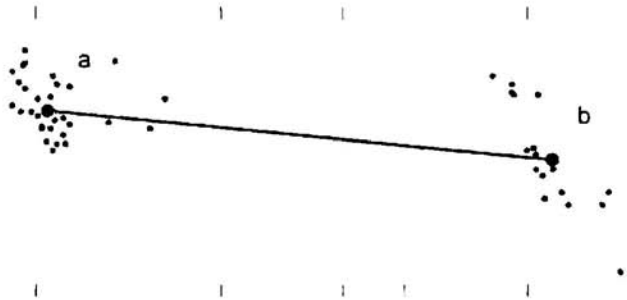


Рис. 3.23. Ареалы a и b, изображенные в виде множеств точек, по координатам которых определяются соответствующие центры тяжестей. Прямая, соединяющая центры тяжестей – количественная характеристика степени разделения между двумя ареалами.

Сопоставление центров тяжести разных ареалов оказывается более информативным, чем сравнение географических центров или других условных точек, выявленных только по пространственному признаку.

Сравнение ареалов и относящихся к ним территорий географическими или биогеографическими методами применимо и к эндемикам. Термин "эндемичный" часто используется в литературе неточно или двусмысленно. Во многих случаях он применяется как синоним понятия "микроареал" – такого же расплывчатого термина, если понимать его в абсолютном значении. Например, является ли микроареалом ареал, имеющий размер 100 кв. км? Очевидно, что смысл этого термина сильно изменяется в зависимости от того, идет ли речь о ногохвостке длиной 1,5 мм или о полорогих весом в полтонны, о жужелице, живущей в почве под корнями растений, или о бражнике, скорость которого в полете превышает 70 км в час.

Критерием эндемизма является не размер ареала, а его принадлежность определенной географической территории (рис. 3.24).

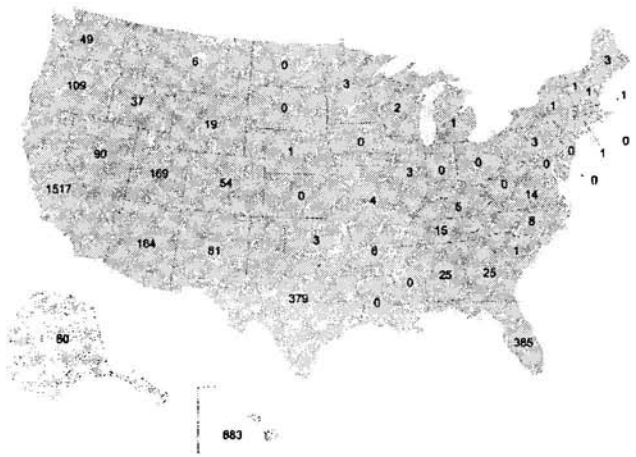


Рис. 3.24. Количество растений-эндемиков для каждого штата США[18]. Отметим большое число видов, живущих только в Калифорнии (1517) и небольшое количество эндемиков в северо-восточных штатах. Много растений-эндемиков и на Гавайях, несмотря на небольшую площадь этого архипелага (по А. Джентри).

Понятие эндемизма, таким образом, не абсолютно, а относительно. Жесткокрылые *Geotrupes ibricus* и *Onthophagus albarracinus*, рассматриваемые в составе евро-средиземноморской (или мировой) фауны, являются испанскими эндемиками, т.к. характерны только для этого полуострова. Но в рамках Пиренейского полуострова первый вид является пандемиком поскольку его ареал занимает почти всю рассматриваемую территорию, а *Onthophagus albarracinus* – эндемик части одной провинции. Аналогично в Палеарктике (а также на планетарном уровне) фисташка (*Pistacia lentiscus*) является средиземноморским эндемиком, но в этой области она пандемик[19]. Некоторые авторы используют также термин "эндемик" для того, чтобы подчеркнуть, что данный таксон характерен для определенной географической зоны и в этой зоне населяет характерные только для него биотопы. Нередко пишут: "растение X – эндемик кислых почв региона У". В данном случае спутаны два разных и совершенно независимых понятия: биогеографическое – эндемизм и экологическое – стенобионтность.

Следовательно, первоначальным условием для обозначения эндемичного таксона обычно является часть пространства, определяемая параметрами, не касающимися впрямую самого таксона. Иногда понятие эндемик может быть использовано при анализе ареала монофилетической группы. Наиболее простым является пример с ареалами видов одного рода

---

[18] Эндемик – важное понятие в анализе ареалов и географии биот. Некорректно вести их изучение в любых административных и политических границах. В приведенном примере только для Гавайев совпадают природные и административные границы (прим. ред.)

[19] В отечественной литературе термин «пандемик» не используется. Говорят об узких локальных эндемиках и эндемиках, свойственных крупным биогеографическим регионам (прим. ред.)

(рис. 3.25). Ареалы видов *a, b, c* и *d* накладываются частично или полностью, в то время как вид *e* – абсолютно изолированная часть ареала рода. Этот вид можно было бы определить как "систематический эндемик".

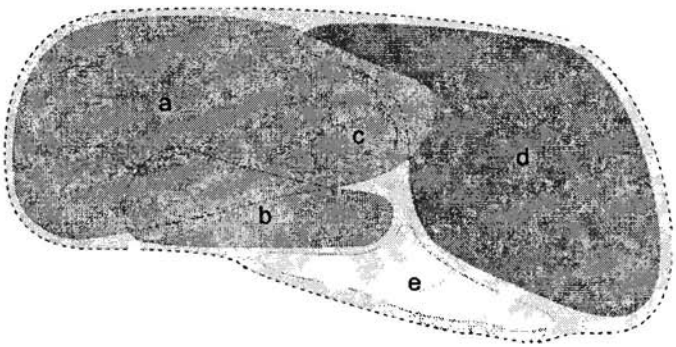


Рис. 3.25. Вид *e* можно назвать "систематическим эндемиком", поскольку его ареал представляет изолированную часть ареала рода, к которому он относится (*a+b+c+d+e*).

Глава 4. БИОХОРОЛОГИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ, РАЙОНИРОВАНИЕ

4.1. Биогеографические классификации

Первоочередная задача современной биогеографии – упорядочение знаний о географическом распространении живых существ путем организации их в систему, основанную на единообразии и сходстве. Иными словами, биогеография должна дифференцировать особенности распространения организмов на основе присущих им черт, опираясь на географические или геологические характеристики.

В процессе сопоставления ареалов разработаны разные подходы к их систематизации. Система *районирования*[20], исторически наиболее ранняя, включает несколько иерархических уровней. *Хорологические категории* или *хоротипы, модели распространения* и *общие линии* (*"general track"*) – выделяются на основании сходных типов распространения, которые используются как инструменты биогеографического анализа. Применяется выделение *"региональных биотических единиц"*. Региональные биогеографические единицы определяются статистически значимым *количеством линий границ ареалов*. Пример: юго-восточные границы Ориентальной области определены наложением границ ареалов по линии Уоллеса (рис. 4.1)

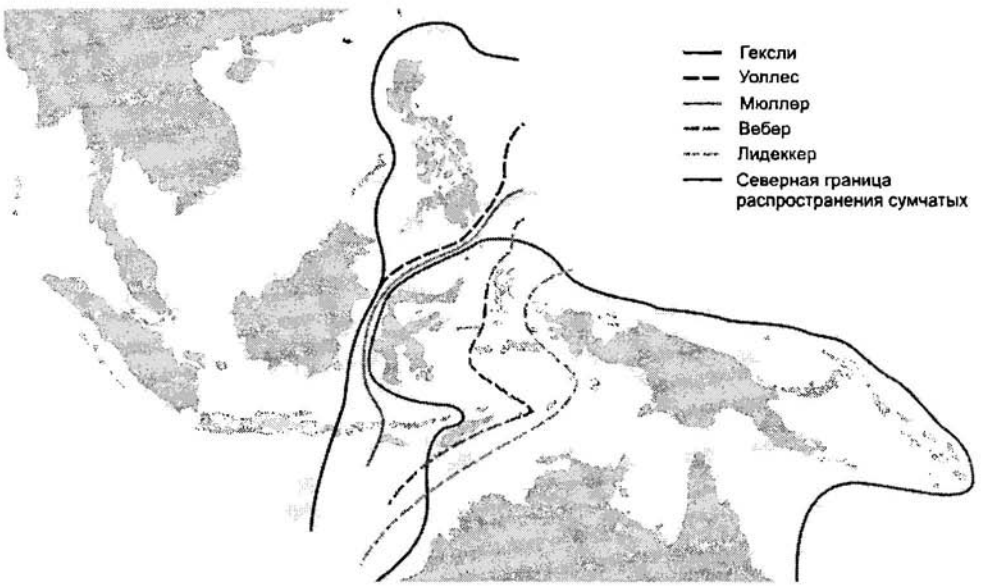


Рис. 4.1. Границы между Ориентальной и Австралийской областями по Гексли, Уоллесу, Мюллеру, Веберу и Лидеккеру. Показана северная граница распространения сумчатых млекопитающих.

Хорологическая категория[21] определяется значимым числом сходных по географическому распространению ареалов. Так, пиренейско-магрибский

[20] В тексте «regiolezzazione» – это, строго говоря, районирование (прим. ред.)

[21] Здесь, скорее всего, речь идет о такой категории в отечественной литературе, как тип ареала (прим. ред.)

тип ареалов включают ареалы, охватывающие юг Пиренейского полуострова и северо-запад Африки – Магриб.

Общая линия (*"general track"*) определяется статистически значимой конгруэнтностью *ареалов подчиненных элементов монофилетических групп*. Пример: североатлантическая общая линия определена распространением адельфотаксонов – викариатов по обе стороны северной Атлантики.

Региональная биотическая единица выделяется по географическому распространению *биотической формации*. Так, например, границы Сонорской региональной биотической единицы определяются пространственными границами своеобразной ксерофильной формации[22], которая занимает часть северо-западной Мексики и сопредельные территории.

Модель распространения: географическое распространение комплекса организмов (как современных, так и предковых форм), представленных на рассматриваемой территории. Например, модель горного центрально-американского распространения определяется распространением эволюционирующих элементов центральноамериканского ядра, представленных в тропической горной сельве и горных туманных лесах между перешейком Теуантепек и Никарагуанской низменностью, начиная с середины плиоцена.

4.2. Биогеографическое районирование

Как сказано во Введении, одним из первых результатов биогеографии стало подразделение суши на биогеографические регионы, в свою очередь дифференцированные на субрегионы и провинции. Современная схема основывается в основном на схеме Уоллеса, предложенной столетие назад и подвергшейся незначительным изменениям (рис. 4.2). Схемы районирования разных авторов в общих чертах сходны, хотя и различаются в деталях.



Рис. 4.2. Биогеографические регионы Земного шара (темно серой заливкой обозначены переходные зоны).

[22] Следует заметить, что термин формация понимается авторами в широком смысле, как главная растительная формация, выделяемая по группам жизненных форм, в отличие от принятой в отечественной литературе трактовки формации, как типологической единицы, объединяющей растительные сообщества (или биоценозы), где доминантом главного яруса является один и тот же вид (например, формация ели европейской) (прим. ред.).

Границы региональной единицы любого ранга образованы наложением границ ареалов многих систематических групп. Это наложение не зависит от таксономических рангов рассматриваемых групп и от величин их ареалов; они только должны быть расположены по одну или другую сторону границы (рис. 4.3). Не имеет значения, в какой степени (большей или меньшей) совпадают эти линии с другими природными границами (берегами, горными цепями, пустынями и т. д.).

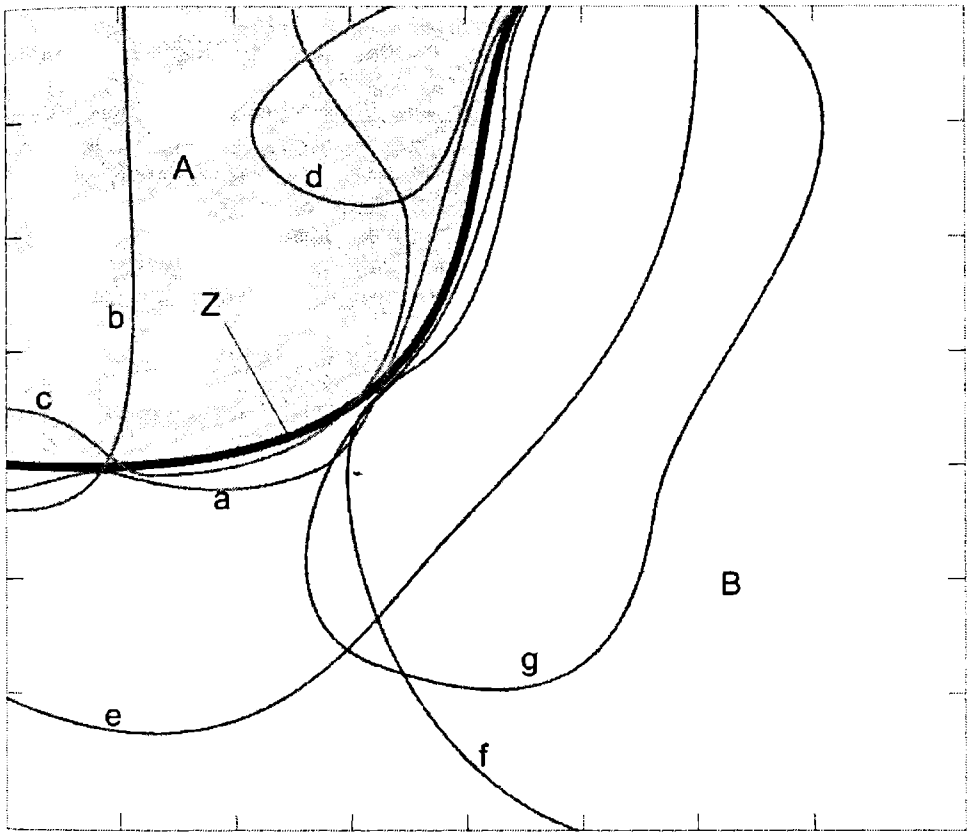


Рис. 4.3. Граница (Z – жирная линия) между региональными биогеографическими единицами (A и B) получена в результате наложения границ ареалов (a, ..., g), независимо от степени их совмещения.

Каждая региональная единица должна характеризоваться наличием особых эндемичных групп.

Очевидно, что процесс районирования биосферы бесконечен, потому что распространение живых существ не подчиняется попыткам размещения их в жесткие рамки. В то же время историю одного таксона можно привести к конкретному результату (процесс дихотомического кладогенеза), и на основе этого получить схему строгой и четкой классификации. История заселения какой-либо географической области – процесс, запутанный во времени и пространстве, разнонаправленный, а результаты его неоднозначны. Подразделение земной поверхности на биогеографические регионы и провинции – процесс, который подчиняется фенетическим законам и основан

на сходстве и различии пространственных единиц, которые соответствуют "политетическим группам"[23].

Смежные региональные единицы часто разделены не более или менее ясной демаркационной линией, а широкой полосой "биогеографической сомнительности", так называемой переходной зоной.

Для переходных зон до сих пор справедливо высказывание Дарлингтона: "Фаунистическая переходная зона – это очень сложная вещь". Еще Уоллес испытывал затруднения в обозначении четких границ между Ориентальной и Австралийской областями и, как следует из рисунка 4.1, время не внесло ясности в эту ситуацию. Поэтому под "линией Уоллеса" подразумевается территория, не принадлежащая четко ни к одному из двух смежных регионов и несущая признаки переходной зоны. Там, где биоты разных биогеографических областей соприкасаются или разделены несплошным барьером, существует совмещение их элементов с постепенным симметричным или несимметричным уменьшением плотности вдоль противодействующих градиентов. В настоящее время биогеографический переход (переходная зона) рассматривается как динамическоеявление, *начинающееся* с появлением возможности биотического обмена хотя бы между двумя регионами. Дальнейшее *развитие* находится в зависимости от особенностей рассматриваемой территории и приводит к более или менее значительным и обширным *модификациям* в составе биоты рассматриваемых регионов. *Заканчивается* процесс при установлении эффективного барьера между этими регионами.

В последнее время теме биогеографического районирования уделяется в учебниках биогеографии небольшое внимание. Несмотря на это, биогеографическое деление Земной поверхности до сих пор необходимо при изучении распространения таксонов [24]. Кроме того, такие выражения, как "группа с западным палеарктическим распространением", "виды с капским распространением" и т.д. еще очень распространены в литературе. Рассмотрим кратко регионы, обозначенные на рис. 4.2.

Все организмы подчиняются одним и тем же биогеографическим закономерностям: животные, растения, грибы или бактерии. С другой стороны, очевидно, что каждая группа организмов имеет особые свойства, касающиеся и биогеографических аспектов. Поэтому рассмотрим отдельно животных и растения.

Голарктическая область включает Палеарктику и Неарктику (от греч. *hólos – весь; palaós – древний; neós – новый). Палеарктика* объединяет Исландию, Канарские и Азорские острова (у некоторых авторов также острова Зеленого мыса), Европу и Северную Африку, а также большую часть Азии. Ее межконтинентальные границы проходят на уровне Сахаро-Синдской области[25] и южного склона Гималайской горной системы, пересекают южный Китай и достигают Японии. В последних регионах граница с Ориентальной

---

[23] Не вполне правомерно сопоставление процедуры систематических классификаций видов и биогеографического районирования (прим. ред.)

[24] И не только. В сущности, биогеографическое (по авторам), флористическое, фаунистическое и биотическое районирование (согласно терминологии, принятой в отечественной литературе) – это фундаментальное обоснование изучения и сохранения биоразнообразия (см., например, Толмачев, 1976, Гептнер, 1935) (прим. ред.)

[25] Сахаро-Синдская область – почти вся Сахара и почти весь, за исключением юго-восточной части, Аравийский полуостров (прим. ред).

областью особенно размыта и представлена не более или менее четкой линией, а китайской переходной зоной (рис. 4.4).

Неарктика включает большую часть Северной Америки и Гренландию. Она отделена от Неотропической области широкой полосой, называемой Мексиканской Переходной Зоной, которая пересекает Мексиканский залив и проходит между Барбадосом и Большими Антильскими островами. Эта граница протягивается от Мексиканских нагорий до озера Никарагуа, простираясь таким образом на юг гораздо дальше географической границы между Северной и Южной Америкой (перешеек Теуантепек). Тем не менее, элементы, близкие к неарктическим, представлены в горных областях всей Центральной Америки до вулкана Кирикви (Панама) и даже в небольшом количестве в Южной Америке.

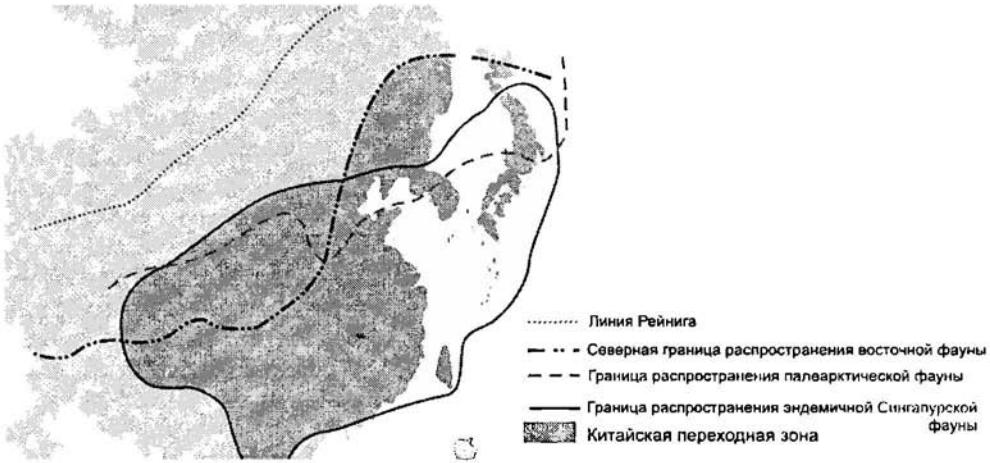


Рис. 4.4. Китайская переходная зона в современной интерпретации.

Голарктическая фауна относительно однородна, поскольку существовала связь между разными биотами в течение большей части кайнозойской эры. Например, Берингия была биогеографическим мостом между Америкой и Азией и позволяла осуществлять миграции видов в обоих направлениях. Бóльшая часть суши, связанная с Берингией, обозначается часто термином Амеразия (= Америка + Евразия). В Голарктической области появились свиньи и плотоядные (виверровые, собачьи, кошачьи), которые очень быстро расселились в Африку, где они сейчас довольно многочисленны и разнообразны. Из Неарктики произошли и хомяки, которые, однажды попав в Южную Америку, быстро получили там большое эволюционное развитие, сформировав 45 родов.

Неотропическая область ограничена с севера на континенте Мексиканской Переходной Зоной. Она включает бóльшую часть Центральной Америки, Антильские и Галапагосские острова и Южную Америку за исключением южной части Чили и части аргентинской Патагонии. На рис. 4.5. приведено биогеографическое деление Ю. Америки, предложенное Кабрерой и Уиллинком.

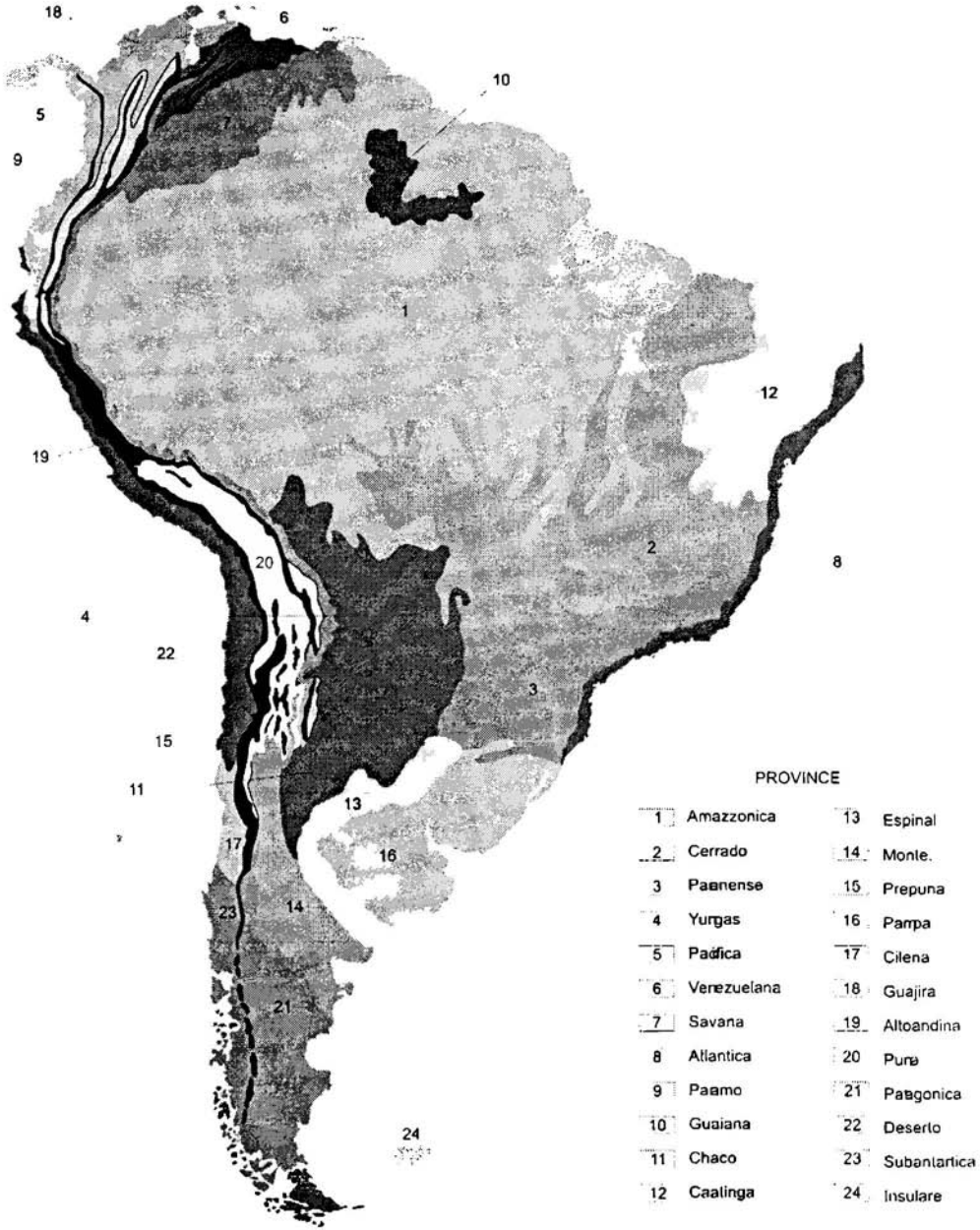


Рис. 4.5. Биогеографические провинции Южной Америки (по А.Л. Калабрера и А. Виллинку, 1980, модиф.).

Южные границы Неотропической области не очень четки, если учитывать родственные связи видов, населяющих крайний юг Ю. Америки с австралийскими и новозеландскими видами, а также принимая во внимание массовые вымирания таксонов. Некоторые авторы пытаются выделить Антарктику, как самостоятельную подобласть разной протяженности. Она охватывает вместе с Антарктидой Фолклендские (Мальвинские) острова, остров Южная Георгия, юг Шетландских островов и множество других

островов этой области до острова Окленд включительно, хотя бы в качестве Переходной Зоны, где стали бы заметны переходные с Австрало-азиатской областью черты (рис . 4.6).



A B

Рис. 4.7. А – биогеографический антарктический регион по Флемингу. Внешний пояс представляет островную Антарктику; В – зоогеографический антарктический регион (по М. ла Грека).

Фауна Неотропической области поражает своим разнообразием и в то же время почти полным отсутствием крупных автохтонных травоядных животных. Если не учитывать тапиров и андских мозоленогих, их количество невелико по сравнению с евроазиатской фауной. Из млекопитающих нужно упомянуть пекари (*Tayasidae*), капибару и грызунов семейства *Caviidae* и родственных им ленивцев (*Bradypodidae*), наземных и древесных муравьедов (*Myrmecophagidae*), широконосых обезьян (*Ceboidea*), многочисленные группы рукокрылых, среди которых отметим вампиров (*Desodontidae*). Большой биогеографический интерес представляют броненосцы (*Dasypodidae*) и американские опоссумы (*Didelphidae*), которые в последнее время активно расселяются на север. Из птиц наиболее примечательными неотропическими эндемиками являются нанду (*Rheidae*) и тинаму (*Tinamidae*), по многим экологическим характеристикам сходные с фазанами (*Phasianidae*). Нельзя забывать, что среди более чем 300 известных видов неотропических птиц многие представляют эндемичные семейства. Среди рептилий, если не считать некоторых морских черепах, почти 1500 видов змей являются эндемиками Неотропической области, а игуаны за пределами этого региона представлены только на немногих архипелагах Тихого океана. Важно упомянуть также пресноводных рыб из семейств *Callichthyidae*, *Loricariidae*, *Cichlidae u Osteoglossidae*, а из беспозвоночных – онихофор (сем. *Peripatidae*) (рис. 4.7).

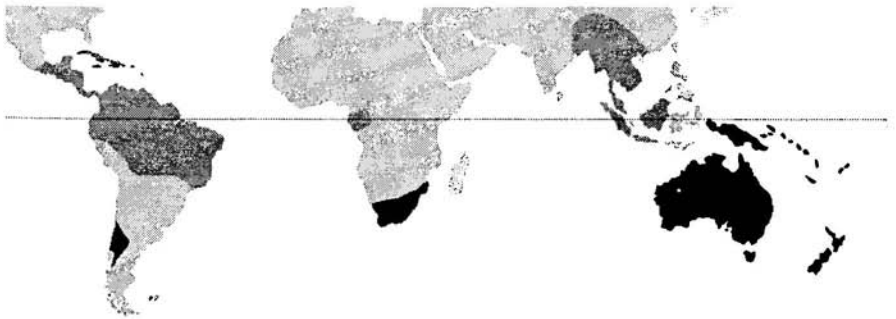


Рис. 4.7. Распространение онихофор. Ареалы семейства *Peripatidae* (темно-серый цвет) ближе к тропическому типу, чем ареалы семейства *Peripatopsidae* (черный цвет).

До мелового периода Неотропическая область была соединена с Африкой, и их биоты были близки. Через некоторое время Южная Америка стала изолированной, вследствие чего сформировались весьма своеобразные флора и фауна. Только в палеоцене произошло соединение обеих Америк, что дало возможность миграции муравьедов в Европу (их ископаемые остатки найдены в Германии). После объединения с Северной Америкой (в середине плиоцена, 3 млн. лет назад) Южная Америка "экспортировала" в Голарктику амфибий, рептилий, птиц, неполнозубых и сумчатых.

Афротропическая область, также называемая Эфиопской, включает Африку к югу от Сахары, где граница с Палеарктикой не совсем ясна (рис. 4.8), а также Мадагаскар и острова на западе Индийского океана. Некоторые авторы относят Мадагаскар и острова Индийского океана к Мадагаскарской подобласти, а значительную часть Южной Африки – к Капской подобласти. К Афротропической области относится также юг Аравийского полуострова.

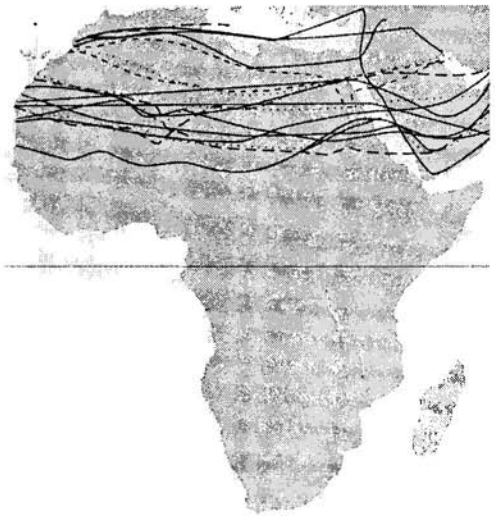


Рис. 4.8. Границы между Афротропической и Голарктической областями, выделенные разными авторами (по Р. Мюллеру).

Для Афротропической области характерно огромное разнообразие фауны травоядных млекопитающих, от африканского слона до жирафа, от зебры до окапи, гиппопотамов, а также крупных плотоядных, которые охотятся на копытных: от льва, который представлен и на небольшой площади северо-востока индийского субконтинента, до гепарда, гиеновой собаки, гиены, представленной также в Индии. Ареалы многих животных относятся в настоящее время к индоафриканскому типу, несмотря на то, что они, вероятно, имеют разную биогеографическую историю. Среди них из бесхвостых земноводных узкороты (*Microhylidae*) (рис. 4.9) и некоторые виды подрода жесткокрылых – скарабеи *Trichonthophagus* (также представленные только двумя, вероятно реликтовыми, видами на западе Средиземноморья). По крайней мере, 5 семейств млекопитающих и 6 семейств птиц характерны только для Афротропической области; из рептилий это *Dendroaspis* (известные как мамба), а из пресноводных рыб – клюворылы (*Mormyridae*) и гимнархи (*Mormyridae*), африканские электрические сомы (*Malapteruridae*) и протоптеры (рода *Protopterus*).



(c)

Рис. 4.9. Индо-африканское распространение земноводных семейства узкоротов (*Microhylidae*) (обозначено темно-серым цветом).

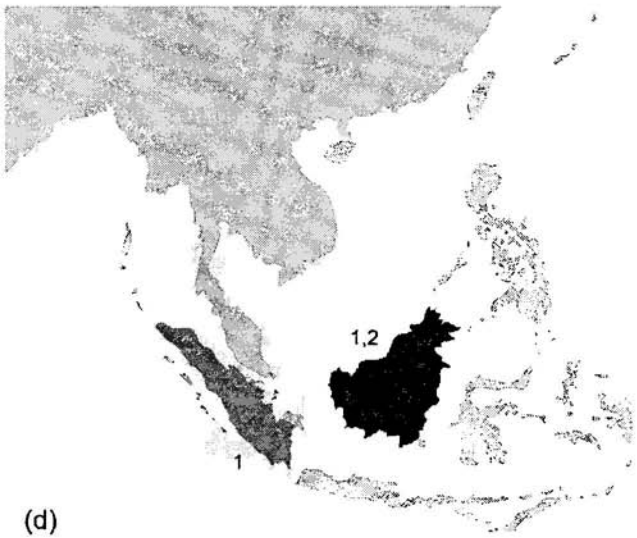
В целом, стоит отметить, что таксономический ранг даже многочисленных афротропических эндемиков не столь высок, как в Неотропической области. О древних связях между Африкой и Южной Америкой сегодня свидетельствует близость между различными группами насекомых, моллюсков и амфибий. Полное отделение от Востока и от Севера произошло в плиоцене с образованием Красного моря и пустынь Ближнего Востока. С тех пор началось формирование типичной африканской фауны, существующей до сих пор. Африка была колыбелью копытных, которые и сейчас господствуют в ее саваннах. В плиоцене-плейстоцене Африка "экспортировала" млекопитающих в Евразию; среди них и род *Homo*.

Особого внимания заслуживает Мадагаскар и соседние острова – Сейшельские, Коморские и Маскаренские, где отсутствуют основные пресноводные рыбы, обезьяны, копытные, гадюки, аспидовые змеи и многие другие афротропические позвоночные животные. В то же время обитают представляющие большой интерес автохтонные семейства от примитивных обезьян до тенрековых, летучих мышей сем. *Myzopodidae* и гигантских черепах Сейшельских островов. Такая же ситуация с растениями и беспозвоночными животными. Поэтому некоторые авторы выделяют Мальгашскую область, как самостоятельный биогеографический регион,

Ориентальная (Индо-Малайская) область включает Индостан (кроме высокогорий Гималаев), полуострова Индокитай и Малайский, Филиппины, часть Зондского архипелага. Его северные границы определены Гималайской системой и Китайской переходной зоной. Линия Уоллеса разделяет Ориентальную и Австралийскую области.

Характеристика и определение границ Ориентальной области до настоящего времени не четкие, поскольку они совпадают в основном не с эффективными барьерами (такими как, например, некоторые участки Гималаев), а с обширными переходными зонами (Китайская переходная зона и линия Уоллеса). Система пустынь Сахаро-синдской области рассматривается сейчас как переходная зона в интерпретации Дарлингтона,

где многочисленные эремейские[26] и субэремейские элементы, как животные, так и растения, являются общими для Ориентальной и Афротропической областей. Для Ориентальной области из млекопитающих характерны: индийский слон, 3 вида носорогов, бык гаур, антилопы тар и нильгау, из приматов макаки, орангутаны и носач (рис. 4.10), а также многочисленные виды плотоядных. На более высоком систематическом уровне упомянем 3 семейства (или подсемейства): тупай, долгопятов и грызунов сем. *Platacanthomyidae* (колючесоневые). Из птиц эндемик области семейство листовковые (*Irenidae*), а из рептилий – безухие вараны и гавиалы.



(d)

Рис. 4.10. Распространение орангутанов (*Pongo*) (1) и носачей (*Nasalis*) (2).

Особый биогеографический интерес представляет история Индийского субконтинента. После короткого соприкосновения с Африкой Индостан, оторвавшись в меловом периоде от Мадагаскара, в палеоцене (примерно 57 млн. лет назад) достиг Азии. Движение Индостана к Азии сопровождалось грандиозными извержениями лавы (в Декане), которая до сих пор покрывает слоями мощностью до 1800 м обширные районы. Эти катаклизмы вызвали существенное вымирание коренных гондванских биот. Кратковременный контакт с берегами восточной Африки и возможная конкуренция с африканской биотой могли также способствовать гибели автохтонных форм. Фауна Индийского субконтинента получила последний удар после соединения с Азией; азиатская фауна, развитая и конкурентоспособная, конечно, изменила то, что осталось от древней индийской биоты. Такими биогеографическими событиями объясняется небольшая древность и самобытность фауны этого субконтинента. Гондванских элементов осталось очень мало: например, пресноводный двустворчатый моллюск (*Mulleria)* живет также в Южной Америке, а некоторые семейства, например, телифоны (*Thelyphonidae*), распространенные также и в других частях света, наверняка не имеют гондванского происхождение.

[26] Эремейский – пустынный (внутренняя засушливая область Австралии во флористическом районировании Земли носит название Эремея) (прим. ред.)

Австралийская (Австралазийская) область простирается на юг и юго-восток от линии Лидеккера (рис. 4.3). Некоторые авторы согласно линии Уоллеса относят к этой области и восточную часть Новой Гвинеи. Эта область кроме Австралии, Тасмании и Новой Зеландии (по крайней мере, северо-центральной части) включает также острова Океании, Гавайи, Новую Каледонию и Соломоновы острова. Австралийская область имеет богатую эндемичную фауну однопроходных (утконосы, ехидны) и сумчатых (от кенгуру до коалы и сумчатых кротов, которые имеют внешний вид и повадки кротов). Нужно упомянуть также автохтонных плацентарных млекопитающих, особенно важных в Новой Гвинее. Из птиц более 35% видов – эндемики. Птица лира, киви, казуар, какаду и райские птицы являются символами фауны Австралийской области (рис. 4.11 и 4.12).

Австралия – изолированный континент, но многочисленные острова соединяют ее с Азией. И все же, австралийская биота оказывается менее "азиатской", чем можно было бы ожидать. Объяснение этого факта кроется в геологической истории: Австралия и Новая Гвинея находились одно время гораздо южнее и были более изолированы, чем сейчас. Их близость в биогеографическом смысле к Юго-Восточной Азии восходит только к плиоцену. Большая часть австралийской биоты, особенно амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие, более близки к южноамериканским, что объясняется близостью обеих областей с Антарктидой в те эпохи, когда она имела климат, отличный от современного. В частности, сумчатые относятся к "современному" типу, и их более древние ископаемые остатки датируются не ранее, чем олигоценом. Кроме того, серологические пробы показывают, что австралийские сумчатые являются близко родственными между собой. Это значит, что они происходят от немногих предковых видов, которые в дальнейшем дали впечатляющее эволюционное развитие. . Таким образом, Австралия получала фаунистические вклады из других регионов, но почти никогда не "экспортировала" собственные таксоны. Исключения составляют попугаи, голуби, речные раки и некоторые представители примитивной флоры.

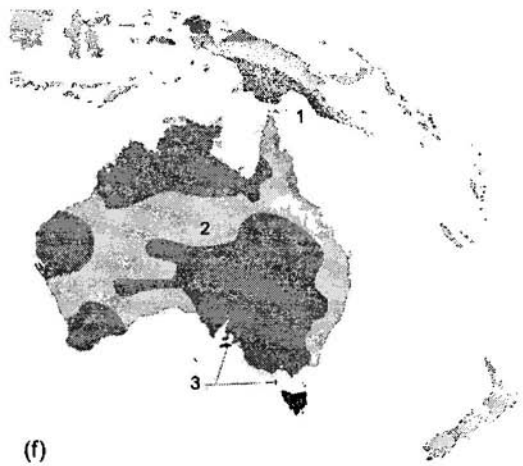


Рис. 4.12. Распространение казуара *Casuarinus casuarius* (1), эму (2) и вымершего черного эму (3)

Антарктическая область, которую многие зоогеографы не признают, в связи с ее климатическими условиями (минимальная зарегистрированная там температура составила –88°С) является в настоящее время биотически наиболее бедным регионом. И все же значительная часть пингвинов семейства *Sphenicidae* характерны для Антарктической области, так же как и большой конек *Anthus antarcticus*. Около 40 видов мхов и лишайников входят в состав типичной для антарктической области флоры. С группировками мхов и лишайников в свою очередь связаны разнообразные таксоны микрочленистоногих и тихоходок (кл. *Tardigrada*).

В мезозое Антарктида была важным перекрестком биот южного полушария. В течение многих миллионов лет она оставалась соединенной с Южной Америкой и Австралией одним коридором, а с Южной Америкой и Новой Зеландией другим. И только относительно недавно возникли прямые биотические связи с Австралией и Новой Зеландией.

Интересно наблюдать, что происходит, когда фауны двух разных миров (двух биот или двух зоогеографических областей) внезапно вступают в контакт. "Эксперимент" такого рода произошел в природе несколько миллионов лет назад: речь идет о так называемом Большом Американском Обмене (Great American Interchange). Предпосылки и основные этапы этого "монументального" события следующие.

Около 70 млн. лет назад в Южной Америке начали появляться многочисленные древние млекопитающие. Некоторые из них, главным образом сумчатые, становились плотоядными, другие, в основном, плацентарные – травоядными. Непонятна причина таких разных предпочтений в питании. Из примитивных млекопитающих Южной Америки назовем литоптерны (схожих с нашими лошадьми и верблюдами), токсодонты (схожих с носорогами) и пиротери (схожих с тапирами и слонами), *Argyrolagidae* (схожих с кенгуровой крысой) и *Borhyaenidae* (схожих с гиенами, волками, ласками и кошками).

Около 30 миллионов лет назад некоторым северным млекопитающим удалось достичь Южной Америки через промежуточные острова. В результате этого южноамериканская фауна обогатилась предками морской свинки, вискачи, капибары и др. Около 3 миллионов лет назад произошло соединение обеих Америк, и начался Большой Американский Обмен. С севера на юг расселились многочисленные млекопитающие, такие как ягуар, оцелот, пекари, альпака, вигонь, лама и мастодонт. Проникновение с юга на север было не таким интенсивным, и менее разрушительным для принимающего региона. Среди них были броненосец, опоссум, гигантский броненосец и муравьед. Расселились к северу также и южноамериканские птицы: например, во Флориде обнаружены остатки гигантской, плотоядной птицы высотой 3 м. С образованием центрально-американского моста в Южную Америку попали многие млекопитающие – первичные иммигранты, принадлежащие к 24 родам, от которых произошли многочисленные новые виды (вторичные иммигранты). К Северной Америке в противоположном направлении мигрировало небольшое число южноамериканских млекопитающих. Они, в свою очередь, дали начало небольшому количеству новых форм. Это различие оказалось драматичным для фауны Южной Америки. Там появилось много конкурирующих между собой видов, началось массовое вымирание, которое затронуло самые древние местные виды. Такая ситуация является подтверждением теории, согласно которой для каждой среды или территории есть предел максимального биологического

разнообразия (число сосуществующих экологических ниш), которое не может быть превышено (или превышено за короткое время).

Результат Большого Американского Обмена – современный тип фаун двух Америк: 21% североамериканских млекопитающих южного происхождения, в то время как 50% родов млекопитающих Южной Америки происходят с юга. В конце концов, вымерли многие южноамериканские виды, прежде всего больших размеров, которые в течение миллионов лет характеризовали фауну этого континента.

4.3. Биогеографические аспекты изучения растительности

Растения являются надежными индикаторами климата (влажности и температуры), типа почв и других факторов окружающей среды (рис. 4.14). Анализ их распространения на уровне видов или таксонов более высокого ранга дает много информации об экологических факторах. Кроме того, анализ распространения растений можно использовать в исторической биогеографии.

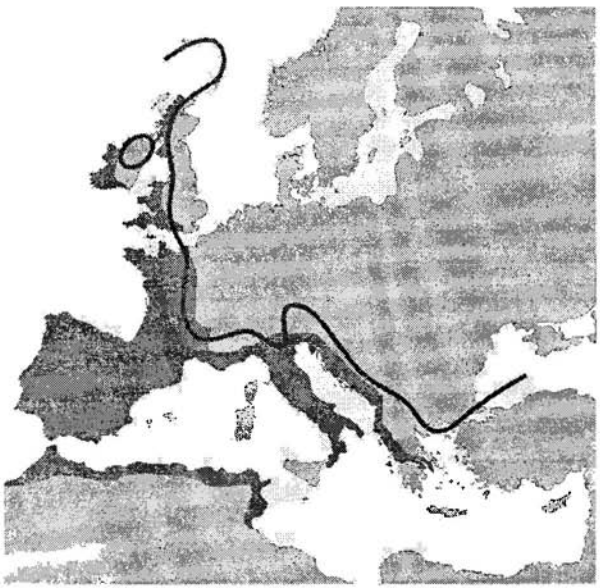


Рис. 4.14. Распространение *Rubia peregrina* (темно-серый ареал) довольно хорошо совпадает с изотермой 4,5^0 С в январе (темно-серые линии) (по Э. Салисбури).

Каждый регион Земли содержит определенное число видов растений. По мере продвижения к северу или к пустыням число видов уменьшается. Например, в Колумбии обитает более 35 000 видов сосудистых растений, в Турции – 8 500, в Италии – более 6 000 видов (т.е. половина европейской флоры), в Германии – 3 300, в Великобритании – около 2 000 и в Швеции – 1 700. В некоторых странах, отличающихся разнообразием природных условий, произрастает бóльшее число видов растений, чем можно было бы ожидать, исходя из их площадей (например, Швейцария, Греция, Италия). В других странах при более однообразном ландшафте и/или из-за неблагоприятного климата число видов растений меньше, чем ожидалось бы (например, Исландия, Финляндия, Швеция) (рис. 4.15).

Географическое распространение растения определяется, среди прочих, воздействием, которое отрицательные температуры или сухость оказывают на самые нежные и жизненно важные его части – почки возобновления.

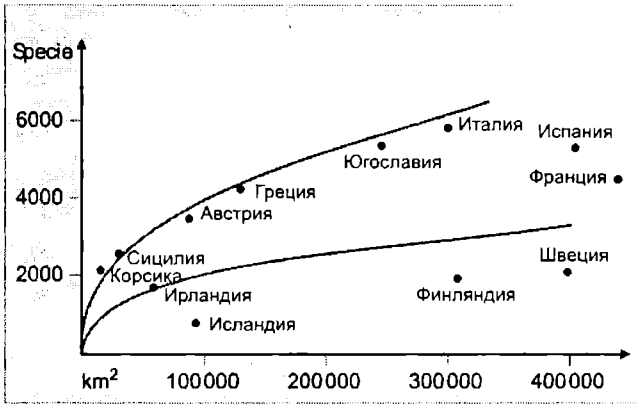


Рис. 4.15. Соотношение числа видов сосудистых растений и площади (по Р. Пинятти)

Разное положение почек по отношению к поверхности земли лежит в основе экологических категорий, предложенных К. Раункиером, который объединил растения в следующие группы жизненных форм:

Фанерофиты (phaneros = видимый). Многолетние растения с одревесневшими стеблями и с почками, расположенными выше 30 см над почвой (деревья, крупные кустарники, лианы).

Хамефиты (khamai = низкий). Многолетние растения с одревесневшими стеблями или же суккуленты или розеточные кустарнички, почки которых находятся менее чем в 30 см над почвой (черника, камнеломка, тимьян). В большинстве случаев это значит, что почки защищены от мороза слоем снега, который покрывает их в зимний период. Хамефиты распространены обычно в зонах с холодным или сухим климатом, а также высоко в горах.

Гемикриптофиты (hemi kryptos = наполовину скрытый) – многолетние травянистые растения, образующие прикорневую розетку из побегов и листьев (маргаритка, примула, одуванчик, подорожник или кустящиеся злаки). Их почки расположены у земли и защищены зимой снегом или опавшей листвой.

Гидрофиты (hydor = вода) – многолетние растения, в той или иной степени, погруженные в воду, с почками, защищенными водой и донным илом (кувшинка, рдесты).

Геофиты (ge = земля) – многолетние растения с подземными почками, находящимися в луковице или корневище (лук, чеснок, тюльпан, папоротники).

Терофиты (thereia = лето) = однолетние растения, которые неблагоприятный сезон переживают в не состоянии почки, а в виде семени, и вегетируют только весной и летом (пшеница, кукуруза, ячмень, мак).

Флора каждого региона характеризуется определенным соотношением жизненных форм растений (*биологический спектр*). Мировая флора состоит почти наполовину из фанерофитов, на четверть из гемикриптофитов, оставшаяся четверть образована остальными группами.

Объединив гидрофиты (самую немногочисленную группу) с геофитами, приведем биологические спектры некоторых регионов (табл. 4.1).

Таблица 4.1. Биологические спектры некоторых регионов (в %).

	фанерофиты	хамефиты	гемикриптофиты	геофиты	терофиты
Исландия	2	13	**54**	20	11
Италия	8	9	**43**	14	25
Алжир	3	16	20	3	**58**
Сейшелы	**61**	6	12	5	16

Как видно из таблицы, в холодных регионах (Исландия) произрастают в основном растения с почками на уровне земли или многолетние формы, в жарких и засушливых зонах (Алжир) растения в большинстве однолетние, в тропическом климате (Сейшелы) почки обычно расположены высоко от поверхности земли. Поэтому можно говорить о трех типах климатов:

Климат гемикриптофитов: холодные и умеренные зоны (от Крайнего Севера до северной Италии).

Климат терофитов: засушливые и жаркие зоны (северная Африка и частично полуостровная Италия).

Климат фанерофитов: тропические жаркие зоны.

Географическое распространение растений, с одной стороны, и их морфологические и физиологические характеристики, с другой, являются переменными, взаимосвязанными между собой. В результате изучения более 100 тысяч видов растений, относящихся к 47 флорам разных частей мира, были установлены следующие закономерности. В жарких тропических областях велик процент видов с гладкими, цельными, не рассеченными, простыми листьями, в то время как в холодных регионах преобладают растения с листьями с зубчатыми краями, рассеченные, сложные. Там, где среднегодовая температура ниже 10° С, листья с ровными краями имеются не более чем у 10% видов растений, в то время как в тропических зонах со среднегодовой температурой выше 25°С они отмечаются у более чем 40% видов. Виды со сложными листьями также более многочисленны в теплых зонах.

Другой пример зависимости между структурой-функцией и географическим размещением растений дает распространение видов с фотосинтезом C_3 и C_4-типов. Последние, наделенные большей фотосинтетической скоростью (поскольку способны концентрировать CO_2 и таким образом снижать фотодыхание), особенно эффективны в условиях повышенной освещенности. Процент видов C_4 равен нулю в высоких широтах и превышает 80% в тропиках (экономически важные C_4 растения – сахарный тростник, сорго, маис, все они тропического происхождения). Виды с CAM-фотосинтезом (Crassulacean Acid Metabolism), напротив, в основном суккуленты (*Crassulacee*, *Bromelacee*), предпочитающие сухой климат.

Многие тысячи видов растений содержат в своих тканях один или несколько типов алкалоидов, обычно горьких веществ, способных ингибировать развитие травоядных (насекомых или млекопитающих) или даже убивать их. Бóльшая часть растений, содержащих алкалоиды, произрастает в тропических областях, меньшая – в умеренных. Некоторые же из содержащих эти вещества семейств – космополиты (пример: *Fabaceae*, *Asteraceae*). По-видимому, синтез алкалоидов – это адаптация к воздействию биотических факторов (присутствие травоядных) именно в тропиках. Водные

растения, которые меньше подвержены объеданию, почти всегда лишены алкалоидов.

В распространении растений играет роль также размер генома. Например, в Европе последовательность расположения северных границ семи важных сельскохозяйственных растений с юга на север (от Италии до северного полярного круга) такова: рис, сорго, маис, пшеница, овес, рожь и ячмень. Содержание в их клетках ДНК возрастает с 1,2 пикограмм (в рисе) до более чем 10 пикограмм (во ржи и ячмене). 1 пикограмм ДНК соответствует приблизительно одному миллиарду пар оснований, но у эукариот процент расшифровки белка ДНК обычно низок и составляет всего 50% или даже 1%, в зависимости от вида.

В регионах с океаническим климатом произрастает довольно много папоротникообразных. Океанический климат характеризуется небольшой амплитудой колебания температур в течение года и большой влажностью, как и климат древних геологических эпох, когда папоротникообразные получили большое развитие. До сих пор они предпочитают высокую влажность и постоянную температуру (высокую или низкую). На этих соображениях основана оценка степени океаничности климата, выраженная числом, предложенным Раункиером, и называемая показателем папоротникообразных. Учитывая, что число видов папоротникообразных составляет 3,8% от известных сосудистых растений, этот процент берется за точку отсчета (равную 1). Например, если в регионе количество папоротникообразных составляет 1,9% от произрастающих там растений, искомый показатель равен 0,5. Приведем такие показатели для некоторых регионов:

Испания - 0,3
Италия - 0,4
Дания - 1,0
Ирландия - 1,2
Цейлон - 2,4
Гавайи - 5,6

С особенностями климата связана фенология растений. Цветение и созревание плодов происходят в разных регионах в разное время. Это, в свою очередь, сказывается на развитии животных, тесно связанных с растениями (насекомые-опылители, млекопитающие и птицы, поедающие семена и плоды). Фенология растений изучает, прежде всего, периоды цветения растений в разных частях света. Особый биогеографический интерес представляют виды, которые цветут рано весной (сережкоцветные, анемоны, лесной орех) и в начале осени (безвременник осенний).

4.4 Фитогеографические регионы.

Фитогеографические регионы или флористические царства в известной степени соответствуют зоогеографическим областям (рис 4.16). Принципиальные отличия следующие:

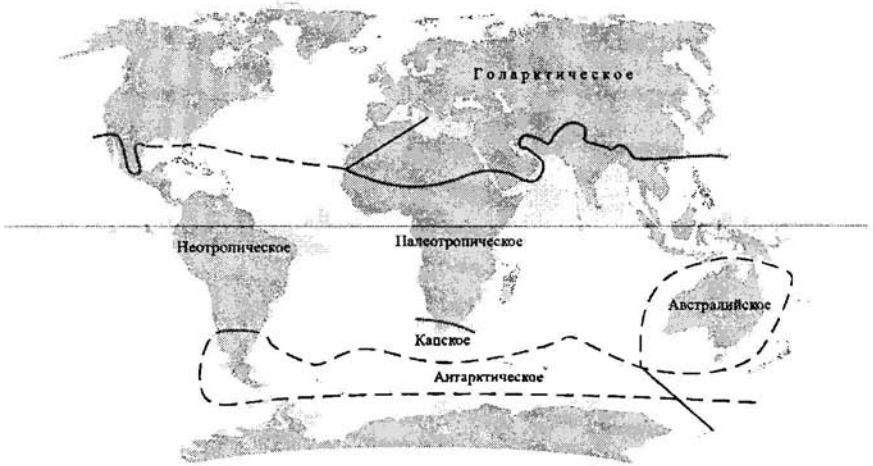


Рис. 4.16. Шесть фитогеографических царств (по А. Тахтаджану)

- наличие Капского царства
- наличие Антарктического царства (Новая Зеландия, часть Аргентины, Чили и Антарктида с прилегающими островами) (о положении этой территории с зоогеографической точки зрения см. гл. 4.2).
- наличие Палеотропического царства, включающего большую часть Африки, Индии и Юго-Восточной Азии.
- иные границы Австралийского царства.

Голарктиктическое царство (Сев. Америка. Евразия, сев. Африка). Очень обширный фитогеографический регион, флористически вполне однородный. Охватывает большие и территориально близкие между собой массивы суши. Из сосудистых растений многие семейства, наиболее богатые видами, имеют преимущественно голарктическое распространение: лютиковые (*Ranunculaceae*), крестоцветные (*Cruciferae*), гвоздичные (*Cariofillaceae*), розоцветные (*Rosaceae*), зонтичные (*Apiaceae*) и бобовые (*Fabaceae*). Голарктическое царство разделено ещё на несколько субрегионов (областей).

Палеотропическое царство (от Сахары до Калахари, южная Азия, острова Тихого океана). Характерными семействами здесь являются пальмовые (*Arecaceae*), лилейные (*Liliaceae*), крапивные (*Urticaceae*), аралиевые (*Araliaceae*), миртовые (*Myrtaceae*), стеркулиевые (*Sterculiaceae*). Регион характеризуется значительными различиями в увлажнении; при весьма высоких средних температурах здесь представлены тропические дождевые леса, саванны, колючие кустарники и аридные области.

Неотропическое царство (от тропической Мексики до Южной Америки, исключая южные окраины). Наиболее типичные семейства: пальмовые (*Palmae*), кактусовые (*Cactaceae*), бромелиевые (*Bromeliaceae*), монимиевые (*Monimiaceae*), пассифлоровые (*Passifloraceae*). Как и предыдущий, этот регион включает дождевые леса, саванны, колючие кустарники и аридные типы, но с очень разными биотами (на уровне семейств, родов и видов).

Капское царство. Обладает климатом средиземноморского типа и характерной очень богатой флорой. 80% видов растений региона – эндемики. Капский регион биогеографически изолирован, так как ограничен с юга – океаном, а с севера – южноафриканскими пустынями. Характерные роды:

карпобротус (сем. *Aizoaceae*), пеларгония (сем. *Geraniaceae*), алоэ (сем. *Agavaceae*). Наиболее многочисленны виды рода *Erica* (вереск).

Антарктическое царство (южная часть Южной Америки и Новая Зеландия). Включает дождевые леса, всегда влажные, со свежим и умеренно холодным климатом. Часто встречаются южные буки (род *Nothofagus*). Антарктида, которая одно время имела богатую наземную биоту, сейчас полностью лишена цветковых растений, за исключением щучки (*Deschampsia antarctica*).

Австралийское царство. Из наиболее примечательных растений упомянем эвкалипты (род *Eucalyptus*) (около 460 вечнозеленых видов) и мелалеуку (*Melaleuca*) (оба рода из семейства Миртовых), семейство протейные (*Proteaceae*) и роды *Casuarina* и *Xanthorrhoea* (т.н., «травяные деревья»).

Океанический регион включает моря всего мира. Флора представлена в основном водорослями (от микроскопических планктонных форм – кокколитофорид, достигающих 4 μм, до более крупных *Macrocystis* и *Nereocystis* (бурые водоросли), которые превышают 100 м). Другие морские водоросли – красные, диатомовые и зелёные. Имеются и представители сосудистых растений семейств взморниковые (Zosteraceae) и водокрасовые (*Hydrocharitaceae*), которые могут образовывать луга, затопленные водой (заросли посидонии или морской травы).

Иное, более детальное деление мировой флоры предложено Р. Гудом (рис 4.17.)[27]. Приведём для Европы флористические подразделения (рис.4.18.).

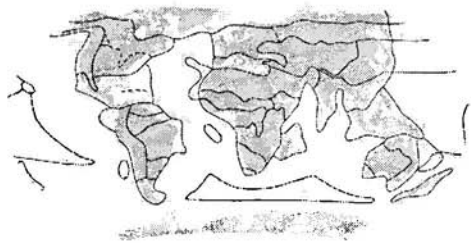


Рис. 4.17. Флористические регионы и подрегионы (по Р. Гуду)

Флористические царства могут быть сгруппированы в 3 широтных пояса:

- Тропический пояс включает в основном 2 фитогеографических региона (3 зоогеографических): Неотропический и Палеотропический. Причина в древнем континентальном разрыве (180 млн. лет назад) между Южной Америкой и Африкой. Кроме того, сейчас Южная и Центральная Америки относительно изолированы от остального мира. Этим определяется сильное отличие тропических флористических биот друг от друга.
- Пояс умеренных субтропических широт южного полушария (Южная Америка, Южная Африка, Австралия) включает регионы в настоящее время сильно удаленные друг от друга. Это разделение относительно древнее. В результате их биоты сильно отличаются, хотя и несут следы очень давней общности (Гондвана).

[27] В данном случае сопоставление по степени детальности схемы Гуда со схемой А.Л. Тахтаджана (рис. 4.16) неправомерно, т.к. на последней приведены только контуры царств, без границ подцарств, областей и подобластей (см. А.Л. Тахтаджан, «Жизнь растений», т. 1, «Флористические царства Земли») (прим. ред.).



Рис. .18. Флористические подразделения Европы (по М. Джерола «Биология и разнообразие растений» UTET, 1995)

Различия в таксономическом составе биот не противоречит наличию сходных конвергентных форм. Известно, например, что американский дождевой лес кажется очень похожим, по крайней мере, на первый взгляд, на африканский. Суккулентные растения засушливых зон очень похожи в разных регионах, но в Америке это главным образом кактусы, в Африке аизооновые (*Aizoacee*) и молочайные (*Euforbiacee*) (в Австралии же нет автохтонных суккулентов).

4.5 Хорологические категории.

Терминами "хорологические категории" и "хоротип", которые считаются синонимами, обозначают *классы ареалов*, определённые их тождеством. В эти термины часто вкладывают пространственные параметры и экологические и/или исторические составляющие. Например, широко использовавшаяся хорологическая категория – эремейский, для обозначения *распространения* таксонов Сахаро-синдской области (территория, включающая Сахару, большую часть Аравийского полуострова, юг Ирака и крайний запад Индийского субконтинента) употреблялась (и употребляется) так же, как *экологическая характеристика* таксонов, связанных с аридными условиями или как указывающая на их предполагаемое общее происхождение. Недавно вновь вернулись к первоначальному толкованию, придаваемому термину "хоротип" зоологами, подчеркивающими, что выявление хоротипов вытекает из анализа ареалов многочисленных таксонов, принадлежащих к разным группам с различными экологическими характеристиками (посредством синтеза схем географического распространения, которые повторяются с большей частотой). Хоротипы, присутствующие в определенной области, являются однородными на размерном уровне. Часто возможное сосуществование на данной территории таксонов, принадлежащих к разным хоротипам. Например, на юге Пиренейского полуострова обитают таксоны, чье распространение относится к хоротипам: *Еропейский* (рис. 4.19), *Турано-Средиземноморский* (рис. 4.20), *Афротропическо-Средиземноморский* (рис. 4.21) и т.д.

Хорологические категории, используемые в современной литературе, несмотря на частые замечания к их "статистической" достоверности, определены интуитивным образом, а их границы, в основном, проведены на глаз. Для более строгой характеристики было бы необходимо как сопоставить совпадение ареалов, начиная с тех, что выявлены стандартным методом, так и использовать статистические критерии для проверки достоверности обобщений.

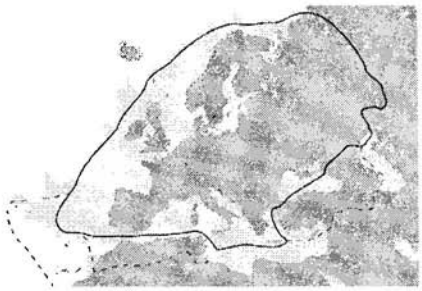


Рис. 4.19. Европейский хоротип в узком и широком смыслах (по В. Талианти и др.)

Хорологические категории используются в биогеографии, прежде всего, для описательных и аналитических целей. Представляет интерес изучение пространственных связей населения, популяций видов, представленных

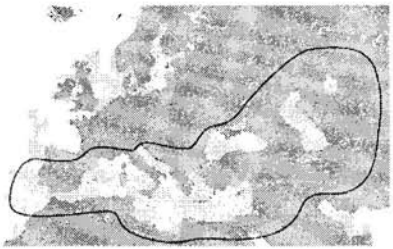


Рис. 4.20. Средиземноморский хоротип (по В. Талианти и др.)

большим количеством хоротипов (как в случае для юга Пиренейского полуострова). Это также важно, как приближение к каузальному (причинному) анализу самих популяций. В этой связи важно оценить возможную

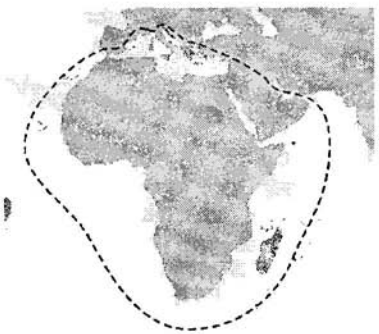


Рис. 4.21. Афро-тропическо-средиземноморский хоротип (по В. Талияанти и др.)

"векториальность", вернее, параметр тяготения таксонов. Под *тяготением* понимают географическое размещение "центра тяжести" ареала, под которым подразумевается та его часть, где таксоны наиболее многочисленны. Например, если род имеет восточно-средиземноморское распространение (т.е. соответствующее хоротипу на рис. 4.22) и большинство ареалов его видов включает также острова в Мраморном море, то считается, что род имеет понтическое тяготение. Если большая часть ареалов, которые составляют хоротип, предполагает аналогичное тяготение, их можно отнести к этому же хоротипу.

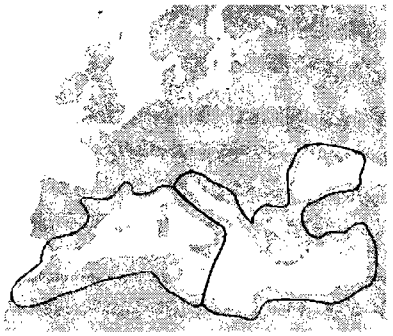


Рис. .22. Западно- и восточно-средиземноморский хоротип (по В. Таиаянти и др.)

4.6 Хорологические типы итальянской флоры

Виды, составляющие итальянскую флору, могут быть подразделены на следующие группы (главные *хорологические типы*) – эндемичные, средиземноморские, южноевропейские орофиты (горные), евроазиатские, атлантические, бореальные, космополиты, экзотические.

Растения эндемики.

Не существует эндемичных итальянских растений, ареалы которых простирается на всю территорию страны. Напротив, существуют эндемики той или иной части Альп, Апеннин, Сардинии и др. Процент эндемиков в Италии довольно высок (13%), т.к. этот длинный и узкий полуостров, к которому присоединяется сложный островной комплекс, относительно изолирован от остальной Европы и имеет различные физико-географические и экологические условия. В результате виды апеннинских орофитов оказались отделенными Альпийской дугой, которая играет роль биогеографического барьера, от Паданской низменности. Кроме того, альпийские и апеннинские виды отделены в Лигурии низкогорьями, высота которых недостаточна, чтобы служить связующим звеном. Апеннинские эндемики относятся к концу кайнозоя, когда итальянский полуостров был еще архипелагом островов, более или менее отделенных друг от друга (см. Гл.7.1). Альпийские же эндемики более молодые (четвертичный период), т.к. связаны с ледниковыми событиями (см.Гл.7.1) (рис.4.23).

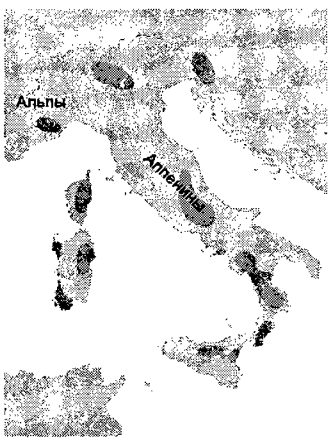


Рис. 4.23. Богатые эндемиками области (темно-серый цвет) Италии (по С. Пиатти).

Средиземноморские растения

Растения узко-средиземноморские или средиземноморские в узком смысле (как олива *Olea europaea*) занимают только регионы, характеризующиеся жарким и сухим летом и дождливой и мягкой зимой (рис. 4.24). Другие типичные средиземноморские растения – мирт (*Myrtus),* сосна алеппская (*Pinus halepensis),* фисташка (*Pistacia lentiscus*), розмарин лекарственный *(Rosmarinus officinalis),* рожковое дерево *(Ceratonia siliqua*). Растения широко-средиземноморские, или средиземноморские в широком смысле, кроме средиземноморского региона, могут быть найдены на прилежащих территориях, их ареалы протягиваются от Франции к Армении.

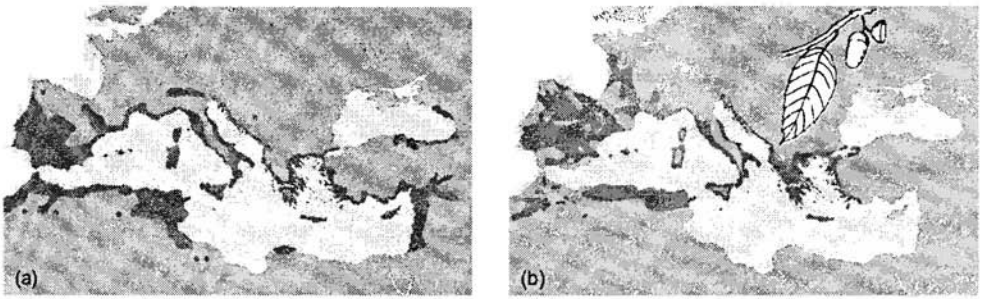


Рис. 4.24. (а) Ареал оливы (*Olea europea*) – вида узкосредиземноморского; (b) Ареал каменного дуба (Quercus ilex), также узкосредиземноморского вида (по Дзангери).

Южноевропейские орофиты

Для умеренных и теплых областей южной Европы характерны горные цепи и массивы более или менее изолированные, возникшие в третичном периоде (Сьерра Невада, Пиренеи, горы Корсики, Альпы, Апеннины, Карпаты, Балканы, Олимпо, все высотой до 2500 м и более). Часть средиземноморской флоры приспособилась к условиям горной среды, сформировалась особая, орофитная (или горная) южно-европейская флора. Итальянские орофиты делятся на 2 группы: альпийскую и апеннинскую. Обычно речь идет о небольших по размеру видах, приспособленных к суровому климату гор (*Trica herbacea, Soldanella alpina*), но иногда они имеют древесную форму (*Abies alba* – пихта, *Larix decidua* – лиственница и *Pinus mugo* – стланник).

Евроазиатскиие растения

Это растения с широким распространением на континенте, к ним относятся *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*[28], *Pinus* sylvestris и различные травянистые виды (большей частью злаковые), связанные с этими деревьями. Сведение лесов привело к тому, что эти травы, сначала редкие и локализованные, распространились и сформировали обширные луга, используемые как пастбища.

Атлантические растения

В Италии они малочисленны и ограничены в распространении. Достойно упоминания наличие в Италии стенобионтного вида *Trichomanes speciosum*, ограниченного в Италии Апуанскимим Альпами, районом, характеризующимся чисто атлантическим климатом. Атлантические растения

[28] *Quercus robur* (дуб черешчатый) и *Fagus sylvatica* (бук лесной) характеризуются европейским распространением и, таким образом, не имеют евразиатского распространения (прим. ред.)

чаще всего кустарники, часто вечнозеленые, предпочитающие океанический климат, всегда влажный, с умеренной зимой и свежим летом (например, *Erica tetralix*, *Calluna vulgaris* (виды вереска) и некоторые виды дрока). Их ареал протягивается, в основном, от Португалии до Великобритании и Дании. Иногда распространены также на североамериканском побережье (амфиатлантические виды).

Бореальные растения

Это растения, распространенные в северной Европе, Сибири и Канаде, но также и в более южных горах (Альпы, Кавказ, Гималаи, Скалистые Горы и в другие). Это типичные растения холодных зон – тундры и тайги, попавшие в южные регионы с оледенением. Сейчас в Италии они встречаются только на больших высотах (ледниковые реликты). Пример тому *Picea abies* (ель европейская), *Dryas octopetala* (куропаточная трава), *Salix herbacea* (карликовая ива), *Juncus arcticus* (арктический ситник), *Gentiana frigida* (горечавка) и *Nardus stricta* (белоус). Кроме этих основных хорологических типов, назовем также иллирийские растения с балканским тяготением, такие как австрийский дуб (*Quercus cerris*) и граб (*Ostrya carpinifolia*). Наконец, назовем туранские растения, ареалы которых располагаются от восточного Средиземноморья до Передней Азии, такие как лютик полевой (*Ranunculus arvensis*), ромашка (*Matricaria chamomilla*) и платан (*Platanus*).

Растения космополиты

Растений космополитов в прямом смысле не существует, потому что ни один вид не может жить во всех разнообразных условиях температуры, влажности и освещения, существующих на Земле. Все же некоторые виды широко распростренены на разных континентах и могут рассматриваться в первом приближении как космополиты. Пример тому *Pteridium aquilinum* (папоротник – орляк), *Adiantum capillus-veneris* (венерины волосы), *Tataxacum officinale* (одуванчик)[29], *Plantago major* (подорожник большой), *Capsella bursa-pastoris* (пастущья сумка), *Lemna minor* (ряска малая), *Poa annua* (мятлик однолетний), *Cynodon dactilon* (пальчатник или свинорой) и др. растения, часто сорные и связанные с присутствием человека.

Экзотические растения[30]

Не все растения, наличествующие в регионе, являются автохтонными. Например, 15% итальянской флоры составляют культивируемые растения (маис, рис, картофель, помидоры) или же виды сорные, ввезенные более или менее случайно. Так, робиния (*Robinia pseudoacacia*) - североамериканского происхождения, и даже кипарис, типичный элемент итальянского ландшафта, является видом, ввезенным человеком. В приведенный процент не включены экзотические растения, которые находятся только в парках и садах, т.к. это могло бы увеличить число "итальянских" видов до нескольких десятков тысяч. Итак, экзотическая флора, теперь натурализованная в Италии, имеет следующее происхождение:

Америка	42%
Азия	29%
Европа	11%
Африка	9%

[29] В действительности речь идет о многочисленных родственных видах; для многих из них характерен апомиксис, виды трудно различимы (прим. авторов.).

[30] Принято различать интродуцированные, культивируемые и заносные растения. Объединение их всех вместе в одну сборную группу – экзотов представляется недостаточным (прим. ред.)

Австралия	4%
Средиземноморье	4%
Океания	1%

4.7. Общий трек (General Track)

Термин "Track", введенный в биогеографическую лексику Л. Круаза, может быть переведен на итальянский язык как трасса, (трассировка, диаграмма), и это лучше, чем менее удачное слово "артерия", использованное самим автором в 1973 г. И все же более распространено использование первоначального названия, к которому мы и возвращаемся. Понятие Track (трек, трасса, график) определяет, по существу, то, *как* соединяются в географическом пространстве подчиненные элементы, относящиеся к ареалу монофилетической группы любого ранга (рис. 4.25).

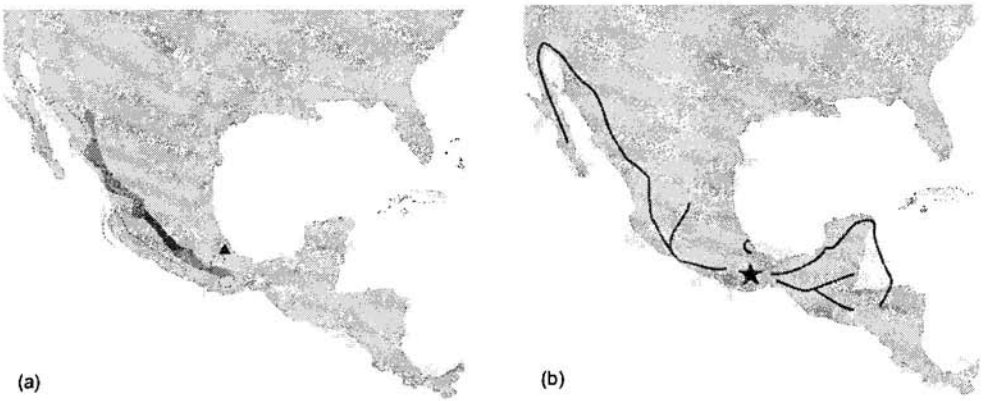


Рис. 4.25. Последовательные этапы построения трека согласно Л. Кройцату (a): нанесение ареалов подчиненных элементов одной систематической группы. (b): нанесение соответствующего трека (по Л. Круаза).

Например, представлены ареалы четырех видов, которые формируют монофилетческую группу A ... D (рис. 4.26.); комплекс сегментов, их соединяющих, представляет индивидуальный трек ("individual track") рассматриваемой группы. Эти сегменты обычно вычерчиваются через самые близкие к границам точки ареалов. Положенные в основу этого метода критерии недавно стали подвергаться критике и будут обсуждены в Гл.8. В тех случаях, когда отмечено мало точек находок, следует, хотя бы в начальной фазе описания индивидуальной трассы, начертить дерево максимальной связанности между всеми точками, имеющимися в распоряжении (сопоставьте рис. 4.26 и 4. 27, построенные на основе одного и того же набора данных).

Индивидуальный трек (Individual track), рассматриваемый в современном понимании, это дерево максимальной связанности, который объединяет ареалы таксонов, сохраняющих между собой родственные

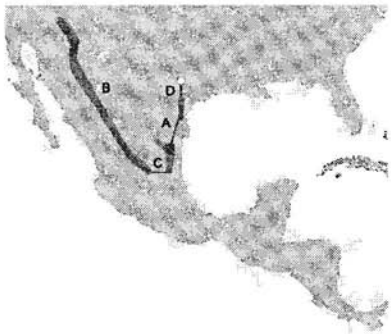


Рис. 4.26. Трек, соединяющий ареалы A....D, нанесенный согласно критерию минимального расстояния между границами.

связи[31]. Таким образом, "individual track" представляет *современные* пространственные связи между ареалами с общей историей развития. Вразрез с подходами некоторых современных биогеографов, нанесение на карту таким образом трассы не образует закрытой фигуры, а представляет комплекс линий.

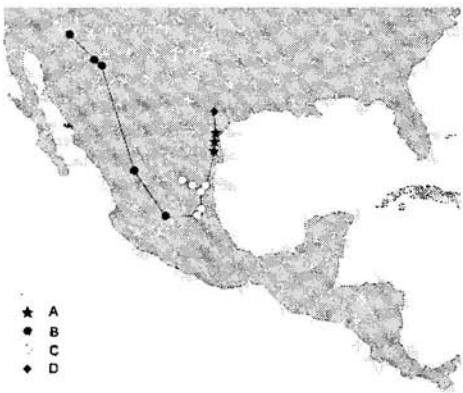


Рис. 4.27. Трек, соединяющий ареалы A...D, нанесенный в виде дерева с максимальной близостью между соответствующими точками находок каждого из них.

Обощий, или генерализованный трек (General track) получается из конгруэнтности индивидуальных треков, полученных путем анализа распространения различных систематических групп (рис. 4.28). Смысл, в основном, заключается в том, чтобы показать современное распространение биоты единых корней во времени и в пространстве. Согласно замыслам Кройцата и его методу (см. Гл. 8.5) выявление общих треков – это один из фундаментальных методологических этапов в исторической биогеографии.

[31] Сейчас как трек рассматривают направленный граф, полярность которого определена некоторыми как географическими параметрами, так и предполагаемыми филетическими связями между организмами. Более широкое обсуждение см. Гл. 8.5. (прим. авторов).

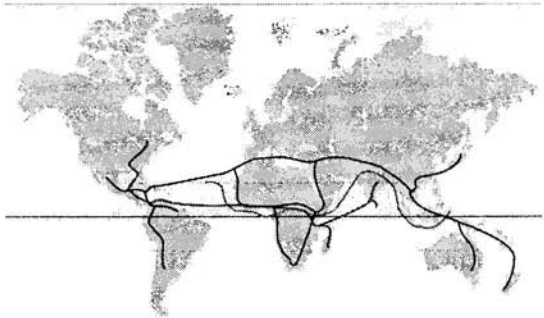


Рис. 4.28. Некоторые основные общие треки, выявленные Круаза (по Л. Круаза).

4.8. Модели распространения

Термин "модель распространения" относится к биогеографической сущности границ, часто более размытых в пространстве, чем региональные или хорологические категории. Их единство вытекает из экогеографического тяготения элементов, входящих в состав, и, прежде всего, из того факта, что они имеют общую биогеографическую историю.

Модель распространения относится к современному распространению ценохрона, термина, в котором Рейг объединяет понятия Фаунистического слоя Симпсона и ценогенеза Сукачева. Ценохрон – это комплекс организмов, которые в данной области имеют общие экогеографические характеристики и чьи филогенетические отношения с элементами других областей позволяют предполагать, что они наличествуют в рассматриваемой области (как таковые или как предковые), начиная с одной и той же эпохи и, таким образом, разделяют общую биогеографическую историю.

Современные биоты – результат сложной эволюционной истории, в ходе которой их отношения решительно меняются, прежде всего, по причине модификаций пространственных связей, комплекса природно-климатических условий областей. Эта смена может вызвать сосуществование в одной и той же области очень разнородных биотических элементов. Они оказываются особенно очевидными в переходных зонах.

В качестве примера кратко обсудим модель распространения в горах Мексики, установленную для Мексиканской переходной зоны (рис. 4.29). Эта модель основана на распространении разных групп насекомых и рептилий. Экогеографически оно соответствует в общих чертах влажному умеренно-тропическому климатическому поясу горных систем, расположенных большей частью между восточной мексиканской Сьерра Мадре, вулканической Поперечной системой и впадиной озера Никарагуа, к югу от которого мезоамериканские горные элементы представлены в гораздо меньшей степени – Коста Рика и Панама (Кордильеры, Таламанка и вулкан Кирикви). Этой модели соответствуют элементы большей частью Неотропической области, в гораздо меньшей мере – Неарктической. Последние развивались в относительной изоляции из Центральноамериканского ядра, в той области, которая примерно соответствует горным системам южной Мексики, Гватемалы, Гондураса, Сальвадора и северного Никарагуа. Эти системы возникли еще в конце мелового периода. Филетические линии, которые сейчас представляют мезоамериканскую горную модель распространения, достигли современного географического распространения, начиная, по

крайней мере, с межледниковых периодов плейстоцена, посредством частично алеаторного рассеивания. Они преодолели в экологических условиях, отличных от современных, как перешеек Теуаитепек (современная географическая граница между Северной и Центральной Америкой), так и (в меньшей степени) более обширную никарагуанскую впадину.

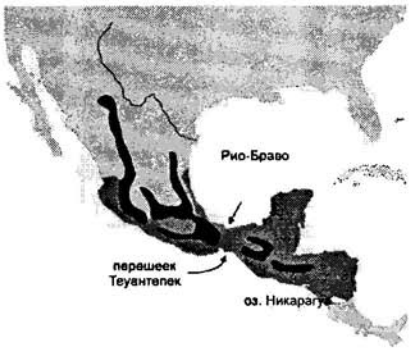


Рис. 4.29. Неарктическая (черные участки) и Неотропическая (темно-серые участки) модели распространения в Мексиканской переходной зоне.

Использование Моделей распространения наиболее интересно для переходных зон. В этом случае данный подход позволяет представить процесс формирования биот как результат соединения различных по времени и генезису элементов. Установление Модели распространения и ныне основывается в значительной степени на интуитивных подходах. Желательна более строгая процедура, в которой можно было бы использовать некоторые критерии и методы филогенетической биогеографии и других ее разделов (гл. 9).

4.9 Региональные биотические единицы

В этом разделе кратко изложены аспекты, определяющие биотическую формацию, экологически определенную, со своими пространственными параметрами. Ее характеризуют специфика структуры биоты и географической области, которую она занимает. Так, средиземноморские формации, до сих пор являющиеся предметом углубленного изучения, занимают области, климат которых характеризуется зимним осадками и выраженной летней сухостью. Эти формации присутствуют в 5 областях (рис. 4.30), которые занимают большую часть Средиземноморья, часть Калифорнии, большую часть Чили, крайний юго-запад южной Африки и большую часть южной и юго-западной Австралии.

Их границы часто выявляются на основе одного или более видов-индикаторов. Для Средиземноморья можно привести как пример фисташку *Pistacia lentiscus*, и отчасти фисташку *Pistacia terebinthus* (рис. 4.31) и антропогенно интродуцированную опунцию *Opuntia ficus-indica*. Эти формации, называемые по-итальянски *кустарниками* или *средиземноморскими кустарниками* (по-французски «маквис», по-испански «чапараль» или «маторал», по-африкански «финбош», по-английски «малли») характеризуются преобладанием вечнозеленых склерофилльных, часто колючих кустарников, в сочетании с деревьями небольшой высоты,

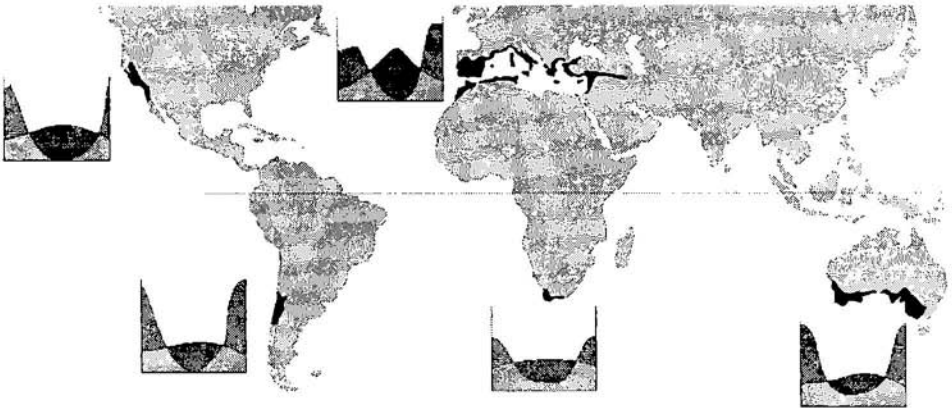


Рис. 4.30. На карте – области со средиземноморским климатом обозначены черным цветом. На диаграммах выпуклая линия показывает среднемесячную температуру, вогнутая – среднемесячные осадки. В северном полушарии – с января по декабрь (по абсциссе), в южном – с июля по июнь (по Ф. ди Кастри).

часто произрастающими спорадически, и различными травянистыми растениями. Фауна этих формаций менее изучена, по крайней мере, со сравнительной точки зрения. Важно подчеркнуть тот факт, что эти биотические формации, даже будучи почти эквивалентными с экологической точки зрения, представляют в большой мере продукт конвергентной эволюции филогенетически различных элементов; потому они и представляют *различные* биоты, исторически коррелирующие с соответствующими географическии областями. Очевидно, что для понимания эволюционных смен видов и биомов важен сравнительный анализ региональных биотических единиц, экологически эквивалентных, но разделенных в пространстве и являющихся результатом различий в эволюции и истории развития.

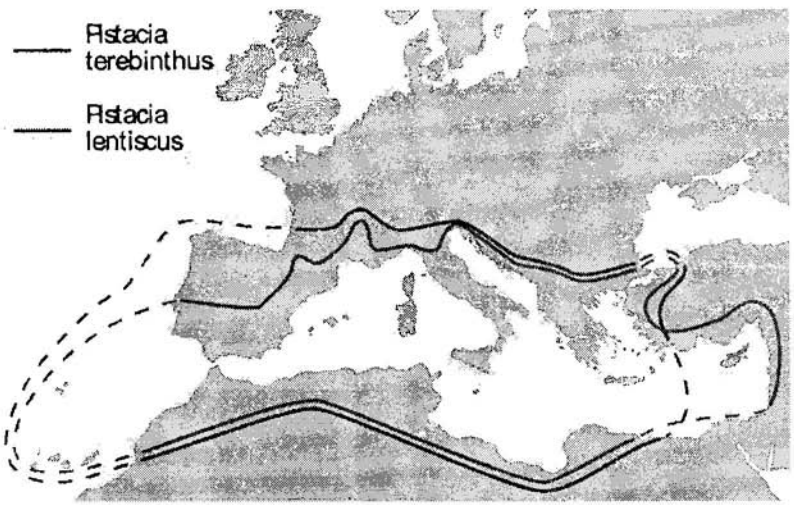


Рис. 4.31. Ареалы двух видов фисташки – индикаторов Средиземноморской области в узком смысле.

Глава 5. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БИОГЕОГРАФИЯ

Под термином *экологическая биогеография* обычно понимают раздел биогеографии, посвященный изучению географического распространения живых существ и их сообществ в экологическом ракурсе. Иными словами, предметом изучения экологической биогеография является географическое распространение организмов в связи с экологическими параметрами, которые делают возможным и определяют их существование. Можно утверждать, что этот раздел изучает географическое распространение в связи с ныне действующими условиями, а историческая биогеография в основном имеет дело с условиями давних эпох (рис. 5.1.). Хотя методологические и теоретические подходы двух разделов различны, углубленное изучение биогеографии должно обращаться к ним обеим. Экологическая биогеография позволяет объяснить мозаику, ковер живого покрова в современных условиях, историческая биогеография пытается объяснить процесс, через который тот же ковер мог сформироваться.

Различие между экологической и исторической биогеографией, усилившееся в последние десятилетия, тем не менее, не является окончательным и не может быть таковым. Историческая биогеография часто корректирует свои гипотезы, используя данные палеоэкологии. Островная биогеография, как мы увидим на следующих страницах, даже будучи одним из теоретических построений современной биогеография, наиболее тесно связанных с экологией, также не может абстрагироваться от временного масштаба. В следующей главе обсуждаются связи "классической" или "эволюционной" исторической биогеографии, основанной на парадигме "центр происхождения-расселения", с экологическими концепциями биогеографии.



Рис. 5.1. Экология исследует явления, преимущественно близкие по времени и ограниченные в пространстве; явления дисперсии протекают, в основном, в более крупных пространственно-временных координатах; явления викаризма – только в масштабе геологического времени на огромных территориях.

5. 1. Сообщества, биомы, биосфера

Тот факт, что жирафы населяют Африку, а не Южную Америку, результат сложных геологических и эволюционных событий. Речь идет о типично биогеографической проблеме, решение которой может быть найдено

исключительно в историческом плане. То, что жирафы могут жить только в Африке, а не на равнинах Европы – это результат в основном экологических факторов. Чтобы объяснить такое явление, нужно рассмотреть физиологию животных, а также использовать теории межвидовых конкуренций, природных равновесий и оптимизации ресурсов, т.е. разделы экологического и эколого-физиологического направления.

В первом случае (при сопоставлении тропических фаун разных континентов) необходимо использовать биогеографическое понятие *биота*; во втором (при сравнении тропических и умеренных фаун) – экологическое понятие *биом*.

Биота[32] – совокупность различных таксонов, исторически сложившаяся в той или иной географической области. Например, между биотами тропических лесов Африки и Южной Америки существуют глубокие различия.

Под **биомом** понимается комплекс экосистем, занимающий один и тот же климатический пояс, в нем представлены сходные жизненные формы при близких значениях факторов среды; для него характерны определенные трофические сети и биогеохимические циклы. Примерами биомов являются тундра, средиземноморские кустарниковые заросли, дождевой тропический лес и др. (рис. 5.2).

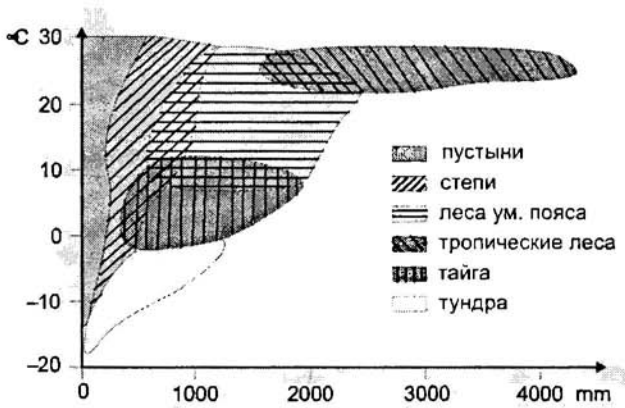


Рис. 5.2 Средняя годовая температура (в °С) и годовые осадки (в мм) определяют тип биома.

Экосистема – относительно автономная единица биосферы в силу наличия в ней продуцентов (растения), консументов (животные) и редуцентов (бактерии и грибы), которые находятся в тесных взаимоотношениях и в одном

[32] Под термином биота понимается совокупность видов, существующих в определенной географической области. Поэтому каждая область оказывается охарактеризованной некой биотой, (определенными видами, а не биологическими формами). Например, как в африканском, так и в южноамериканском лесу водятся мельчайшие птицы, которые питаются нектаром, но речь идет о разных видах (и даже семействах): нектарницах в Африке и колибри в Америке. Африканские и южноамериканские леса, даже будучи внешне похожими, в действительности, являются глубоко различными биотами (прим. авторов).

потоке энергии (лучистой и химической). Примерами экосистем являются озеро, лес и др. Каждая экосистема характеризуется определенным **сообществом** (совокупностью популяций разных видов). **Популяция** – совокупность особей одного вида, которые, занимая одно и то же пространство, могут свободно скрещиваться (панмиксия). Особь, популяция, сообщество, экосистема и биом – единицы существования живого разного иерархического уровня. Понятие **биосфера** включает совокупность всех живых существ и охватывает все уровни жизни.

Кратко опишем основные биомы дождевого тропического леса, саванн, средиземноморских кустарников, степей, умеренного леса, тайги и тундры. Иногда комплекс внутренних вод и также совокупность морей и океанов рассматриваются как биомы. В отличие от того, как это делается обычно, начнем описание с тропического леса, как с самого древнего наземного биома. Затем перейдем к описанию биомов, занимающих более высокие широты.

Влажный тропический лес

Дождевой тропический лес занимает около 10% суши, но здесь обитает более 60% известных видов организмов. Чуть более половины этого биома расположено в Южной и Центральной Америке. Леса юго-восточной Азии занимают четвертую часть их общей площади. В Африке находится пятая часть тропических лесов, а остальное в Австралийском регионе. Как правило, тропический лес образует обширный и сплошной растительный ковер, прерываемый только реками и озерами (рис. 5.3).

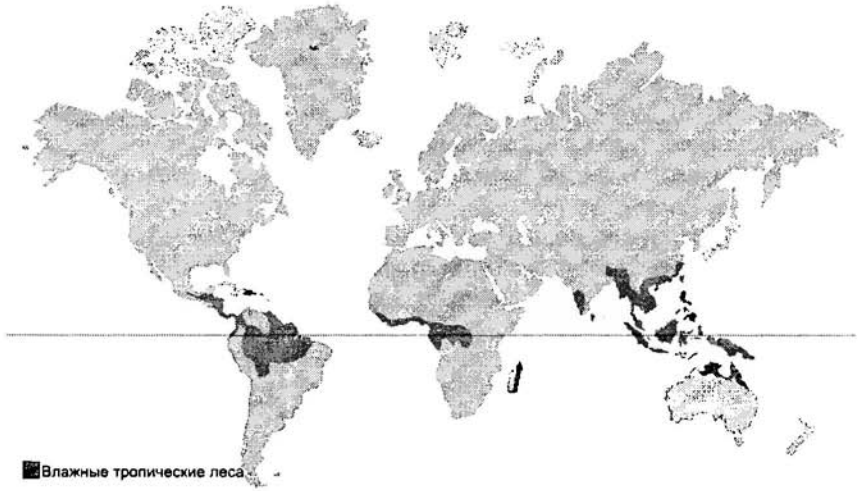


Рис. 5.3. Область распространения влажных тропических лесов

Равнинный тропический лес характеризуется замечательным постоянством температуры, колеблющейся от 25^0 до 30^0С в течение суток и всего года. Большие термические колебания наблюдаются только на значительной высоте, у вершин деревьев (до 40 м), где колебания температуры могут составить до 10^0 С и более в течение 24 часов. Известная нам сезонность отсутствует. Термический режим благоприятен для развития продуцентов (растений) и редуцентов (грибов и бактерий). Первичная продукция высокая, прежде всего из-за отсутствия холодного периода.

Биом тропического дождевого леса характеризуется также большим количеством осадков, по меньшей мере, 2000 мм в год (более чем в 2 раза больше средней европейской нормы). В отдельных регионах (например, в Камеруне) их количество достигает целого десятка метров в год. В некоторых областях дожди выпадают кратковременно, но почти ежедневно (дождевые и экваториальные леса). В юго-восточной Азии наблюдаются сезонные периоды относительной сухости (муссонные или тропические леса).

Вертикальная структура. Растительная стратификация настолько сложна, что во время прохождения света через все ярусы поглощается огромное количество лучистой энергии. Уровня почвы достигают лишь 1-2% света, поэтому нижние ярусы слишком темны для развития листвы, подлесок практически отсутствует, а виды травянистых растений очень малочисленны. Фауна нижних ярусов леса и лесной подстилки состоит в основном из роющих млекопитающих (грызуны и броненосцы), земляных обезьян, боа и питонов, лягушек, куриных, леопардов или ягуаров, улиток, муравьев, пауков и скорпионов.

Плодородный слой почвы ограничен 5 или 10 см, ниже находятся глина, песок или щебень. Быстрая минерализация органических веществ (мертвых листьев и веток) происходит из-за высокой влажности и температуры, поэтому плодородный слой сравнительно небольшой.

Почти все органическое вещество этого биома находится в растительном покрове. Вот почему сведение тропических лесов может иметь особенно тяжелые экологические последствия. Действительно, обнаженная почва быстро теряет то малое количество органических веществ и минеральных солей, которые содержит. Это происходит как при сельскохозяйственном использовании, так и под воздействием дождя. Спустя 2-3 года почва теряет свое плодородие. Плантации забрасываются, с трудом восстанавливается древесная растительность.

В нижних ярусах растительности (1-20 м над уровнем почвы) освещенность низкая (около 5% от первоначальной), влажность повышенная и отсутствует ветер. Поэтому, в отличие от умеренных лесов, здесь редки ветроопыляемые растения. Цветки, для того чтобы их опыляли насекомые, летучие мыши и птицы, хорошо заметны и ароматны. Во многих случаях их заметность усиливается тем, что они распускаются прямо на стволе, а не среди листьев. Это явление называется каулифлория, что означает "цветок на стволе". Примером может быть дерево какао, цветки которого, покрывающие ствол, превращаются в крупные плоды. Их далеко уносят и поедают обезьяны и грызуны. Животные потребляют сладкую и мясистую мякоть плодов, а семена (50 штук на каждый плод какао) оставляют, содействуя, таким образом, распространению растения.

Часто листья деревьев дождевого леса крупные и более или менее овальные. Как правило, на конце они загнуты вниз. Такая форма листа называется drip-tip или кончик каплесток (лист-капельница, прим. ред.), по которому быстро стекает дождевая вода. Такой лист высыхает после дождя за 20 минут, а со срезанным кончиком за 90 минут. Продолжительная увлажненность становится опасной для растений, т.к. способствует росту эпифиллов (мхов, водорослей или плесени), которые покрывают листья толстым слоем в тропических лесах.

Большая часть деревьев этого биома имеет высоту 30-40 м (12-ти этажное здание). Их стволы прямые как колонны, безлистные примерно до 20 м, часто глубоко прорезанные бороздами. Выше формируется большая

крона. Кроны соседних деревьев находятся в тесном контакте, формируя густой свод. Листва лесного свода подвержена воздействию света и ветра в не слишком влажном воздухе. Листья невелики и не имеют, как правило, кончиков каплестоков.

Хотя в тропическом лесу нет сезонности температур, деревья сбрасывают листья, следуя определенным ритмам: некоторые виды через каждые 6, другие – 13 месяцев, третьи – с иной периодичностью или нерегулярно. Цветки лесного полога часто раскрываются все одновременно, способствуя, таким образом, перекрестному опылению насекомыми. Поэтому и плоды созревают в большинстве своем одновременно, что способствует неполному потреблению семян животными, и большей вероятности их высевания. В лесном пологе и на высоких ветвях деревьев живут обезьяны и мелкие птицы, питающиеся нектаром (колибри в Америке, нектарницы в Африке), попугаи, древесные змеи, большие бабочки, белки-летяги и летучие мыши.

Превышать лесной полог изредка могут высокие деревья, высотой более 60 м. Из наиболее высоких видов для примера приведем *Dinizia excelsa* в Южной Америке, *Entandrophragma cylindricum* в Африке и *Koompassia excelsa* в Юго-Восточной Азии.

Наиболее высокие кроны посещаются бабочками, перепончатокрылыми, орлами, туканами или птицами-носорогами и другими видами птиц. Ввиду того, что в этом биоме годовые кольца стволов не соответствуют сезонам года или же мало различимы, трудно определить возраст деревьев. Некоторые подсчеты все же показывают, что возраст самых крупных экземпляров может превышать 1000 лет.

Самые высокие деревья часто в нижней части ствола обычно сильно расширены и имеют вид контрфорсов. Корневая система у большей части деревьев поверхностная. Поэтому часто во время бури громадные деревья падают на землю, увлекая за собой множество более мелких растений, лиан и кустарников. Образующееся при этом небольшое окно захватывают быстро прорастающие растения - гелиофиты и животные, которые предпочитают открытые участки. Окна подобного типа в большом количестве пронизывают тропический лес, хотя и "закрываются" через несколько лет в результате вторичной экологической сукцессией. Эти и другие явления способствуют большому разнообразию и мозаичности тропического леса. Он состоит из огромного количества различных биоценозов: неизмененные веками соседствуют с участками с молодой порослью характерных видов и участками, которые ещё только должны вновь заселиться. Среда динамична и постоянно развивается.

В 1876 г. А.Р. Уоллес написал по поводу деревьев тропического леса: "Если путешественник, заметив определенный вид, ищет другой его экземпляр, он напрасно оглядывается вокруг себя. Он увидит, что окружен деревьями любой формы, цвета и размера, но с большим трудом найдет дерево, идентичное тому, что уже видел". Действительно, только на 1 гектаре африканского леса может быть около100 видов деревьев, а в юго-восточной Азии их немногим меньше 400. Но и это правило не без исключений: были выявлены тропические леса с очень низким разнообразием видов. Дело в том, что рассматриваемый биом сохраняет самое высокое биоразнообразие на планете, включая некоторые очень древние таксоны, такие, например, как саговниковые (семейства *Cycadaceae*), растения известные из триаса, и примитивные беспозвоночные типа *Onychophora*, близкие членистоногим.

Некоторые авторы связывают высокое биоразнообразие тропического леса и наличие большого количества древесных форм с давностью развития этого биома. В том, что речь идет о древнем биоме, нет никаких сомнений, но нельзя забывать, что во время оледенений он претерпевал фазы относительной сухости и сильное территориальное дробление со стороны наступающей саванны. Однако и эти события внесли вклад в повышение биоразнообразия леса.

Биомасса этого биома грандиозна. Она считается равной в среднем почти 500 тоннам на 1 га леса (максимально - 800 тонн на 1 га). Ежегодно производится около 20 тонн первичной органической массы на 1 га леса, состоящей на 3/4 из листьев. Животная биомасса напротив невелика: она формируется немногими видами животных, чье присутствие весьма заметно - это муравьи, термиты, комары и лягушки. В таблице 5.1 приведены биомассы разных групп животных в Центральной Амазонии.

Таблица 5.1. Биомасса различных групп животных в Центральной Амазонии

Таксоны и группы животных	Биомасса (кг/га)
Насекомые	95,0
Почвенные животные	84,0
Олигохеты	10,5
Млекопитающие	4,2
Амфибии	3,5
Птицы	3,4
Паукообразные	3,3
Рептилии	2,4
Моллюски	0,1
ВСЕГО	~ 200

В тропических лесах крупные млекопитающие относительно малочисленны. В отличие от животных прерий они не объединяются в стаи и не охотятся группами, а живут поодиночке или парами. Поле зрения в лесу очень ограниченно, поэтому многие виды животных полагаются в большей степени на обоняние и слух, чем на зрение (особенно насекомые, лягушки, птицы, примитивные обезьяны и обезьяны).

В горных областях, характеризующихся постоянной температурой воздуха в 14-20^{0}С, тропические и дождевые леса трансформируются постепенно в туманные (облачные) леса. Влажность очень высокая, и деревья, стволы которых покрыты мхом, часто окружены туманом. Характерны древовидные папоротники.

Другими типами биотопов тропических областей являются листопадные леса, которые теряют листву во время сухого сезона, и колючие заросли аридных зон (Юкатан, Сомали и др.).

Саванны

Саванны – это тип прерий, с отдельными деревьями, их группами и

кустарниками[33]. Они отделяют тропические леса от аридных пустынных областей. Саванна покрывает более 10% суши, занимая большую часть Бразилии, Африки (к северу и к югу от экватора) и Австралии (рис. 5.4).

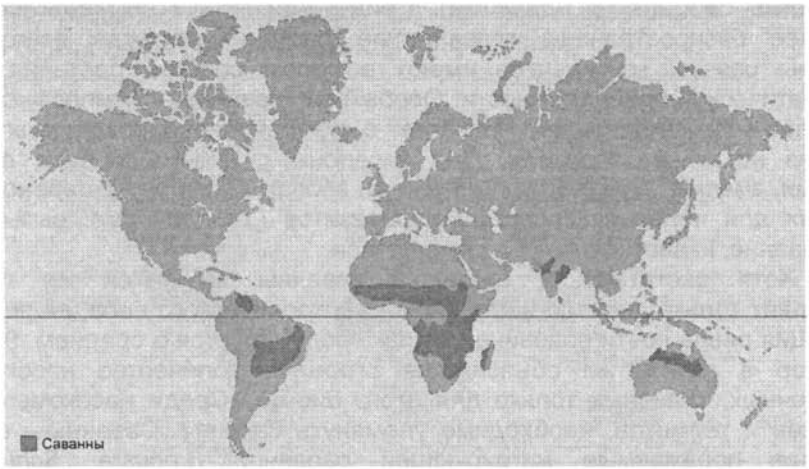


Рис. 5.4. Область распространения саванн

Термин саванна происходит от местного карибского слова и относится к травянистым ландшафтам выровненных и всхолмленных равнин. Высота травянистых растений может быть выше человеческого роста. В соответствии с географическим положением осадки в саваннах могут превышать 1200 мм в год (влажные саванны) или ограничиваться 500-1100 мм в год (колючие саванны). В некоторых случаях осадков может быть достаточно для произрастания леса. На возможность развития лесов оказывает воздействие уничтожение деревьев человеком или чрезмерный выпас крупных травоядных.

В Южной Америке распространены саванны (варзеа и льянос), которые затапливаются 1 или 2 раза в год. В этих условиях травы могут достигать высоты 3 м. Периодически они превращается в необъятные болота, за исключением некоторых небольших повышений, разбросанных там и сям. Иногда такие повышения соответствуют древним скоплениям термитников: на них могут развиваться маленькие лесные "островки". В саваннах с засушливым климатом термитники, достигающие 4 и более метров, являются характерной чертой ландшафта. Их плотность варьирует в разных областях и в зависимости от видов термитов: например, в Австралии некоторые термиты (*Captotumes*) строят 1 или 2 термитника на гектар, другие (*Drepanotumes*) - более 350 на гектар.

Плодородный поверхностный слой почвы может быть ограничен несколькими сантиметрами и в силу этого не подходит для обычной сельскохозяйственной деятельности. Многие растения саванн накапливают

[33] Согласно принятой в отечественной биогеографии классификации, саванны – это тип (или группа типов) травянистой растительности тропического пояса Аналогия с прериями представляется не вполне корректной, т.к. в областях распространения саванн отсутствует перерыв в вегетации, вызванный отрицательными зимники температурами, с чем связаны важные экологические иструктурно-функциональные особенности (прим. ред.)

влагу утолщениях корней или в толстых и мясистых стеблях (*Cactaceae, Euphorbiaceae, Liliaceae, Leguminosae*). Наиболее распространенные деревья – акации с типичной зонтиковидной кроной и другие бобовые. Особенно грандиозны баобабы (р. *Adansonia*): 1 вид в Африке и 7 на Мадагаскаре. Но наиболее распространены травянистые растения, прежде всего злаки. Саванны разных континентов имеют в своем составе растения разной систематической принадлежности. Особый тип саванны – кампос – серрадос на северо-востоке Бразилии. Речь идет о сухих и труднопроходимых (как это ясно из названия) зарослях. Они заселены главным образом птицами, псовыми, змеями, игуанами и гигантскими клопами (*Triatoma*), переносчиками опасных для человека простейших паразитов (*Tripanosoma*), вызывающих заболевание, известное как болезнь Чагаса.

Хотя растительная биомасса саванны на такой же площади составляет только десятую часть биомассы тропического леса, её первичная продукция равна почти половине, так как продуцируется в среднем 9 тонн на 1 гектар в год. Этим объясняется огромное количество насекомых и позвоночных, типичных только для этого биома. Среди насекомых, кроме муравьев и термитов, необходимо упомянуть саранчу. Саванны – области, наиболее поражаемые мигрирующей саранчой (*Locusta, Schistocerca, Calliptamus, Dociostaurus, Melanoplus*). Мигрирующая или стайная саранча появляется в результате быстрого размножения, совпадающего с благоприятными климатическими факторами.

Часто сухой сезон ставит в трудное положение крупных травоядных (гну, зебр, антилоп, буйволов, жираф, носорогов и слонов в Африке; оленей, слонов и гауров в Индии), некоторые из которых совершают миграции в сотни километров, чтобы достичь более влажных территорий. Иногда формируются смешанные стада, включающие 2 или более видов. Общей особенностью многих травоядных саванны является раннее развитие молодняка, например, гну в состоянии встать на ноги и передвигаться уже через несколько минут после рождения. Это отвечает требованию не оставаться позади стада, так как только групповая жизнь обеспечивает эффективную защиту от хищников. Плотоядные животные также, как правило, живут группами. Львы, гиены, шакалы и гиеновые собаки, в частности, практикуют групповую охоту, где каждый имеет собственную стратегию. Другие позвоночные этого биома – бегающие птицы (н/о Ratitae) (страус, нанду) и другие крупные наземные птицы (дрофа, марабу). Ни в одном другом биоме нет подобного богатства крупных животных, и поэтому во многих африканских странах значительная часть саванн охраняется в национальных парках.

Пустыни

Этим термином обозначаются биомы со скудной растительностью или с полным ее отсутствием из-за очень небольшой (не более 250 мм) годовой нормы осадков. Многие пустынные регионы жаркие, в них регистрируются наиболее высокие (выше 50^0 С) температуры воздуха, но есть пустыни с низкими (ниже 0^0 С) температурами (Аризона, Чили, Гоби). Наиболее сухие регионы планеты простираются обширными поясами вблизи 20^0 параллели южной и северной широт (рис. 5.5). 15% площади Земли относят к полуаридным, 15% – аридным и 4% – крайне аридным территориям. Таким образом, треть поверхности планеты – пустынного типа. Пустыни существуют благодаря теплым и сухим ветрам из высоких широт к экватору или горным

цепям, служащим барьером для влажного воздуха океана[34]. Для большей части пустынных областей характерны каменистые или скалистые субстраты, но представлены также и песчаные отложения. Главные типы пустынь таковы: (1) каменистая (hamada); (2) каменисто-щебнистая (serir); (3) песчаная (erg); (4) глинистая (taquir); (5) солончаковая.

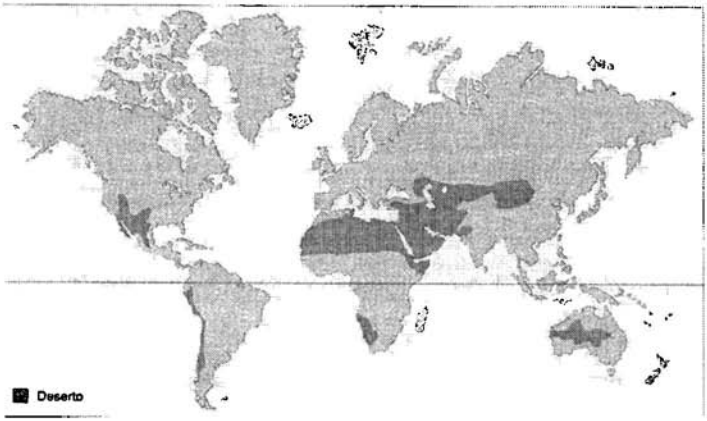


Рис. 5.5. Область распространения пустынь

Дожди, когда они выпадают, ударяют часто с большой силой, эродируя почву и собираясь во временные потоки (нади или вади, по-арабски). В этих случаях, прежде всего в каменистых пустынях, семена и "спящие" почки оживают (*растения эфемеры и эфемероиды*), и пустыня расцветает на короткое время. Противоположной стратегии следуют многолетние растения с замедленным ростом, например, вельвичия удивительная из пустыни Намиб, голосеменное растение, живущее многие сотни лет. Вельвичия потребляет влагу в основном из морских туманов, которые обычны в приокеанических пустынях. Многие растения из разных семейств (*Cactaceae, Euphorbiaceae, Leguminosae*), приобрели путем экологической конвергенции внешние признаки суккулентов (растений с мясистыми и сочными частями), которые делают их очень схожими. Их стебли служат резервуарами для воды и лишены нормальных листьев, которые бы только способствовали потере влаги при транспирации. Листья этих растений превратились в иголки, которые хотя бы частично противостоят травоядным животным. Другие растения этого биома имеют колючие ветви и жесткие листья (склерофиты), покрытые восковым налетом, что снижает транспирацию. Для многих растений характерны сильно развитые корневые системы, проникающие вглубь почвы на многие метры в поисках воды (например, финиковая пальма). Это растения фреатофиты[35], их часто высаживают в оазисах, зеленых искусственных насаждениях.

---

[34] Следует отметить, что авторы не упоминают здесь внутриконтинентальные (Центральная Азия, Австралия) и прибрежные (приморские) пустыни, где формирование аридных типов климата происходит иначе (прим. ред.)

[35] Фреатофиты – растения насосы, достигающие корнями горизонта грунтовых вод или каймы их капиллярного поднятия. К фреатофитам относятся многолетние травянистые растения, кустарники и некоторые деревья. Они характерны для русел временных водотоков, древних речных долин, межбарханных понижений, окраин песчаных массивов (прим. ред.).

Биоразнообразие аридных зон очень невелико; на площади в 150 000 км^2 (половина Италии) насчитывается от 20 до 400 видов растений.

Животные пустыни часто окрашены в светлые тона, сходные с цветом почвы. Многие виды питаются семенами, калорийной пищей, и из них же извлекают всю необходимую им воду. Как правило, размножение начинается после периода дождей. Грызуны и млекопитающие большую часть времени скрываются в норах, вырытых в земле, и выходят на поверхность только ночью, когда спадает жара. Некоторые животные, такие как пустынные мыши и дромадер, могут поддерживать свою температуру на уровне 37-41^0 С, не расходуя при этом воду и энергию на охлаждение организма. Другие млекопитающие в подобных случаях теряют воду и энергию, стремясь сохранить постоянной температуру тела (ниже 37^0 С). Одним их способов преодоления высоких температур воздуха является выделение вместо жидкой мочи кристаллизованной мочевой кислоты. Такой способностью обладают рептилии (змеи и ящерицы), птицы, насекомые и скорпионы. Такая способность экономить воду позволяет им сохранять активность даже днем. К типично пустынной фауне относятся агамы (в Старом Свете), игуаны (в Америке), сцинки, гадюки, карликовые песчанки (*Gerbillus* – мелкие азиатские и североафриканские грызуны), и чернотелки (сем. *Tenebrionidae* – жесткокрылые, покрытые крепкой темной кутикулой и не способные к полету).

В прибрежных пустынях, формирующихся под влиянием холодных океанических течений (Чили, Перу, Намибия), устанавливаются своеобразные пищевые цепи: на морских берегах живут сотни тысяч птиц (бакланы, пеликаны, олуши, крачки), которые питаются сардинами и другой рыбой. В результате на побережьях скапливается огромное количество помета. Ввиду отсутствия дождя слои этих наносов, богатых фосфором и минеральными солями, могут достигать мощности десятков метров. Подсчитано, что в мире формируется около 200 000 тонн помета в год.

Археологические находки, наскальная живопись и исторические свидетельства доказывают, что многие регионы, сейчас пустынные (например, Сахара), ранее характеризовались богатой флорой и фауной. Наступление пустыни объясняется изменением климата и часто чрезмерной эксплуатацией окружающей среды человеком, в том числе, выпас домашнего скота в течение веков.

Степи

Степи простираются от Венгрии (пушта) до Южной России и Монголии (степи), в западных штатах США (прерии), Аргентине (пампа), Австралии и Южной Африке (вельды[36]). Кроме того, существуют субтропические степи (в центральной Испании, Турции, Непале, Техасе, Южной Африке и др.), возникшие вероятно, в результате истребления лесов человеком (рис. 5.6).

[36] Отнесение биомов вельда к степям представляется не совсем правомочным. Степи – это травянистые биомы умеренных широт, с зимним перерывом или существенным замедлением вегетации. Для вельда характерны преимущественно мезотермные растения, в отличие от степей, где абсолютно преобладают микротермы (прим. ред.)



Рис. 5.6. Область распространения степей

Отсутствие деревьев является следствием малого количества дождей или выпаса травоядных и пожаров. Травоядными, которые тысячелетия поддерживали этот биом (не давая развиваться лесной растительности), были бизоны в Северной Америке (численность некоторых достигала 100 миллионов голов), гуанако в Южной Америке, лошади и сайгаки в Евразии и кенгуру в Австралии. Типичные для степей почвы – черноземы или близкие типы почв, плодородные и богатые гумусом.

Основу травостоя составляют главным образом злаки, а также бобовые и сложноцветные. Во влажных степях распространены многолетние травы (ковыль); в степях менее влажных возрастает участие однолетних трав, терофитов. Если же влаги достаточно, злаки могут превысить 2 м в высоту. Иногда для степи характерны низкорослые кустарники. В областях с меньшим количеством осадков травяной покров низкорослый, и в нем могут спрятаться только самые мелкие животные. Млекопитающие имеют две жизненные стратегии. Мелкие животные роют подземные убежища, как евроазиатские тонкопалые суслики (*Spermophilopsis*), луговые собачки (*Cynomys*) американской прерии и ряд видов грызунов. Крупные млекопитающие (бизоны, лошади, антилопы, ламы, шакалы, койоты) хорошо приспособлены к бегу на большие расстояния и имеют хорошо развитые зрение и нюх. В степях много видов птиц, среди которых особое место занимают хищники. Здесь же водятся наземные и хорошо бегающие птицы (дрофа, нанду Дарвина). Ряд видов имеют укрытия в земле. Оперение в основном бурого защитного цвета. В степях много змей (например, гремучая змея). В траве кишат многочисленные насекомые, прежде всего прямокрылые. Многие бабочки и жесткокрылые важны как опылители растений цветков, которые распускаются все разом во время благоприятного сезона, оживляя пейзаж.

В степных областях с холодным климатом животные объединяются часто в стаи и стада для миграции в регионы с более мягким климатом. В открытых ландшафтах, практически лишенных укрытий, групповая жизнь позволяет травоядным животным защищаться от хищников (волков, койотов). В областях с более теплым климатом летняя жара и сухость заставляют ряд животных впадать в летнюю спячку, спасаясь от неблагоприятных условий.

Биом степей благоприятен по целому ряду условий для жизнедеятельности человека: именно здесь сформировались области

пастбищного животноводства и земледелия. Поэтому же здесь большие площади преобразованы в селитебные земли.

Средиземноморские леса и кустарники

Данный биом представлен в регионах Средиземноморского бассейна, Южной Африки, Южной Австралии, центральных районах Чили, на западе Мексики, Калифорнии (где принято название *чапараль*) (рис. 5.7). Этот биом характеризуется теплым летом и мягкой дождливой зимой, поэтому растения страдают от дефицита влаги летом и от ее избытка зимой. В таких условиях произрастают вечнозеленые лиственные и хвойные деревья, которые в Средиземноморье представлены падубом, земляничным деревом, маслиной, лавром, рожковым деревом, разными видами сосен, можжевельником и др[37]. Разнообразны кустарники, в Италии: это фисташка, мирт и розмарин. Жесткие и кожистые листья большинства растений этого биома определили появление термина – склерофилл (skleros=жесткий, phyllon=лист), а биома – склерофильные леса и кустарники.

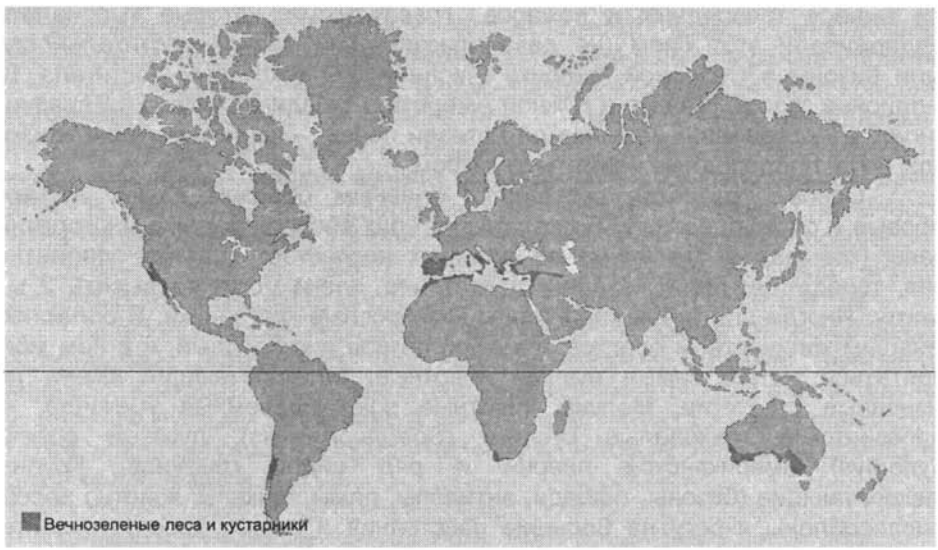


Рис. 5.7. Область распространения жестколистных лесов и кустарников

Средиземноморские сухие и смолистые леса и заросли кустарников легко загораются при грозах. В результате частых пожаров происходит возвращение к начальным стадиям развития растительности, таким образом весь растительный покров постоянно обновляется. В настоящее время количество пожаров сильно возросло за счет деятельности человека и превысило возможности естественного восстановления сообществ, что приводит к общей деградации растительности.

По свидетельству античных авторов, Средиземноморье когда-то было покрыто лесами и богато дичью. Одна из основных причин деградации

[37] Яркие представители дендрофлоры этого региона – вечнозеленые жестколистные виды дуба (дуб каменный, дуб кермесовый, дуб пробковый), часто представленные кустарниковыми формами.

растительности – разведение коз, поедающих почки и проростки и таким образом ограничивающих рост растений. Влияние оказывают также пожары, обезлесивание, а также эрозия почвы и, возможно, изменение климата. В Средиземноморье произрастают высокие кустарники с лесным пологом из деревьев, дающим тень и влагу подлеску, и заросли из низких сухих и труднопроходимых кустарников, цепляющихся за сухую и твердую почву. Низкие заросли, богатые травянистыми растениями, называются *гарига*. Средиземноморские леса и кустарники потенциально богаты фауной, хотя сегодня скорее бедны. Здесь можно встретить косулю, кабана, лань, белку, лису, волка, барсука, разных грызунов, черепах, ящериц и множество видов птиц. Фауна почв (среди которой пауки, улитки, насекомые, дождевые черви) переживает два ежегодных неблагоприятных периода – зимние холода и летнюю сушь. В эти периоды почвенные животные впадают в спячку – соответственно летнюю и зимнюю. С началом лета мелкие насекомые и другая почвенная микрофауна мигрируют на многие сантиметры вглубь, где находят подходящие условия для выживания в ожидании осенних дождей. Другие животные, избегая дневной жары, активны ночью.

Листопадные леса

Умеренные лиственные или листопадные леса – это биом большей части Европы, Китая и США. Они занимает почти 5% суши (рис. 5.8). Явление сезонного листопада характерно для регионов с ясно выраженными сезонными климатическими колебаниями: теплое влажное лето, холодная зима.

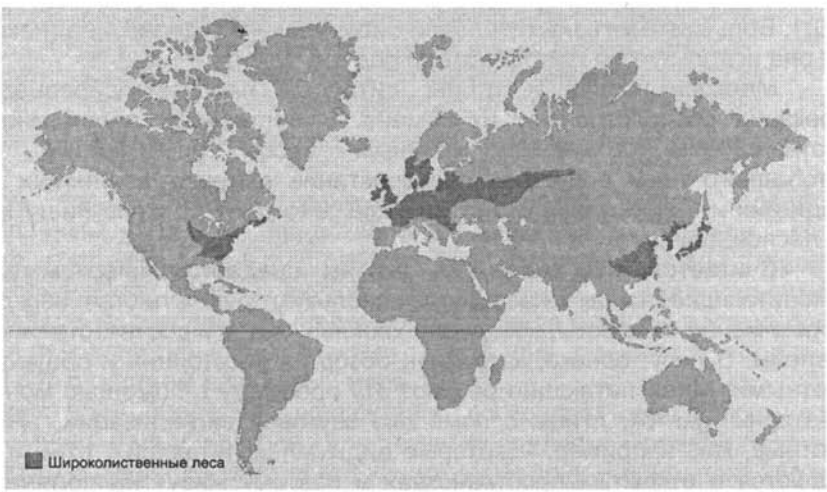


Рис. 5.8. Область распространения умеренных листопадных лиственных лесов

Основные древесные породы этого биома относятся к родам дуб, вяз, бук, береза, каштан, тополь, клён, а в Америке еще и тюльпанное дерево. В совокупности они формируют значительную биомассу (200-300 т/га). Ежегодная продукция, состоящая в основном из листьев, – свыше 10 т/га в год. Результаты сравнительного анализа растительной биомассы в европейской дубраве приведены в таблице 5.2.

Таблица 5.2. Биомасса растений (%)

Части растений	Биомасса
стволы	57
ветви	18
корни	18
кусты	6
листья	1
травы	0,2

Листовой индекс (отношение площади листьев к соответствующей им площади почвы) равен 3,9 для деревьев и 1,8 для кустов (в сумме 5,7). Для европейских лесов дана оценка и биомассы животных (табл. 5.3).

Таблица 5.3. Биомасса животных (кг/га)

Группы животных	Биомасса
млекопитающие	7,4
рептилии	1,7
птицы	1,3
беспозвоночные	10-100

Около 90% беспозвоночных составляют дождевые черви и/или личинки двукрылых.

Соотношение между растительной и животной биомассой составляет 1000:1. Большая часть растительной биомассы – это древесина (некромасса), но и она используется фитофагами и редуцентами.

Млекопитающие и птицы питаются плодами деревьев и при дефекации распространяют их семена. В лиственных лесах много видов животных. По сравнению хвойным лесом осветленный подлесок листопадного леса допускает произрастание в нем травянистых растений (среди них и папоротники) и кустарников. Это дает богатую пищу и укрытие для лесной фауны.

Считается, что около 5% листвы съедается животными. Многие млекопитающие, птицы и насекомые используют дупла лиственных деревьев, которые менее смолисты, чем дупла хвойных видов и соответственно больше населены. В лесу, однако, затруднен обзор на расстоянии и общение между животными. Млекопитающие решают эту проблему с помощью мочевых или секреторных меток, птицы с помощью звуковой сигнализации. Некоторые животные, как, например, некоторые виды млекопитающих, птиц и бабочек, нуждаются в открытых пространствах и поэтому живут на полянах или на опушках.

Упавшие листья быстро перерабатываются в перегной и используются как пища и укрытие многочисленными мелкими животными – моллюсками, многоножками, пауками и жесткокрылыми. Кроме того, почву населяет множество дождевых червей, которые перемешивают её, обеспечивая аэрацию. Из позвоночных животных в листопадных лесах обитают волк, рысь, дикий кот, медведь, лисица, кабан, ласка, каменная куница, барсук, косуля, лань, крот, мыши, землеройки, нутрия, бобр, белка, кролик, заяц, а так же многие птицы, среди которых канюки, дятлы и сойки. Кроме того, имеются и рептилии: ужи, ящерицы и др. Зимой ряд животных

впадает в спячку или снижает активность.

К настоящему времени площадь листопадных лесов во много раз сократилась по сравнению с той, что была несколько веков назад.

Тайга

Между листопадными лесами и тундрой простираются на обширных пространствах хвойные леса или тайга, которая протягивается от Северной Европы к Сибири и Канаде (рис. 5.9). Этот биом, охватывающий север земного шара, составляет самую большую непрерывную область леса на планете. Её средняя ширина равна 1500 км и занимает 18% суши. Климат тайги характеризуется холодной зимой (до -30^0 С) и прохладным летом. Биомасса и первичная продукция ниже трети соответствующих значений в лиственных лесах. Тайга сейчас обладает величайшим в мире запасом древесины.

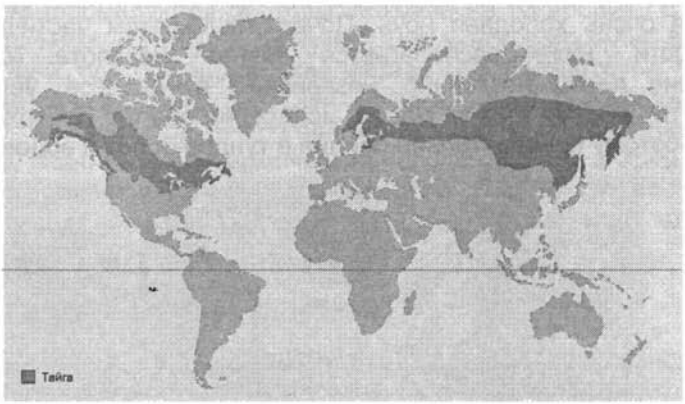


Рис. 5.9. Область распространения хвойных лесов (тайги)

Биом характеризуется незначительным разнообразием древесных пород, главным образом представлены виды пихты и ели, сосны, лиственницы, а также в меньшей степени березы, ольхи и осины[38]. Хвойные деревья сохраняют семена внутри крепких шишек и, за исключением лиственницы, вечнозелёные. В понижениях рельефа развиты лесные болота с осоками и гидрофильными злаками. Часто они сменяются торфяными болотами с господством сфагновых мхов.

Иголки елей предельно эффективно поглощают свет. В результате почва затемнена и мало пригодна для развития подлеска. Травы и кустарники также не растут здесь из-за высокой кислотности почв и обильного хвойного опада. В менее затененных местах произрастают кустарники и кустарнички с сочными плодами: смородина, малина, черника. Все это предопределяет скромность фауны лесной подстилки. Почвенная микрофауна включает главным образом клещей и насекомых.

Из таежных позвоночных упомянем лося, северного оленя, благородного оленя, лису, рысь, медведя, норку, белку и много видов птиц, среди которых дятлы, совы и клесты. Последние имеют характерный скрещенный клюв, приспособленный для извлечения из шишек

[38] В Северной Америке велика роль видов тцуги, или хемлока (прим. ред.).

высокоэнергетических семян. Плодоношение хвойных не ежегодно и может отсутствовать несколько лет. В такие годы соответственно снижается и численность их потребителей (например, белки). Кроме того, в тайге обычны муравьи, древесные осы, почвенные круглые черви нематоды и др. Наиболее опасны для деревьев личинки бабочек непарного шелкопряда[39]. Улитки редки или отсутствуют.

Тундра

Слово тундра происходит от лапландского названия "голая земля". Им обозначают области севера Европы, Сибири, Северной Америки и крайнего юга Южной Америки[40] (рис. 5.10). Этот биом в целом занимает 5% суши. В течение лета солнце всегда находится над горизонтом, ночи нет. Однако низкое положение солнца и лучи, падающие под небольшим углом к горизонту, мало прогревают землю. Зимой, напротив, солнце всегда ниже горизонта, в результате чего для тундры характерна продолжительная полярная очень холодная ночь. Почва лишь летом частично оттаивает у поверхности, ниже располагается вечная мерзлота (*permafrost*). Ее оттаивание летом постоянно, независимо от осадков, увлажняет почву. Влажность высокая и из-за малого испарения влаги с поверхности холодной почвы. Поэтому неудивительно обилие в тундре болот и водоемов.

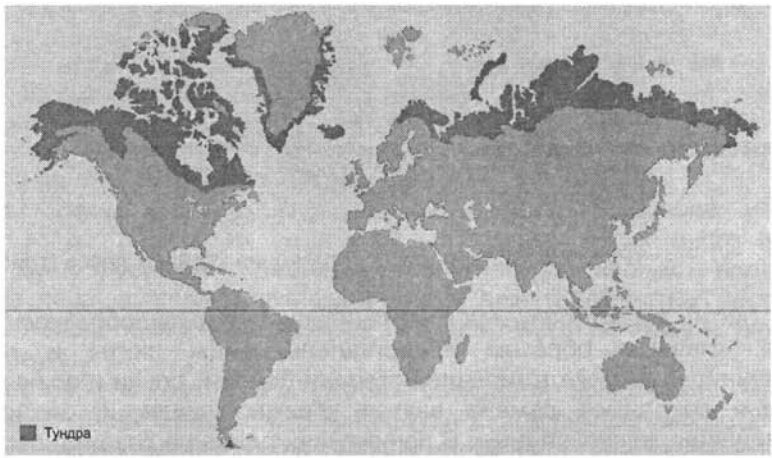


Рис. 5.10. Область распространения тундры

Смещение влажных слоев почвы – соллифлюкция – характерное явление для тундры, не дающее закрепиться растительности. Некоторым растениям, однако, удается летом расти над мерзлотой: это травы, мхи, лишайники и карликовые ивы, березы, вересковые. Для заболачиваемых участков характерны торфяники со сфагнумом, заросли злаков и осок. Цветки на коротких цветоножках оживляют тундровый пейзаж. Деревья отсутствуют. В любом случае растительность и растительная биомасса скудны: в среднем 6 т/га. Темпы роста из-за холода крайне низки. Например, лишайник олений

[39] Его периодическое массовое размножение вызывает иногда дефолиацию деревьев тайги на огромных площадях (прим. ред.)

[40] Согласно современным представлениям, тундра – биом северного полушария, не имеющий аналогов в южном (прим. ред.)

мох (*Cladonia rangiferina*) вырастает на 1-5мм за год. Это значит, что пастбище, где выпасались северные олени, становится вновь пригодным для выпаса только через десять лет. Поэтому для одного оленя в Лапландии необходимо целых 8 км^2 пастбища.

Несмотря на холод, этот биом фаунистически богат и разнообразен. Здесь есть и крупные виды – овцебык. Некоторые животные живут здесь только в теплый период (северный олень, карибу, полярная сова и другие птицы), остальные – постоянно (заяц беляк, песец, лемминги и другие грызуны). Для прибрежных тундр типичны поморник и полярная крачка. Из насекомых изобилуют комары, мошки и клещи, которые обитают во влажной и холодной почве. Биомасса животных по сравнению с биомассой растений высока, но это связано с тем, что ряд видов (белый медведь, чайки и прочие виды – ихтиофаги), живя в тундре, зависят прямо или косвенно от ресурсов моря.

В горах умеренных широт, выше 1800-2000 м над уровнем моря, из-за низких температур формируются биотопы, похожие на тундровые. В Альпах это *альпийская тундра,* в Андах – *парамо*[41]. В высокогорьях Альп есть ряд общих с настоящей тундрой видов (карликовая ива, куропаточья трава – *Dryas*, некоторые травянистые растения и насекомые). Существует ряд важных различий: в альпийской тундре больше освещенность, сильнее ветер, обильнее осадки, значительнее термические колебания, чем в арктической. Кроме того, здесь смена дня и ночи происходит в течение 24 часов, и нет вечной мерзлоты. Для альпийской тундры характерны такие виды как сурок, серна, белая куропатка и зяблик.

5.2. Экологическое разнообразие

Для обозначения *экологического* или *биотического* разнообразия сейчас используют термин *биоразнообразие*, которое является ключевым понятием в изучении природных сред в экологическом или биогеографическом аспекте. Часто биоразнообразие сводят к числу видов в определенной среде. Такого взгляда будем придерживаться и мы. Но, более строго, биоразнообразие *не* соответствует числу видов (или соответствует ему лишь в первом приближении). Среда, имеющая большое число обитателей, с доминантом, составляющим 95% численности – однообразна. *Среда имеет высокое разнообразие в том случае, когда в ней много видов, имеющих сходное обилие.*

После второй мировой войны экологи и математики предложили много формул для измерения средового разнообразия. Приведем только индекс Симпсона (1949):

$$1 - N_i (N_i - 1) \ / \ N (N - 1)$$

и индекс Шеннона и Вайнера (1949):

$$H' = - \Sigma (N_i / N) \log (N_i / N)$$

где N – общее число особей, а N_i – число особей i-того вида. Индекс H', называемый индексом Шеннона, наиболее известный из индексов разнообразия. Он отражает объем информации о видах в конкретной среде и на конкретной территории. Каждый вид действительно представляет

[41] Здесь авторы ставят знак равенства между горными тундрами и другими высокогорными биомами (альпийскими лугами, парамосом, пуной и др.). Это устаревшая точка зрения (см. Г. Вальтер, 1968) (прим. ред.)

информацию для описания системы, составной частью которой он является.

Из кибернетики известно, что информация связана с энтропией (беспорядочностью) системы. Отсюда другое написание индекса Шеннона:

$$H' = - \Sigma\, p_i \log_2 p_i$$

При

$$\Sigma\, p_i = 1,$$

он напоминает формулу Больцмана

$$B = k \log p,$$

где p – число возможных состояний i компонентов системы, которое измеряет статистическую энтропию, поделенную на число элементов N. Если сообщество образовано только двумя многочисленными видами, то неустойчивость каждого из них составит 50% (т.е. $p_i = 0{,}50$) и решается одним битом информации (H' = 1). При 4-х равно распространенных видах индекс разнообразия соответственно двух битовый. В случае численного равенства всех видов, индекс разнообразия равен логарифму числа видов:

$$H'max = \log_2 S$$

Это формула для максимально разнообразного сообщества с числом видов S. Отношение между реально измеренным разнообразием и теоретически максимально допустимым, определяемым числом видов – H' / H' max – иной средовой индекс, который подразумевает разнообразие не по числу видов, а по сбалансированности их отношений. Он носит название равнораспределение *(evenness)*.

Если сообщество состоит из 20 особей (лесные деревья, луговые или другие бабочки) и из 20 видов, то индекс Шеннона, подсчитанный с помощью логарифма с основанием 2, с учетом бинарной системы в информатике, получится равным 4,32 (что максимально для 20 видов и равнораспределение = 1). Если же есть 20 особей трех видов, представленных 18+1+1 особями, тогда H' снизится до 0,57, а равномерность распределения – до 0,13. В предельном моновидовом (например, лес с деревьями одного только вида) сообществе разнообразие равно 0.

Считается, что разнообразие подсчитывается для однородного сообщества организмов. Действительно, они могут конкурировать только при сходных размерах или биологических признаках, лишь в этом случае разнообразие приобретает экологический смысл. Оценка глобального разнообразия во всех различных условиях природной среды крайне затруднительна, однако отражается, по мнению многих авторов, в разнообразии тех или иных групп организмов (таксоценозов)[42].

Индексы разнообразия таксономических групп (бабочки, птицы, двудольные, грибы) снижается от экватора к высоким широтам (исключение составляют пауки и мухи). Снижение значения индексов происходит под воздействием физических факторов (холод, засуха и др.), химического стресса (загрязнения). Экологические исследования характера воздействия среды часто проводятся на примере всего 1-2 таксонов.

С биогеографической точки зрения представляет интерес выяснение причин, почему некоторые области, например, тропики, при высоком биоразнообразии имеют разные их показатели. Для объяснения этих различий предложен ряд гипотез.

- *Время*. Разнообразие повышается с течением времени. Пример – высокое

[42] Последний термин не является широко распространенным, обычно говорят о разнообразии таксономических или систематических групп (прим. ред.)

разнообразие древнейшего озера Байкал.

- *Пространственная неоднородность*. По этой гипотезе разнообразие зависит от разнообразия форм рельефа (макрошкала), высоты растительности и слоев почвы (микрошкала). Разнообразие этих факторов больше в тропиках.
- *Конкуренция*. В околополярных зонах конкуренция в меньшей степени, чем физические факторы, ограничивает разнообразие организмов, в то время как видовое богатство тропиков формируется в основном через биологическую конкуренцию.
- *Хищничество*. В тропиках много хищников и паразитов, что способствует увеличению разнообразия жертв. Среди них возрастает специализация и тенденция к миграционному образу жизни.
- *Климатическая стабильность*. Экологические ниши в тропиках узки за счет постоянства условий среды в течение всего года. Это дает возможность сосуществовать множеству видов.
- *Продукция*. При прочих равных условиях разнообразие выше там, где выше продуктивность (биомасса и продуктивность).
- *Гипотеза умеренного беспокойства*. При условии стабильности среды биоразнообразие может быть низким из-за доминирования немногих видов, часто имеющих крупные размеры. В то же время при чрезвычайном разнообразии условий среды, близких к стрессовым, биоразнообразие снижается. В промежуточных же случаях рассматриваются все условия, которые могут быть благоприятными для того или иного вида в определенный промежуток времени. Это фон жизни вида, предоставляемый средой, поэтому никогда амплитуда колебаний условий среды не вызывает элиминации какой-либо систематической группы.
- *Гипотеза постепенного изменения*. Суточные изменения условий среды слишком быстры, чтобы быть полностью благоприятны для того или иного вида. Поэтому многие виды (несмотря на предпочтение ими высоких или низких температур) существуют в широких пределах условий среды данной области. При этом они не имеют преимуществ перед другими видами за счет приспособленности к местным условиям. Таким образом, поддерживается разнообразие.
- *Гипотеза сходства благоприятных возможностей*. Данное представление, в отличие от широко принятых, считает возможности всех видов к захвату территории и к конкурентной борьбе примерно равными. Таким образом, биоразнообразие зависит от числа видов в данной области и ряда случайных факторов, а не от равновесия природных условий.

Приведенные выше гипотезы во многом противоречивы, однако они могут использоваться для понимания причин биоразнообразия в разных географических областях.

Разнообразие видов в каком-то конкретном местообитании или сообществе называется α-разнообразием. Пространственная разнородность среды разбивает регион на мозаику различных местообитаний: β-разнообразие – сумма всех видов, обитающих во всех местообитаниях. Такое представление о биоразнообразии важно при рассмотрении

сельскохозяйственных областей[43]. Известно, что α – разнообразие сообщества, состоящего из монокультуры, практически приближается к нулю. Повысить разнообразие территории все-таки можно через использование поликультур, разделение площади между разными культурами и естественными участками (лесами, лугами и др.) – система агролесопастбищ множественного использования. Таким образом, повышается пространственная разнородность и β-биоразнообразие. Более обширно понятие разнообразия экосистем данного региона – γ-биоразнообразие.

Противоположен взгляд генетиков. В пределах вида возможны генотипические и фенотипические различия, что зависит от репродуктивной изоляции популяции, уровня инбридинга, направленности селективного отбора в точке эволюционной предыстории. Обозначим данное различие как биоразнообразие суб-α. Это отправная точка каждого эволюционного процесса.

Отмечается, что биоразнообразие – единственно реальное богатство, поскольку является проявлением разнообразия информации. Оно, с одной стороны, создано прошлым, но главным образом является предпосылкой биологического будущего, т.е. гарантией эволюционирования как возможности развития, что обеспечивает продолжение Жизни.

5.3. Число возможных видов

Для понимания многих эволюционных процессов, экологических и биогеографических явлений необходима точная оценка числа видов организмов, обитающих в разных средах в наши дни и существовавших в далеком прошлом. К сожалению, мы очень далеки от надежных оценок в этой области. Приведем пример одной из попыток оценки биоразнообразия морской фауны.

Предположим, что в настоящее время существует 200 000 видов морских организмов, и первый представитель этой фауны появился 650 млн. лет назад, а также, что средняя продолжительность существования вида равна 5 млн. лет. В этом случае число видов, сохранившихся до сих пор в океанах (т.е. площадь треугольника на рис. 5.11) будет: (650/5) x 200000/2, т.е. 13 млн. Отсюда заключаем, что 250 тысяч известных ископаемых видов представляют только 2% всех морских видов, до сих пор существовавших. Слабое место этого рассуждения состоит в предположении, что точность определения видов палеонтологами та же, что при определении современных видов. В действительности она гораздо ниже. Что касается максимального числа видов, потенциально возможных в данной среде, в составе данной биоты или для всей планеты, то существуют две точки зрения. По мнению некоторых исследователей, имеется некий предел максимально возможного разнообразия (понимаемый как число видов), равный числу потенциальных экологических ниш. По мнению других, сама

[43] Эти определения не являются достаточно полными. Согласно современным представлениям: α-разнообразие – разнообразие видов (видовое богатство), которое обычно выражается числом видов животных и растений на единицу площади в определенной стандартной выборке; β-разнообразие – разнообразие видов в сообществах по градиентам факторов среды (по катене) в пределах ландшафта; это определенная степень различия в видовом составе между разными типами сообществ или местообитаний (прим.ред.).

эволюция живых существ создает новые типы ресурсов, вследствие чего возникают новые ниши, следовательно, число существующих видов может возрастать без ограничения.

Как это ни парадоксально, но результаты изучения исторических процессов подтверждают справедливость обеих моделей. Действительно, теория постоянства числа видов находит подтверждение в позднем палеозое, эре, в которой число живших форм колебалось около постоянного значения (рис. 5.11). Следствием массового вымирания, которое произошло в конце ордовика, стало снижение биоразнообразия, которое вернулось к нормальным значениям только 13 млн. лет назад. Модель, предложенная для объяснения этого факта, копирует модель Макартура и Вильсона для островных популяций (см. Гл. 5.6). Согласно этой модели, повышение разнообразия приводит к замедлению процессов видообразования и повышению вымирания (рис. 5.12). Поэтому каждая среда и каждая биота характеризуются разным положением точки равновесия D, которая находится на пересечении двух прямых. Геологические или климатические изменения повышают крутизну прямой вымирания.

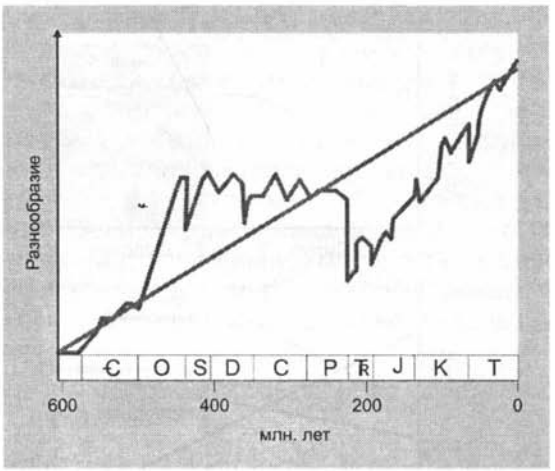


Рис. 5.11. Неравномерное (зубчатая кривая) и усредненное (прямая) увеличение числа семейств морских животных в последние 600 млн. лет. Сокращения: периоды: Є = Кембрий, O = Ордовик, S = силур, Д = Девон, C = Карбон, P = Пермь, Tr = Триас, J = Юрский, K = меловой, T = Третичный период (по Дж. Сепкоски).

Теория неограниченного увеличения числа видов подтверждается ростом биоразнообразия, начавшимся после массового вымирания пермского периода. Число возможных видов не имело бы максимального порога потому, что занятые экологические ниши являются всегда малой частью гипотетических. По мнению некоторых исследователей, занятые ниши составляют всего 30% возможных. Анализ 800 биогеографических инвазий, увенчавшихся успехом, показал, что менее чем в одном случае из 10 отмечались случаи вымирания конкурирующих видов. Это говорит о том, что в каждой среде имеется множество потенциальных экологических ниш, которые могут занять виды иммигранты. Значение межвидовой конкуренции, таким образом, оказывается меньше, чем можно предположить.

Многие из авторов, не считая возможным допустить существование

максимального предела разнообразия в природе, не исключают его в теоретическом плане. Дело в том, что, предполагая максимальное биоразнообразие, пришлось бы допустить существование мельчайших популяций. Известно, что, чем более многочисленны виды, тем меньше будет средний размер (P) популяций видов. Например, представьте себе лес, состоящий из большого количества видов деревьев. Известно, что ниже определенных значений P (критический порог Pc) вымирания оказываются более частыми, чем видообразования. Существует также число видов (Sc), которое соответствует точке равновесия. Успешность видообразования определяется отношением S/Sc. В приведенном случае в результате эволюции должны возникать виды со все более ограниченными нишами. Значения P становятся, следовательно, все меньше. Когда P достигает Pc, радиация заканчивается, достигнув равновесия. В подтверждение вышесказанного существуют интересные данные о среднем долголетии родов кораллов, фораминифер и др. Это примеры длительных периодов существования при ограниченном числе видов и коротких периодов существования при большом количестве видов.

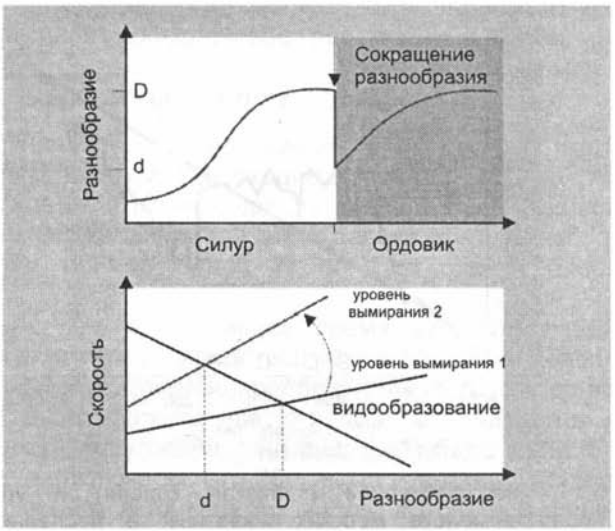


Рис. 5.12. *Вверху.* Изменение количества родов морских организмов: после первоначального повышения и последующего уравновешивания наблюдается резкое снижение (из-за большого вымирания в конце ордовика. *Внизу.* Объясняющая логистическая модель: число родов или биологическое разнообразие (д) определено пересечением прямой, отражающей уровень видообразования с прямой, отражающей уровень вымирания (обе являются функциями существующего биологического разнообразя). Нарушающее событие делает более крутой прямую скорости вымирания, смещая (абсцисса) разнообразие D к d (по Дж. Сепкоски).

Уровень биоразнообразия определяется равновесием между видообразованием, вымиранием, иммиграцией и эмиграцией (или локальным исчезновением). В данном случае речь идет об *избирательном вымирании.* Под этим термином понимается отбор, при котором некоторые виды вымирают при преимущественном развитии других. Его нельзя путать с *естественным отбором*, который наоборот удаляет гены и/или особи. Понятие избирательное вымирание восходит к Уоллесу. Мы знаем, что это

тип вымирания видов, которые характеризуются:

• микроареалами и / или микро популяциями (по ранее изложенным причинам)

• высоким уровнем в пищевой цепи (плотоядные, паразиты). Высокий уровень сохраняется, пока существуют предыдущие уровни. Например, вымирание одного вида попугаев с типичными только для него 30-тью видами паразитов, приводит к исчезновению и самих паразитов.

• высокой специализацией. Предельная зависимость от ресурса, короткий биологический цикл. Например, существует больше вирусов, вызывающих заболевания растений и позвоночных животных, чем грибов и беспозвоночных. Больше вероятности избегнуть паразитов для хозяев с короткой жизнью.

• длинным биологическим циклом развития. Виды с большой продолжительностью жизненного цикла не успевают приспособиться на уровне генотипа к изменениям среды.

• крупными размерами. Особи крупных видов долго живут и имеют малочисленные популяции. Например, крупные формы аммонитов были более долговечны, чем мелкие. То же самое наблюдается и у млекопитающих.

Эволюция приводит как к укрупнению организмов (например, эволюционный ряд лошадей), так и к их уменьшению – клещи. Укрупнение – результат эффекта статистической вероятности (закон Копе). При избирательном вымирании, напротив, легче гибнут крупные формы: этим можно объяснить факт малочисленности в мире крупных видов и многочисленности мелких. Действительно, 80% животных в длину составляют менее 1 см. Исчезновение крупных видов не только опирается на их малочисленность, но и на сравнительную молодость. Можно сделать вывод, что эволюция и избирательное вымирание – противоположные процессы и что число видов экосистемы – результат равновесия двух этих составляющих (рис. 5.13).

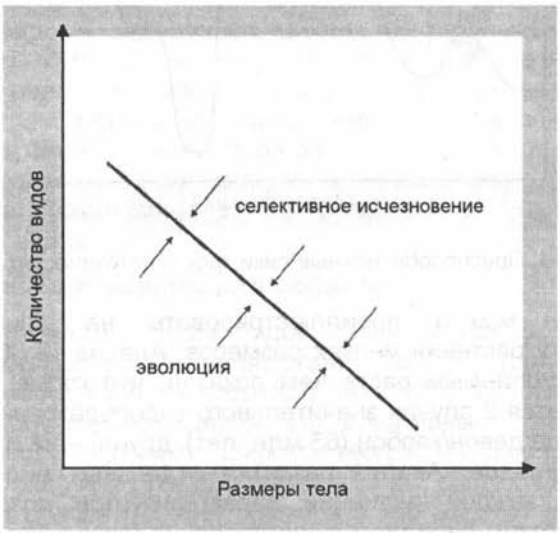


Рис. 5.13. Эволюция и разнообразие биологических форм. Селективное вымирание в зависимости от размеров тела (по К. Фоулеру и Дж. МакМаону).

По мнению других авторов, скорость изменения числа видов может быть подсчитана по аналогии с хорошо известным уравнением роста популяции следующим образом:

$$dS / dt = (p - q)S$$

где S – число видов, p – уровень видообразования, q – уровень вымирания. Допуская, что существует S_{max} – максимально возможное в данной среде количество видов, получаем:

$$dS / dt = \{p [(S_{max} - S) / S_{max}] - q\} S$$

Действительно, при достижении максимального числа видов ($S=S_{max}$), уровень видообразования p становится нулевым, и число видов может только снижаться. В условиях равновесия $dS / dt = 0$ получаем:

$$S = (1-q/p) S_{max}$$

Отсюда видно, что при q больше 0, экосистема никогда видами не насыщается. Даже в случаях "бесконтрольного" видообразования все ниши не могут заполниться из-за историчности связей и по случайным причинам. Кроме того, смена ниши (например, пищевых привычек) становится выгодной только с сопутствующей серией экологических, морфологических и физиологических приспособлений. Иными словами: смена ниши ведёт к снижению степени приспособленности к окружающей среде, следовательно, к временному возникновению ситуации риска (рис. 5.14).

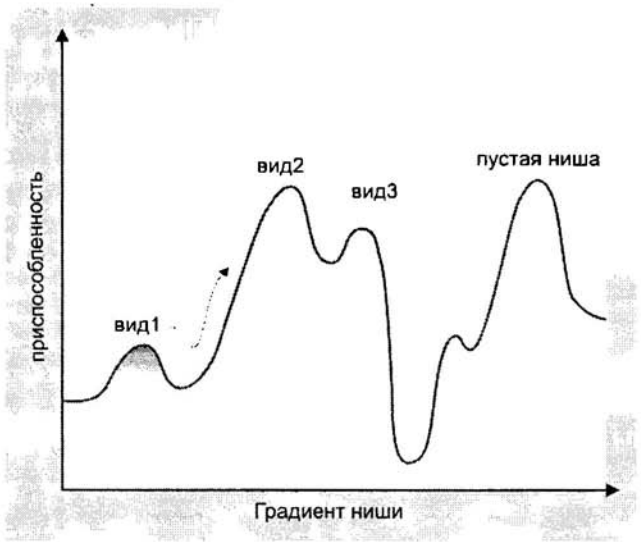


Рис. 5.14. Приспособительные пики трех гипотетических видов

Сказанное можно проиллюстрировать на примере скорости видообразования у растений мелких размеров. Анализ 18 000 литературных источников по ископаемым растениям показал, что кроме обычной смены таксонов, отмечается 2 случая значительного видообразования. Один из них отмечен на границе девон/карбон (65 млн. лет), другой – на границе мелового и третичного периодов. Анализ развития отдельных видов выявил, что начальная фаза каждой радиации характеризуется созданием вида с относительно коротким периодом существования (около 5 млн. лет). В фазе последующего медленного видообразования, виды существуют долго (10-15 млн. лет.). Поэтому скорость видообразования становится обратно

пропорциональной средней продолжительности его существования. Такая закономерность была отмечена и для морской фауны, из чего можно сделать вывод, что речь идет об общей тенденции.

Факторы, регулирующие биоразнообразие

Вопрос о богатстве или бедности среды имеет большой теоретический интерес, поскольку затрагивает важные эволюционные, экологические и биогеографические вопросы. Важна и практическая сторона, связанная с решением политических и управленческих задач в вопросах охраны природы, эксплуатации ресурсов, исчезновением многих видов. Чтобы понять естественные механизмы нашего мира, предвидеть их действие в будущем, мы должны вновь обратиться к прошлому.

Ещё раз проанализируем рис. 5.11. Заметны два временных отрезка с приростом биоразнообразия: начало кембрийского периода, и длинный промежуток времени, включающий мезо-кайнозойский период, совпадающие с фрагментацией Пангеи (рис. 7.3). Фрагментация Пангеи связана с поднятием океанических хребтов (см. гл. 7). Последующий подъем воды вызывал морские трансгрессии на сушу с образованием эпиконтинентальных морей. Это увеличение общей поверхности вод снизило экстремальные температуры, сделав климат более умеренным (менее континентальным), что благоприятствовало развитию и увеличению биоразнообразия. Кроме того, увеличение береговых мелководий способствует дифференциации многих водных организмов. Континенты в процессе дрейфа друг от друга предлагают наземным организмам условия более разнообразные в широтном направлении, и, следовательно, больше возможностей для повышения глобального биоразнообразия. Возвращаясь к рисунку 5.11, отметим, что имелся также период относительной стабильности, начиная с силура до перми. Этот период совпадает с процессом соединения континентов (образования Пангеи II).

Биоразнообразие может изменяться и в очень небольших временных масштабах. Примером этому может служить озеро Виктория, населенное более чем 200 видами эндемичных цихлид. В результате исследований митохондриальных ДНК оказалось, что это монофилетическая группа, произошедшая от одного предкового вида. Эволюционная радиация этих рыб была очень быстрой, потому что само озеро имеет возраст всего около полумиллиона лет. Еще более быстрая эволюция произошла в озере Ланао (Филиппины), образованном загреждениями из лавы всего лишь 10 000 лет назад. Рыба, распространенная в этих регионах (*Barbus binotatus*), дала начало 18 разным видам.

Распространение, обилие, разнообразие

Биоразнообразие и обилие видов взаимозависимы. Дополнительно рассмотрев способы распространения организмов в пространстве.

Вид характеризуется в отношениях обилия/редкости восемью комбинациями, полученными двумя альтернативными вариантами трех параметров (2^3): вид может иметь широкое географическое распространение (G) или узкое (g), общинное (H) или локальное (h), состоять из большого (N) или малого числа особей (n). Для примера в таблице 5.4 рассмотрено 160 наиболее известных видов британской флоры, оцененных крупнейшими специалистами.

Таблица 5.4. Классификация 160 видов флоры Великобритании

Параметры	Кол-во видов	Характеристика группы видов (примеры)
GHN	58	широко распространенные виды, почти космополиты (*Quercus robur*)
GHn	2	то же самое, но с небольшим числом видов (*Senecio jacobaea*)
GhN	71	виды-индикаторы местообитания (*Papaver rhoeas*)
Ghn	6	виды, редкие только в Великобритании (*Silene acaulis*)
gHN	6	виды, распространенные прежде всего в Великобритании (*Pinus sylvestris*)
gHn	0	теоретический случай, не встреченный в Великобритании
ghN	14	индикаторные виды, эндемики местообитания (*Thymus serpyllum*)
ghn	3	виды, редкие в Великобритании и в мире (*Saxifraga harti*).

Только первая комбинация (GHN) включает широко распространенные виды. Другие комбинации включают растения, которые по той или иной причине (по крайней мере, для британской флоры) могут рассматриваться как редкие. Таким образом, редкие виды более многочисленны, чем широко распространенные. Примером особой группы видов ghn в мире является дерево *Hibiscadelphus distans;* этот вид представлен всего лишь 10 экземплярами высотой около 6 м, которые живут на каменистом и сухом выступе одного из Гавайских островов.

Примером редкости по параметрам ghn может быть и пятнистая американская неясыть (*Strix occidentalis*), вызывающая горячие споры между защитниками природы и лесниками. Этот вид в опасности, он занимает очень небольшой ареал (g), охватывающий только штаты Орегон и Вашингтон. Он требователен к местообитанию (h), предпочитая хвойные леса, возраст которых более 250 лет, и представлен малым числом особей (n). На одну гнездящуюся пару необходимо хотя бы 3 км² леса.

По мнению многих генетиков и экологов, минимальный размер популяции, способной выжить в течение короткого времени, равен 50 особям. Однако неблагоприятные условия среды и инбридинг не дают возможности такому маленькому ядру удерживаться в течение многих поколений. Популяция, которая хочет жить долго, должна состоять хотя бы из 500 особей (правило 50-500).

Не все области мира представляют сравнимые значения биоразнообразия. На Земле известны области, непропорционально богатые видами растений и животных, но многие из них находятся под воздействием человека и нуждаются в охране и защите. Некоторые из таких областей риска приведены на рис. 5.15.

Речь идет не о теоретическом риске, учитывается скорость, с которой разрушаются некоторые области как среда жизни большой биологической ценности. Примером могут служить леса Эквадора, сокращающиеся в последние 10 лет (рис. 5.16).

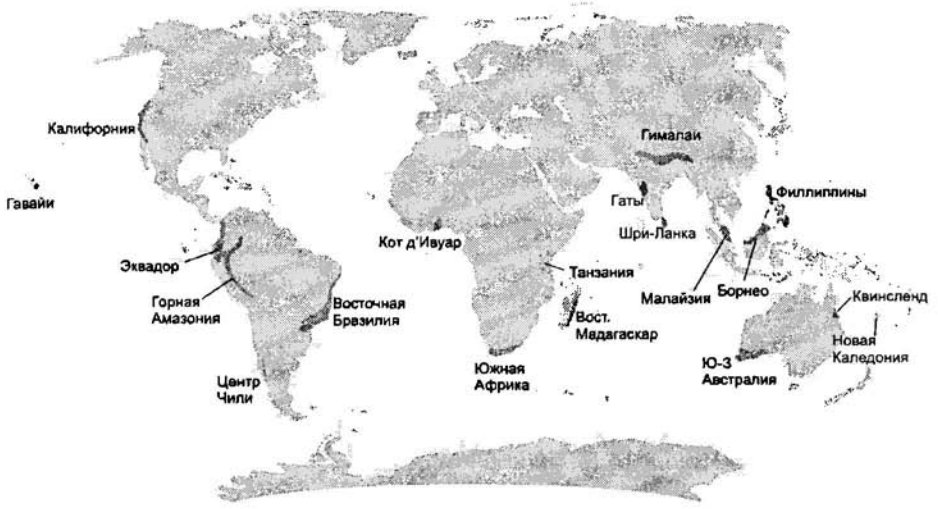


Рис. 5.15. На карте обозначены некоторые из наиболее важных по видовому богатству областей (области высокого биологического разнообразия). Многие из них подвергаются опасности антропогенного воздействия (по Э. Вильсону).

Биоразнообразие тропических областей (прежде всего, дождевых лесов и коралловых рифов) очень высоко. Достаточно отметить, что с одного бобового дерева при опылении инсектицидами падает до 43 видов муравьев, столько, сколько их, вероятно, насчитывается во всей Великобритании. С другой стороны, в бассейне Амазонки больше видов рыб, чем во всем Атлантическом океане.

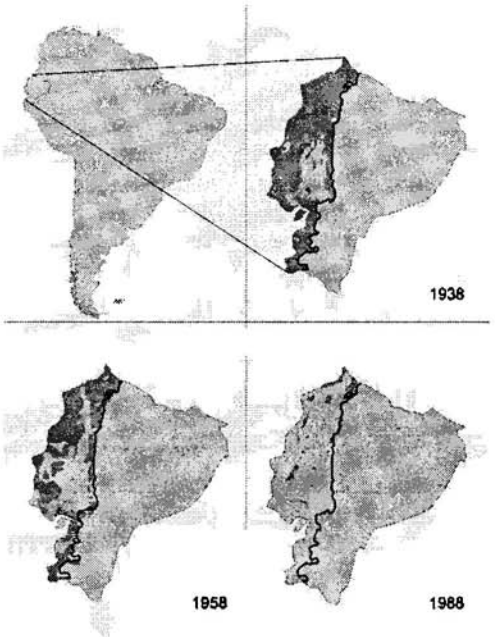


Рис. 5.16. Сокращение тропических лесов Эквадора в последние десятилетия (по Э. Вильсону).

Однако число видов без размерных характеристик мало показательно для разнообразия: например, 10 видов млекопитающих и 10 видов простейших имеют разное значение в организации структуры и функционировании природной среды. Сравнение биоразнообразия должно проводиться только через организмы сходных размеров или между однородными таксонами. Это связано с тем, что мир живых существ имеет фрактальные размеры (см. Гл. 2.6). Представьте, например майского жука (2 см), который ползет по растрескавшемуся стволу дерева. Между трещинами коры прячутся жесткокрылые, которые в 10 раз меньше жука (2 мм). Они носят на себе микроскопических клещей (0,2 мм), а клещи в свою очередь заражены клетками грибов (20 μм) и бактерий (2 μм). Таким образом, мы прошли 5 порядков величины и линейное отношение 1:10000. Учитывая, что речь идет об организмах, которые перемещаются в пространстве, в основном, двухмерном, следует принять во внимание площадь. При этом оказывается, что отношение между пространством, используемым майским жуком и микробом, равно 100 млн. Таким образом нельзя говорить об одной и той же среде.

Биоразнообразие в любом случае главным образом зависит от 3 факторов: энергия, постоянство, площадь. Под *энергией* понимается количество света, используемого растениями. Оно зависит от объема «испарение + транспирация», которое в свою очередь пропорционально световому излучению и наличию воды. Дождевой тропический лес, который имеет повышенное разнообразие, располагает большим количеством лучистой энергии и влаги. Под *постоянством* понимается слабое изменение температуры и влажности в течение 24 часов (суточное постоянство) и в течение года (сезонное постоянство). Дождевой лес – типичный пример климатически стабильной среды (по поводу постоянства смотрите правило Рапопорта в Гл. 3.3). Под *площадью* понимается отношение между площадью поверхности и числом обитающих на ней видов (см. островную теорию в Гл. 5.6). Если эту теорию применить к самой обширной среде нашей планеты – водной, то выявляется недостаточное количество энергии (низкие температуры и мало пищевых ресурсов), но в качестве компенсации – высокое постоянство среды и большая площадь (200 млн. км^2). В результате океанические глубины характеризуются высоким числом видов (не особей) и, следовательно, высоким разнообразием.

Напомним, что с биогеографической точки зрения в мире существует два типа областей: области, где процессы видообразования более быстрые, чем процессы вымирания (области образования видов или *sours areas*) и области с противоположными характеристиками (области истощения или *sink areas*). Сейчас под прессом человеческого воздействия почти все местообитания на планете превратились в области истощения.

Немного раньше мы говорили о том, что существует много редких и мало широко распространенных видов. К последним относится и человек, один из немногих видов типа GHN. Сейчас человеческие существа в сотни раз многочисленнее всех остальных наземных животных Земли таких же или больших размеров. Нашему виду удалось увеличиться в количестве до 6 млрд. особей только благодаря техническому прогрессу (охота, рыболовство, пастьба, агрикультура, промышленность), т.е. посредством все более искусственного образа жизни. Ныне все эти методы приводят к тому, что биосфера становится всё менее "природной", и имеются последствия, которые всем хорошо известны.

5.4 Дисперсия

Не раз подчеркивалось, что область распространения вида, любой другой систематической категории или любого сообщества живых существ подвержена изменениям. Они касаются их географического положения во времени, изменений формы и протяженности их границ. За эти изменения отвечают как внешние факторы, которые могут быть географического и экологического плана, так и внутренние. Среди них особое значение имеет дисперсия.

Обсуждение явления дисперсии требует предварительного пояснения. Термин "дисперсия" в биогеографии неоднозначен, поскольку не дает возможности различить два разных явления – постепенное и быстрое распространение. Первому соответствует "диффузия" (англ. – dispersion), и это относится к тому комплексу механизмов, которые обеспечивают популяциям в фазе демографического роста расширение в пространстве. Результатом является перемешивание популяционных единиц внутри ареала вида, а также то, что последний расширяет свои границы. Со временем этот вид дисперсии (диффузия) может вызвать значительные изменения размеров ареала, его формы и расположения (в случае, если происходит несимметрично, путем дифференциального изменения биотических и абиотических факторов).

Если, например, при изменении гидротермического градиента с запада на восток снизится популяционная плотность вида на западе ареала, то центр максимальной плотности переместится к востоку. Это приведёт к увеличению численности на востоке ареала, его деформации и в итоге к смещению ареала на восток (рис. 5.17).

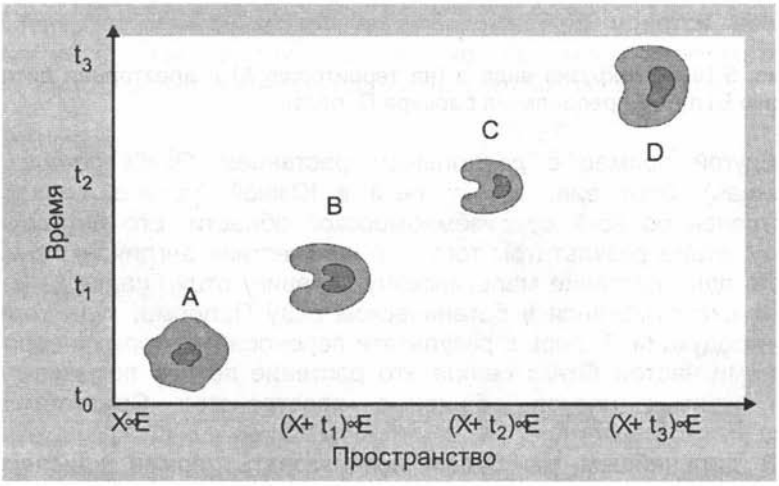


Рис. 5.17. Процесс диффузии (dispersion) вида; если форма ареала в результате изменения какого-то фактора становится ассиметричной, это приводит со временем к его смещению; в данном случае в северо-восточном направлении от начальной долготы к долготе $(X + t_3)^0E$.

Английский термин *dispersal, или* "дисперсия", напротив, используется, в основном, для обозначения не постепенных явлений. Дисперсия касается только части популяций вида, прежде всего тех, которые

участвуют в преодолении высокоэффективных барьеров (рис. 5.18). Следовательно, речь идет о быстрых событиях. Примером может служить случай с индо-африканским жесткокрылым копрофагом *Digitonthophagus gazella*. Этот вид был интродуцирован в Техас и смежные районы в конце 70-х гг. в рамках проекта биологического контроля коровьего навоза (для ускорения его удаления с поверхности почвы). В 1986 г. ареал этого вида уже включал часть центральной и восточной Мексики до штата Веракруз, а в 1992 г. достиг Гватемалы. Проникновение *D. gazella* в Америку представляет собой, с биологической точки зрения, событие высоко алеаторной дисперсии (dispersal) через высокоэффективный барьер – Атлантический океан. Американская же часть его современного ареала является, в основном, результатом последовательного процесса диффузии (dispersion).

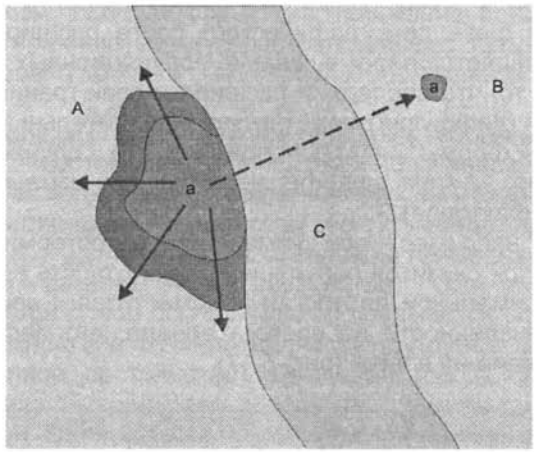


Рис. 5.18. Диффузия вида *a* (на территорию A) и алеаторная дисперсия (на территорию B) путем преодоления барьера C (река).

Другой пример с двудольным растением *Oxalis cernua* (кислица наклоненная). Этот вид, автохтонный в Южной Африке, сейчас широко распространен во всей средиземноморской области. Его интродукция, по-видимому, стала результатом того, что неизвестная англичанка в начале 18 века дала одно растение мальтийскому ботанику отцу Гиацинту. В конце 18 века этот вид отмечался в ботаническом саду Палермо, куда тоже попал путем интродукции. Теперь в результате переноса некоторыми воробьиными и грызунами частей *Oxalis cernua* это растение весной покрывает густыми коврами желтых цветов обширные пространства Средиземноморской области,

В дальнейшем мы будем использовать термин «дисперсия», но просим не забывать о двух его разных значениях.

Анизотропное пространство

Создание Лобачевским и Риманном неевклидовой геометрии имело большие последствия в математике XIX в., а чуть позже и в астрономии. Но в области географии и экологии до недавнего времени исходное пространство было ещё Евклидовым, т.е. линейным, абсолютным и единственным для всех особей. Однако, сейчас и в исследованиях окружающей среды получает распространение другая точка зрения. Известно, что пространство, в котором

мы перемещаемся, не однородно и изотропно, а "растянуто" в определенных направлениях. Например, в таких городах, как Турин или Нью-Йорк, разбитых на квадраты, можно передвигаться только вдоль двух ортогональных направлений. Самое короткое расстояние между двумя точками города почти никогда не представлено отрезком прямой в противоположность тому, как это происходит в Евклидовом пространстве.

Также и горный рельеф, наравне с небоскребами и городскими кварталами, определяет кривизну преодолеваемого пространства. В действительности время, необходимое для достижения определенного пункта в горах, оказывается более продолжительным, чем теоретически предполагаемое, из-за запутанного разностью высот пути. Все препятствия делают более "удаленными" пункты прибытия. Поэтому на практике временной фактор более важен, чем пространственный (рис.5.19). Вот почему современные географы создают иногда карты, имеющие искажение в функции времени. На этих картах точки отстоят друг от друга не в масштабе расстояния, а в масштабе времени действительного маршрута, согласно изохронным линиям, т.е. равного временной дистанции (рис. 5.20).

Живые существа перемещаются не только в абсолютном пространственном измерении, но также и в особенном "временном измерении". Для человека, в частности, существует такой тип пространства, которое географы определяют как "социальное".

Среда, в которой человек живет и работает, не является простым "абсолютным" пространством, описанным Евклидом, а его пересечением с пространством экономическим и социальным. Нечто подобное происходит с организмами в экосистемах; гомогенное местообитание легко пересекается во всех направлениях, трудно преодолимы смежные среды, отличающиеся субстратом, растительным покровом или типом биоты. Например, некоторым даже подвижным животным тропического леса не удается преодолеть нескольких метров реки или горной цепи, которые могут пересекать тот же лес. То же самое касается и анизотропии природных пространств.

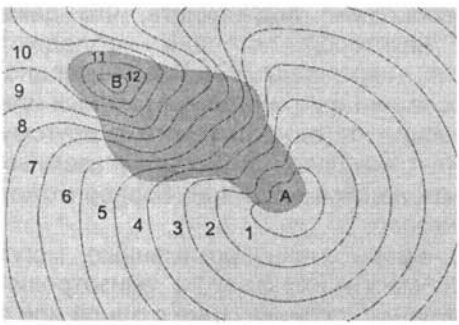


Рис. 5.19. Изохроны наземного и морского маршрута из пункта А в пункт В, расположенного на одном острове (по Р. Аблеру и др.)

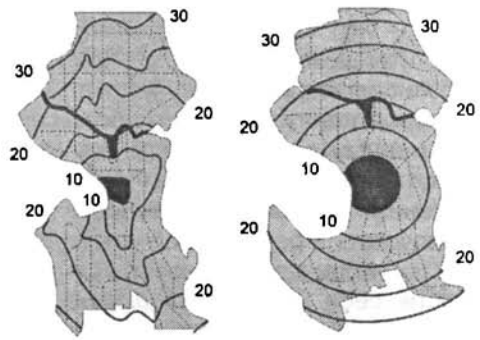


Рис. 5.20. Административные границы (пунктирные линии) и изохроны маршрута (непрерывные линии: числа означают минуты путешествия) из центра Сиэтла. Упорядочив изохроны, получаем соответствующее искажение пространства, т.е. пространство относительно, а не абсолютно (по В. Бурже, Р. Аблеру и др.).

Понятие барьер

В биогеографии под барьером понимается какой-либо фактор, который является препятствием для диффузии (*dispersion*) и дисперсии (*dispersal)* вида. Для того, чтобы понять значение барьеров, необходимо апеллировать к понятиям – анизотропное пространство и анизотропная среда. Поясним на примере. Если в центр листа промокательной бумаги, совершенно однородной и ровной, нанести пипеткой немного красителя, то получится круглое пятно, центр которого совпадает с отверстием пипетки, а размеры зависят от количества красителя. Если же бумага была предварительно обработана вдоль случайно выбранных линий жидкостями с разной степенью растворимости в наносимом красителе, дисперсия этого пятна претерпит серию изменений, которые будут зависеть от свойств субстрата, с которым оно по мере растекания будет встречаться. Промокательная бумага, которая в первом случае вела себя как полностью *изотропный* субстрат, в этом случае окажется *анизотропной.* Её части создадут целую гамму ситуаций: от *предпочтительных путей расширения* (не обработанные участки) до *непреодолимых барьеров* (участки, смоченные веществом, не совместимым с окрашивающей жидкостью). Очевидно, что обработанные части ведут себя различным образом в зависимости от характеристик красителя. Приведем еще один пример. Если на промокательную бумагу, обработанную маслом, капнуть водный раствор, то не получится никакого пятна, потому что эти две жидкости совсем не растворимы друг в друге.

Для живых существ окружающая среда анизотропна, в зависимости от экологических характеристик каждого вида ее части воспринимаются по-разному, Можно рассматривать барьеры по крайней мере с двух точек зрения: их природы и эффективности. В первом случае мы исходим из различий физических (например, климатических – температура и влажность, или топографических – водные объекты и горные цепи) или биотических (наличие конкурентов, отсутствие пищевой базы и т.д.) факторов.

Что касается эффективности, необходимо подчеркнуть, что даже значительные барьеры всегда в некоторой степени обладают проницаемостью, будучи не полностью изотропными. Действительно, невероятно, чтобы река на всем своем протяжении не имела постоянных или временных островков, или же не переносила от одного берега к другому "плотов" из плавучих материалов. Значит, река преодолима для наземных организмов. Эта проницаемость может быть не симметричной: барьер может пропускать в разных направлениях неодинаково.

Кроме того, барьеры, в первую очередь очень протяженные, могут вести себя как *поглощающие*. Проницаемость их краев и анизотропия внутренней части приводит к тому, что элементы, проникающие с одной или с обеих сторон самого барьера внутрь, находят там условия, подходящие для того, чтобы дать начало устойчивым популяциям. Классическим примером являются оазисы и отдельные возвышенности (нагорья Ахаггар и Тибести) в пустыне Сахара с относительно богатыми флорой и фауной, родственными евро-средиземноморской и афро-тропической областям.

И, наконец, эффективность барьеров различна во времени; даже небольшие климатические изменения могут привести к тому, что смежные виды (или целые биоты) вступают в контакт, разделяются и опять сливаются.

Дисперсия и барьеры

Иногда дисперсия организмов простирается на большие расстояния (рис. 5.21), но обычно она мало выражена, в связи с существованием барьеров.

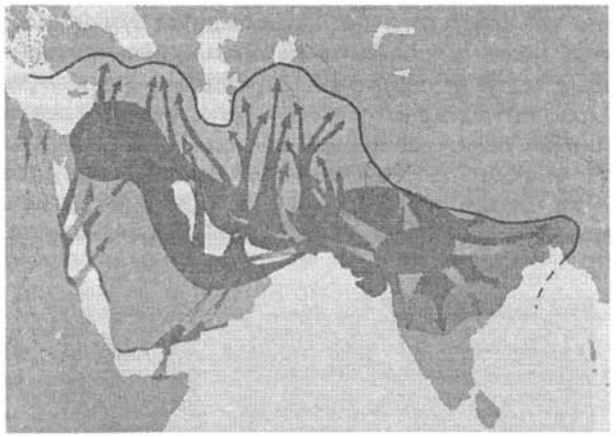


Рис. 5.21. Дисперсия путём массового вторжения пустынной саранчи вследствие быстрого роста численности популяции. Воздействие этих насекомых на растения может быть катастрофическим (по Жербиновски; согласно М. Удварди).

В результате анизотропности жизненного пространства условия в разных направлениях не одинаковы. Это хорошо видно на путях миграции некоторых животных (рис. 5.22). Понятие барьера всегда относительно: река представляет собой барьер для кротов, но не для рыб.

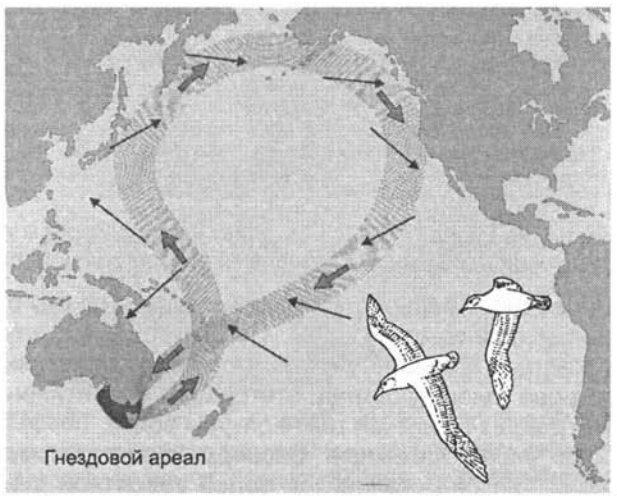


Рис. 5.22. Господствующие ветры (тонкие стрелки) способствуют миграции альбатроса из австралийской области воспроизводства к северу и впоследствии к югу (по А. Маршаллу, Д. Сервентри, согласно Ф. Поуфу и др.)

Дисперсия через водные барьеры оказывается затруднительной для многих наземных видов. Было проведено наблюдение на улитках *Cepaea nemoralis,* обитающих на полях и на стенах. У берегов голландского

ирригационного канала шириной 1,5 м было помечено 2420 особей этого вида. Через несколько дней оказалось, что 6% этих моллюсков утонуло, а 5% достигло противоположного берега. Барьер в данном случае сыграл роль фильтра. Итак, водотоки препятствуют проникновению особей, а также обмен генами, информацией и энергией или замедляют их.

Снижение генетического потока между популяциями, живущими по обе стороны реки, может определить со временем накопление генетических различий, которые ведут к подвидовой дифференциации (микроэволюции). Это явление хорошо изучено у некоторых мелких североамериканских грызунов. Крупные реки, такие, например, как Колорадо, разделяют некоторые виды и подвиды (но не роды и семейства) грызунов. Другой пример: река Рио Браво является сейчас границей, разделяющей виды настоящих навозников (*Geotrupes*) (рис. 5.23), вероятно, она когда-то была барьером.

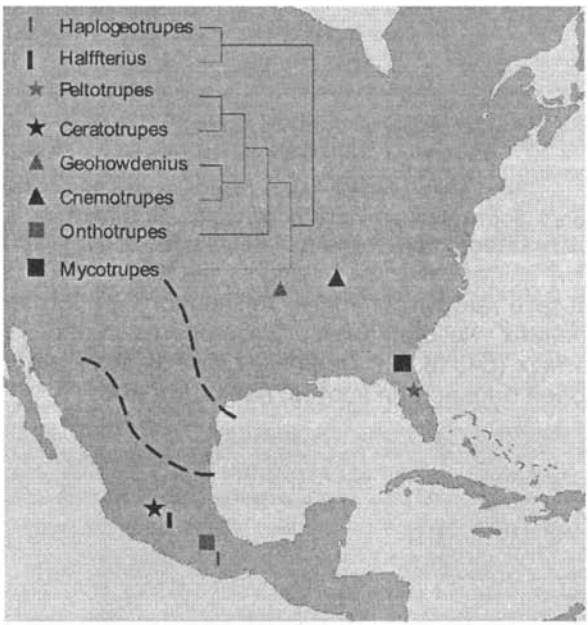


Рис. 5.23. Бассейн р. Рио-Гранде сейчас разделяет некоторые роды жуков навозников. Филетические отношения между ними обозначены дендрограммой (по М. Дзунино)

Значение водного барьера зависит не только от его размера, но и от скорости течения и температуры воды. Например, змеи, зачастую хорошие пловцы, пересекающие большие участки моря в тропических зонах, никогда не достигали острова Ньюфаундленд, отстоящего от континента на несколько десятков километров, из-за низкой температуры воды.

Дисперсия через наземные барьеры очень сложна для крупных водных организмов, но она становится более вероятной с уменьшением их размеров. Для них действует правило: "Все есть повсюду: выбирает именно субстрат". В воздухе может содержаться и переноситься ветром, кроме многочисленных бактерий и спор грибов, до 200 клеток микроорганизмов на кубический метр воды, таких как цианобактерии (*Microcystis* и *Oscillatoria*), зеленые водоросли (*Pleurococcus* и *Scenedesmus*), диатомовые (*Navicula*) и простейшие (*Euglena* и *Amoeba*). Среди многоклеточных организмов,

переносимых ветром, коловратки, нематоды, тихоходки и другая микроскопическая фауна. В этой связи вспомним, что непостоянные водоемы избрали для обитания организмы, способные выжить в сухие периоды благодаря наличию особых стадий развития (споры, стадии покоя, криптобиоз). Криптобиоз – это полное обезвоживание организма и прекращение метаболических процессов на дни, месяцы и годы. В этом состоянии организмы могут легко переноситься ветром на большие расстояния, прежде чем снова упасть на землю и продолжить свой жизненный цикл. Например, Пиренейский полуостров лишен естественных озер, но с некоторых пор усеян многочисленными искусственными бассейнами. Эти водоемы не были заселены водорослями местных водотоков (разве что минимально), зато их заполнили водоросли, перенесённые ветром из озёр Центральной Европы и Альп. Это иллюстрация приведенного выше правила. Мелкие организмы (≤1мм) часто проявляют почти космополитическое распространение.

Для неводных организмов наземные барьеры функционируют по-разному. Например, горы трудно преодолимы для вида, предпочитающего теплый климат равнин (рис. 5.24). С другой стороны, по горам виды, предпочитающие прохладный климат, такие как нектарница (*Nectarinia famosa*), могут занять обширный ареал, достигая тропических широт.

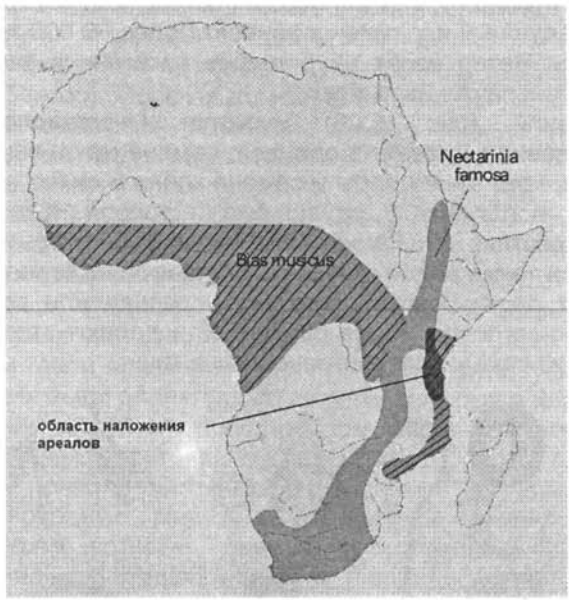


Рис. 5.24. Ареал *Bias musicus*, вида жарких тропических равнин, разделен надвое узкой полосой север-юг, в соответствии с рельефом восточной Африки. Та же самая горная система является коридором для распространения вида *Nectarinia famosa*, предпочитающего более прохладный климат (по К. Бенсону, М. Ирвину, по М. Удварди).

Типы дисперсии

Из вышесказанного следует, что существуют разные типы *единиц рассеивания*, или диаспор, т.е. единиц, достаточных для распространения

вида. Это личинки (моллюсков и иглокожих), покоящиеся стадии (коловраток и нематод), взрослые особи (ракообразных и насекомых), споры (бактерий и грибов), семена, плоды и даже более или менее крупные части организмов (геммулы губок, части растений и т.д.). Каждый тип диаспор связан с особыми видами распространения.

Одним из наиболее важных механизмов диффузии мелких организмов является анемохория, осуществляемая с помощью ветра. В воздухе во взвешенном состоянии находятся многочисленные микроскопические живые существа (воздушный планктон), которые могут увлекаться ветром на многие сотни километров. Плодовое тело гриба может выбрасывать несколько миллиардов спор. Углубленное изучение многоклеточных, переносимых ветром, было проведено с использованием воздушных фильтров на торговых транстихоокеанских самолетах. Отбор проб проводился на высоте 100 км над морем, в целом было отфильтровано 25 км^3 воздуха. Было поймано 1075 насекомых, принадлежащих к 11 отрядам, прежде всего отрядов *Diptera, Hymenoptera, Homoptera*, а также много клещей и пауков. Легко представить, что этот воздушный планктон может достигнуть самых удаленных островов. Например, на Гавайях 10 000 видов эндемичных насекомых произошли, как показывают таксономические анализы, от нескольких сотен предковых форм, попавших туда в последние 15 млн. лет (максимальный возраст этих островов). Эксперименты, проведенные весной в Калифорнии с помощью клейких поверхностей, показывают, что на высоте до 16 метров воздушный планктон переносит более 80 000 тлей на линейный километр в день. Ветер несёт на большие расстояния также мельчайших паучков на коротких паутинных нитях.

У растений (рис. 5.25) имеются многочисленные примеры анемохории: пылевидные семена орхидей; семена мака, высыпающиеся под действием ветра; крылатые плоды и семена клёна и липы; плоды с летучими перышками или волосками у одуванчика и тополя. К последней группе относится и тростник (*Phragmites australis*), который кроме ветра, распространяется также водой с помощью плавающих корневищ. Кроме того, этот злак может расти повсюду, где есть пресная или соленая вода или достаточно влажная почва. Такие особенности делают этот вид сосудистых растений одним из самых распространенных в мире.

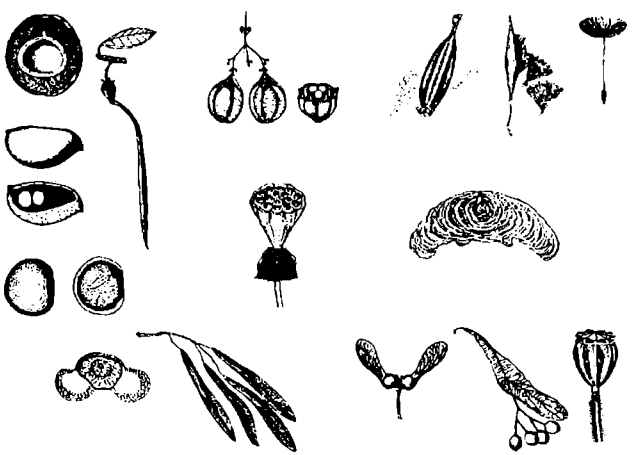


Рис. 5.25. Приспособления семян к анемохорной дисперсии (по Н. Полунину).

Особый тип распространения растений – перекати-поле, характерный для аридных зон Африки (*Eryngium, Anastatica*) и Северной Америки (*Salsola*)[44].

Гидрохория, которая осуществляется с помощью воды, тоже дает довольно богатые возможности. Некоторые растения заселяют новые реки и пруды благодаря их способности держаться на поверхности воды: например, ряска (р. *Lemna*) и водный гиацинт (*Eichhornia crassipes*). Водный гиацинт известен тем, что очень быстро распространяется в тропических районах, заполняя реки и озера и препятствуя течению воды, рыболовству и навигации. Элодея или водяная чума (*Elodea canadensis*), североамериканское водное растение, способно к быстрому вегетативному размножению. В 1836 г. элодея появилась в Ирландии, а с 1859 г., начиная с Берлина, захватила внутренние европейские воды, нанеся ущерб автохтонным водным видам. Её распространение было остановлено только нематодами, которые разрушают верхушку растения. Плоды других видов растений могут переноситься пресной водой, например, семена лотоса (*Nelumbo nucifera*) , или же морем, например, плоды мангровых деревьев (*Rhisophora*) и кокосовые орехи (*Cocos nucifera*). Ч. Дарвин в своей работе "Происхождении видов" отмечал, что останки плавающих в море птиц не всегда сразу поедаются, а между перьями можно найти семена, которые, попав на землю, прорастают. Многочисленные семена можно найти и в перегное, переносимом с плавающими стволами и корнями.

Для водных животных гидрохорная дисперсия естественна и обязательна. Это относится не только к планктонным видам, но и к тем, что связаны с дном (бентос). Морская донная фауна – губки, кораллы, кольчатые и плоские черви, моллюски, иглокожие имеют личинки и яйца, которые увлекаются потоками воды на огромные расстояния. Это, во-первых, позволяет данной фауне поселиться в новых местах; во-вторых, дает большие возможности для скрещивания между удаленными популяциями одного вида. Пресноводные бентосные животные (губки, плоские и кольчатые черви, моллюски) не имеют плавающих личинок: их яйца всегда прикреплены ко дну, на первых стадиях развития они часто покрыты желатином, прикреплены к камням или стеблям водных растений. Смысл этой стратегии становится ясным, если вспомнить, что пресноводная фауна происходит из моря. Если бы у них были планктонные личинки, которые все время уносило в море, то взрослым животным пришлось бы снова подниматься вверх по рекам, приспосабливаясь постепенно к пресной воде.

Из этого правила есть малочисленные исключения; упомянем маленькую пресноводную медузу *Craspedacusta sowerbyi* и моллюска *Dreissena polymorpha*, которые, даже будучи пресноводными, сохранили планктонную личиночную стадию (велигер). Речная дрейссена, длиною более 3 см, принадлежит к двустворчатым, происходящим из соленых вод, а сейчас приспособившимся к пресным водам (рис. 5.26). Дрейссена после проникновения во все европейские внутренние воды была уничтожена последним оледенением, и выжила только в Арало – Каспийском бассейне. Новое заселение континентальных вод произошло только недавно. В 1754 г. *D. polymorpha* отмечалась в Волге и в Черном море; в 1824 г. она достигла Лондона, прикрепившись к корпусам кораблей, и в том же году захватила

[44] Этот способ распространения семян свойственен также многим растениям степных и пустынных областей Евразии (прим. ред.)

устье Рейна. Постепенно ее стали находить почти во всех бассейнах крупных рек восточной и центральной Европы. В 1969 г. этот вид преодолел альпийский пояс путем антропохорной диссеминации (взрослые особи прикреплялись к корпусам лодок, переправляемым на другую сторону Альп немецкими туристами), и захватили озеро Гарда. Спустя восемь лет он достиг р. По. За 1990 г. дрейссена распространилась по озерам Изео, Комо и другим водоемам северной Италии. *D. polymorpha* не ограничилась захватом вод Европы: в 1960 г. она была отмечена в озерах Северной Африки. В 1985 г., транспортируемая за Атлантику с водой-балластом кораблей-цистерн она проникла в озеро Санта Клер, а затем в североамериканские Великие озера. Распространение этого моллюска представляет собой, кроме теоретического, огромный экологический интерес. Дрейссена наносит огромный ущерб, покрывая коркой внутренности трубопроводов и засоряя их, покрывая и подвергая коррозии рыболовецкое оборудование, портовые строения и корпуса судов. Кроме того, она нарушает первоначальный биологический состав скалистых глубин.



Рис. 5.26. Гидрохорная дисперсия. *Dreissena polymorpha:* планктонная личинка (диаметр 0,2мм), конец личиночной стадии и створка раковины взрослой особи (2,5см или более) (по Л. Кастаньоло, Д. Франнини, Ф. Джюсти).

Для демонстрации гидрохорной дисперсии наземных животных приведем пример с мелкими жесткокрылыми, которые живут на пляжных водорослях и случайно могут быть увлечены вместе с этими же водорослями морскими течениями на расстояния в тысячи километров (рис. 5.27).

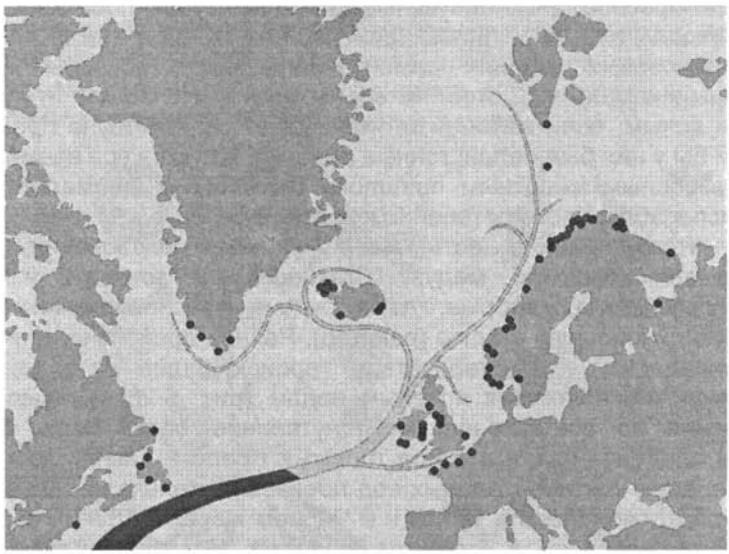


Рис. 5.27. Трансокеаническая гидрохорная дисперсия наземного стафилина *Micralymma marinum* в результате пассивного транспорта течением (по К. Линдросу, М. Удварди).

Известны многие другие случаи переноса наземной фауны, даже крупных размеров, при помощи водорослей, деревьев и другого растительного материала, оказывающегося в море в результате бури или урагана. Хороший пример гидрохорной пресноводной дисперсии у наземных представителей отряда *Isopoda* (Равноногие ракообразные), транспортируемых на расстояние в 150 км от их естественных местообитаний (рис. 5.28).



Рис. 5.28. Гидрохорная дисперсия речным путем (на ареал указывает стрелка) одного из четырех подвидов *Phymatoniscus tuberculatus* (наземный равноногий) по направлению к зоне, расположенной большей частью в долине (по А. Ванделу и М. Удварди)

Дисперсия путем зоохории – это случайный перенос мелких организмов животными. Некоторые авторы различают "эпизоохорию", когда переносимый организм находится на поверхности, и "эндозоохорию", когда он находится внутри переносчика-хозяина. Эта тема затрагивалась уже Дарвином в XI и XII главах "Происхождения видов". В дополнении к этим главам он пишет: "Сэр Уэл прислал мне почтой пакетик, содержащий высушенные шарики экскрементов саранчи из Наталя. Из них я извлек под микроскопом различные семена, из которых я вырастил 7 травянистых растений, принадлежащих к 2 видам двух родов". Этим наблюдением Дарвин подтвердил убеждение южноафриканских крестьян, что стаи саранчи внедряют в саванны семена сорных растений. Немного позже Дарвин добавляет: "Сэр Ньютон мне прислал ногу красной куропатки (*Caccabis rufa*), которая была ранена и не могла летать: вокруг раненной ноги и на стопе собрался шарик земли, который весил 6,5 унций. Через 3 года эту землю измельчили, увлажнили и поместили под стеклянный колпак. Из неё проросло 82 растения – 12 однодольных, включая овес обыкновенный и еще один злак, и 70 двудольных, которые, судя по листочкам, включали три различных вида".

Простейшие, нематоды, кольчатые черви, моллюски, ракообразные и другие мелкие животные могут в стадии яйца, личинки или взрослого организма прикрепиться к лапам мигрирующих птиц и переноситься ими на тысячи километров. Жесткокрылые, полужесткокрылые, двукрылые и другие насекомые могут переносить свободноживущих нематод или фитопаразитов, клещей, псевдоскорпионов и других мелких животных (рис. 5.29).



Рис. 5.29. Зоохорная дисперсия. Навозный жук (*Aphodius fimelarius*) покрыт тысячами личинок нематод *Coarctadera coarctata* (длина взрослой особи 1,4 мм), инцистированными и плотно прижатыми друг к другу,. Этот червь расселяется в свое любимое местообитание, созревший навоз, с помощью навозного жука (по М. Гриффит, Дж. Олдам).

Антропохория является частным случаем зоохории и обязана своим существованием человеку. Приведем несколько примеров (более подробно см. гл. 6).

Гигантская улитка *Achatina fulica* (может достигать 18 см в длину и 340 г веса), родом из Восточной Африки, использовалась в пищу некоторыми народами и поэтому интенсивно распространялась в некоторых теплых странах (рис. 5.30). К сожалению, она наносит вред посевам, крестьяне боролись с ней, но безуспешно. Другой пример касается некоторых улиток более мелких размеров. Эти животные не являются пищей в США, но только в 1961 г. на кораблях был задержан багаж 253 прибывающих пассажиров, пытавшихся ввезти в США 23 вида живых моллюсков.

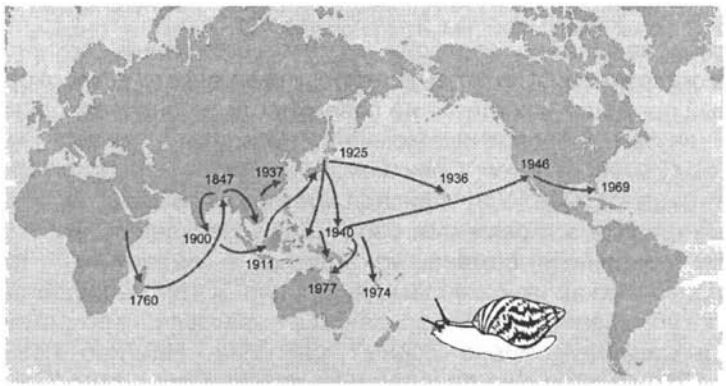


Рис. 5.30. Антропохорная дисперсия. *Achatina fulica*, наземный брюхоногий моллюск родом из восточной Африки, распространен человеком в большую часть теплых регионов (по А. Бриниманн и М. Удварди).

Антропохория домашних пчёл (*Apis mellifera*) имела большое экономическое значение. Этот вид, происходящий из Египта или из регионов, расположенных немного восточнее, в плейстоцене разделился на 24 подвида. Они сейчас образуют 3 хорошо идентифицируемые группы: одна в восточном Средиземноморье (включая Италию), другая в западном Средиземноморье и третья в тропической Африке. С 1600 по 1900 гг. разные

роды средиземноморских пчёл завозились в Северную и Южную Америки, но с различным успехом. В 1956 г. один генетик привез в Бразилию 47 маток африканского подвида *Apis mellifera scutellata* с целью создать местные гибриды с лучшими характеристиками. Но полученные гибриды оказались довольно агрессивными и склонными покидать гнездо, что нарушало нормальные процессы пчеловодства. Этот гибрид, случайно попавший в природу, захватил большую часть Южной Америки, потом Центральную Америку, пока не достиг США, выступая в качестве конкурента средиземноморским видам пчел. Сейчас биологи, борющиеся с этим и другими нежелательными разновидностями, приступают к выявлению различных подвидов, используя современные методики и технологии, включая анализ ДНК.

Многие виды животных перевозятся случайно с древесиной, семенным материалом, экзотическими растениями и различным грузом. Эта фауна, если ей удается выжить, захватывает прежде всего территории, близкие к портовым зонам, а затем более удаленные районы. Хорошим примером является распространение некоторых европейских видов жужелиц (*Carabidae*) в Северной Америке, проникших туда через порты Атлантического (Квебек, Бостон и Нью-Йорк) и Тихого (Ванкувер и Сиэтл) океанов (рис. 5.31). Скарабей *(Digitonthophagus gazella*), ввезённый в Техас в 70-е годы, всего за 20 лет достиг Гватемалы.

С учетом этих и других наблюдений возникает вопрос: почему животные и растения не имеют ареалов, гораздо более обширных, чем существующие?. Во многих случаях невозможно дать точный ответ, но можно утверждать, что потенциальному захватчику суждено потерпеть неудачу, если:

- это не беременная самка или не укореняющаяся часть растения;
- это животное, которому не удается найти растение или другое животное, которым оно питается;
- климат не подходит для его жизни и размножения;
- имеются хищники, к которым он не приспособлен;
- имеются местные, более адаптивные конкуренты;
- он даёт потомство, образующее популяцию, слишком малочисленную для длительного существования, и эта популяция спустя одно или несколько поколений вымирает.

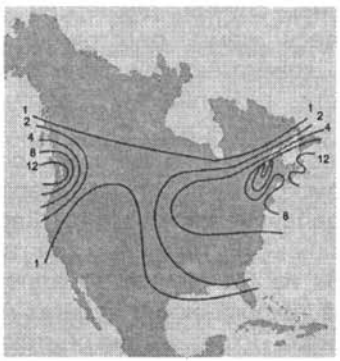


Рис. 5.31. Антропохорная дисперсия. "Европеизация" североамериканской фауны жесткокрылых: приведено число видов европейского семейства жесткокрылые (*Carabidae*), случайно интродуцированных в Америку (по К. Линдросу и М. Удварди).

Вероятность дисперсии

Имеется водный барьер шириной М метров, при этом Р – вероятность того, что он пересечётся ареалом какого-либо наземного вида. В той точке, где барьер имеет двойную ширину, вероятность пересечения барьера шириной 2М метров уменьшается согласно правилу упорядоченной вероятности: $P_2=P^2$. Обобщая для барьера шириной N=nH метров, вероятность пересечения будет, следовательно, $P_n=P^n$, где n=N/M и составляет:

$$P_n=P^{N/M}$$

Эта формула позволяет определить вероятность того, что данный вид преодолеет барьер шириной N метров. Например, имеется две территории, разделённые морским проливом шириной 10 км. Допустим, что есть определенный вид и время, за которое только одной особи из 100 удается пересечь водный барьер. Спрашивается: Какова вероятность пересечения в точках, где пролив расширяется до 30 км?.

Решение следующее: P_{10}= 0,01, поэтому $P_{30}=0,01^{30/10}$ = 0,000001. В рассматриваемом случае расстояние в 3 раза большее будет преодолено с вероятностью в 10 000 раз меньшей.

Вероятность дисперсии, например, через океан выражается формулой P = Pd x Ps, где Pd- коэффициент дрейфа, Ps- коэффициент выживания. В результате эксперимента, состоявшего в спуске на море по обе стороны Атлантики нескольких тысяч плавающих предметов, было установлено, что 0,19% этих предметов было выброшено на противоположный берег. Поэтому Pd = 0,0019. Допуская как основное правило, что вероятность выживания будет обратно пропорциональна числу яиц (и личинок), имеем: Ps=2/N, где N – это среднее число яиц на одну самку (цифра 2 подразумевает предположение, что половина особей будут самцы). Поэтому получаем: P = 0,0019 x 2/N.

Это значит, что если, например, морской брюхоногий моллюск отложит у Атлантического побережья 5 млн. яиц, то по формуле $P = 7,6 \times 10^{-10}$ получится примерно одна вероятность на миллиард, что личинка, если проживет достаточно долго, достигнет противоположного берега океана. Поэтому из яиц, отложенных тысячей брюхоногих моллюсков, в среднем число P x 1000 N/2 достигнет другого берега, т.е. примерно 2 самки, способные пересечь Атлантику.

Очень интересны случаи дисперсии через огромные просторы Мирового океана. Здесь само расстояние, а не какой-либо другой географический или климатический фактор, действует как барьер. Обратимся, в частности, к Большому Восточно-Тихоокеанскому барьеру (рис. 5.32), огромному пространству открытого океана вдоль американских берегов от Канады до Чили, лишенному островов. Барьер блокирует миграции, которые термофильная фауна американского мелководья могла бы совершить в направлении восток-запад. Западная часть Тихого океана (Новая Гвинея, Филиппины и прилегающие акватории) населена другой биотой. Так только 4% из 500 видов кораллов-строителей этого региона представлено также на тихоокеанских берегах Америки. И только 2% из 240 видов иглокожих западного Тихого океана обитают по другую сторону океана.

Рассмотрим эффективность Восточно-Тихоокеанского барьера. Принимаем, что успех дисперсии существенно зависит от 3-х факторов: расстояния, скорости течения и продолжительности жизни планктонных личинок. Предположим, что личинка начинает путешествие к берегам

Америки, стартовав с одного из самых восточных форпостов Полинезии – острова Рождества или Киритимати, ближайшего к экватору. Если личинка переносится северо-восточным течением, то она попадет немного раньше на Мексиканский берег, остров Клиппертон, после путешествия протяженностью в 5400 км. Течение, имеющее среднюю скорость 1,5 км/час, достигнет острова за 155 дней. Если же личинка попадает в течение восточного направления, то после путешествия в 7300 км встретит сначала Галапагосские острова. С учетом того, что это течение имеет скорость около 5 км/час, путешествие продлится только 60 дней. Нужно подчеркнуть, что 60 дней – это слишком большой отрезок времени почти для всех личинок тропической фауны.

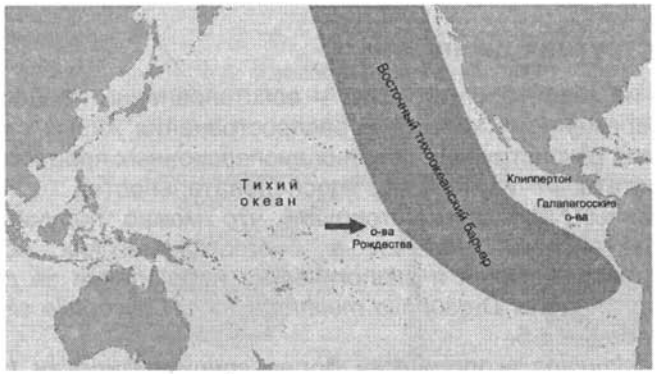


Рис. 5.32. Восточно-Тихоокеанский барьер: эта крупная океаническая впадина, лишенная островов, сама по себе представляет эффективный барьер для многих мелководных морских бентосных видов (по Р. Григу и Р. Хей).

Итак, для мелководных видов Восточно-Тихоокеанский барьер почти непреодолим. Эта ситуация, подтверждаемая палеонтологическими находками, сохранялась и в кайнозое. Только в мезозое барьер мог быть преодолен из-за изменения течений.

Нет ничего постоянного в природе, и морские течения тоже претерпевают изменения. Меняется их скорость и направление на разных глубинах, в разные сезоны и годы. Например, во время периодического потепления океана, известного как Эль Ниньо, произошедшего в 1982/83 гг., значительно повысилась температура воды. Это позволило некоторым моллюскам и 5-ти видам рыб Полинезии достигнуть Галапагосских морских глубин и обосноваться там. Это не стало положительным событием для архипелага, так как высокая температура воды приводит со временем к значительному вымиранию кораллов и другой прибрежной фауны (несмотря на то, что Галапагосские острова расположены на экваторе, их морская фауна адаптирована к относительно низким температурам). Таким образом, хотя Восточно-Тихоокеанский Барьер и является самым эффективным из известных для прибрежной фауны, некоторые организмы могут иногда пересекать его.

Вероятность распространения растений рассмотрим на примере Галапагосских островов, которые поднялись из моря 3 млн. лет назад. Их флора почти полностью происходит с ближайшего континента. Считается, что 559 видов растений попали на архипелаг при помощи птиц (40%), человека (32%), ветра (21%) и течений (6%). Среди видов растений, занесённых

птицами, семена 64% выделены из помета (например, осоковые, *Cyperaceae*), 15% из грязи, прилипшей к лапам (например, род *Azorella* семейства зонтичных), 12% из клейких семян (например, сложноцветные) и 1,8% из семян, которые прицепляются к птицам с помощью крючков (например, многие сложноцветные, *Asteraceae*). Число видов, попавших на Галапагосские острова естественным путем с южноамериканского континента, отстоящего на 800 км, может показаться высоким, но оно соответствует колонизации в среднем один раз каждые 8000 лет. Заселение ещё более удалённых от континента островов, происходит намного медленнее. Например, на Гавайях колонизация сосудистыми растениями осуществлялась в среднем каждые 25 000 лет.

Реконструкция дисперсии

Одна из задач биогеографии – восстановление процессов, которые привели к современному характеру распространения живых существ. Часто ставится задача реконструкции древних дисперсионных процессов.

Результаты изучения последовательностей ядерных и митохондриальных ДНК демонстрируют, что можно получить, используя данные молекулярной биологии в биогеографических исследованиях. Генетические исследования и экологические наблюдения за двумя видами близнецами дрозофилы *Drosophila melanogaster u Drosophila simulans* кратко изложены в таблице 5.5.

Вид *D. simulans* экологически более специализирован (предпочитает теплые регионы и сезоны) и генетически менее изменчив, и следовательноимеет меньше, чем *D. melanogaster*, возможностей к адаптации. Кроме того, его дисперсия в мире, за пределами центра

Таблица 5.5. Некоторые экологические характеристики двух видов-близнецов дрозофилы

Виды	Drosophila melanogaster	Drosophila simulans
Происхождение	Западная Африка	Восточная Африка
Распространение	космополит	умеренно теплые страны
Активность	начало теплого сезона	продолжение теплого сезона
Генетическая изменчивость	высокая	низкая
Дисперсия	древняя	недавняя

происхождения (восток Африки), более поздняя. Оба вида возникли аллопатрически (в Восточной и Западной Африке, соответственно) около 2-3 млн. лет назад. На рисунке 5.33 представлена реконструкция путей перемещения вида *D. melanogaster* с момента его возникновения.

Еще один пример касается изучения дисперсии некоторых пресноводных представителей отряда *Ostracoda*. Эти мелкие ракушковые ракообразные живут в постоянных водоемах в местах их происхождения и образуют обоеполые популяции. Однако, когда они заселяют новые местообитания (рисовые поля), слишком холодные или изолированные друг от друга, происходит ингибирование мужского гормона и развиваются только партеногенетические самки. Например, на итальянских рисовых полях живет

около 53 видов остракод, из которых 14 являются «пришельцами", поскольку они произошли из Африки, Южной Америки, Восточной Азии, Индии и Австралии. В отличие от стран, из которых они произошли, в Италии формируются популяции исключительно партеногенетические. Пришельцы не были найдены в отложениях, предшествующих голоцену (ранее 10 000 лет назад). Значит, они были завезены человеком на стадии яйца с семенами и растениями риса или пшеницы, льна, конопли и др. Ученые исключают транспорт мигрирующими водными птицами, поскольку эти ракообразные не были найдены в районах, расположенных между странами происхождения и Италией.



Рис. 5.33. *Drosophila melanogaster*, вид, родом из восточной Африки, колонизировал сначала Евразию, а впоследствии Америку и Австралию.

5.5. Вымирание

Присутствие или отсутствие одного или более видов в определённой области полностью определяется видообразованием, иммиграцией, эмиграцией и вымиранием. Видообразование рассмотрено в гл.2, разделах по генетике и эволюции, иммиграция и эмиграция освещены в разделах, посвященных дисперсии. Рассмотрим процесс вымирания.

Вымирание для вида аналогично смерти особи, т.е. имеет необратимый характер. Вымершие виды составляют, наверное, более 99,5% от числа видов, возникших на Земле от появления жизни до наших дней. Среди морских организмов с окаменевающими структурами вымирание подтверждено для 78% родов, 72% семейств.

Обновление. Считается, что вид существует в среднем от 1 до нескольких млн. лет. В роде *Homo*, например, вид *H. habilis* имел длительность существования около 0.7 млн. лет, а *H. erectus* – около 1,4. Возможно, верно представление, что на нашей планете появляется в среднем, по крайней мере, 1 вид в год, и примерно столько же исчезает. Уже говорилось, и мы увидим в дальнейшем, что условие равновесия (число новых видов = число вымирающих видов) не выполнялось только в некоторые эпохи палеозоя, а большая часть истории жизни на земле

характеризуется как увеличением числа видов, так и/или крупными вымираниями.

Вымирание с заменой. В условиях равновесия или полуравновесия виды, сменяющие друг друга во времени, как правило, являются экологическими викариантами (не биогеографическими викариантами, или сестринскими группами, см. Гл. 8.4). Экологические викарианты, не обязательно родственные филогенетически, схожи друг с другом по занимаемой экологической нише и часто морфологически. Мы можем сказать, что актеры на сцене жизни непрерывно меняются, но роли (персонажи) вечны.

Примеров этому множество. После потрясений, которыми ознаменовался конец мезозоя, место динозавров было занято млекопитающими. В Южной Америке крупные эндемичные млекопитающие кайнозоя в настоящее время уступили место млекопитающим, пришедшим с севера. Еще пример: в Австралии в недавнем прошлом распространенным хищником была сумчатая собака. Сейчас ее заменила собака динго, ввезённая человеком. На Мадагаскаре относительно недавняя деятельность человека привела к вымиранию, или же сокращению численности многих видов травоядных эндемиков: лемуров, птиц, черепах. Но травоядные на острове не исчезли, первоначальные виды всё больше заменяются свиньями, козами и другими завезенными домашними животными.

Вымирание без замены. Однако не всегда за вымиранием следует замена. Иногда происходит только вымирание. Так вымерли трилобиты (палеозой), и аммониты (мезозой), для которых невозможно определить замещающие таксоны.

Согласно взглядам некоторых научных школ, существует такое понятие как *псевдовымирание,* или таксономическое вымирание. Оно происходит в тех случаях, когда вид даёт начало новому виду. Например, согласно некоторым взглядам вид *Homo erectus* не исчез, а трансформировался в новый вид *Homo sapiens*. Излишне добавлять, что этот тип видообразования (путем анагенеза), также как и псевдовымирание, не принимается филогенетической или кладистической школой, а также многими представителями других школ.

Каковы будут пути вымирания, если учитывать тот факт, что оно присутствует при обновлении видов в течение всего времени. Такое обновление (turnover) зависит от возникновения видов и от их вымирания. Обозначим d – промежуток времени в миллионах лет. O_i – число новых видов (возникновение), появившихся в таксоне i, а E_i - число вымирающих видов в таксоне i в течение времени d. Уровень возникновения $O_r = O_i / d$, а размер вымирания $E_r = E_i / d$. Например, в кембрии размер вымирания морских животных $E_r = 4,6$. Это означает, что в те времена вымирали в среднем 4,6 семейства за млн. лет. Современное значение E_r равно 2,0. Неизвестно, является ли это относительно низкое[45] значение следствием хорошей адаптации современных семейств или скорее следствием необоснованного присуждения статуса семейства, или же связано с разными взглядами на

[45] Современные вымирания гораздо больше касаются видов, чем семейств, и больше наземных, чем морских организмов. (Необходимо учесть, что вымирание семейства, которое обычно содержит разные роды и виды, менее вероятно, чем вымирание вида).

современные и ископаемые формы. Из осторожности значение E_r рассчитывается только в отдельных кладах. В любом случае размер обновления равен

$$T = (O_r + E_r) / 2$$

Для точности такого типа оценок важно не путать местные вымирания с глобальными. Например, найден организм в ископаемом состоянии в слое А, но он не обнаружен в вышележащем слое В стратиграфической колонки данного местонахождения. Однако, из этого не всегда следует вывод, что имело место вымирание, поскольку при анализе ещё более позднего слоя С может быть найдена та же вымершая форма. Таким образом, вымирание локального характера может быть ошибочно принято за исчезновение, следующее за видообразованием.

Типы вымирания. Различают вымирания локальные и планетарные, а также нормальные (при нормальном обновлении), массовые (когда вовлекаются многочисленные таксоны) или же катастрофические (массовые вымирания, происходящие за немногие тысячи лет или даже меньше).

Необходимо учесть, что практически невозможно установить, произошло ли массовое вымирание за 100 тыс. лет или менее чем за 100 лет. Современные палеонтологические методы не позволяют точно датировать процесс.

Компьютерная модель вымирания впервые была создана Д. Раупом, который предположил, что филетические линии с равной вероятностью остаются неизменными в течение какого-то времени, делятся надвое или исчезают. Для примера показана совокупность 11 кладов (рис. 5.34) с совершенно случайным развитием, которые были обобщены Раупом на компьютере при моделировании случайных видообразований и вымираний.

Сопоставьте этот рисунок с действительной реконструкцией развития 41-ого надсемейства аммонитов (рис. 5.35): сходство с моделями, созданными на компьютере, впечатляюще. По-видимому, появление и исчезновение видов и высших таксонов в природе подчинены случайным флуктуациям.

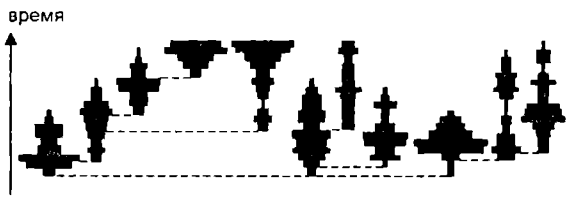


Рис. 5.34. Эти 11 филетических линий (кладов) были обобщены на компьютере при моделировании случайных видообразований и вымираний. Ширина полос пропорциональна числу видов (по Д. Раупу и др.).

Существуют разные модели развития таксонов во времени (рис. 5.35): веретенообразные модели с центром тяжести (максимальным разнообразием) вначале, середине (симметричные) и вверху.

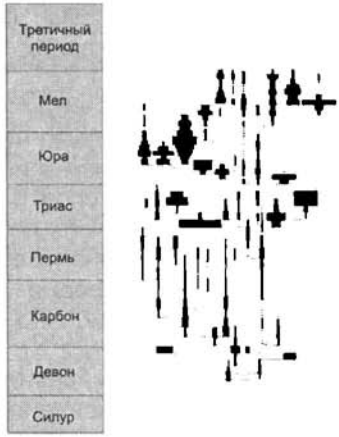


Рис. 5.35. Реконструкция филетических линий аммонитов: отметьте крупные вымирания (конец перми, конец триаса, конец мелового периода), а также появление и исчезновение других эволюционных линий, внешне случайных (по Н. Невелю).

С. Гулд, создав 708 диаграмм в виде веретена (число родов внутри семейств), показал, что родственные линии, возникшие примерно в начале палеозоя, имеют низкие центры тяжести, в то время как линии более недавние представляют собой симметричные веретена. Сходная тенденция наблюдается у кайнозойских млекопитающих: первые родственные линии (после исчезновения динозавров) имеют тенденцию к низким центрам тяжести, а следующие – к симметричным. На изменение числа таксонов во времени существуют разные взгляды. Некоторые считают, что их число остается более или менее постоянным в течение геологических эр, поскольку определено случайными факторами (Рауп). Часть исследователей утверждает, что таксоны (классы) высокого уровня претерпели начальную вспышку, а затем в большинстве случаев происходит сокращение до немногих современных представителей (рис. 5. 36).

Неповторимый расцвет кембрийских форм обусловлен отсутствием генетических связей, которые в настоящее время ведут эволюцию по почти обязательным путям. Другая причина, возможно, состоит в относительно пустом "экологическом пространстве" первичной биосферы; отсутствие зависимости от среды обитания привело к вспышке структурных возможностей, которые сейчас не могли бы возникнуть.

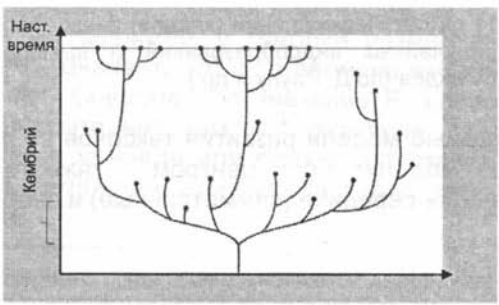


Рис. 5.36. Современные виды многочисленнее кембрийских, но последние были разнообразней по анатомическим формам (по С. Гулду).

Большинство ученых считает, что в течение всего фанерозоя наблюдалась тенденция к увеличению числа таксонов на каждом уровне, нарушаемое только случайными массовыми вымираниями (рис. 5.37). Некоторые исследователи считают, что существует точная периодичность массовых вымираний, особенно в последние 250 млн. лет. По данным различных авторов эта периодичность составляет 26 или 30 млн. лет и зависит от астрономических причин, т.е. периодических изменений в отклонении как земной оси, так и орбиты нашей планеты вокруг солнца.

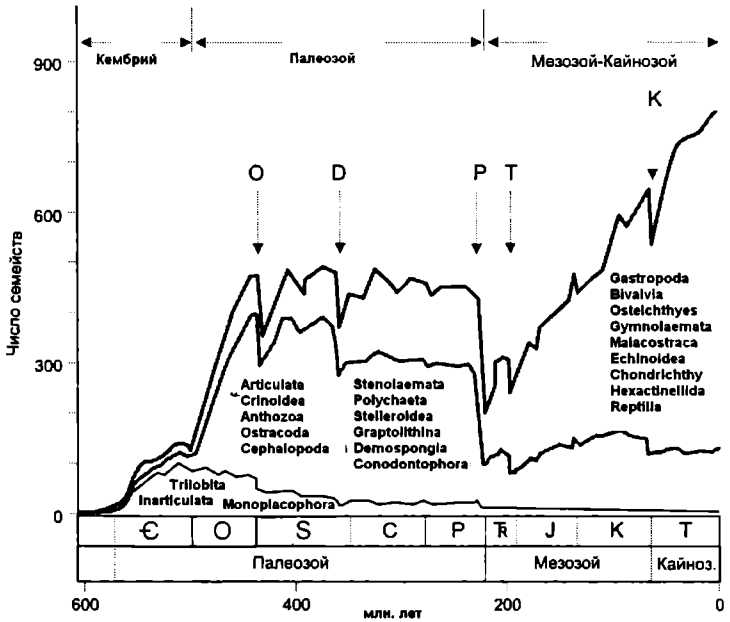


Рис. 5.37. Фанерозой характеризуется разнообразием морских форм, от силурийского до пермского периодов число форм существенно не меняется. После большого вымирания конца пермского периода происходит относительно равномерное повышение разнообразия. Сокращения как на рис. 5.11 (по Дж. Сепковски).

Массовые вымирания. Известно 5 крупных массовых вымираний (рис. 5.37, 5.38). Самое крупное из них знаменует конец пермского периода, когда исчезло 96% морских видов. Остальные 4 вымирания (в конце ордовика, девона, триаса и мелового периода) привели к исчезновению 50-75% морских видов. Кроме того, в фанерозое было 20 более мелких вымираний.



Рис.5.38. Вымирания в фанерозое: одно огромных размеров, четыре довольно значительных и два десятка более мелких. Сокращения как на рис 5.11 (по Дж. Сепковски).

Крупные **вымирания конца пермского периода** (250 млн. лет назад) привели к исчезновению многих групп позвоночных животных среди амфибий (подкласс Labyrinthodontia) и рептилий (подкласс Anapsida сейчас представлен только черепахами). Это освободило пространство для современных рептилий, в первую очередь синапсидных, а немного позже динозавров и других диапсидных. Значительные вымирания отмечены для насекомых. Из 27 существовавших порядков исчезло целых 8. Одним из последствий пермского вымирания стала глубокая модификация морского бентоса: с мезозоя началось развитие двустворчатых моллюсков и других роющих донных животных, закапывающихся в толщу грунта водоема.

О причинах, вызвавших самое крупное вымирание в истории, известно немного. Некоторые ученые считают, что образование Пангеи II создало крупный массив суши, характеризовавшийся резко континентальным климатом. Вымерли многие группы, прежде всего в тропическом поясе. В результате слияния плит произошла также крупная морская регрессия, снизившая уровень океана более чем на 200 м, уничтожившая эпиконтинентальные моря и эстуарии. Исчезновение бассейнов небольшой глубины лишило планету наиболее богатых и продуктивных водных экосистем, вызвав большой урон для всей биосферы. В конце пермского периода произошли крупные извержения, сопровождавшиеся выделением в атмосферу пыли и сульфатов. Результатом этого стало сильное понижение

температуры и выпадение кислых дождей. Большая часть ученых считает, что вымирания конца пермского периода не являются следствием воздействия метеоритов.

Не менее важное известное событие – **вымирание конца мелового периода** (65 млн. лет назад). Вымирание динозавров и многих других животных стало определяющим для последующего развития млекопитающих. Большая часть современной фауны и сам человек не существовали бы сейчас без этого массового вымирания.

Было выдвинуто около двух десятков гипотез для объяснения этого вымирания. Некоторые исследователи с позиций принципа актуализма считают, что массовые вымирания вызывают те же факторы и причины, которые являются естественными регуляторами разнообразия при нормальных обстоятельствах, но в то время оказавшие драматическое воздействие на всю планету. Биологический кризис мелового периода, в частности, стал результатом деления Пангеи II и последующего сокращения эпиконтинентальных морей, общая площадь которых сократилась всего за 10 млн. лет с 60 до 20 млн. км^2. Этот факт увеличил нестабильность среды в планетарном масштабе.

Другие гипотезы связывают вымирание с исключительными событиями, такими как, например, космическое воздействие. Эти гипотезы основываются на обнаружении в горных породах возраста 65 млн. лет (в Дании, Новой Зеландии и других местах) концентрации иридия в 20-160 раз больше нормы. Этот металл, редкий в земной коре, изобилует в астероидах. Поэтому слой, богатый иридием, связали с древним воздействием метеоритов. Предположив, что это был единственный метеорит, его массу находим так: M = sA/f, где M – вес в граммах, s – средняя концентрация иридия в каменистом слое на границе мелового и третичного периодов (8 x 10^{-9} г/см^2), A – площадь земной поверхности, (510 x 10^6 км^2), f – доля иридия, представленная в метеоритах (0,5 x 10^{-6}). Однако полученный результат (8 x 10^{16} г) не учитывает тот факт, что не весь метеорит трансформируется в пыль, блуждающую в атмосфере. Считается, что только 22 % материала, образовавшегося в результате извержения вулкана Кракатау в 1883 г., распылилось в воздухе и оставалось в нем более 2 лет. Поэтому полученное выше значение делится на 0.22 и получается 3,6 x 10^{17} г. При плотности 2,2 объем метеорита оказывается равным 160 км^3 (M/2,2), это шар диаметром примерно 6,8 км. Л. Альварез оценивает диаметр астероида, столкнувшегося с Землей 65 млн. лет назад, в 10±4 км.

Существует приблизительно 700 астероидов диаметром больше 1 км, пересекающих земную орбиту. Зная, что число потенциальных метеоритов, имеющих диаметр больше d, приблизительно пропорционально $1/d^2$, получим:

Астероиды диаметром >1 км = 700 x ($1/1^2$) = 700

Астероиды диаметром > 10 км = 700 x ($1/10^2$) = 7

Это значит, что существует около 7 астероидов с диаметром больше10 км среди тех, что могут встретиться с Землей. Вероятность того, что они встретятся с нашей планетой, равна 1 к 30 или 100 млн. лет. Согласно другим оценкам, существует одна возможность 1 из 10 000, что в ближайшие 100 лет астероид с диаметром более 2 км поразит Землю, покончив со значительной частью человечества. Поэтому совершенно правдоподобно, что 65 млн. лет назад могла произойти встреча такого типа. В 1981 г. на п-ове Юкатан был обнаружен круглый кратер диаметром в 180

км, скрытый более поздними наслоениями (есть мнение, что диаметр его равен 300 км). Десять лет спустя возникновение этого кратера было сопоставлено с вымиранием конца мелового периода. Этот кратер характеризуется интенсивным круговым магнитным полем и специфическим минералогическим составом осадочных пород. Астероид столкнулся с Землей, имея скорость 20 км/сек, рассыпался и поднял волну высотой 5 км, которая прокатилась по всем океанам. Высвободившаяся энергия соответствовала 10-тысячекратному полному ядерному потенциалу, созданному человеком. Общее снижение температуры было похоже на то, которое следовало бы за ядерной войной. Холод и темнота, длившиеся месяцы и годы, в этом случае объясняют исчезновение многих крупных животных (например, динозавров), а также многочисленных морских водорослей, фораминифер и многих мелководных организмов. Все позвоночные животные больше 25 кг вымерли, до наших дней сохранились только крокодилы.

Однако вымершие таксоны находились в состоянии кризиса уже миллионы лет. Меньше всего пострадали млекопитающие, птицы, змеи, беспозвоночные и высшие растения, чья судьба, напротив, кажется противоречащей гипотезам метеоритного воздействия. Диатомовые, снабженные покоящимися спорами, также не ощутили неблагоприятного воздействия изменения климата. В общем, описанный сценарий не лишен вопросов и противоречий. Те, кто отстаивает гипотезу о падении метеорита или решающей роли резких и неожиданных изменений климата, не могут объяснить выживание амфибий, крокодилов и многих других таксонов. Последние исследования показывают, что многие планктонные фораминиферы вымирали постепенно, без очевидного быстрого изменения, которое следовало бы ожидать при воздействии крупного астероида.

Вымирание конца палеоцена (57 млн. лет назад) носило совсем другой характер. В противоположность вышеупомянутому сильному кризису, имевшему, возможно, внеземные причины и сказавшемуся, прежде всего на наземных организмах и поверхностном планктоне, вымирание конца палеоцена затронуло обитателей морских глубин. Речь идет о кризисе, имевшем океанические причины. Вымирание многих глубоководных фораминифер связано с повышением температуры на глубине от 6^0 С до, примерно, 10^0 С.

Вымирания конца плейстоцена (0,01 млн. лет назад) вызывают особый биогеографический интерес, поскольку являются последними на временной шкале (если исключить современные) и играют существенную роль в формировании современных биот. Некоторые авторы считают причиной этих вымираний оледенения. Вторая половина плейстоцена, действительно, характеризуется холодными периодами (продолжительностью примерно 100 000 лет), которые нарушались короткими межледниковьями (около 10000-20000 лет).

Однако нужно отметить, что массовые вымирания произошли не раньше конца последнего оледенения (примерно, всего лишь, 10 000 лет назад). Например, во время последнего межледникового периода (Рисс-Вюрм, т.е. 130 000-110 000 лет назад) Европа ещё была населена крупными млекопитающими, которые потом исчезли. В России, где было немного теплее, чем сейчас, обитали мамонты, шерстистые носороги и другие крупные млекопитающие. Англию, где средняя температура была выше

современной на 2-3 градуса, а климат средиземноморского типа, населяла фауна, включавшая слонов, гиппопотамов, носорогов, львов и гиен.

Альтернативная гипотеза объясняет вымирание позднего плейстоцена деятельностью человека – охотой на крупных млекопитающих. Вымирания действительно касаются только крупных наземных млекопитающих. Этому противоречит то обстоятельство, что главным образом в Европе и в Австралии крупные млекопитающие жили рядом с человеком, не вымирая десятки тысяч лет.

Согласно недавним исследованиям вымирания в плейстоцене нельзя объяснить только влиянием климата или деятельностью человека. Необходимо было сочетание обоих факторов: доисторические охотники не смогли бы довести до вымирания такое количество животных, если бы в то же время не происходило сужение ареалов в связи с изменением климата.

Интересно сравнить, как происходило вымирание на разных континентах. Вероятно, в Евразии, территории древних поселений человека, животные сумели адаптироваться к назойливости охотников, став более осторожными. Вымирание крупных млекопитающих происходило постепенно на протяжении 10-40 тысяч лет. В Америке, куда человек прибыл чуть раньше начала голоцена, вымирание местной фауны произошло сравнительно быстро (около 10 тыс. лет назад) (рис.5.39).

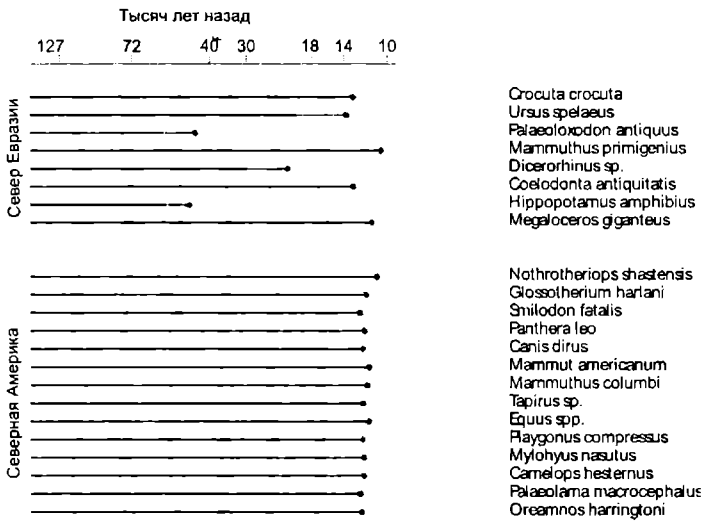


Рис. 5.39. Плейстоценовые вымирания крупных млекопитающих в Евразии и Северной Америке (по А. Стюарту).

В подтверждение сказанного отметим, что в Африке, где человек обитает издавна, но где не было оледенений, не было отмечено и плейстоценового вымирания. Африка – единственный континент, еще населённый многочисленными крупными млекопитающими.

Если под крупными млекопитающими подразумевать животных весом более 40 кг, то в Северной Евразии в конце плейстоцена их вымерло 11 видов (из 43), в Сев. Америке – 38 (из 54), а в Африке – только 4 (из 56).

Вымирания голоцена (с 10000 лет назад до настоящего времени) имеют хорошие доказательства и могут составить целую книгу. С тех пор как доисторические полинезийцы, распространяясь к востоку, привели к

исчезновению почти половины эндемичных птиц тихоокеанских островов, история человечества сопровождается серией истребления видов животных и растений. Мы приведем лишь один пример из самых последних и разрушительных с природной, экономической и социальной точек зрения: уничтожение рыб озера Виктория.

В 1960 г. в это озеро был интродуцирован нильский окунь – латес (*Lates niloticus*), хищник семейства робаловые (*Centropomidae*), достигающий двух метров в длину. Озеро Виктория, площадь которого превышает площадь Швейцарии, было населено многочисленными эндемичными видами рыб, прежде всего цихлидами, в основном, травоядными и детритофагами. В их сообществе трофическая сеть основывалась на коротких и эффективных пищевых цепях, что явилось результатом потрясающей эволюционной радиации, обусловившей многочисленные пищевые адаптации. Некоторые виды приспособились питаться растениями, другие планктоном, третьи – рыбой, четвертые – улитками, пятые – насекомыми, шестые – икрой других рыб. Речь идет об очень быстрой радиации, поскольку все эти виды (около 200) различаются по ДНК в среднем на 0,4 % (для сравнения, разница человек-шимпанзе составляет 1,6%). Интродукция *L. niloticus* привела к исчезновению многих видов рыб и нарушению экологического равновесия озера. Водоросли и водные растения, не используемые эндемичными рыбами, размножились сверх нормы, создав излишек органического вещества, которое скапливается на дне и потребляет растворенный в воде кислород. Обеднение среды кислородом затрудняет развитие ценных рыб и снижает биоразнообразие. В результате улов снизился на 80%. Поскольку *L. niloticus* очень крупная рыба, для ее вылова нужны большие и крепкие лодки и сети, что могут позволить себе только самые богатые рыбаки. Жирное мясо латеса мало ценится местным населением, т.к. не годится для традиционного высушивания на солнце. Эту рыбу можно только коптить, что, в свою очередь, приводит к вырубке лесов на значительных площадях. Снижение числа цихлид, которые питаются водными улитками (промежуточными хозяевами шистозом), привело к увеличению паразитарного заболевания населения шистозомозом. Все это приводит к значительному экономическому и социальному ущербу и наносит урон здоровью человека.

Чтобы завершить разговор о вымирании в голоцене, приведем данные для размышления. Таблица 5.6 составлена на основе данных WCMC (World Conservation Monitoring Centre) и IUCN (The World Conservation Union). В ней приведено число видов, вымерших в мире с 1600 по 1992 гг. В таблице приведены только достоверные данные, поскольку многие виды, главным образом тропические, просто исчезли из переписи. Недостоверны, в частности, сведения о насекомых. Под угрозой исчезновения находится почти в 10 раз больше видов животных и в 40 раз больше видов растений, чем вымерших.

Несмотря на то, что данных немного, но даже они облегчают понимание проблемы и позволяют оценить перспективу. Учитывая рост в последние годы числа вымирающих видов, можно придти к заключению, что следует ожидать уменьшения числа видов птиц и млекопитающих в 2 раза уже через 200-300 лет. Этот прогноз согласуется с расчетами, основанными на соотношении вид/ площадь.

Таблица 5.6. Вымирание видов в результате антропогенного воздействия с 1600 по 1992 гг.

Таксоны	**Число видов**	**%**
Моллюски	191	0.2
Ракообразные	4	0.01
Насекомые	61	0.005
Рыбы	29	0.1
Амфибии	2	0.07
Рептилии	23	0.4
Птицы	116	1
Млекопитающие	59	1
Всего животных	**485**	**0.04**
Голосеменные	2	0.3
Двудольные	120	0.2
Однодольные	462	0.2
Всего растений	**584**	**0.3**

В таблице 5.7 мы приводим список млекопитающих, вымерших начиная с 1900 г. Они исчезли из-за охоты (например, *Monachus tropicalis*, *Cervus schomburgki*), планового уничтожения "вредных" видов (например, *Thylacinus cynocephalus*), интродукции хищников (кошки, собаки, крысы, мангусты и др.) или из-за комплекса других причин.

Таблица 5.7. Млекопитающие, вымершие, начиная с 1900 г.

Виды	Распространение	Год исчезновения
СУМЧАТЫЕ		
Caloprymnus campestis	Австралия	1935
Lagorchestes asomatus	Австралия	1931
Macropus greyi	Австралия	1927
Onichogalea lunata	Австралия	1964
Chaeropus ecaudatus	Австралия	1907
Perameles eremiana	Австралия	1935
Macrotis leucura	Австралия	1931
Thylacinus cynocephalus	Тасмания	1934
РУКОКРЫЛЫЕ		
Dobsonia chapmani	Филиппины	1964
Pteropus tokudae	Гуам	1968
Mystacina robusta	Новая Зеландия	1900-е
ГРЫЗУНЫ		
Geocapromis thoractus	Гондурас	1950-е
Megalomys desmaresti		
Leporillus apicalis	Мартиника	1902
Notomys longicaudatus	Австралия	1933
Pseudomi gouldi	Австралия	1901
Rattus macleari	Австралия	1930
Rattus nativitatis	О-в Рождества	1908
	О-в Рождества	1908
ЛАСТОНОГИЕ		
Monachus tropicalis	Карибское море	1962
ПАРНОКОПЫТНЫЕ		
Cervus schomburgki	Таиланд	1932

Фоновые вымирания

Массовые вымирания сыграли важнейшую роль в формировании современного состава биот и всей истории жизни на земле. Как уже говорилось, это приводит к медленной, но постоянной смене видов и высших таксонов. Иными словами, существует более или менее постоянный ритм *фоновых вымираний*, происходящих в течение длительного времени. Изучение этого явления можно провести на животных, многочисленные окаменелости которых находят сейчас, например, морских брюхоногих моллюсков. Остатки их раковин позволяют нам определить образ жизни некоторых видов. Мы знаем, что личинки некоторых брюхоногих моллюсков плавают в море в течение нескольких недель и питаются планктоном (планктонотрофные личинки). Личинки других брюхоногих остаются прикрепленными ко дну или же претерпевают метаморфоз после очень короткой планктонной фазы, в течение которой они питаются только собственными запасами желтка (лецитотрофные личинки). Изучение окаменелостей показало, что брюхоногие моллюски мелового периода с планктонотрофными личинками существовали примерно 1 - 14 млн. лет (в среднем 6 млн. лет). Виды брюхоногих, которые вели другой образ жизни и не были связаны с планктоном, оказались менее устойчивыми. Они просуществовали в среднем всего 2 млн. лет. Ритмы фонового вымирания, таким образом, определяются экологическими характеристиками животных. Массовые же вымирания определяются другими факторами. Например, крупное вымирание конца мелового периода затронуло в равной степени брюхоногих разных типов, в том числе и с планктонотрофными личинками. Это означает, что фактор (например, планктонотрофия), увеличивающий продолжительность жизни вида в обычных условиях, может оказаться бесполезным в экстремальных ситуациях.

Другой пример, скорее биогеографический, чем экологический, касается выживания некоторых родов брюхоногих и двустворчатых моллюсков, обитающих в прибрежных водах, в зависимости от размеров их ареалов. Эти моллюски были разделены на 2 группы: с узким (менее 1000 км североамериканского берега Атлантического океана) и широким (более 2500 км берега) ареалом. Около 90% родов с узкими ареалами в меловом периоде вымерли менее чем за 6 млн. лет, в то время как у родов с широким ареалом такое же вымирание происходило в течение 16 млн. лет. Массовое вымирание конца мелового периода не пощадило никого: ни с обширным, ни с ограниченным географическим распространением.

Из вышесказанного следует что:

- признаки, которые благоприятствуют выживанию во время массовых вымираний, не те же, что благоприятствуют обычному выживанию;
- массовое вымирание нарушает господство групп, которые хорошо приспособились и стали многочисленными в процессе длительной эволюции, и открывает новые возможности для групп, которые до этого не находились в фаворе у естественного отбора. Для них открываются новые возможности развивать ряды адаптивных радиаций.

Теоретическое значение этих заключений огромно. Оно характеризует историю жизни на земле совсем в другой стороны, чем было принято раньше.

Прерывистая эволюция

Ч. Эмильяни в результате наблюдений за морским микропланктоном, предложил оригинальную теорию вымирания. Остатки этих организмов хорошо сохранились и являются источником информации о зарождении, развитии и угасании видов. Особенно интересны фораминиферы, радиолярии и кокколитофоры. Эти таксоны насчитывают немного (соответственно, 36, 100 и 150) планктонных видов, но они очень многочисленны и в большинстве своем имеют окаменевающие структуры. При анализе морских отложений было выявлено, что фораминиферы существуют 7,7 млн. лет. Поскольку для кайнозоя известно 147 видов фораминифер и 361 кокколитофор, это значит, что один новый вид возникал каждые 300000 и 150000 лет соответственно (рис. 5.40).

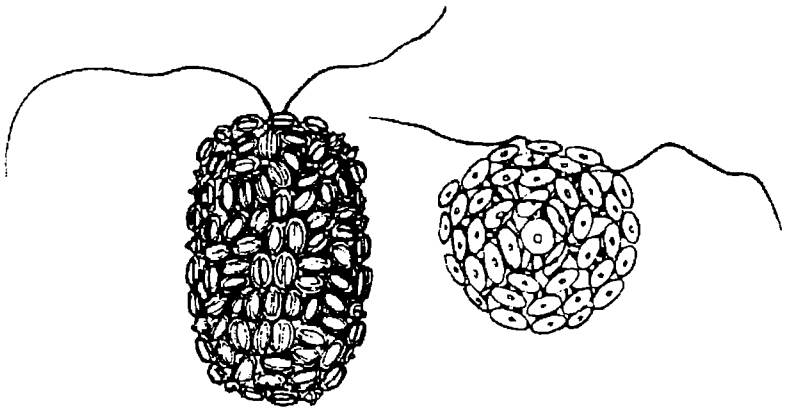


Рис. 5.40. Кокколитофоры являются элементами нанопланктона. Виды, представленные здесь, размером от 10 до 20 нанометров, имеют скелет, состоящий из многочисленных известковых пластинок (кокколитов) (по Г. Трегубофф, М. Розе).

При анализе микроокаменелостей неожиданно было обнаружено, что вымирают обычно виды широко распространенные, но не в связи с конкуренцией с новыми (по-видимому, лучше приспособленными) видами. Более того, при исчезновении морского микропланктона причина и следствие этого процесса меняются местами: не новый вид вытесняет старый, а смерть старого вида делает возможным появление нового. На этом примере видно, как меняются представления о конкуренции и выживании более приспособленных организмов. Эволюция же предстает перед нами как процесс прерывистого типа с причудливой последовательностью форм. Эмильяни обозначил эту модель термином *прерывистая эволюция* и противопоставил ее классической модели *конкурентной эволюции*, действующей в большей части случаев.

Ни оледенения, ни другие изменения среды не в состоянии объяснить замену одного вида планктона другим, схожим по экологической нише, но не обязательно принадлежащем к тому же таксону. Отсюда возникает следующая гипотеза: когда вид планктона достигает прогресса (т.е. увеличения численности и плотности), возрастает способность к перемешиванию и диффузии, тогда, он уничтожается видоспецифичным патогенным микроорганизмом (грибом или вирусом). Действительно, чем больше число клеток-хозяев, тем более вероятным становится появление

соответствующего патогенного микроорганизма. В связи с этим интересно вспомнить, что в 1979 г. были открыты вирусы, способные вызывать большую смертность у микроорганизмов морского планктона.

Если эта теория верна, то наибольшей опасности вымирания подвергаются не редкие виды, а, наоборот многочисленные. В настоящее время одним из самых многочисленных видов на планете является мельчайшая водоросль *Emiliania huxleyi*, кокколитофор размером с эритроцит. Каждый литр морской воды в освещенных слоях содержит в среднем 1000 экземпляров водоросли. Это значит, что этот вид представлен на нашей планете числом, сходным с числом Авогадро, примерно $6{,}02 \times 10^{23}$. Эти клетки находятся в постоянном контакте между собой, т.к. время перемешивания вод океанов составляет всего лишь 1500 лет. Таким образом данный вид кокколитофора находится в "категории риска".

Человек с его высокой численностью (более 5,5 млрд. особей, каждая из которых состоит из 10^{13} клеток) и мобильностью представляет (с общим числом клеток, равным числу Авогадро) хорошие возможности для появления какого-либо вируса-убийцы. В прошлом многие хорошо известные виды неожиданно исчезали по неизвестным причинам. Гипотеза Эмильяни о вымирании "успешных" видов под воздействием вирусов может дать этому объяснение.

5.6 Острова

Биота островов – предмет одной из наиболее важных глав биогеографии. Дело в том, что многие ситуации и явления имеют отношение к понятию острова. Например, все континенты являются ничем иным, как огромными островами, окруженными океанами. Горные вершины, которые населены высокогорной флорой и фауной больших высот и разделены облесенными или возделываемыми долинами, также являются, "островами". Лес, окруженный прерией, является своеобразным островом среди □травяного моря□. Даже любая группа растений (например, березы), окруженная другими видами растений (например, елями), представляет собой остров. Любой вид растения объединен с совокупностью характерных для него организмов (определенными видами насекомых, клещей, нематод-фитофагов, грибов, бактерий и др.), которые отличаются от сообщества организмов, характерного для других видов растений. Понятие "остров берез" подразумевает все виды организмов, связанных с березами. Даже отдельный лист можно представить как остров, на котором живет тля и им питается. Другим примером "островов" в биогеографическом смысле для водных организмов являются озера. Поэтому все, что мы скажем о настоящих островах, во многом относится и ко всем остальным типам "островов".

Островная теория

Известно, что число видов пропорционально площади острова (в любом понимании), который они населяют (рис. 5.41). Этому есть несколько причин:

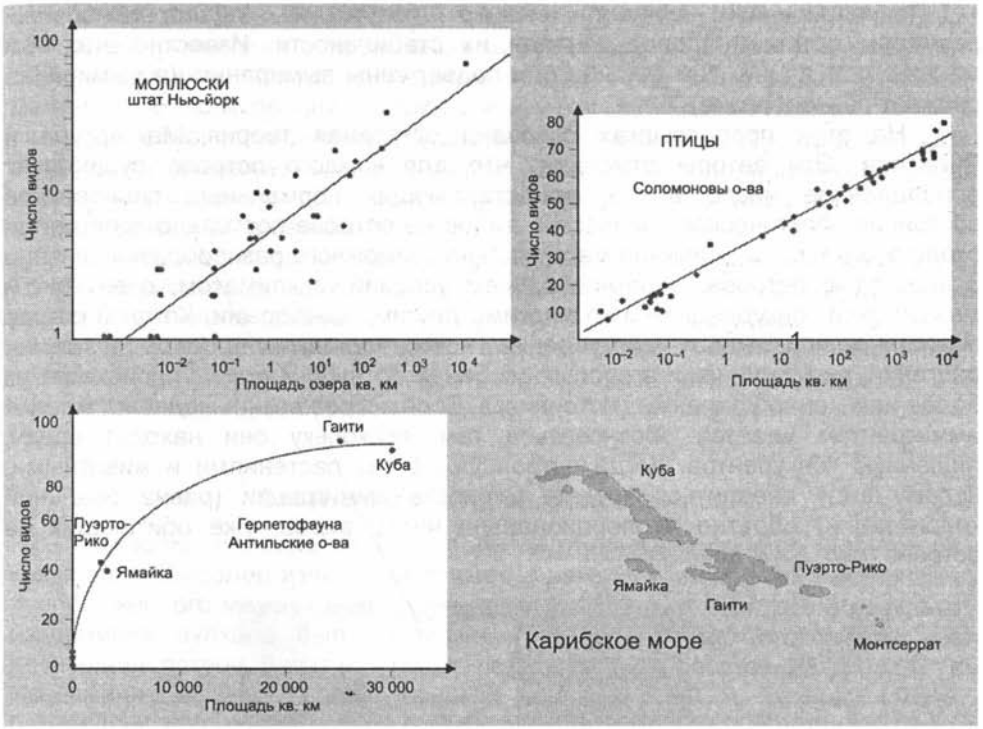


Рис. 5.41. Связь между числом видов и площадями островов (по Р. Мак-Артуру, Э. Вильсону, Р.Брауну, И. Диамонду и Э.Майру)

- **Эффект выборки: на любой однородной территории число обнаруженных видов пропорционально обследуемой площади (рис. 5.42). Чем больше разнообразие ресурса (например, растений), тем больше видов, связанных с ним (например, насекомых-фитофагов).**

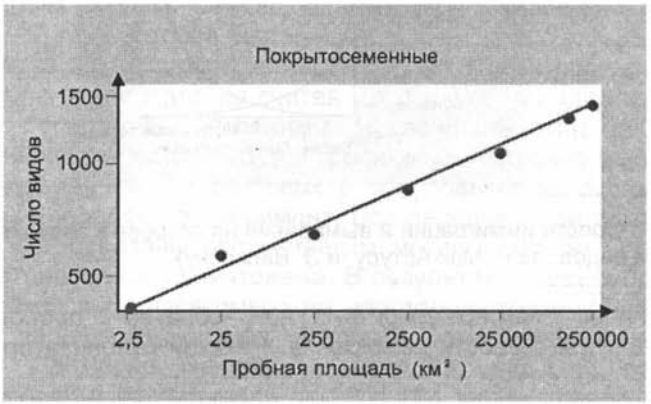


Рис. 5.42. Связь вид/площадь для покрытосеменных на пробных площадях различного размера в Англии (по К. Виллиамсу, М. Бегану и др.)

- **Средовой эффект: чем крупнее остров, тем больше разнообразие типов среды там встречается (и, следовательно, большее разнообразие видов).**

• Популяционный эффект: размер популяций (пропорциональный размерам острова) пропорционален их стабильности. Известно, что чем меньше популяции, тем больше они подвержены вымиранию (а вымирание снижает разнообразие).[46]

На этих предпосылках основана островная теория Мак-Артура и Вильсона. Эти авторы отмечают, что для каждого острова существует определенное число видов, представляющих нормальные равновесное состояние. Фактическое количество видов на острове постоянно колеблется около этого числа. Значение максимально возможного разнообразия связано с площадью острова, с разнообразием условий, с климатом, с внутри- и межвидовой конкуренцией и со многими другими факторами. Каждый остров постоянно испытывает поступление новых организмов (спор и семян растений, яиц, личинок и взрослых особей животных), которые происходят из более или менее удаленных источников. Если остров возник недавно, многим иммигрантам удается обосноваться там, поскольку они находят среду, лишенную конкурентов. Когда остров уже богат растениями и животными, новому виду внедриться трудно. Скорость иммиграции (равна реальной колонизации) обратно пропорциональна числу видов, уже обитающих на острове (рис. 5.43, вверху)[47].

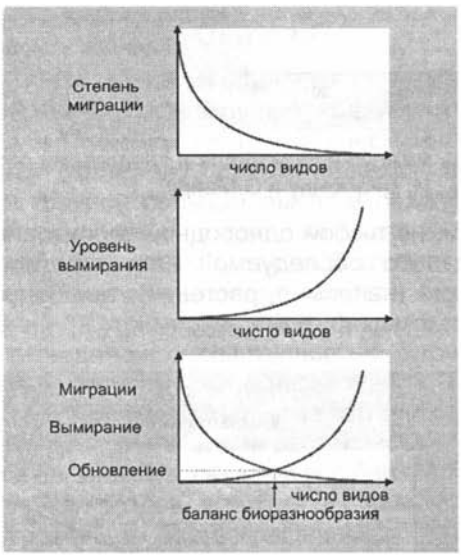


Рис. 5.43. Скорость иммиграции и вымирания на острове в зависимости от числа представленных видов (по Р. Мак-Артуру и Э. Вильсону).

Аналогичная закономерность, но обратно пропорциональная, прослеживается для скорости вымирания. Никакой колонизатор не является

[46] Для лучшего понимания графиков приведем следующие площади: 10^2 км^2 – муниципалитет Падуя; 10^3 км^2 – Таити; 10^4 км^2 – Кипр; 10^5км^2 – Исландия; 10^6км^2 – Египет; 10^7 км^2 – Канада (прим. авторов).

[47] Вогнутость кривых иммиграции и вымирания связана высокими колонизаторскими способностями некоторых видов (прим. авторов).

абсолютно стабильным: рано или поздно ему суждено исчезнуть с острова в результате появления эффективных конкурентов, изменений климата или по другим причинам. Когда на острове обитает ещё мало видов и уровень межвидовой конкуренции низок, локальных вымираний мало. По мере насыщения экологических ниш существует бóльшая вероятность для каждого вида быть вытесненным каким-либо другим. Следовательно, скорость исчезновения прямо пропорциональна числу видов, представленных на острове (рис. 5.44, в середине).

Графически обе тенденции представлены на рисунке 5.44, внизу. Точка пересечения двух кривых соответствует (по абсциссе) точке равновесия числа видов для рассматриваемого острова, а также (по ординате) скорости обновления видов. Скорость обновления между временем t_1 и временем t_2 с соответствующими числами видов S_1 и S_2 считается следующим образом: смена (t_1,t_2) = 100 (вымирания + иммиграция) / $(S_1 + S_2)$.

Заселение островов (колонизация).

Многие наблюдения в природе подтверждают теорию Мак-Артура и Вильсона. Наиболее известный пример с реколонизацией острова Кракатау, расположенного между Явой и Суматрой. В 1883 г. этот остров в результате извержения вулкана был разрушен. Осталась только его южная часть (нынешний остров Раката). Грохот разносился на расстояние до 4600 км. Извержение вызвало волну (цунами) высотой в 40 м, которая смела с ближайших территорий города и сёла, погубив около 40 000 человек. Даже о. Цейлон, где высота волны равнялась уже 1 м, считался затонувшим. То, что осталось от Кракатау (остров Раката площадью всего 17 км^2 и максимальной высотой 780 м) было полностью лишено даже мельчайших организмов. В мае 1884 г., через 9 месяцев после катастрофы, французская экспедиция обнаружила там лишь одного маленького паука. Через 3 года остров был почти весь покрыт 24 видами растений (из них 11 видов папоротников). Папоротники являются лучшими колонизаторами островов благодаря своим мелким и легким спорам. Сейчас, однако, из 11 видов-пионеров осталось только 3. В 1933 г. на острове был найден питон, однако в 1985 г. его там уже не нашли. Через 50 лет после извержения на острове произрастал 271 вид растений. Число видов птиц (не считая морских) составляло три десятка, и с тех пор оно оставалось постоянным. Численность птиц на этом острове достигла значения, характерного для тропических островов такого размера.

Во Флориде на 4-х островах с мангровыми зарослями диаметром всего 15 м был проведен эксперимент. Все деревья были покрыты большим покрывалом и обработаны распыленным метилбромидом. Таким способом вся фауна островов была уничтожена. В результате было собрано от 25 до 43 видов древесных насекомых на каждом острове (чем остров был расположен дальше от других островов, тем меньше на нем было насекомых). Примерно через 9 месяцев все 4 острова были реколонизированы и насчитывали от 22 до 44 видов древесных насекомых (рис. 5.44). Этот эксперимент подтвердил гипотезу о том, что для каждого острова существует определенный максимум числа видов. Что касается состава этой фауны, то только 15-20% вновь появившихся насекомых были идентичны существовавшим до распыления инсектицида. В исследованиях такого типа не нужно рассматривать каждый обнаруженный вид как постоянного обитателя острова: некоторые насекомые здесь бывают только

на пролете, и если их учитывать, то результаты могут быть искажены (ненастоящее обновление).

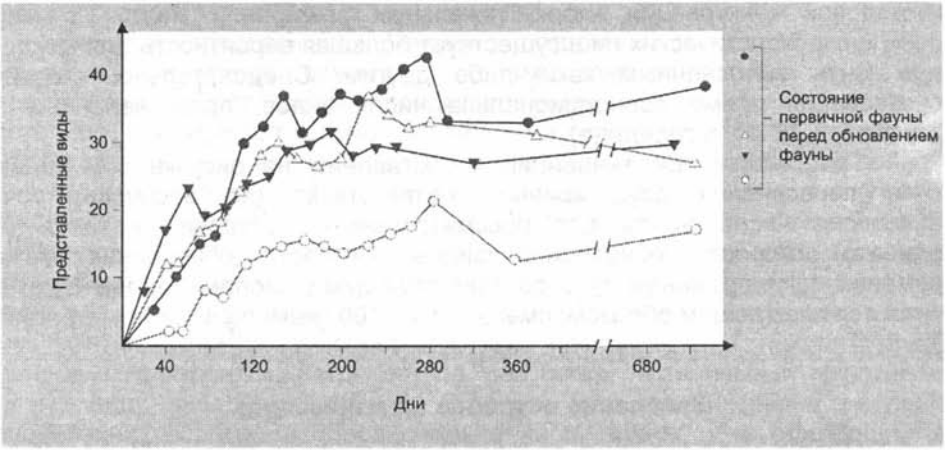


Рис. 5.44. Полная реколонизация насекомых на четырех островках с мангровыми зарослями наблюдалась через 9 месяцев после полного их уничтожения (по Д. Симберлоффу, Э. Вильсону)

Следствия островной теории

Теория Макартура и Уилсона учитывает также степень удалённости острова от континента, другими словами от территории хранилища или источника поступления организмов. Очевидно, что приток иммигрантов на остров будет тем меньше, чем более он удален от ближайшего острова или материка. Фактор удаленности не влияет на скорость вымирания видов. Вымирание является функцией размера острова (мелкие популяции мелких островов вымирают быстрее). Совместив эти процессы, получим график (рис. 5.45), позволяющий получить значения разнообразия в равновесном состоянии и отклонениях от него.

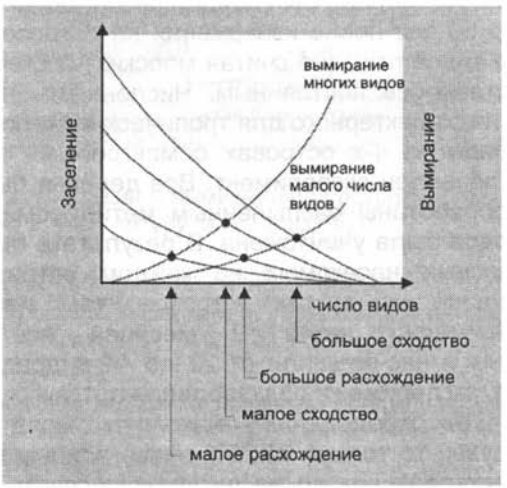


Рис. 5.45. Равновесная теория островной биогеографии Макартура и Уилсона.

Основные выводы островной теории следующие:

Число видов, населяющих остров, стремится стать постоянным во времени.

- Вышеназванное равновесие, как результат непрерывных колонизаций и вымираний, подразумевает непрерывную смену видов.
- Ожидается, что крупные острова населены большим числом видов, чем мелкие.

Обновление видов существует и на островах растительности на суше, но постоянный поток особей через границу, которая относительно произвольна, маскирует локальные вымирания. Поэтому на таких "островах" больше видов, чем на настоящих островах (другая крутизна линии, отражающей функцию вид/площадь).

Островная теория была проверена на многих островах. Число видов растений на Галапагосских островах оказалось пропорциональным их площади и близости к континенту. Более четкие корреляции получены не для современной ситуации, а по отношению к более крупным площадям, которые характеризовали острова в вюрмское оледенение, когда уровень моря был более низким. Через 10 лет после публикации теории Макартура и Уилсона, было установлено, что все-таки скорость вымирания видов не является полностью независимой от степени удаленности острова. Действительно, близость суши приводит к обновлению островных популяций за счет постоянных привносов, что снижает вымирание. Отношение иммиграция/вымирание изменяется в зависимости от расстояния, как это показано на рисунке 5.46 слева, и также от числа видов (рис. 5.46 справа).

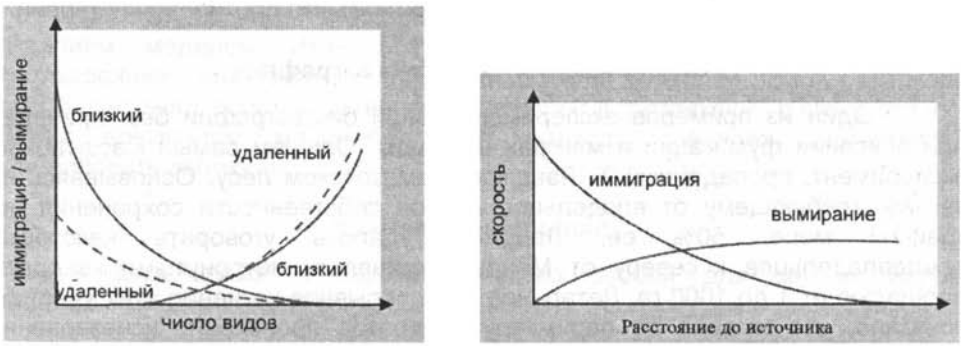


Рис. 5.46. Поправки к теории Макартура и Уилсона.

Для правильного применения островной теории необходимо учитывать такие параметры как, например, показатель относительной удаленности. До сих пор мы говорили об абсолютных расстояниях, но надо иметь в виду, что не все организмы одинаковы в отношении к расстоянию. Остров может быть далек для млекопитающего, но близок для насекомого или для папоротника. Расстояние (см. Гл. 5.4) не однородно и не изотропно для живых существ. Нельзя пренебрегать также и временем: некоторые острова населены небольшим числом видов просто потому, что еще прошло мало времени для колонизации. Примером может служить вулканический остров Сурсей, возникший немного южнее Исландии в 1963 г. (рис. 5.47).



Рис. 5.47. Колонизация острова Сурсей мхами и сосудистыми растениями

В последние годы появился ряд исследователей, не придающих значения островной теории. Современная точка зрения заключается в том, чтобы не придавать ей исключительного значения, а рассматривать как рабочую гипотезу. В связи с этим приведём лишь один пример. Анализ наземных брюхоногих более чем 200 островов Ботнического залива (всего 39 видов) показал, что близкие к континенту острова населены бóльшим количеством видов, чем острова, более удаленные. Но при этом нет связи между площадью острова и числом видов (только островки площадью менее 4 га содержат значительно меньшее число видов), что противоречит теории.

Экспериментальная биогеография

Один из примеров экспериментальной биогеографии был приведен при описании фумигации в манграх Флориды. Опишем самый масштабный эксперимент, проведённый Т. Лавджой в амазонском лесу. Основываясь на законе, требующему от владельцев лесной собственности сохранения, по крайней мере, 50% ее, Лавджою удалось уговорить некоторых землевладельцев к северу от Манауса оставлять нетронутыми квадраты площадью от 1 до 1000 га. Детальное и непрерывное изучение этих участков показало, что именно по периметру квадратов происходит исчезновение леса. Растительность по периферии таких участков не защищена и постепенно высыхает на расстоянии до 100 м от края. Все это вызывает "каскад" вымираний. В квадратах от самых маленьких размеров до 100 га исчезают муравьи-воины, а вслед за ними 5 видов воробьиных, специализирующихся на ловле насекомых. Исчезают также бабочки влажного климата, некоторые обезьяны, поедающие плоды, и крупные млекопитающие (тапир, ягуар, пума, пака, пекари). С крупными млекопитающими исчезает большая часть запасов навоза и, следовательно, скарабеи-навозники. Вероятно, это приводит к исчезновению некоторого количества клещей, связанных с этими жесткокрылыми. Возможно, что снижение числа скарабеев-копрофагов благоприятствует развитию в навозе некоторых нематод, паразитирующих на млекопитающих, с очевидным ущербом для лесной фауны. Пекари и другие травоядные млекопитающие выбивают углубления в почве, которые превращаются в грязные лужи – местообитания

5-ти видов лягушек. Исчезновение этих млекопитающих влечёт за собой исчезновение лягушек.

Одной из целей амазонского эксперимента было установление вероятности вымирания разных видов в зависимости от площади. Во всех типах местообитаний, и даже в самых стабильных, таких как тропический лес, происходят постоянные изменения биотических и абиотических факторов. Многие колебания являются полностью случайными и нерегулярными и имеют хаотическое и фрактальное течение, многие колебания являются чаще малыми, реже – большими. Поэтому исчезновение существующего вида в пределах ограниченной территории есть, по сути, лишь вопрос времени.

Были проведены исследования для подтверждения теоретических предположений о том, что скорость вымирания зависит от количества видов и размеров острова. Эксперимент проводился на нескольких изолированных искусственных водоемах разного объема (от 4 до 300 литров). Эти лужи были заселены одним, двумя или тремя видами дафний (*Daphnia magna, D. pulex, D. longispina*) и закрыты сеткой, чтобы воспрепятствовать доступу хищных насекомых. После 4 лет наблюдений было установлено, что вымирания более часты в лужах с большим видовым богатством (чаще исчезает один или два вида дафний в лужах, населенных тремя видами, реже в лужах с двумя видами, ещё реже в лужах с одним видом). Однако, на самом деле, три вида, которые сосуществовали в эксперименте в виде метапопуляций, в природе вместе в одной луже не встречаются никогда. Очевиден эффект межвидовой конкуренции. Сосуществование двух видов дафний наблюдалось в природе, но только в самых крупных 50-ти и 300-литровых лужах ("островах").

Совсем другое – экспериментальная биогеография, занимающаяся созданием моделей. Речь идет о подходе, который подразумевает использование информатики для построения моделей биот, которые взаимодействуют по установленному сценарию и "протекают" в сколь угодно долгом временном масштабе. Этот подход позволяет биогеографу моделировать эволюцию.

Кривая площадь/вид

Анализ кривой площадь/количество особей для многих видов позволил составить следующее соотношение:

$$S = C \times A^z$$

где S – это число видов, обитающих на острове, C – постоянная, A – площадь острова и z – другая постоянная. Поскольку очень часто число видов пропорционально кубическому корню площади, то Z считается равной примерно 1/3, и формула пишется как $S = C \times A^{0,3}$.

Предположим, что на острове в 200 км² обитает 10 видов муравьев. Допустим, что для этих насекомых Z равно 0,3. Сколько видов муравьев можно ожидать на острове в 20000 км²?

Число видов на маленьком острове: $S_1 = CA_1^z$ или $10 = C \cdot 200^{0,3}$, откуда получаем C = 2,04.

Число видов на большом острове: $S_2 = 2,04 \cdot 20000^{0,3}$, т.е. 40 видов муравьев.

В действительности z имеет значения от 0,15 до 0,35. Наименьшие величины характерны для видов с высокой способностью к расселению, а самые высокие – для оседлых видов, (например, наземных улиток). Предположим, что z равно 0,3 (среднее значение). Можно утверждать, что

если площадь острова уменьшится в 10 раз, то количество видов сократится наполовину (или, наоборот, удесятеряя площадь, удваиваем число видов). Все эти расчеты очень важны при разработке стратегии сохранения природной среды. Рассмотрим следующие примеры.

В течение 1989 г. площадь (A) дождевого тропического леса сократилась на 1,8%. Рассчитаем процент видов, исчезнувших в этом году, принимая во внимание только зависимость от площади. Из формулы, приведенной в начале параграфа, получаем $C = S/A^{0,3}$. Предположим, что начальная площадь равна 100, а число исходных видов равно 100. Тогда $C = 100/100^{0,3}$ или 25,12 . Если же площадь дождевого леса была 100 в 1988 г., а через год сократилась до 98,2, то число оставшихся видов будет равно: $S = C \cdot (98,2)^{0,3}$ =99,46% . Процент исчезнувших видов в тропических лесах в этом году, следовательно, был 100 - 99,46 = 0,54. Если допустить, что в этом биоме насчитывалось 10 млн. видов, то в 1989 г. вымерло 54000 видов. Сделав пересчет с максимально возможной осторожностью (z = 0,15), все равно получаем внушительную цифру – 27000 видов, исчезнувших за год. Это соответствует исчезновению 74 видов тропических организмов в день (один вид каждые 20 минут).

Смена островных видов

До сих пор говорилось, главным образом, о количестве видов, однако виды различаются по их стабильности. Для каждого вида характерна собственная скорость смены (обновления).

Рассмотрим наблюдения, проводившиеся в дубраве в Англии. На протяжении 25 лет исследований там гнездилось от 27 до 36 видов птиц. Каждый год к ним добавлялось до 6 "новых видов". Одновременно такое же количество исчезало. В те годы, когда в лесу было относительно небольшое видовое разнообразие (<30 видов), ежегодно отмечалось появление двух или более новых иммигрантов; когда же видов было >35, число исчезнувших видов увеличивалось (рис. 5.48). При совмещении двух графиков пересечение прямых соответствует S = 32 (по абсциссе), а степень иммиграции и вымирания равна 3 (по ординате). Итак, в дубраве достигается равновесие при 32 видах гнездящихся птиц, при этом исчезает и появляется в среднем по 3 вида каждый год. Таким образом, за 25 лет исследований сменилось 44 вида птиц. Только 16 видов ни разу не покинули лес (стабильные виды). Остальные виды появлялись и/или исчезали один и более раз. 4 вида жили в дубраве только по 1 году (кратковременные виды).

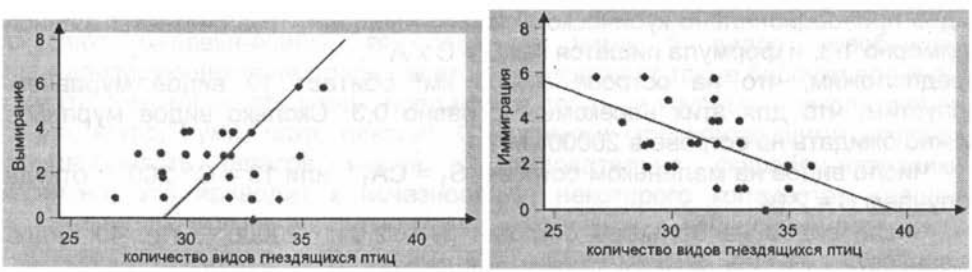


Рис. 5.48. Иммиграция и вымирание гнездящихся птиц в Англии (по Дж. Бевену)

Сходные исследования были проведены над пауками на 108 Багамских островах. За 6 лет наблюдений было установлено, что более 50% популяций являются постоянными. Некоторые пауки (*Eustala*) более стабильны и верны своей территории, другие, формирующие мелкие популяции (например, представитель рода *Gasteracantha*), являются кратковременными (рис. 5.49).

Из вышеприведенных примеров и многих других наблюдений можно сделать следующие выводы:

- каждый остров, местообитание или участок населены видами, меняющимися из года в год;
- некоторые из этих видов остаются неизменными относительно долго, другие появляются и исчезают после более или менее кратковременной колонизации;
- поэтому каждый остров, местообитание или участок имеют постоянно изменяющийся во времени видовой состав.

Биогеографические особенности островов не фиксированы жестко, их временные характеристики очень изменчивы и динамичны.

На вопрос, как распространены виды на архипелаге, возможны два ответа.

- Виды, если не принимать во внимание экологических отношений, распределяются случайно (стохастически);
- Виды распространяются не случайно, а формируют относительно закономерные сочетания, агрегации.

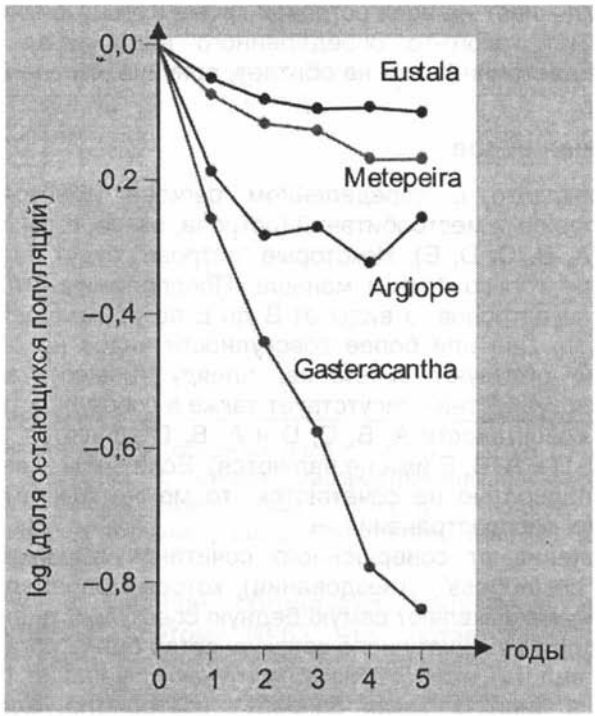


Рис. 5.49. Процент пауков, продолжающих населять Багамские острова, снижается с длительностью рассматриваемого периода (по ординате $\log_{10}$ процента остающихся популяций). Только 15% популяции рода *Gasterocantha* остается на острове спустя 5 лет (по Т. Скоенеру и Д. Спиллеру)

Если бы организмы на архипелаге были распространены случайно (маловероятная гипотеза), число видов (С), общих для двух островов, должно было быть:

$$C = (A/S)\ (B/S)\ S=AB/S,$$

где А – число видов на одном острове, В – число видов на другом острове, S – общее количество видов архипелага. Чтобы решить задачу, были подсчитаны виды членистоногих – обитателей деревьев на 9 островках Флориды, по формуле n(n-1)\2, где n – число островов, т.е. 36 парных сравнений. Фауна каждого островка составляла от 63 до 103 видов, общее число видов всех островов было 500. Фауны островов сопоставлялись попарно. Выяснилось, что два острова архипелага, взятые наугад, имеют в среднем на 22 общих вида больше, чем предполагалось. Таким образом, виды архипелага не распределяются случайно по островам, а формируют сходные биоты от одного острова к другому. С этим явлением связано понятие рассеянной конкуренции, которую некоторые авторы считают весьма важным фактором в биогеографии. Известно понятие межвидовой конкуренции, при которой два таксона закономерно сменяют друг друга в соответствующих условиях, например, черная и серая крысы (*Rattus norvegicus* и *R. rattus*). Иногда распространение вида ограничено не одним каким-то конкурентом, а "коллективной" конкуренцией многих видов. Примером может служить желтая американская цветочница (*Coereba flaveola*), одна из наиболее распространенных птиц островов Карибского моря. Этот вид живет на всех островах кроме Кубы. По мнению орнитологов на острове нет какого-то определенного вида, из-за которого желтая американская цветочница там не обитает, причина, скорее всего, в сочетании видов птиц.

Сочетания видов

Допустим, что в определенном регионе имеется "архипелаг" со сходными условиями местообитаний (острова, озера, горы и др.), населенный 5-ю видами (A, B, C, D, E). Некоторые "острова" будут населены всеми 5-ю видами, другие только 4-мя и меньше. Предположим, что вид А живет на большем числе островов, а виды от В до Е по убывающей до наименьшего числа островов. Две или более совокупности видов на островах с разным числом видов образуют сочетание, плеяду (nested), если виды самых маленьких совокупностей присутствует также в совокупностях самых крупных. Например, 2 совокупности A, B, C, D и A, B, D являются таковыми (в то же время A, B, C, D и A, B, E ими не являются). Если виды, живущие на островах архипелага, полностью не сочетаются, то можно говорить об абсолютной случайности их распространения.

Отклонения от совершенного сочетания выражаются индексом N (отклонение "nestedness", угнездования), который определяется следующим образом. Сначала выявляют самую бедную совокупность видов, содержащую вид **i**. Затем подсчитывают число совокупностей более богатых видами, но не содержащих вид i. Таким образом, получают значение Ni (отклонение от сочетания для вида **i**). Такая операция повторяется для всех остальных видов. Суммируя полученные Ni, находим N. Эта величина может быть выражена как процент относительного соотношения присутствия/отсутствия, т.е.: 100 N (S x I), где S – это число видов пула (вернее "архипелага"), а I – число совокупностей изучаемых видов (вернее островов).

Например, в 28 горных областях Южных Скалистых гор, лучше всего изученных и рассматриваемых в качестве "архипелага", обитает 26 видов наземных млекопитающих (табл. 5.8). Два самых распространенных вида – землеройка (*Sorex monticollus)* и олений хомячок (*Peromyscus maniculatus*), обозначенные соответственно A и B, обитают во всех, кроме двух областей. Два самых редких вида (землеройка – *Sorex hoyi,* и суслик – *Spermophilus elegans*), обозначенные Y и Z, обитают только в одной области архипелага.

Табл. 5.8. Представленность (встречаемость) 26 видов в 28 областях *

Область	Виды млекопитающих	Число видов
Rocky M.	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T U V W X Y Z	26
S.Juan	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T U V W X	24
Sangre	A B C D E F G H I J K L M N O – Q R S T U V W X	23
Pikes P.	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T U –	21
Jemez	A B C D E F G H I J K L M – O P Q R S T –	19
Unc.Plateau	A B C D E – G H I J K – – N O P –	13
La Sal	A B C D E – G – I J K – – N O – Q – V	13
Rabbit Hills	A B C D E – – H I J K L – N O – –	12
White	A B C D E F G H — K L – – P –	11
Abajo	A B C D E F G – I J K – – – – –	10
Chuska	A B C D E F G H I J – – – – – –	10
Sandia	A B C D E F G – – – – M – R	9
Mogollon	A B C D E F – H – – L – – P	9
Tavaputs	A B C – E – I J – N	7
Mt.Taylor	A B C D E F I –	7
Manzano	A B C D E F – M	7
Sacramento	A B C D E – G – M	7
Black range	A B C D E F H –	7
S.Francisco	A B C D E F H –	7
Zuni	A B C D E F –	6
S.Mateo	A B C D – F L	6
Capitan	A B C D E –	5
Magdalena	A B C – – F L	5
Pinaleno	A B – D E –	4
S.Catalina	A B – F	3
Chiricahua	A B –	2
Guadalupe	C	1
Organ	C	1

*26 видов млекопитающих, обозначенные буквами от A до Z, принадлежат к следующим родам (начиная с самых распространенных): *Sorex, Eutamias, Tamiasciurus, Microtus, Sciurus, Spermophilus, Thomomys, Neotoma, Clethrionomys, Marmota, Zapus, Ochotona, Mustela, Lepus, Phenacomys, Martes, Gulo, Lynx*, (по Б. Паттерсону и В. Атмару).

63 знака "–" в таблице обозначают отклонения от ситуации совершенного сочетания. Поэтому N=63, что соответствует 8,6% клеток матрицы. Компьютерные модели тысячи архипелагов из 28 островов, имеющих идентичные частоты встречаемости видов, но построенные случайным образом, показывают, что средний индекс N равен 228 (ст. откл. - 18). Поэтому значение, обнаруженное в природе (N=63), означает чрезвычайно низкую вероятность случайного формирования 28 фаун таблицы.

Предложено 3 варианта объяснения возникновения сочетаемости или совокупности (annidamento) видов. Они возникают (1) в результате различий дисперсионных и колонизаторских способностях видов (рис. 5.50); (2) при фрагментации ареала, причем некоторые виды исчезают в изолированных частях с большей вероятностью, чем другие, а также по причине выборочного вымирания (см. Гл. 5.3); (3) в результате "захватывания" более редкого или узко специализированного вида видом, более распространенным (например, паразитический вид может существовать только при наличии вида хозяина).

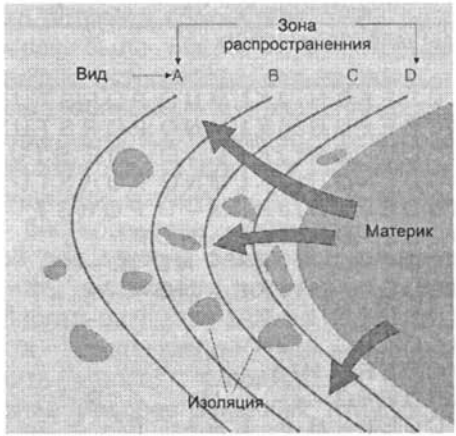


Рис. 5.50 Гипотетический сценарий образования сочетающихся подсовокупностей материковых видов благодаря разным способностям к дисперсии (по Б. Паттерсону и В. Атмару)

В рассматриваемом примере первые две гипотезы могли бы быть в равной степени значимы, но для млекопитающих Скалистых Гор (и, вероятно, для большей части случаев) теория вымираний является наиболее вероятной.

Теория сочетания (совокупности) видов имеет очевидные следствия, подтвержденные в исследованиях природных и антропогенно-нарушенных областей, где происходит флористическое и фаунистическое обеднение (локальные вымирания). Следует помнить, что время, в которое мы живем, характеризуется грандиозной волной вымираний, как локальных, так и общих, сопоставимых с крупными событиями конца пермского периода.

Дисгармония (несоответсвие)

Еще один биогеографически важный аспект неслучайного распространения видов относится к понятию дисгармонии. Речь идет о том, что обычно одни и те же таксоны, представленные на острове и на материке, находятся в разном соотношении. Например, флора и фауна Мадагаскара сходна с африканской, но имеет меньшее количество общих видов. Остров населен несколько другой и очень характерной для него совокупностью видов (т.е. "дисгармоничной" по отношению к африканской биоте). Другой пример дисгармонии касается наземных улиток островов Тихого океана: в целом они сходны с улитками Юго-Восточной Азии, но большинство представителей видов и семейств мельче, поскольку они

единственные среди наземных улиток, кто может легко распространяться на плавающих деревьях от одного острова к другому. На многих океанических островах совсем нет или произрастает небольшое число древесных видов растений, поскольку они имеют недостаточную дисперсионную способность. Другой пример экологической дисгармонии связан с жесткокрылыми острова Св. Елены. Почти все они ксилемобионты и очевидно попали туда со стволами плавающих деревьев или с древесиной, ввезённой человеком. Эти же насекомые "дисгармоничны" также в таксономическом смысле: 70% жесткокрылых острова Св. Елены относятся только к одному семейству (*Curculionidae*).

Часто дисгармония объясняется не только историческими или экологическими факторами, а является случайным событием. Определяющим в этом случае почти всегда является *преимущество первого поселенца*: вид, которому удается первым занять новую территорию, способен исключить последующих конкурентов. Только так можно объяснить взаимно исключающее распространение по типу "шахматной доски" двух конкурирующих видов голубей архипелага Бисмарка (рис. 5.51).

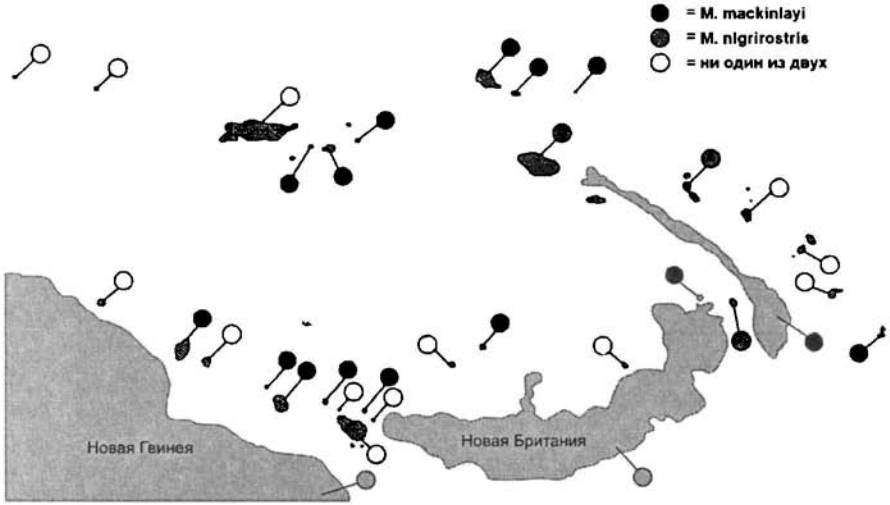


Рис. 5.51. Почти все острова архипелага Бисмарка населены либо диким видом голубя *Macropygia mackinlyi,* либо близким ему видом *M. nigrirostis*. Некоторые острова лишены этих видов, и ни один остров не населен обоими видами (по И. Диамонду)

Принимая во внимание особенности островных биот, острова можно разделить на 2 группы: *океанические*, очень далекие от материка, на которых эволюция видов происходит быстрее, чем появляются новые интродуценты, и *континентальные*, более или менее близкие к массивам суши, где все наоборот[48].

[48] Дисгармоничноотъ т. характерная черта островных биот. Она проявляется в изменениях таксономической структуры и трофических цепей. Острова океанические – никогда не имели связи с сушей, и заселялись по принципу «первых поселенцев», острова материковые – «осколки» суши всегда несут какую-то часть материковой биоты, которая развивается далее в условиях изоляции и поступления поселенцев (прим. ред.).

Пример 1-ой группы – Гавайские острова, где возникновение новых видов рода *Drosophila* происходило быстрее, чем проникновение новых видов этих мушек из других мест (рис. 5.52).

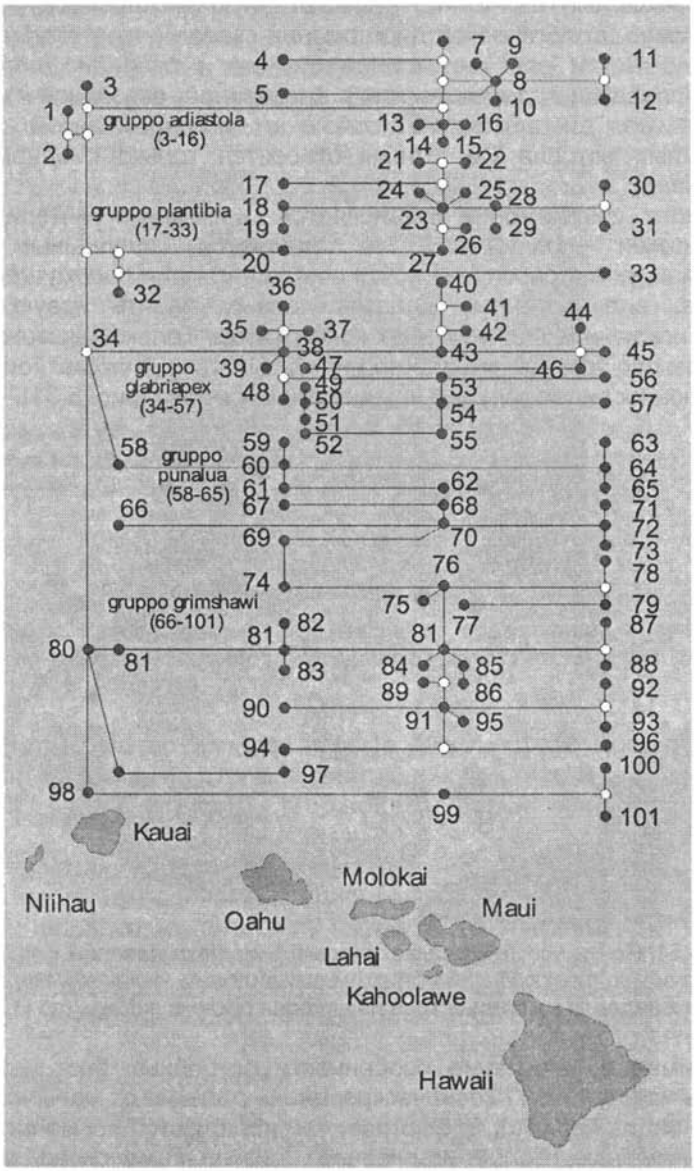


Рис. 5.52. Эволюционное древо 101 вида *Drosophila* Гавайских островов. Темные кружочки – существующие виды; белые кружочки – гипотетические виды. Самый древний остров (Кауаи) населен, среди прочих, двумя видами с самыми примитивными признаками: вид 1 – *D. primaeva* и вид 2 – *D. attigua*. Каждый вид (кружочек) расположен над островом или группой островов, на котором обитает (по Х. Карсону, К. Канеширо, М. Бегон и др.)

Острова и охрана природы

Природные области, практически не нарушенные человеком, которые когда-то занимали почти всю планету, теперь сократились до "островов", рассеянных посреди обширных пространств возделываемых полей, пастбищ, лесных посадок и селитебных земель. Таким образом, понятия, связанные с островами, относятся и к охраняемым или требующим охраны областям. В связи с проблемами охраны природы возникают некоторые вопросы из прикладной биогеографии.

- Какого размера должен быть заповедник, чтобы сохранить определённый вид (или некоторые виды, или все виды)? (рис. 5.53).
- Предпочтительнее иметь один большой или несколько мелких заповедников?
- Какова должна быть численность находящегося в опасности вида, чтобы он избежал вымирания?
- Какова должна быть форма заповедника?
- В случае, если нужно создать группу заповедников, предпочтительнее, чтобы они располагались близко друг от друга или были удалены на значительные расстояния? Что более целесообразно для окружающей среды или для охраняемых видов?
- Нужно ли, чтобы два или более соседних заповедника были связаны между собой посредством охраняемых фаунистических коридоров?
- Целесообразно, чтобы заповедник был окружен буферной зоной (областью частичной охраны), которая поможет сократить браконьерство, загрязнение и другие отрицательные воздействия?

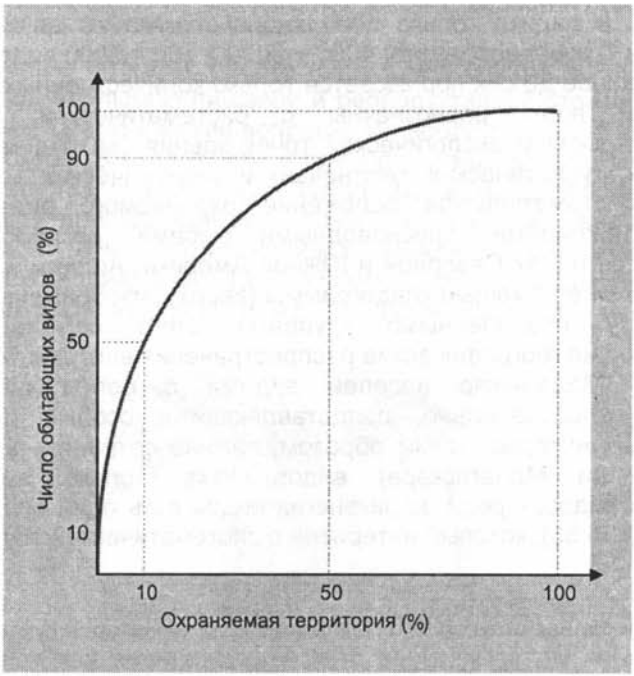


Рис. 5.53. Кривая (обобщенная и чисто иллюстративная) отношения между охраняемой территорией и числом обитающих видов в процентах. Например, по этой кривой снижение площади на 50% соответствует потере 10% видов (по Р. Примаку)

В слишком маленьком заповеднике, как и на маленьких островах, высока степень вымирания. В первую очередь исчезновение угрожает видам, занимающим верхние ступени пищевой пирамиды (плотоядным), потому что они зависят от существования многих других видов, а их жизненное пространство (охотничья территория) довольно велико. Кроме того, в небольшом заповеднике возрастает вероятность множественных скрещиваний между родственными особями (инбридинг) с последующим накоплением негативных мутаций. Поэтому при одинаковой охраняемой площади предпочтение отдается одному большому, нежели нескольким небольшим заповедникам. Однако как на этот, так и на многие другие вопросы не существует универсального ответа, и споры продолжаются.

Важно отметить, что принципы островной биогеографии малоприменимы в настоящее время. Действительно, 3,7% суши охраняется законом во всем мире, но площадь 98% всех заповедников меньше 10 000 км^2, т.е. ниже порога, который необходим для эффективной охраны биоты[49]. Другое дело – беспозвоночные животные; по мнению некоторых авторов, так называемая *минимальная площадь* (при снижении которой нет возможности для охраны) для них, например, в прериях составляет около 10 га.

С точки зрения рациональной стратегии охраны живой природы, казалось бы, правильнее сохранять области, наиболее богатые видами. Но это не всегда так. Например, допустим, что речь идет об охране трех территорий – А, В и С, включающих соответственно 5000, 4000, 3000 видов. Известно, что 4000 видов из А живут так же в В, 1000 из А – в С, и что В и С имеют 100 общих видов. Какие из трех территорий стоит выбрать, если возможно охранять только две? Парадоксально, но лучше охранять две самые бедные видами. Охрана двух наиболее богатых видами областей А и В приведет к защите только 5000 видов; охрана же двух более бедных областей В и С означает защиту 4000 + 3000 – 100 = 6900 видов.

Сказанное до сих пор касается только количественных характеристик. Но не все виды равнозначны с систематической, эволюционной, биогеографической и экологической точек зрения (не будем пока касаться эстетических, туристических, охотничьих и экономических аспектов). Важно учитывать систематическое положение охраняемого вида. Рассмотрим пример с цихлидами, пресноводными рыбами, распространенными в тропических регионах Северной и Южной Америки, Африки и Южной Индии. На рисунке 5.54 с помощью кладограммы (вверху) изображены филетические связи между подчиненными группами этого семейства, а внизу соответствующие географические распространения викариантов.

Видно, что Мадагаскар населен видами с более плезиоморфными признаками, следовательно, представляющими особый исторический и эволюционный интерес. Таким образом, важнее сохранить 9 малагасийских (обитающих на Мадагаскаре) видов, чем столько же африканских апоморфных видов. Среди африканских видов есть один вид (*Heterochromis multidens*, рис. 5.55), который интересен с систематической точки зрения.

---

[49] В 1992 г. в мире насчитывалась 6931 охраняемая территория суммарной площадью в 6512900 кв. км, но только 2/3 ее было охвачено более или менее интегральной защитой (нац. парки и научные заповедники). И целых 700000 кв. км частично охраняемых областей относятся к самому крупному в мире нац. парку – Гренландскому.

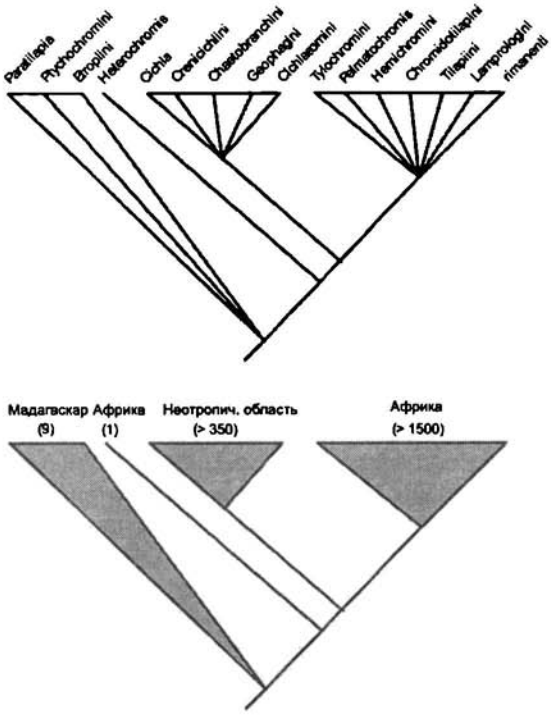


Рис. 5.54. Вверху: филогенетические связи между родами сем. *Cichlidae*. Внизу: четыре основных клада семейства с соответствующими им областями обитания. Обозначено примерное число видов для каждого клада. Изолированный африканский вид – это *Heterochromis multidens* (по М. Стиассни).

Изучение только этого и малагасийских видов помогут восстановить филогенез цихлид, эволюцию пищевой и репродуктивной стратегий, а также другие интересные биологические вопросы. И наоборот, свыше 200 молодых видов цихлид озера Виктория представляют меньший интерес из-за их генетического сходства. Они образуют "группу видов" (species flock), в которой многие формы, принадлежащие даже к разным видам, имеют митохондриальные ДНК, отличающиеся между собой меньше, чем отличаются митохондриальные ДНК многих особей человеческого рода. Совершенно справедливо утверждение, что не все живущие виды созданы одинаковым образом.

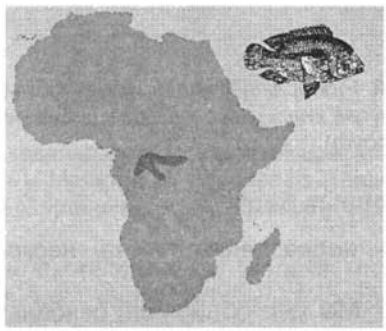


Рис. 5.55. Ареал цихлиды *Heterochromis multidens* (по М. Стиассни)

Все выше изложенное вызывает необходимость создания *индекса таксономической значимости*, который учитывает плезиоморфию таксона, а также его редкость в рамках своего клада. Применение этого индекса показано таксономическо-географической кладограммой на рис. 5.56. Восемь видов попугаев рода *Pionopsitta* были оценены с точки зрения их значимости (в %). Из графика видно, что красноголовый попугай (*P. pileata*), вид с плезиоморфными признаками и единственный в своем кладе, "ценен" больше, чем три вида, занимающие амазонский бассейн.

Сложность вопросов охраны в связи с межвидовым родством хорошо иллюстрирует случай с зеленой черепахой. До недавнего времени не было известно, состоит ли это вид, совершающий миграции в теплых морях на сотни километров, из генетически раздельных популяций или же нет. Анализы митохондриальной ДНК показали, что речь идет об отдельных популяциях с незначительным обменом генетической информацией между ними. Это значит, что каждая популяция зеленых черепах остается верной пляжу, куда она возвращается для размножения, и что существует очень мало скрещиваний между особями с разных пляжей. Из этого следует, что охрана береговой линии может быть благоприятна только для одной популяции черепах.

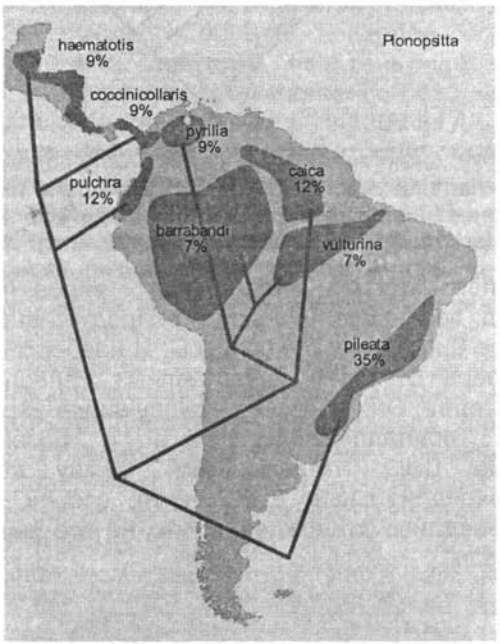


Рис. 5.56. Попугай *Pionopsitta pileata* имеет большее натуралистическое и охранное значение, чем другие виды этого же рода (в сумме 35%) (по Дж. Кракрафт, Р Прум, согласно Г. Барроуклоуф)

Особенности островных биот

Биота островов подразделяется на несколько групп по серии признаков.

- *Низкое разнообразие.* Мы уже объясняли основные причины этого факта (ограниченность площади и ресурсов, удаленность от материка и т.д.). Добавим, что на многих океанических островах радиация, начатая немногими

предковыми колонизаторами, производит множество видов (микроэволюция) в рамках небольшого количества высших таксонов (семейств, отрядов).

• *Дисгармония*. Кроме уже приведенных примеров, напомним известный факт, касающийся крупных млекопитающих. На островах в областях с жарким климатом можно обнаружить оленей, гиппопотамов и слонов, но редко лошадей, носорогов и крупных плотоядных. Это результат того, что первые могут переносить длинные путешествия по воде, вторые же боятся моря. Почти полное отсутствие крупных плотоядных (кошачьих, собачьих, гиеновых) объясняется тем, что эти животные нуждаются в обширных пространствах и многочисленных объектах охоты. Часто на островах плотоядным животным не удается достигнуть хотя бы минимальной численности, необходимой для стабильности их популяций.

• *Карликовость крупных млекопитающих*. Вероятно это следствие двух факторов. Прежде всего, небольшие размеры предпочтительнее для животных, которые живут в условиях, бедной пищевыми ресурсами, что характерно для островов (вспомните, что остров в среднем пересекается меньшим количеством водотоков по сравнению с эквивалентной материковой территорией). Кроме того, маленький размер дает *прямое* преимущество во время кризисов с пищей, засух, холодных периодов и т.д. В то время как на материке животные могут мигрировать в другие места в поисках более благоприятных условий, на острове это исключено. Во-вторых, в результате эволюции многие травоядные (лошади, зебры, гну, бизоны и слон) приобрели большие размеры, что стало их преимуществом по отношению к хищникам: чем крупнее травоядное, тем труднее растерзать его. На острове, где хищников мало или их совсем нет, не наблюдается селективного преимущества для увеличения размеров травоядных. Эти две причины могут объяснить, почему от крупного материкового европейского слона (*Elephas anticuus*) в плейстоцене произошел карликовый сицилийский слон (*Elephas falconeri*) высотой 90 -100 см (рис. 5.57). Другие примеры карликовости касаются вымерших гиппопотамов и карликовых оленей южных островов и в наши дни карликовой породы сардинских быков, корсиканского оленя, маленьких тигров и карликовых носорогов некоторых Зондских островов.

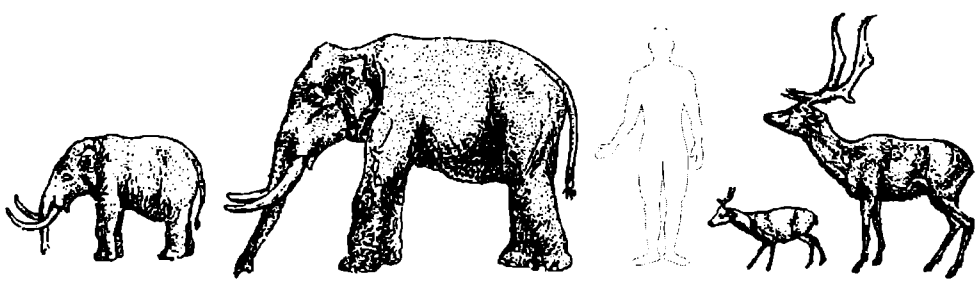


Рис. 5.57. Островная карликовость млекопитающих плейстоцена. Слева направо: *Elephas falconeri* (Сицилия и Мальта); *E. maidriensis* (Сицилия и Мальта); *Megaceros cretensis* (Крит) и *M. cazioti* (Сардиния) (по. А. Адзороли, С. Раффи, Е. Серпальи).

• *Гигантизм мелких млекопитающих*. Мелкие млекопитающие, такие как грызуны и насекомоядные, часто образуют островные формы крупнее обычных. Сейчас трудно наблюдать такие случаи, поскольку человек, интродуцировав собак и других домашних животных, нарушил большую часть

наиболее характерных островных фаун. Однако остается множество ископаемых свидетельств: для средиземноморской области это плейстоценовая сицилийская гигантская мышь и гигантская соня Сицилии и Мальты: для Гаргано, который когда-то был островом, это плиоценовое гигантское насекомоядное из Гаргано (рис. 5.58 а).

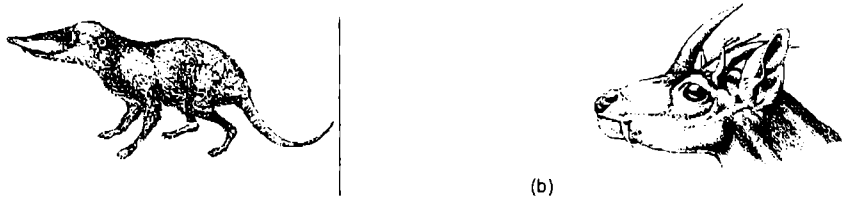


Рис. 5.58. Плиоценовая фауна "ископаемого острова" Гаргано: а) гигантское насекомоядное (*Deinogalerix,* 55 см без хвоста); б) маленький олень с пятью рогами (*Hoplitomeryx*) (по П. Сондаар, Ф .Брабер и А. Адзароли согласно С. Раффи, Е. Серпальи)

- *Гигантизм хищных птиц.* Часто острова населены многочисленными и крупными плотоядными птицами. Возможно, это связано с наличием грызунов и насекомоядных больших размеров (предыдущий пункт).
- *Гигантизм рептилий.* Некоторые островные рептилии, вероятно из-за отсутствия млекопитающих-конкурентов, могут достигать огромных размеров. Примером являются комодские вараны (Зондские острова) и галапагосские черепахи.
- *Наземный образ жизни.* При отсутствии хищных млекопитающих у птиц нет необходимости спасаться полетом. Исчезновение крыльев, пригодных для полета, позволяет также экономить энергию, что выгодно для тех, кто живет на острове. Самая известная из живущих сейчас наземных птиц – это киви из Новой Зеландии (остров, лишенный млекопитающих). Многие авторы пытались выявить наземность, а более обобщенно – полуназемность (наличие редуцированных крыльев) у островных насекомых и связали ее с тем, что отказ от полета делает менее вероятным риск быть унесенным ветром. Для обитателей маленьких островов пассивное сдувание в море означает смерть. Высокий процент полуназемных насекомых отмечается на Мадейре, острове Св. Елены, на Кергелене, Гавайях и других островах, но не на островах Сев. Атлантики, Средиземноморья и тропических морей. Получается, что островная полуназемность не является общим правилом, а характерна, прежде всего, для океанических антарктических островов, где флора мало разнообразна и где насекомые в большой степени связаны с выброшенными на берег водорослями (талассофильные насекомые).
- *Меланизм.* Тенденция к темной окраске – явление, характерное для рептилий, населяющих маленькие острова. Хорошо изучены примеры с черепахами Галапагосских и Сейшельских островов, игуанами островов Карибского моря, сцинками Юго-Восточной Азии и ящерицами островов Средиземноморья. По мнению некоторых авторов, темное окрашивание дает животным преимущество в экранировании солнечных лучей (мелкие острова мало затенены). По мнению других, пищевой режим, бедный жирами, способствует формированию фенотипов, бедных некоторыми клетками кожи (липофорами), содержащими окрашивающие пигменты типа каротиноидов; следствием этого становится относительное увеличение числа меланофоров. По мнению третьих, островной меланизм является ответом на

повышенную влажность на островах. Речь идет о частном случае проявления экологического правила Глогера, который связывает причину возникновения темной окраски животных с повышенной влажностью среды их обитания.

- *Причудливые формы.* На внутривидовом уровне генетический дрейф может стать причиной возникновения некоторых популяций, наделенных признаками, отличающимися от характеристик популяций на континенте. Иногда речь идет об аномальных или "исключительных" формах. На видовом уровне это пример с особой морфологией очень мелкого плиоценового оленя с древнего о-ва Гаргано: его пять заостренных рогов, вероятно, служили для защиты от хищных птиц (рис. 5.58 b).
- *Эндемизм.* Генетическая изоляция островных популяций и дисгармония биоты приводят к тому, что процессы видообразования становятся ускоренными. Напомним случаи быстрой эволюции дрозофилы на Гавайских островах. Совсем другое значение имеет эндемизм реликтовых таксонов, таких как гаттерия (*Sphenodon*). Эта рептилия принадлежит к эволюционной линии, когда-то широко представленной в южном полушарии, а сейчас ограниченной тринадцатью островками Новой Зеландии.
- *Недостаточная пищевая специализация.* Часто животные очень маленьких островов не имеют пищевой специализации. В среде, ограниченной размерами и ресурсами, более целесообразна всеядность.
- *Уязвимость.* Фауна островов, адаптированная к особой "закрытой" среде, довольно чувствительна к каким-либо биологическим потрясениям, таким как появление новых хищников, крыс, собак и других интродуцированных животных, а также людей. Часто млекопитающие, птицы или рептилии островов, лишенных хищников, не обладают рефлексами тревоги и бегства и легко становятся жертвами пришельцев. Таким образом, исчезли многие виды; достаточно вспомнить о дронте, крупной нелетающей птице острова Маврикий, уничтоженной вскоре после прихода человека. По этой же причине на островах Средиземноморья исчезли карликовые травоядные млекопитающие и гигантские насекомоядные.
- *Отсутствие деревьев.* Многие океанические острова либо полностью лишены деревьев, либо на них представлено весьма ограниченное число их видов. Это следствие того, что многие из древесных пород имеют слишком крупные семена, которые не переносятся ветром[50]. При отсутствии обычных деревьев на некоторых островах в результате эволюции, растения из семейств с преобладанием травянистых форм представлены деревьями. Например, на острове Св. Елены некоторые растения из семейства сложноцветных, которые во всем мире редко превышают размеры чертополоха или подсолнечника, приобрели размеры деревьев высотой до 7 м (рис. 5.59)[51].
- *Нелетучие семена.* Многие материковые растения имеют семена, снабженные крылышками или хохолками, – приспособления для анемохорной дисперсии (см. стр. 119). Отсутствие таких приспособлений объясняется теми же причинами, что и наземный образ жизни (см. выше).

---

[50] Речь идет, главным образом, о барохорных и отчасти зоохорных породах, это в полной мере относится к лавровым и различным представителям хвойных (прим. ред.)

[51] Отличие деревьев от травянистых растений заключается не только в размерах, но и в особенностях анатомии и морфологии. Виды рода крестовник (*Senecio*) из семейства сложноцветных в высокогорьях Анд и Килеманджаро представлены своеобразными древовидными формами (прим. ред.)

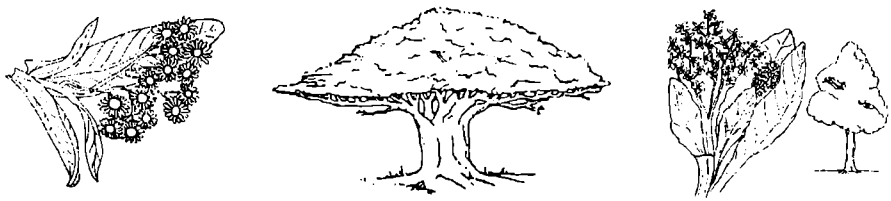


Рис. 5.59. Некоторые древесные сложноцветные острова Св. Елены (по С. Карлгвист)

Гавайские острова

Приведем некоторые сведения о Гавайском архипелаге, значительно удаленном от остального мира. Эти вулканические острова, расположенные в ряд длиной почти 2000 км (в два раза больше, чем протяженность Италии), возникли от 15 (С-З оконечность) до 0,7 млн. лет назад (Ю-В оконечность). Основу их растительного покрова составляют виды рода метросидерос (род *Metrosideros,* в переводе "железная сердцевина") с очень мелкими семенами, приспособленными к переносу ветром на большие расстояния. Это растение из сем. Миртовых широко распространено на многих тихоокеанских островах, оно прорастает даже на скудном гумусе, который скапливается в трещинах наплывов лавы. Это растение морфологически изменчиво и адаптивно, его формы варьируют от небольшого кустарника до высокого дерева.

Гавайские острова населены 1729 видами высших растений, в большинстве индо-малайского (40%) и американского (18%) распространения. Много видов папоротников широкого географического распространения (споры папоротников легко распространяются). В горах (до 4200 м н.у.м.) представлены альпийские растения, которые имеют двойную изоляцию: умеренно-холодным климатом альпийской зоны, и в целом, как и все острова, морем, поэтому флора там на 91% состоит из эндемиков. Другая особенность растений этого архипелага – обилие цветков крупных размеров, опыляемых птицами. На Гавайях почти нет крупных насекомых-опылителей, распространенных в других частях Земного шара. Кроме того, на этих островах мало видов орхидных, их место занимают целых 10 видов лобелиевых (*Lobeliaceae*) (тропическое семейство, сходное с представителями сем. *Campanulaceae,* колокольчиковые).

Из-за изолированного положения архипелага его никогда не достигали пресноводные рыбы, амфибии, рептилии и млекопитающие (за исключением одного вида летучих мышей). На этих островах не было больше 21 отряда насекомых. Все это относится к периоду, предшествовавшему приходу человека. Например, человек случайно завез 36 видов муравьев, которых до этого на Гавайях совсем не было.

Немногие виды насекомых, которым давным-давно удалось населить архипелаг, дали начало значительной радиации; считается, что примерно от 4000 иммигрантов произошло 10000 эндемичных видов. Эволюционная радиация привела к возникновению видов с необычным образом жизни. Например, существует морской сверчок, который живет в полосе прибоя, личинка одного вида стрекозы (подотряда *Zygoptera*), живущая во влажной почве, плотоядные гусеницы ночных бабочек и многие другие виды с отличающимся от их родичей образом жизни. Широкое распространение имеют сверчки, жужелицы и плодовые мушки. Роды *Drosophila* и *Scaptomyza*

насчитывают 1200 видов во всем мире, из которых треть являются эндемиками Гавайев. Исключительное видообразование в родах этих мушек, вероятно, объясняется наличием аллопатрических лесных популяций, разделенных обширными разливами лавы и повторяющимися наводнениями на островах. Кроме того, личинки дрозофил развиваются в иных условиях; вместо того, чтобы использовать гнилые плоды (как они поступают в других областях Земного шара), они приспособились питаться соками различных разлагающихся эндемичных растений.

Из наземных позвоночных животных на архипелаге обитают только птицы, они произошли всего лишь от 15 видов интродуцентов. При этом речь идет о довольно неоднородной совокупности: 18 видов из 40 эндемичных относятся к семейству Вьюрковых (*Fringillidae*). Эта маленькая триба, характерная исключительно для Гавайев, дифференцировалась в разнообразные формы: некоторые напоминают зябликов, другие – попугаев, третьи – колибри.

"Ископаемые" острова

Острова, возникающие в связи с колебаниями уровня моря или вулканической активностью, представляют собой более или менее временные географические и геологические образования. Существуют территории, которые сейчас соединены с континентом, а некогда были островами. Это следует из найденных окаменелостей явно островного происхождения. Мы уже приводили пример с Гаргано: плиоценовые окаменелости (гигантское насекомоядное, олень с пятью рогами, останки крупных хищных птиц) свидетельствуют о том, что современный Апулийский мыс в древности был островом. Другой пример – калабрийская территория юга Катанцаро, которая, по-видимому, в плейстоцене была островом, т.к. здесь водились карликовый олень и античный слон (*Elephas antiquus)* небольшого размера. По окаменелостям млекопитающих установлено, что некоторые участки Апеннин, среди которых части Мареммы, были когда-то средиземноморскими островами.

Глава 6. БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ПАНОРАМА

В этой главе мы кратко рассмотрим особенности географии некоторых таксонов, включая человека, отдавая предпочтение вопросам общего порядка. Ввиду специфики пресноводной фауны, ей будет посвящен специальный раздел. Начнем рассмотрение губок, затем простейших, коловраток и нематод, поскольку они обладают способностью к криптобиозу и с ними связаны сходные биогеографические проблемы.

6.1. Некоторые систематические группы

Губки

Морские губки (свыше 5000 видов) обитают на всех широтах и на всех глубинах. Наибольшее видовое разнообразие характерно для тропических прибрежных вод, прежде всего для коралловых рифов. По биомассе губки преобладают главным образом в Антарктиде, где, однако, их разнообразие ограничено (менее 300 видов, из них свыше половины эндемики). Они малочисленны на мелководье, где ощутимо воздействие плавающих льдов, но на глубине от 30 до 600 м могут составлять 3/4 общей биомассы. На определенных глубинах остатки скелетов губок образуют ковер толщиной до полуметра или более. Обилие губок, часто крупных, в антарктических морях является следствием благоприятных трофических условий, постоянства среды обитания и большого количества скоплений камней, упавших с ледяного щита на дно моря. Дело в том, что наличие каменистого субстрата важно для фиксации и развития этих животных. Северный Ледовитый океан населен меньшим числом видов (около 200, немногие из которых эндемики) и меньшим количеством особей, что, очевидно, является результатом непостоянства геологических и климатических условий. В общей сложности в арктических и антарктических морях насчитывается около 150 родов губок: 40% из них являются общими (имеют биполярное распространение), но только немногие виды обитают как на севере, так и на юге.

Некоторые губки, типичные для околополярных морей, живут также в холодных и глубоких водах других океанов. Глубоководная среда является типично олиготрофной, поскольку седиментация там медленная, а привносы органического вещества скудные. Такие условия оказываются благоприятными для организмов-фильтраторов, например, губок, которые в глубоких морях составляют значительный компонент общей биомассы. Два рода (*Asbestopluma* и *Chondrocladia*) были обнаружены даже на глубинах, превышающих 8000 м. В менее глубоких эвтрофных морях седиментация происходит быстрее, что благоприятствует обитанию фауны, которая питается осажденным детритом: полихеты, голотурии, некоторые двустворчатые моллюски и др.

Умеренные и тропические моря населены большим количеством видов губок (около 600 видов только в Средиземном море). Особенно богат юго-западный азиатский регион между Индийским океаном и западом Тихого океана. Относительно бедна центральная часть Тихого океана, вероятно, из-за жестоких тайфунов, которые мешают развитию многих прибрежных губок. Заслуживает внимания родство губок тихоокеанского берега Центральной Америки и Калифорнии с губками Антильского (Карибского) моря. Эта близость является результатом древней связи, существовавшей между двумя океанами в эпоху миоцена (Панамский перешеек). Некоторые виды

больше любят солоноватые воды, поселяясь в местах с различной соленостью. Разделение на зоны такого типа наблюдается для 22 видов губок, населяющих лагуны Венеции. Только 2% губок (в основном из сем. *Spongillidae*) живут в пресных водах. Они обитают на мелководье, но в озере Танганьика (где живут эндемичные виды рода *Nudospongilla*) губки были обнаружены на глубине 640 м. Губки обитают даже в высокогорных ручьях. Некоторые пресноводные роды и виды являются практически космополитами, другие имеют ограниченное обитание (например, *Metania* обитает только в тропическом поясе), есть представители, имеющие еще более ограниченное распространение (например, *Uruguaya* обитает только в р. Уругвай).

Простейшие

Простейшие, коловратки, нематоды и другие представители микрофауны, различные по систематической принадлежности, сходны по размерам (организмы маленьких размеров), образу жизни (гидробионты, хотя и живущие в почве). Все они способны к криптобиозу, или имеют латентную фазу жизни (цисты и др.), что позволяет им переживать неблагоприятные условия (засуху, экстремальные температуры, недостаток кислорода и т.д.). Ввиду таких особенностей эти организмы проявляют исключительные способности к дисперсии, например, при помощи ветра, и к расселению в новых далеких местах обитания. Поэтому виды этих таксонов обладают широким географическим распространением, а многие являются по существу космополитами.

Простейшие – подвижные одноклеточные животные, в основном, фаготрофы – только недавно были включены в царство *Protista* (или *Protoctista*). Это царство подразделяется на 45 типов, 20 из которых включают "протозоологические" формы, а остальные – "водоросли", "низшие грибы" и различные промежуточные организмы. Самые последние молекулярные и ультраструктурные исследования показали, что эта классификация искусственна; Корлисс составил новую схему, которая выделяет простейших в ранг царства. Таким образом, эукариоты оказались поделены на 6 царств: *Archezoa* Haeckel, 1894; *Protozoa* Goldfuss, 1818; *Chromista* Cavalier-Smith, 1981; *Plantae* Linnaeus, 1753; *Fungi* Linnaeus,1753; *Animalia* Linnaeus, 1753.

Как бы простейшие ни были классифицированы, они составляют значительную часть существующей биомассы и играют в биосфере фундаментальную роль. Удивляет тот факт, что хотя простейшие очень древние (около 2 млрд. лет) и имеют большое распространение, они продолжают насчитывать чуть более 40000 современных видов, т.е. примерно столько, сколько семейство *Curculionidae* (жесткокрылые). Большая часть – это саркодовые (16000 видов), жгутиковые (9000 видов) и инфузории (7700 видов). Все это объяснятся тем, что у простейших нет соответствия между морфологическим и биологическим видом. Другими словами, практически идентичные формы могут существенно различаться на молекулярном уровне, что важно для эволюционной дивергенции, являющейся причиной геномной несовместимости. У простейших видообразование, как правило, не приводит к морфологической дифференциации. Например, хорошо известная и изученная *Paramecium aurelia* является в действительности комплексом по меньшей мере 15 сестринских видов, различимых при цитоплазматическом и митохондриальном электрофорезе (рис. 6.1). Другая хорошо известная, широко распространенная и исследованная в лабораторных условиях

инфузория *Tetrahymena pyriformis* состоит, по крайней мере, из 16 сестринских видов. Их эволюционная радиация, на основе сравнительного изучения таких "хронометрических" молекул, как РНК 5S и 5,8 S, произошла 40 млн. лет назад (вспомните, что обычно длительность существования вида – несколько млн. лет). За эти 40 млн. лет виды комплекса *T. pyreformis* претерпели огромную молекулярную дифференциацию, равную той, что существует между родами, отрядами и классами многоклеточных. Логично предположить, что органические структуры простейших имеют столько же адаптивных пиков, в рамках которых структура остается "замороженной", маскируя те огромные различия, которые существуют у нуклеиновых кислот, энзимов и даже у структурных молекул. Такие молекулярные различия не приводят к изменениям общего облика организма. Речь идет об эволюционной модели, противоположной той, которая имела место, например, у позвоночных животных, которые, наоборот, в относительно короткое время произвели огромную вспышку морфологического разнообразия без слишком крупных молекулярных изменений.

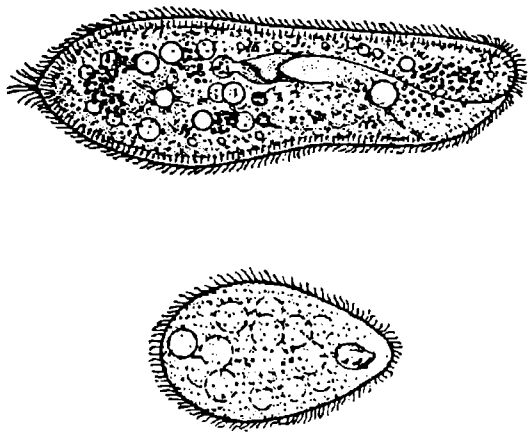


Рис. 6.1. Простейшие инфузории: сверху – *Paramecium aurelia* (длина 150 μм), снизу – *Tetrahymena pyriformis* (40 μm). Оба вида распространены в пресных водах, богатых растительным детритом.

Все это имеет важные биогеографические последствия, поскольку преломляет совсем под другим углом зрения традиционный взгляд на "области распространения" видов простейших и на их предполагаемый всеобщий космополитизм. Действительно, аксиома о том, что виды простейших являются космополитами, сейчас пошатнулась. На самом деле космополитами являются только роды и группы видов (сейчас определяемые как морфологические виды, выделенные на морфологической основе). Однако существуют (например, в комплексе *P. aurelia*) дополнительные обоеполые комплиментарные популяции (mating types), и, следовательно, сами виды и в самом деле являются космополитами, т.к. они распространены на всех континентах. Возникает вопрос, почему виды рода *Paramecium*, которые кажутся неспособными образовывать цисты или другие устойчивые покоящиеся стадии, могут заселять лужи, расположенные на разных континентах. Расселение на короткие расстояния может осуществляться с помощью сухопутных улиток, перьев или мокрого пуха птиц и

млекопитающих. Речь идет о редких явлениях[52], но ввиду достаточных отрезков времени (природа располагает временем), транспортировка обеспечена. Чтобы объяснить расселение на большие расстояния с одного материка на другой, прибегнем к гипотезе слияния рек в результате понижения уровня морей во время ледниковых периодов (см. гл.7).

Если не принимать во внимание сестринские виды, то некоторые морфовиды, такие, например, как *Paramecium africanum*, распространенные в Центральной Африке, имеют относительно небольшие ареалы. Другие виды инфузорий типичны для тропического климата или для целого полушария.

Иная ситуация с паразитическими простейшими, которые связаны с распространением своего хозяина. Представители отряда *Opalinidea* (опалиниды) рода *Zelleriella* населяют кишечник свистунов (сем. *Leptodactylidae*), которых насчитывается более 600 видов. Эти простейшие, как и их хозяева, живут только в Южной Америке и в Австралии как напоминание о древней связи этих континентов. В других случаях, как, например, с малярийным плазмодием, хозяев двое (комар р. *Anopheles* и человек), и поэтому паразит связан с наличием обоих. Взаимосвязь хозяин/паразит – динамичное явление, становившееся все более специализированным, и в конце концов определенная паразитическая форма остается у единственного рода. У паразитических простейших в большей степени, чем у свободноживущих, географическое распространение, указанное в литературе, относится к морфологическим видам. Биологические же виды имеют ареалы гораздо более локализованные, они ограничены распространением популяции вида-хозяина.

Коловратки.

Коловратки также включают виды, распространенные практически на всех материках. Похоже, что их распространение в большей степени подчиняется экологическому критерию, чем географическому. Среди коловраток есть виды морские, озерные, обитающие в прудах и лужах, в почве и во мху.

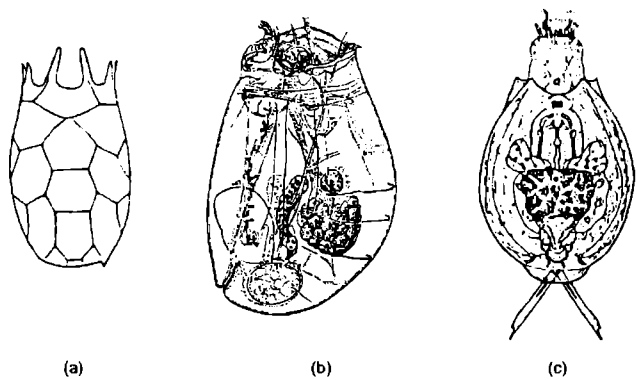


Рис. 6.2. Коловратки: (a) панцирь *Keratela tropica*; (b) *Asplanchna girodi*; (c) *Lecane*. Обратите внимание на панцирь, который прикрывает большую часть тела (по П. Грассе и др.)

[52] В настоящее время обнаружено, что перенос мелких организмов на оперении птиц и шерсти животных достаточно распространенное явление (прим. ред.)

Некоторые все же имеют особое географическое распространение. В тропических зонах, например, изобилуют представители роды *Brachionus*, в холодных и умеренных зонах – рода *Notolca*. Другие рода и виды распространены в мире "пятнами леопарда" без проявления экологической или географической зависимости. Примером может служить род *Trochosphaera*, представленный в Северной Америке, Азии, Африке, Австралии, но никогда не встречающийся в Западной Европе. Африка населена небольшим количеством космополитических видов. Мадагаскар и Новая Зеландия, напротив, населены эндемиками. Интересно отметить, что некоторые регионы, такие как послеледниковая часть Северной Америки очень богаты коловратками. Нередко явление кратковременного массового вторжения экзотических видов в области, где обычно они отсутствуют. Например, *Keratella tropica* (рис. 6.2), типичный для экваториальных регионов вид, неожиданно появился одним очень жарким летом на территории, простирающейся от Испании до Голландии. Другой курьезный случай – это вторжение тропических коловраток в водосборные бассейны охлаждающих вод некоторых ядерных предприятий вдоль р. Луары.

Главная трудность изучения географии коловраток состоит в определении их видовой принадлежности: во многих случаях определенный "вид", более или менее космополитный, является в действительности серией видов, настолько похожих друг на друга, что они практически не различимы. Возможные мелкие различия их ресничного и жевательного аппаратов могут быть видны только в электронный микроскоп. Сейчас определение систематической принадлежности производится с помощью электрофореза. Например, с помощью электрофореза было обнаружено, что генетический состав популяции *Asplanchna girodi* (рис. 6.2) может полностью измениться в природе всего за 1 неделю. Биогеографические и эволюционные последствия этого факта очевидны.

Одно время коловратки считались крайне космополитичной группой потому, что их долговечные яйца хорошо приспособлены к широкому распространению (коловратки имеют покоящуюся стадию, которая следует за половым размножением). Однако только 1,1% коловраток обладают самцами и долговечными яйцами. В частности, нет долговечных яиц и других стадий устойчивости у многих видов родов *Lecane* и *Lepadella*, которые, на самом деле, имеют ограниченные ареалы. Большие трудности видового определения и, следовательно, биогеографического анализа возникают с *Bdelloidei*, классом коловраток, у которых отсутствуют самцы.

Нематоды

Нематоды живут в самых поверхностных слоях морских, озерных и речных отложений. Кроме этого, они изобилуют в верхних слоях почвы (в среднем 2 млн. особей на $м^2$ плодородной почвы). Многие виды поселяются в растительных и животных тканях и ведут паразитический образ жизни. К настоящему времени описано более 2300 родов нематод, треть из них относится к водным формам, другая треть – к паразитам позвоночных, 20 % – к видам, живущим в почве, остальные – к паразитам беспозвоночных и растений. Из свободноживущих – 5500 морских и 5600 континентальных видов.

Наземные нематоды, размерами около 1 мм, обладают такими способами расселения, которые сближают их больше с микрофауной, чем с другими беспозвоночными. Это и объясняет тенденцию к космополитизму многих видов. В 70-е гг. было установлено, что космополитизм нематод все

же менее развит, чем считалось. Например, для Голландии известно 426 наземных и пресноводных видов, для Венесуэлы – 177 (обе территории были хорошо изучены), но только 32 вида были общими для двух стран.

По мнению некоторых исследователей, в отличие от других таксонов нематоды должны быть менее разнообразны у экватора, чем у полюсов. Например, в почвах тропической зоны было обнаружено в среднем 18 видов нематод, в то время как в почвах умеренной зоны – 56, а для арктической тундры 81 вид. Низкое биоразнообразие в тропических регионах можно было бы объяснить тем, что нематоды лучше, чем большинство других беспозвоночных адаптируются к холоду и недостатку пищи. Поэтому они оказываются недостаточно конкурентоспособными в постоянных, лишенных резких колебаний, условиях среды (таких как тропики), благоприятных в то же время для обитания других почвенных животных (клещей, ногохвосток, термитов, муравьев, мелких жесткокрылых и других беспозвоночных). Представители всех этих таксонов (типичные аэробионты) лучше противостоят засухе, чем холоду, в противоположность нематодам (в основном гидробионтам). Эта теория, однако, встречает решительные возражения со стороны других ученых, опирающихся на данные, свидетельствующие о высоком разнообразии нематод в тропических зонах.

В холодных почвах даже тогда, когда они населены большим количеством видов, доминирует род *Plectus*, который включает формы бактериофагов, населяющих также мхи и лишайники. Умеренные и холодные зоны часто населены относительно крупными нематодами, имеющими высокую плотность: например, в дубраве умеренной зоны их количество может достигать 30 млн. особей на $м^2$ почвы, а в тропическом лесу – всего примерно 10000 ос./$м^2$. Поэтому не удивительно, что даже на очень большой высоте можно обнаружить нематод (например, в Непале на высоте 6100 м).

Некоторые водные и наземные виды не устойчивы к засухе (криптобиоз) и поэтому слабо приспособлены к пассивному транспорту. Для анализа их распространения можно использовать биогеографические методы, как это было сделано для некоторых гондванских форм (*Leptonchidi*) (рис. 6.3), которые изучались методами кладистики. Характер их географического распространения напоминает ситуацию с теми немногими животными, которые выжили в Индии во время расселения в Азию. Другие почвенные нематоды, которые представляют географические модели, хорошо известны – это представители рода *Longidoridi*, виды, мало приспособленные к пассивному расселению также из-за своих крупных размеров (1-4 мм).

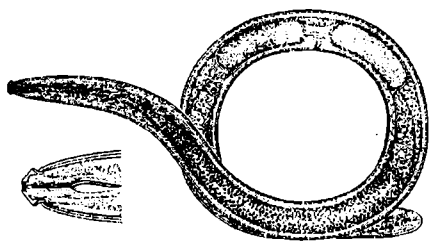


Рис. 6.3. Нематоды рода *Leptonchus* (длина 1 мм) относится к семейству *Leptonchidae* с преимущественно гондванским распространением. Обратите внимание на большие яйца и, особенно, на ротовой стилет (по Г. Торне).

Широкое географическое распространение многих видов привело некоторых авторов к мысли о существовании пассивного расселения (с помощью ветра или транспорта человеком). Альтернативой этому может служить сохранение в неизменном состоянии видов, возрастом в миллионы лет (при очень медленном эволюционном развитии) в географических изолятах с постоянными геологическими условиями.

Это малоправдоподобная гипотеза, которая не учитывает различия между биологическим и морфологическим видом. Действительно, вид космополит – это часто группа криптовидов (морфологически не отличающихся друг от друга), которая включает разные, хотя и близкородственные, эволюционные линии. Например, два почти идентичных вида рода *Caenohabditis* различаются между собой на 20% последовательностью строения молекулы ДНК. У других животных подобное расхождение соответствовало бы разделению, восходящему к десяткам млн. лет[53]. Биогеографию нематод, как и биогеографию других таксонов можно изучать только на основе существующей надежной системы классификации.

Плоские черви

В этом разделе мы ограничимся только некоторыми фактами из биогеографии планарий (ресничных червей, отрядов *Proseriata* и *Tricladida*), в связи с тем, что они хорошо изучены. Это плоские черви длиной около 1-2 см, предпочитающие темноту или слабое освещение. Планарии встречаются на дне морей, рек и озер, поселяясь под камнями или в других укрытиях, в грунтовых пластах, лужах и пещерных водах. Морские формы свободноживущих ресничных червей (*Tricladida)* – бентосные организмы, не способные свободно плавать и пересекать большие участки моря. Они не имеют личиночных стадий, пригодных для расселения. Однако, с того момента как были обнаружены виды, общие для двух берегов Сев. Атлантики (амфиатлантические виды), была выдвинута гипотеза о пассивном их транспорте с помощью человека. Действительно, уже более трех веков существует интенсивное морское движение между Англией и Ньюфаундлендом с последующей заменой балласта (песок и пляжный гравий), который может содержать мелких прибрежных животных. Один из доводов против этой гипотезы заключается в том, что эти виды не любят заселять побережья вблизи портов, а занимают прибрежные участки, изолированные и недоступные для кораблей. Поэтому объяснение амфиатлантического распространения морских *Tricladida* нужно искать в геологической истории. К подобным заключениям можно придти также в результате изучения плоских червей солоноватых вод. Многие виды являются общими для европейских и североамериканских берегов (атлантических и тихоокеанских). Речь идет о циркумоколополярном распространении, являющемся следствием связей, существовавших в ледниковые периоды.

---

[53] *Caenorhabditis* (длиной немного меньше 1 мм) является одним из наиболее изученных животных в мире с точки зрения генетики, эмбриологии, физиологии и этологии. Для сравнения приведем человеческий вид, которому меньше 0,2 млн. лет и который отличается от близкого ему современного вида шимпанзе менее чем на 2% последовательности молекулы ДНК (прим. авторов).

Особый интерес представляет распространение групп *lobata* и *littoralis* рода *Procerodes* (морские *Tricladida*). Первая группа видов до сих пор была обнаружена только в береговых зонах (Средиземного моря, Индийского океана, Новой Зеландии), объединяемых с древним Тетисом. Напротив, виды группы *littoralis* населяют берега, соответствующие западным окраинам Пангеи (рис. 6.4).

В пресных водах живут ресничные черви *Paludicoli*, предпочитающие низкие температуры. Они нежные, хрупкие и не переносят высыхания или пассивного переноса. Эти черви оказываются довольно тесно связанными со своей территорией и не обладают ни способностями к расселению, ни космополитизмом, свойственным другим мелким животным. Для их распространения требуется, чтобы пресноводные водоемы были смежными.



Рис. 6.4 Плоские черви рода *Procerodes* из группы *littoralis* живут по берегам древнего моря Тетис (сплошная полоса); виды группы *lobata* обитают вдоль берегов древнего "наружного" океана (прерывистая полоса) (по Р. Слуису).

С конца последнего оледенения и до наших дней ни одной планарии не удалось вновь заселить Гренландию. Аляска же, которая была нунатаком, все еще населена фауной, очень отличающейся от фауны остальной Северной Америки. Североамериканский континент в целом населен многими видами пресноводных планарий, ни один из которых не похож на европейские. Некоторые из них достигают Южной Америки.

Европа богата видами, обитающими в подземных водах. Многие из них утратили зрение и депигментированы, в то время как среди европейских планарий, живущих на поверхности, депигментированным (как указывает название) является только вид *Dendrocoelum lacteum*. Можно обнаружить точное соответствие между геологической историей и современным распространением видов. Например, область западного Средиземноморья, в свое время затронутая смещениями микроплит и отделением сардо-корсиканской системы от Южной Франции (см. гл. 7), сегодня населена видами, которые имеют разорванные в этом месте ареалы. В связи с этим упомянем *дугезию (Schmidtea) средиземноморскую*, которая, очевидно, населяла древнюю Протолигурию. Ее обнаруживают исключительно в Каталонии, на Майорке, Сардинии и Сицилии. Эти популяции, однажды изолированные, не образовали новых видов из-за низкой скорости видообразования, которая, по-видимому, характерна для подрода *Schmidtea*.

Область восточного Средиземноморья, напротив, претерпевала значительные повышения и понижения в период исчезновения Тетиса. Современные острова Эгейского моря являются остатками горной системы после древнего погружения. Такая фрагментация изолировала популяции планарий подрода *Dugesia,* которые сформировали новые виды путем аллопатрического видообразования. Действительно, острова восточного Средиземноморья населены эндемичными планариями, которые, видимо, являются результатом одновременной изоляции при политипическом видообразовании на островах. Только немногие виды, такие как *Dugesia cretica*, имеют разорванные ареалы, возможно, образовавшиеся при развитии морского транспорта[54]. Также как в Восточном Средиземноморье, на Карибских островах каждый остров имеет эндемичных планарий, возникших, по-видимому, политипическим образом.

Азия – материк самый богатый видами, родами и семействами. Например, в оз. Байкал около сотни видов ресничных червей, все они эндемики, некоторые имеют огромные размеры. Например, *Polycotilus*, снабженный сотнями присосок, может достигать 30см.

Кольчатые черви.

Многощетинковые черви (Polichaeta). Эти животные, прежде чем обосноваться на морской глубине, проходят планктонную личиночную стадию (трохофор), которая может преодолевать по течению большие расстояния. Это объясняет почти полный космополитизм многих видов. Другие полихеты, наоборот, чувствительны к температурным условиям и населяют только воды с определенной температурой. Поэтому существуют характерные циркумполярная арктическая и антарктическая фауны. Некоторые из этих видов никогда не переходят полярный круг, другие простирают свой ареал до тропических морей, но только на большой глубине. Глубокие воды всегда очень холодные, даже у экватора, поэтому нет большой разницы между околополярным мелководьем и тропиках. Кроме того, существуют многие виды, которые любят теплые воды и живут на малых глубинах тропического пояса.

Полихеты многочисленны на глубинах от 0 до 50 м; на больших глубинах их число быстро уменьшается, и глубже 4000 м живет относительно небольшое количество видов. Немного видов, которые можно назвать типично глубоководными; однако, многие хорошо живут на любой глубине. Например, на глубине 5000 м был обнаружен вид, обитающий также на берегах, высыхающих во время морских отливов.

Малощетиковые черви (Oligochaeta). Опустим описание морских олигохет, поскольку они малоизучены и часто включают формы с обширным географическим распространением. Пресноводные и наземные виды, напротив, во многих случаях представляют большой интерес с биогеографической точки зрения.

Lumbriculidae – пресноводное семейство, обитающее в Голарктике, включая северные регионы (Сибирь и Гренландию). Их распространение

---

[54] Пассивный способ распространения. Например, *Dugesia tigrina*, североамериканская планария, случайно завезенная в Германию в1938 году, а затем распространившаяся в другие европейские страны и в Японию, а также *Dugesia polychroa*, недавно завезенная из Европы в С. Америку (прим. авторов).

почти повторяет распространение хвостатых амфибий. «Противоположно» симметричное распространение имеет семейство *Phreodrilidae* (схожее с сем. *Tubificidae*). Его представители поселяются в лужах, глубоких озерах и жабрах раков. Они обитают только в околоантарктических районах и на крайнем юге Южной Америки и Африки, почти на всех антарктических островах (таких как Фольклэнды и Новая Джорджия), на Тасмании, Новой Зеландии, а также на Цейлоне. Один род этого семейства по характеру распространения был назван *Gondwanaedrilus*. Большой биогеографический интерес представляет также распространение некоторых родов пресноводных малощетинковых червей, например, африканского рода *Alma*, и рода *Gordiodrilus*, обнаруженных в Гвинее и Ц. Америке (рис. 6.5).

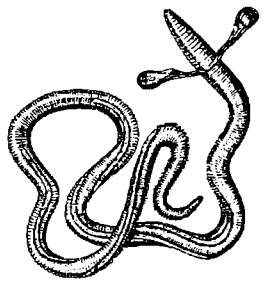


Рис. 6.5. Олигохеты: род *Alma* типично африканский. Обратите внимание на два крупных отростка половой системы (по В. Михаельсену).

Эволюция наземных олигохет связана с появлением разных типов почв: от девонского сапропеля до лесных карбонатных и степных почв юрского и мелового периодов. Те же местообитания обусловили эволюцию и других почвенных животных, например, некоторых скрыточелюстных насекомых. Почвенные олигохеты представляют большой биогеографический интерес, потому что обычно занимают относительно небольшие и резко ограниченные ареалы. Например, семейство *Lumbricidae* (настоящие дождевые черви), включающее около 400 видов, распространено вблизи сороковой параллели северной широты всего Земного шара (не учитывая некоторые космополитные виды, о которых будет сказано ниже). Такое распространение объясняется ограничением с юга морями, пустынными областями, прежде всего, типами почв. Северная же граница их совпадает с границей четвертичных оледенений. После исчезновения ледников освободившиеся территории не были снова заселены дождевыми червями, потому что другие более приспособленные и конкурентоспособные наземные олигохеты с юга заселили почву. Таким образом, современное распространение настоящих дождевых червей результат экологических (на юге) и исторических (на севере) факторов.

«Верность» собственному ареалу делает малощетинковых червей лучшими свидетелями геологического и географического прошлого. Задолго до того, как гипотеза литосферных плит окончательно утвердилась (в 60-е гг. XX в.), биогеография олигохет подтверждала эту гипотезу. Уже в 20-е гг.XX в. отмечали существенное сходство между видами, которые обитают на двух противоположных берегах Атлантического океана. Поэтому род, распространенный от Венесуэлы до северной Бразилии и в Африке вокруг Гвинейского залива, был назван *Wegeneriella* в честь Альфреда Вегенера. Кроме того стало известно, что южноафриканские олигохеты имеют более

близкое родство с олигохетами Огненной Земли, чем с гвинейскими. А те, в свою очередь, схожи с олигохетами Гвианы больше, чем с олигохетами Кении или с других частей Африки.

Очень интересно также распространение *Hormogaster* (червей крупных размеров, достигающих в весе 100 г). Например, геонемия *H. redii* (рис. 6.6) отражает существование древних связей между участками суши, окружающими Тирренское море. Кроме того, распространение двух очень сходных видов, *H. pretiosa* и *H. gallica* является результатом древней связи между сардино-корсиканскими микроплитами и Провансом (см. гл 7).

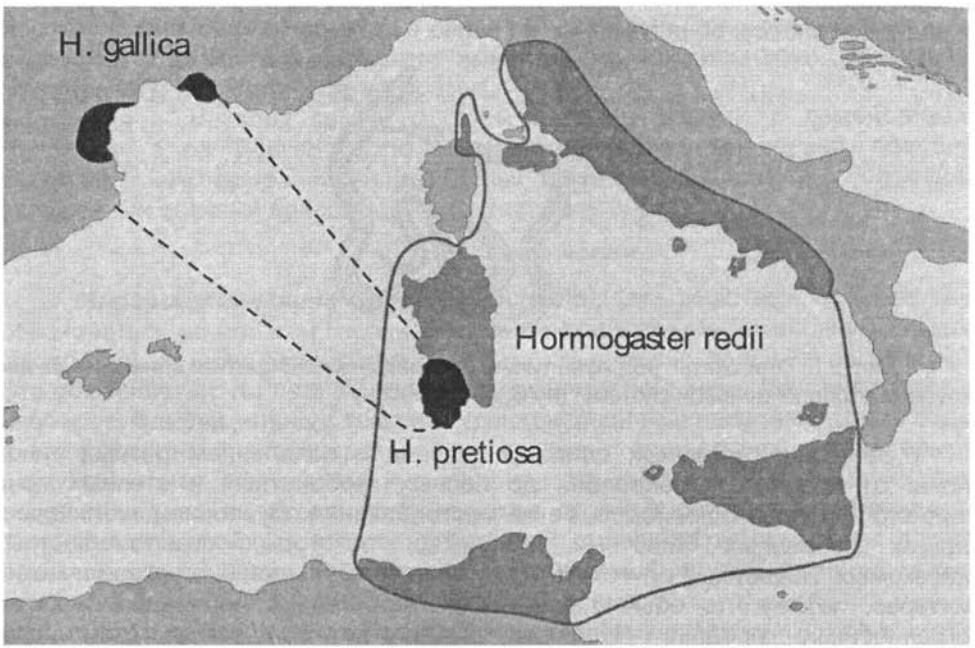


Рис. 6.6. Олигохеты: *Hormogaster redii* – типично тирренский вид. *Hormogaster gallica* и *H. pretiosa* – два близких вида, происходящих от общего предка, обитателя древних сардино-корсико-провансальских микроплит (по М. Коболли Сбордони и др.).

Сардиния и Корсика имеют сходные фауны и палеонтологические находки позвоночных животных, насекомых и наземных равноногих. Ситуация с почвенными олигохетами другая. Корсика получила виды Прованса во время олигоцена, а из Тосканы во время четвертичного периода. Все эти олигохеты все же не достигли Сардинии, которая была отделена от Корсики небольшим морским (или аридным) барьером, способным затруднить переход не только дождевых червей, но и других наземных животных. Это могло бы объяснить особенности сардинской олигохетной фауны. Такая гипотеза подкрепляется сходным распространением другой группы животных, неспособных преодолеть аридные или соленые барьеры: амфибий.

Существуют также черви-космополиты – сотня видов (около 3% наземных олигохет), распространенных во всем мире. Более 20 видов относится к уже упомянутому семейству *Lumbricidae*. Наиболее известными и распространенными являются виды *Allolobophora caliginosa, A. rosea, Eiseniella tetraedra, Eisenia foetida* и *Lumbricus rubellus*. Нет региона на земном шаре, за исключением пустынь и ледников, где бы они ни водились.

Есть также виды-космополиты и в других семействах, например, в сем. *Megascolecidae* (центр разнообразия которого находится в Южной Америке), населяющих жаркие регионы всего мира.

100 олигохет космополитов известны как виды-пилигримы: помимо того, что они распространены на всех материках, это практически единственные черви, живущие на океанических островах. Характер распространения олигохет затрагивает интересную зоогеографическую проблему. Известно, что дождевые черви не могут переноситься ветром, мигрирующими птицами или плавающими по морю стволами деревьев. Единственным объяснением присутствия этих животных на всех материках является интродукция их человеком. Вот уже пять веков человек перевозит по всему миру древесину и растения с приставшей к ним почвой, а с ними и земляных червей. Некоторые, особенно устойчивые и легко адаптирующиеся, захватывают новые территории, сменяя местные виды. Происходит так, что почвы, расположенные вокруг крупных морских портов, таких как Кейптаун и Вальпараисо, сегодня населены дождевыми червями европейского происхождения. Биологический успех видов-пилигримов связан с тем, что они устойчивы к изменениям температуры, влажности, pH, содержанию кислорода и других факторов, которые ограничивают развитие других малощетинковых червей. Особый интерес представляют виды-пилигримы с околополярным распространением (роды *Dichogaster* и *Amintas*), многие из которых совершили путешествие в связи с возделыванием риса.

В заключение можно подчеркнуть, что большая устойчивость к самым разным условиям окружающей среды (экологическая причина) позволяет малощетинковым червям населить большую часть планеты, тогда как человек, делает такое расселение возможным (биологическая и историческая причины).

Пиявки (Hirudinea). Редкие в море и наземной среде пиявки живут в основном в пресной воде. Они распространены во всем мире кроме некоторых островов Тихого океана и пустынь. Три семейства пиявок (*Erpobdellidae Hirudinidae, Glossiphonidae*) являются широко распространенными на земном шаре, а остальные распространены более ограниченно. В Европе и Азии имеется много общих родов. Эндемичные пресноводные виды обитают в озерах Бива (Япония), Танганьика и Байкал. Морские виды предпочитают холодные моря, а 1 род (*Platybdella*) имеет биполярное распространение: 5 видов обитает в северном полушарии и 3 – в южном.

Моллюски

Брюхоногие. Это в основном морские животные, которые занимают многочисленные экологические ниши в океанах от самых больших глубин (10000 м) до луж на рифах и даже в планктоне (например, *Pteropoda*). Известны виды симбионты и паразиты. В прошлом некоторые формы приспособились к солоноватой воде лагун и устьев рек, откуда проникли в пресные водоемы. Например, типичный эвритопный вид – *Potamopyrgus antipodarum* (п/кл *Prosobranchia*, переднежаберные) родом из Новой Зеландии, ввезенный сначала в Австралию, а потом в Европу. Он распространился в солоноватых водах близ Англии, а после 1893 г. проник в пресные воды этой страны. Позднее вид проник во многие реки Европы, вероятно, принесенный туда птицами и рыбами, (которые, проглатывая

улиток, могут выделять их с испражнениями еще живыми!). В Швецию они попали в 1947 г., а в Италии были впервые отмечены в 1963г.

Пресноводные брюхоногие моллюски – это в основном представители переднежаберных и легочных. Материковые переднежаберные, хотя и полностью приспособившиеся к пресной воде, предпочитают воды, богатые солями (0,2% и более) и часто переносят соленость 1,5% (Балтийское море). Для них также важно, чтобы воды были богаты кальцием, элементом, необходимым для твердости и роста их раковин. Как переднежаберные, так и легочные моллюски дали начало эволюционной радиации в самых древних озерах (Байкал, Охридское, Танганьика, Титикака и др.), образовав многочисленные эндемичные роды и виды.

Большой биогеографический интерес представляют наземные брюхоногие моллюски (хорошо изученные) из-за особенностей их распространения. Они составляют существенную часть типа моллюсков, включая более 35000 современных видов. Некоторые из них, переднежаберные, древнего морского происхождения, а большинство легочные. Переднежаберные моллюски, в отличие от легочных, обладают механизмом герметичного закрывания отверстия раковины (жаберная крышечка), которое при переходе к воздушному образу жизни выполняет защитную функцию и препятствует потере влаги. У всех наземных брюхоногих высыханию тела препятствует наличие раковины, обильное выделение слизи и преимущественно ночная или ограниченная периодами дождя активность. Эти животные представляют различные типы географического распространения: известны виды с очень широким ареалом палеарктического или даже голарктического типа, и виды с точечным ареалом. Их биоразнообразие сконцентрировано в определенных "горячих точках" планеты. В случайно взятой пробе (10 х 10 м) в Северной Америке, как и в большей части мира, можно обнаружить около 5 видов наземных брюхоногих моллюсков (слизней и улиток). Симпатрия 10 или 12 видов рассматривается уже как высокая. Пункты с наивысшим уровнем разнообразия были обнаружены на Больших Антильских островах и в некоторых умеренных и субтропических австралийских лесах.

Хорошими стациями переживания для наземных брюхоногих моллюсков являются острова. Вопреки теории Мак-Артура и Вильсона оказывается, что число видов на островах не пропорционально площади. Например, остров Лорд Хау (к востоку от Сиднея), равный всего 13 км², населен более чем 50 видами эндемичных брюхоногих, в то время как Исландия (чуть больше 100000 км²) населена только 24 видами, многие из которых имеют широкое распространение и ввезены человеком.

Существуют острова с высоким и низким видовым разнообразием. Среди островов или архипелагов, наиболее богатых наземными брюхоногими – Новая Зеландия (около 1000 видов), Япония (492), Оаху (395), Мадагаскар (378), Мадейра (261), Сардиния (110), Рапа (100), Таити (80). Во всех этих случаях (за исключением Сардинии и Мадейры) эндемизм оценивается от 95 до 100%. Новая Зеландия (в частности Северный остров) самая богатая наземными брюхоногими моллюсками. Это связано с режимом обильных и регулярных дождей, т.е. с отсутствием, как засушливых периодов, так и чрезмерных осадков, способных смыть почву. Поэтому лесная подстилка скапливается очень толстым слоем с постоянной влажностью, образуя идеальную для наземных моллюсков микросреду. Кроме того, современный влажный климат, особенно во внутренних частях острова, поддерживается

почти неизменным с позднего миоцена, делая возможным процесс видообразования.

К другим областям, богатым брюхоногими моллюсками, относятся горы. Они создают мозаику сред, разделенных топографическими факторами, с разными условиями освещенности, влажности и типами растительного покрова. Все это создает временную изоляцию популяций одного вида, давая возможность аллопатрическому видообразованию. Добавляется еще тот факт, что какое-либо продвижение ледников необязательно уничтожает обитающих там улиток. Они могут найти укрытие у подножия горных вершин, в каменистых складках или под большими кучами камней. Горные области от Анд до центральной Азии и от Калифорнии до Южной Америки населены многочисленными видами брюхоногих моллюсков. Например, горная цепь Узамбара (Танзания), длиной в сотни километров, населена 115 видами наземных улиток.

Из всего вышесказанного можно сделать вывод, что эти животные часто имеют очень маленькие ареалы и даже небольшая пространственная изоляция их может быть достаточной для аллопатрического видообразования. Например, в северо-западной Австралии имеется небольшая область, населенная многочисленными эндемичными видами, ареалы (мало совпадающие) представляют собой линейное распространение полосой ширины менее 2 км. В других частях света были отмечены эндемичные виды улиток на крайне маленьких площадях (ареалы протяженностью всего несколько сотен или даже несколько десятков метров), соответствующих выступающим скалам или небольшой группе кустарников или деревьев. Если подсчитать протяженность ареалов всех известных наземных брюхоногих моллюсков, то, вероятно, сумма получится меньше, чем 100,а может быть даже 50 км.

Двустворчатые моллюски. Для морских двустворчатых моллюсков, особенно для глубоководных видов, трудно установить биогеографические границы. Распространение же береговых групп в большой степени зависит от температуры. Арктическая и антарктическая фауны включают немногим менее сотни видов каждая. Виды холодных морей, в основном, небольших размеров, с хрупкими створками и не яркой окраской. Многие являются яйцеживородящими и перестают инкубировать зародышей только, когда их маленькие раковины становятся достаточно прочными. В умеренных морях видов относительно немного (около 400 в Средиземном море) и они довольно разнообразны по форме, размерам и местам обитания. Все это правомерно и для тропических морей, где формы, цвета и размеры достигают максимального разнообразия (*Tridacna gigas* теплых областей Тихого океана может достигать веса 250 кг). Происхождение фауны моллюсков Средиземного моря восходит к позднему миоцену (около 20 млн. лет назад). После Мессинского кризиса солености в начале плиоцена они достигли атлантических регионов. Многие из них вымерли в результате снижения температуры в том же плиоцене. Во время плейстоцена Средиземное море стало ареной исчезновения видов, связанного с иммиграциями.

Головоногие моллюски. Жизнь моллюсков тесно связана с морской средой, в то же время это стеногалинные животные. Даже Черное море из-за своей низкой солености (на поверхности, не превышающей 20 ‰) не населено этими животными. Все же там есть виды, которые живут в устьях рек, где соленость снижается до 17‰ . Головоногие, как пелагические (нектонные), так и связанные с дном (бентосные), представлены на всех

глубинах. Некоторые виды (как, например, *Vampyroteuthis infernalis*) живут только в морских глубинах.

Большинство видов (55%) имеет индо-тихоокеанское распространение, многие являются атлантическими (29%) и циркумполярными (8%), остальные – южноафриканскими и антарктическими. В Средиземном море живет 60 (десятая часть современных) видов, из которых 9 видов – эндемики. Это в основном виды атлантического распространения. Западная часть Средиземного моря богаче видами, чем восточная.

Ракообразные (Crustacea)

Для крупного таксона ракообразных мы ограничимся несколькими фактами из биогеографии двух групп, которые имеют морское и материковое распространение.

Бокоплавы (Amphipoda). Отряд ракообразных, обитающих преимущественно в морях, включает около 6000 видов, из которых более 1000 живут в пресных водах, некоторые на влажной почве тропических лесов, а другие вдоль морских берегов.

Фауна Средиземного моря, одна из наиболее изученных, насчитывает около 530 морских видов, из которых 450 бентосные (сем. *Gammaridae*, сем. *Caprellidae* и один мезопсаммофильный вид подотряда *Ingolfiellidea*) и около 80 планктонные (*Hyperiidea*). Процент эндемизма очень высок для гаммарусов и морских козочек, потому что почти 40% видов являются средиземноморскими эндемиками (с 11 родами и 1 эндемичным семейством). Это может объясняться недостаточной вагильностью бентосных представителей отряда, которые, в отличие от остальных ракообразных, не имеют пелагических личиночных стадий. И наоборот, практически не существует средиземноморских эндемиков среди планктонных *Hyperiidea*.

Большая часть бокоплавов Средиземноморья состоит из видов, которые обитают также в восточной Атлантике (особенно у французских и сенегальских берегов), но есть виды и из северной Атлантики. Средиземноморская фауна, в основном, атлантического происхождения и относится к постмессинскому времени; северо-средиземноморская часть, вероятно, происходит от видов, пришедших во время холодных фаз четвертичного периода. Существуют также виды индо-тихоокеанского происхождения: вероятно, они являются древними родоначальниками средиземноморских видов отряда *Amphipoda*, выживших во время Мессинского кризиса солености. Позже всех было занесено небольшое количество видов из Красного моря в Средиземное в результате открытия Суэцкого канала.

Европейская фауна насчитывает 350 пресноводных видов, центр разнообразия которых находится на Балканском полуострове (более 140 видов) и в Италии (90 видов). В других европейских областях бокоплавы малочисленны (например, в Великобритании только 17 видов). Другим центром разнообразия является озеро Байкал, населенное примерно 300 видами, большинство из них эндемики.

Пресноводные европейские бокоплавы имеют разное происхождение. Частично (*Gammarus* и *Synurella*) они происходят от видов, которые населяли пресные воды Палеарктической области, возможно, с первой половины кайнозоя (рис. 6.7). В европейском Средиземноморье они дали начало разным безглазым родам, которые заселили подземные воды (в Италии, например, *Ilvanella, Rhipidogammarus, Tyrrhenogammarus*). Некоторые из них

имеют более позднее морское происхождение, вероятно, мио-плиоценового возраста и населяют обычно подземные воды (интерстициальные и пещерные). Их распространение часто связано с расположением Тетиса (*Hadzia*). Особый случай с *Niphargidae* (*Niphargus*, *Niphargopsis*), которые предположительно происходят из первичного центра происхождения, расположенного в бассейнах третичного Паратетиса; оттуда они заселили поверхностные, а затем и подземные воды. Другой пример с полуназемным родом *Orchestia* семейства *Talitridae*, представители которого обычно живут вдоль морских берегов под пляжным детритом. Один вид *(Orchestia cavimana*) встречается по берегам озер и рек всей Европы, включая Италию, часто далеко от моря.

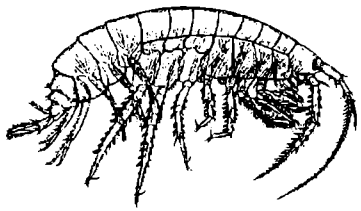


Рис. 6.7. Бокоплавы: ракообразное рода *Gammarus*, длиной до 2 см (по Дж. Сарсу).

Эндемичный род *Metaingolfiella* семейства *Talitridae* обитает в подземных водах Апулии. Эти бокоплавы – «живые ископаемые» европейской фауны, ближайшие родственники которых живут в подземных водах Центральной Африки.

Равноногие (Isopoda). Равноногие – ракообразные, у которых наблюдается большая адаптивная радиация. Они обитают в море (от интерстициальных сред до берегов и морских глубин), в пресных водах (поверхностных и подземных), в почвах (от лесных до пустынных) и в пещерах. Некоторые являются паразитами других ракообразных и рыб. Биогеографический интерес представляет их малая способность к расселению, которая связана с прямым развитием этих животных (нет личиночной стадии, а малыши сохраняются в сумке). Роды *Catalauniscus* и *Scotoniscus* свойственны только Пиренеям и Сардинии, что является очевидным свидетельством быстрого смещения сардо-корсиканской плиты.

Наземные равноногие (*Oniscidae)* распространены по всему миру, но больше всего представлены в Средиземноморье, прежде всего в Италии (где насчитывают 350 видов), Испании и Северной Африке. Эта область является центром разнообразия, где богатство видов превышает таковое тропической Африки.

Космополитные формы малочисленны: речь идет по существу об *Armadillidiidae*, которые образуют колонии и о *Porcellanidae*, которые не образуют скоплений. Их распространение является в основном результатом перевозки человеком растений и гумуса. Группа пресноводных равноногих (*Freatoicideae)* имеет разорванное распространение реликтового типа: они известны только в Австралии, Новой Зеландии, Южной Африке и Индии. Другие изоподы (подотряда *Asellota*) распространены прежде всего в Голарктическом регионе. Многие равноногие, особенно обитающие в пещерах, узкоареальны, на что указывает даже названия некоторых родов: *Bulgaroniscus, Balkanoniscus, Cantabroniscus, Mexistenasellu* и др.

Паукообразные (*Arachnida*)

Скорпионы (отр. Scorpiones). Биогеографический интерес к этой группе большой, потому что это одна из первых групп животных, населивших сушу. Кроме того, скорпионы тесно связаны с местообитанием и имеют слабые способности к распространению. Поэтому почти не существует видов-убиквистов, и немногие имеют широкое распространение. Скорпионы являются термофильными видами, они не заходят за параллель 50^0 обоих полушарий. Многие роды и семейства являются характерными для того или иного континента: например, род *Parabuthus* населяет Африку, *Grosphus* – Мадагаскар, *Euscorpius* являются средиземноморскими, а *Bothriuridae* – неотропическими. Все жаркие регионы земного шара населены примерно одинаковым числом видов (десятком или тремя десятками в таких странах как Танзания, Египет, Аравия, США, Австралия и др.). Это, вероятно, объясняется широкой экологической нишей этих животных: они живут на почве и охотятся на крупных беспозвоночных и мелких позвоночных. Исключением является Южная Африка, где обитает 160 видов скорпионов. Речь идет об эволюционной радиации, которая напоминает распространение видов рода *Erica* и других родов растений, богатых видами, в Южной Африке.

Пауки (отр. Aranei). Как и скорпионы, пауки достаточно тесно связаны со своей географической областью и средой обитания. Например, *Meta menardi* распространен почти во всей Голарктике и не проникает ни в тропические области, ни в южное полушарие. Только 2 десятка видов можно назвать космополитами: речь идет о животных, распространенных человеком морским путем. Пауков много в жарких странах, но они также представлены в умеренных областях южного полушария. По сравнению с 3600 видами, отмеченными в США и Канаде, примерно столько же видов обитает в Новой Зеландии и 9300 видов – в Австралии. Высокое разнообразие отмечено также для Чили и Аргентины. В Альпах известно около 1000 видов, почти 900 – в Пиренеях, более 500 – в Дании и 90 – в Исландии.

Пауки, хотя и лишены крыльев, могут распространяться на многие километры воздушными потоками, особенно молодые особи. Они поднимаются ветром, выпуская простую паутинную нить (*ballooning).* Поэтому пауков находят за сотни километров от берега, над морем, или на высоте более 1000 м. У представителей сем. *Linyphidae* (мелкие пауки холодного климата) с помощью паутинных нитей перемещаются даже взрослые особи. Поэтому все 5 видов пауков, которые достигли недавно образовавшегося островка Сурсей всего за 7 лет, относились к сем. *Linyphidae*: 4 вида были исландскими и 1 – британским.

Внутри отряда паукообразных отмечаются разные экологические и биогеографические тенденции в зависимости от семейства и вида. В таблице 6.1 в качестве примера дано соотношение видового состава двух родов сем. *Salticidae* (пауки-прыгуны, не плетущие сети) и сем. *Linyphidae* в нескольких странах.

Таблица 6.1. Доля видов сем. *Salticidae* и сем. *Linyphidae* от общего количества видов пауков в 4 странах (в %).

	Бразилия	Греция	Франция	Гренландия
сем. *Salticidae*	24	19	10	2
сем. *Linyphidae*	1	4	29	54

Интересно отметить, что существуют семейства, включающие виды с просто ограниченным или очень ограниченным географическим распространением (*Dysderidae*) и семейств преимущественно широкого распространения (*Araneidae*).

Клещи (отр. Acariformes). Это многочисленная группа (описано 30000 видов) членистоногих мельчайших размеров (некоторые не более 0,1 мм). Ископаемый вид *Protacarus crani* относится к девонскому периоду. Они характеризуются исключительным разнообразием жизненных форм и занимаемых местообитаний. Некоторые являются экто- и эндопаразитами животных или растений, другие свободно живут среди мхов и лишайников, в почве, на деревьях или же в пресных или соленых водах. Среди свободноживущих видов большая часть обитает в почве, где их плотность часто превышает 100000 особей на м². Речь идет, в основном, об орибатидах (около 800 видов), основных потребителях грибов в почве. Они были среди первых животных, которые населили сушу, и их эволюционная радиация связана с наличием гумуса. Когда-то они считались почти космополитами, но сейчас относительно этого имеются разные мнения. Например, считалось, что *Carabodes minusculus* имеет голарктическое распространение, но недавно в этом таксоне были выявлены 6 видов, каждый из которых имеет более ограниченное географическое распространение. Орибатиды обладают ограниченными способностями к самостоятельному перемещению: с помощью радиоактивных меток было установлено, что эти животные могут передвигаться примерно на 4 см в день (максимум на 20 см). Маловероятно и их гидрохорное распространение (однако, было доказано попадание трех видов морским путем на остров Сурсей). Более возможным представляется зоохорное и антропохорное распространение в результате торговли растениями, луковицами, цветами и другим растительным материалом. Хотя эти животные могут быть транспортированы на большие расстояния, им редко удается заселить почвы, новые для данного вида. Все эти особенности клещей делают их интересным таксоном для биогеографических исследований. Например, можно объяснить характер населения клещей некоторых островов Средиземного моря смещением плит в олигоцене и миоценовым усыханием этого моря.

Считается, что от наземных клещей произошли морские виды (сем. *Halacaridae*). Часть из них обитает на мелководье и питается зелеными водорослями. Другие живут на глубине свыше 15 м, питаются животными или их остатками. Представители сем. *Halacaridae* не плавают, а передвигаются на дне по водорослям, губкам, кораллам, мшанкам и др. Некоторые виды приспособились к жизни в пресной воде (их эволюционная линия: земля → море → пресная вода).

В озерах, прудах и реках живут гидрахнеллы (*Hydrachnellae*), клещи наземного происхождения, приспособившиеся к водной среде (рис. 6.8). У большинства видов есть личиночная стадия, паразитирующая на взрослых (летающих) водных насекомых. Это способствует их быстрому расселению во вновь образовавшиеся пруды и озера. Однако, не похоже, чтобы их ограниченные дисперсионные способности позволили им пересечь большие участки моря или преодолеть крупные географические барьеры. Не появится, однако, что их власть может разрешить, разбросанных по обширным морским или пересечение больших барьеров geografiche. Questo сделано, например, и по согласованию с существованием южной фауны, вероятной gondwaniana происхождения , Хорошо отделяется от севера. Несколько видов, обитающих

в северном полушарии, Австралия и Новая Зеландия, являются результатом дисперсии. Это подтверждает факт существования австралийской фауны, вероятно гондванского происхождения, отделенной от северной части. Несколько видов, обитающих в северном полушарии, обнаруживаемые также в Австралии и Новой Зеландии, появились в результате расселения. Несколько более многочисленны виды, общие для двух Америк. В пределах южного полушария, кроме того, имеются роды и группы эндемичных видов. В холодных потоках и на дне глубоких озер живут стенотермные виды, которые активны и зимой, они имеют ограниченное географическое распространение. В водах же озер и прудов обнаруживаются эвритермные виды, активные только во время благоприятных сезонов, и в той или иной степени космополиты.

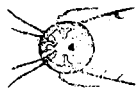


Рис. 6.8. Клещи *Hydrodroma (Hydracharidae)*, распространенные в озерах и прудах (2 мм) (по Х. Сребле и Д. Краутеру).

Позвоночные (*Vertebrata*)

Морская среда. Прежде чем говорить о биогеографии морских рыб, целесообразно сделать краткое вступление с обсуждением основных проблема, связанных с этой средой.

Большая часть морей (71% поверхности планеты) представлена абиссалью, которая соответствует глубинам от 3000 до 6000 м. Этот тип глубин и пелагическая область, которая находится непосредственно над ней (*абиссопелагическая* среда) характеризуются очень холодной водой (от -1,9^0 С до 4^{0}С), постоянной соленостью (34,8 ‰), и отсутствием света. Исключение составляют глубокие воды Средиземного (13 ^{0} С) и Красного (21,5 ^{0} С) морей, а также некоторые точки гидротермической активности, где температура воды может превысить 250 ^{0}С, делая возможным развитие особой биоты на прилегающих территориях.

Раньше зоогеографы рассматривали абиссаль как уникальную биологическую провинцию, занятую, в основном, видами-космополитами. Такая концепция появилась в результате того, что часто трудно различить между собой виды (особенно морские). Например, изопода *Euricope complanata*, которая когда-то считалась распространенной во всей северной Атлантике, сейчас разделена на 12 видов, каждый из которых имеет относительно ограниченное географическое распространение. Чуть ранее 60-х годов эта точка зрения изменилась, теперь считается, что во всех океанах распространено всего 4% морских видов.

Морское глубоководье считалось средой бедной видами из-за предполагаемого экологического постоянства и суровых условий. Абиссаль считалась средой-хранителем, населенной архаичными организмами и характеризующейся очень медленными эволюционными процессами. Открытия, подобные обнаружению примитивного моллюска *Neopilina* в 1952 г на глубине 3 570 м, казалось, подтверждали эту точку зрения. Однако, за последние десятилетия было обнаружено очень много видов в морских глубинах, и возникло две теории, объясняющие происхождение этой фауны.

• *Теория субмерджентности:* морская глубоководная фауна произошла от видов, которые населяют холодные береговые воды, расположенные в высоких широтах. При отсутствии термического барьера переход многих видов (например, некоторых изопод) к глубоководному образу жизни должен был быть легким.

• *Теория эмерджентности*: абиссальная среда является эволюционной лабораторией, где возникают новые формы, способные, если будет возможно, заселить береговые мелководья, расположенные в высоких широтах.

Аргументом в пользу последней гипотезы является большое биотическое разнообразие морских глубин и большая примитивность родов и видов абиссали. Теория эмерджентности, кроме того, подтверждается тем фактом, что в некоторых семействах, как у глубоководных видов, так и у обитателей береговых мелководий холодных морей, существуют безглазые формы. В этой связи нужно учесть, что такие сложные структуры как глаза, однажды утерянные (в темноте глубин), не формируются снова, в том случае если вид (или его потомок) снова становится обитателем освещенных водоемов. Нужно отметить, что слепота многих береговых видов связана с жизнью в подводных пещерах, а не с древним обитанием в абиссальной среде.

Большой процент видов, которые живут на глубине более 6000 м, никогда не обнаруживается в менее глубоких участках (28% фораминифер, 37% многощетинковых червей, 64% голотурий, 65% двустворчатых моллюсков, 75% равноногих, 85% погонофор и 87% брюхоногих моллюсков).

Морские глубины составляют древнейшую среду и, по-видимому, неизменную; населены они многочисленными видами, подверженными значительным эволюционным изменениям.

Наши знания о глубинах моря (вспомним, что они занимают большую часть биосферы) еще довольно ограничены. Гораздо больше известно о морской среде на глубине до 200 м (*литоральной* и *сублиторальной* по сравнению с дном и *неритической* по сравнению с вышерасположенными водами). Хотя такая среда обитания (моря континентальных платформ) занимает в общей сложности относительно небольшое пространство (сравнимое с африканским материком), ее роль исключительно важна в биогеохимических циклах, процессах изъятия (секвестра) и превращения органических веществ в окаменелости (образование горючих ископаемых). Кроме того, она важна для образования первичной и вторичной продукции, используемой человеком в хозяйстве. Поскольку дальше речь пойдет о биогеографии морских рыб, прежде всего обратим внимание на поверхностные части океана (литоральную, сублиторальную, неритическую и эпипелагическую).

Морские рыбы. Географическое распространение морских рыб в основном зависит от температуры. Например, семейство сельдевых, широко распространенное во всем мире, включает виды умеренных широт – бореальные (*Clupea harengus* или сельдь) и более южные (*Sardina*), тропические (*Sardinella*) и умеренных широт южного полушария (*Sardinops*). Род *Sardina* живет только в водах с температурой 12 – 20^{0}С и поэтому представлен в европейских морях. На атлантическом побережье Сев. Америки его нет, поскольку такие температуры характерны только для небольших морей. В Атлантическом же океане у побережья Северной Америки наблюдается большой перепад температур: в южной части вода

слишком теплая из-за теплого течения, а немного севернее поступают слишком холодные воды Лабрадора.

С температурой связано симметричное обитание многочисленных родов и видов рыб по обе стороны от экватора (антиэкваториальные рыбы). В зависимости от занимаемого климатического пояса, они называются битропическими, биумеренными, амфибореальными или же биполярными. Биполярное распространение редко проявляется на видовом уровне (например, рыба-удильщик *Ceratias halboelli*, живет как в открытом море Гренландии, так и в Антарктиде), чаще на уровне родов и семейств. Обычно речь идет об экологическом, а не филогенетическом замещении (викарианты). Примерами же биогеографических (или филогенетических) викариантов являются анадромные рыбы рода *Alosa* у европейских берегов, в атлантических и средиземноморских водах (5 видов) и виды того же рода, обитающие у североамериканских атлантических берегов (6 видов).

Больше половины видов морских рыб обитает на литорали континентальных платформ (до 200 м глубины). Характер их распространения определяется контуром береговой линии и архипелагов. Вторая категория рыб включает пелагические формы открытого моря, такие как тунец (*Thunnus*), рыба-меч (*Xiphias*), корифена (*Coryphaena*), акулы (*Rhincodon*) и др. Они самые лучшие пловцы и поэтому имеют широкое географическое распространение. Многим видам все же не удалось преодолеть существующий между Полинезией и Америкой барьер (Большой восточный Тихоокеанский барьер, см. Гл. 5.4), и поэтому они распространены не по всему земному шару. Существуют, наконец, абиссальные рыбы, которые живут на глубине более 200 м и связаны водной толщей (батипелагические) или с грунтами (бентосные глубоководные). Речь идет о средах, бедных пищевыми ресурсами, где разнообразие и численность рыб также невелики. Считается, что глубины морей населены относительно древними видами.

С географической точки зрения можно выделить следующие основные фауны:

- *Индо-Тихоокеанская*. Соответствует части области, занятой древним морем Тетис с сопредельными областями. Она простирается от Красного моря и Индийского океана до юго-восточной Азии, Австралии, Полинезии и Гавайев. Это самая богатая видами область, включающая почти все семейства морских рыб. Многочисленные архипелаги, коралловые рифы и глубокие морские бездны имеют разнообразные условия для существования, которые представляют многочисленные эволюционные возможности. Значительным центром разнообразия являются Гавайские рифы, где более 30% видов рыб – эндемики, а эндемичных родов только 3.
- *Западно-Африканская*. Относительно бедная фауна, сходная со средиземноморской и карибской, включает небольшое количество тропических рыб.
- *Карибская* фауна распространена в морях от Флориды до берегов Бразилии немного южнее Амазонки. Вся область делится надвое течениями, которые играют роль барьера: на севере обитает фауна Мексиканского залива, а на юге – самая настоящая карибская (море Антиллов и южные ответвления). В этих морях живут многочисленные виды рыб. Некоторые из них в Мексиканском заливе являются ледниковыми реликтами (т.е. произошли из холодных водоемов), оставшимися, как в ловушке, в этом море после установления тропических температур.

• *Америко-Тихоокеанская.* Включает виды, ареалы которых простираются от Калифорнийского залива до Перу. Рыбы этого региона отделены, как уже говорилось, от остального Тихого океана Большим Восточным Тихоокеанским Барьером. Они близки карибским видам: действительно, существуют некоторые виды, распространенные по обе стороны Панамского перешейка. Напомним, что этот перешеек образовался только к концу третичного периода.

Некоторые авторы предлагают классификацию океанских пелагических вод, основанную исключительно на экологических критериях, таких как термические пояса, на которые подразделены моря планеты: арктический, субарктический, умеренный северный, субтропический северный, тропический, субтропический южный, умеренный южный, субантарктический и антарктический (Бакус, 1986).

РЕПТИЛИИ (*Reptilia*). Рептилии многочисленны, прежде всего в жарких регионах, видовое разнообразие снижается в более высоких широтах. Например, в Италии обитает 17 родов, 7 – в Германии и только 5 – в Великобритании. Рептилий нет в Исландии, Гренландии и в Антарктиде. Лимитирующим фактором является количество тепла, необходимое для инкубации яиц и, следовательно, для продолжительности самой инкубации. В более холодных регионах термическая проблема часто решается живорождением. Например, обыкновенную гадюку (*Vipera aspis)* (название рода происходит как раз от слова vivipara – живорождение) и живородящую ящерицу (*Lacerta vivipara)* можно обнаружить в Альпах на высоте до 3000 – 3300 м. Из рода *Coronella* (ужи) яйцеживородящий вид (*C. austriaca*) населяет более холодные области, чем яйцекладущий вид (*C. girondica*). Некоторые авторы, напротив, считают, что поскольку яйцеживорождение больше распространено у ядовитых змей, чем у неядовитых, климатические факторы здесь ни при чем.

Черепахи (Chelonia). Бокошейные черепахи (подотряд *Pleurodira*), которые убирают голову под панцирь, сгибая шею вбок, насчитывают 50 видов, все они южного распространения. Скрытошейные черепахи (*Cryptodira*) сем. *Testudinidae*, которые сгибают шею в вертикальной плоскости, включают 170 видов и представлены во всем мире, в основном, в северном полушарии.

Отряд клювоголовые (Rhynchocephalia) когда-то имел довольно широкое распространение. Сейчас он представлен всего одним видов (*Sphenodon punctatus*) с точечным ареалом на немногих островках Новой Зеландии. Однако, недавно несколько авторов выделили второй вид (*S. guntheri*), который обитает на одном острове, и отличается от первого некоторыми деталями морфологии и, прежде всего, иным набором энзимов.

Ящерицы (Sauria, или Lacertilia). Из ящериц почти космополитическим распространением обладают гекконовые и сцинковые: они отсутствуют только в холодном климате и некоторых умеренных зонах. Распространение же большинства видов довольно ограничено. Семейства агамовых и варановых сходны по географическому распространению. Распространение агамовых комплиментарно таковому игуановых: они живут во всей Африке (исключая Мадагаскар), на Ближнем Востоке, в тропической Азии и Австралии. Игуановые, наоборот, распространены в обеих Америках (особенно, в западных областях) и на Мадагаскаре. Единственным местом совместного обитания этих семейств являются острова Фиджи. Агамовые и игуановые представляют собой параллельные линии эволюции, обязанные

своим существованием конвергентному сходству. Например, большая игуана (*Iguana iguana*), распространенная в Америке, обладает морфологическим и экологическим сходством с крупной азиатской агамой (*Hidrosaurus amboinensis*). Кроме того, игуаны североамериканских пустынь (рода *Phrynosoma*) похожи на австралийского молоха (агамовые).

Ящерицы обитают в теплых и умеренных регионах Старого Света, границей с юго-востока им служит линия Уоллеса (рис. 4.3). Хамелеоны обитают в Африке, Мадагаскаре, восточных берегах Красного и Средиземного морей и в Южной Индии.

Амфисбены (Amphisbaenia). Эти животные живут под землей, встречаются в Африке, (исключая Мадагаскар), в некоторых областях Средиземноморья и в С. И Ю. Америке.

Змеи (Serpentes) примитивного типа – это боа и питоновые, которые вместе составляют сотню видов. Они представляют комплиментарное географическое распространение: первые живут в С. и Ю. Америке и на Мадагаскаре, вторые в континентальной Африке, в Азии и Австралии. Например, рода *Boa* и *Eunectes* (анаконда) – американские, *Python* – афро-азиатский, а *Liasis* – австралийский. Много космополитов среди ужей, но этот факт не представляет собой значительного интереса, т.к. речь идет не о монофилетической группе. Большое семейство *Elapidae,* к которому относятся кобра (*Naja*) и африканская мамбу (*Dendroaspis*), представлено на всех материках, исключая Европу. К нему относятся 2/3 австралийских змей: поэтому Австралия – единственный регион, где больше ядовитых, чем неядовитых змей. В С. и Ю. Америке *Elapidae* представлены только змеями коралловых рифов (род *Micrurus* и родственные ему). Гадюковые (150 видов), которые отсутствуют только в Австралийском регионе, включают палеарктическое и африканское подсемейство *Viperinae* и подсемейство *Crotalinae*, обитающее в С. и Ю. Америке, а также от восточной Азии до Каспийского моря. Ядовитые змеи (*Elapidae* и гадюковые) отсутствуют на Мадагаскаре.

Крокодилы (Crocodilia) (21вид) обитают в жарких регионах всего мира. Семейство крокодилы имеет тропическое распространение (от Флориды до севера Южной Америки, Африки, Мадагаскара, Ю-В Азии, Новой Гвинеи и северной Австралии); аллигаторы живут в С. и Ю. Америке и в Китае; гавиалы (только 1 вид) в Индии и граничащих с ней странах.

ПТИЦЫ (*Aves*). Можно было бы подумать, что птицы, в основном подвижные и летающие животные, не особенно связаны с определенной географической областью. На самом деле существуют достаточно тесные связи между авифауной и географическим пространством. Например, из 75 видов существующих крапивников (*Troglodytinae*) только 1 (*Troglodytes troglodytes*) живет и за пределами американского континента (в Евразии).

Можно получить представление о распространении птиц на земном шаре по числу эндемичных семейств и видов, гнездящихся в каждой зоогеографической области (табл. 6.2).

Неотропическая область богата птицами, потому что имеет длинную эволюционную историю, в недавнем прошлом (в плейстоцене) это был регион возникновения многочисленных эндемиков. Некоторые эндемичные семейства очень многочисленны в результате эволюционной радиации (например, муравьеловковые и печники насчитывают более 200 видов). Другие включают только один или несколько видов (например, семейство нанду, *Rheidae*, насчитывает только 2 вида). Многие центрально- и

южноамериканские формы являются общими с неарактической областью (например, колибри) вследствие миграций. Некоторые семейства представлены во всех тропических зонах земного шара (*пантропическое распространение):* например, семейство настоящие попугаи (у которых эндемизм возник на уровне рода).

Таблица 6.2. Птицы мира

области	кол-во эндемичных семейств	кол-во гнездящихся видов
Неотропическая	31	3000
Австралийская	16	1600
Афро-тропическая	13	1500
Ориентальная	1	1000
Палеарктическая	1	1000
Неарктическая	0	750

Австралийская область с давних пор изолирована от остальных материков, и это объясняет ее богатую авифауну и многочисленные эндемичные формы. Доминирующие группы, вероятно, австралийского происхождения – голубиные, настоящие попугаи, зимородковые и медососовые.

Афротропическая область, хотя и схожа по протяженности и положению с Неотропической, обладает меньшим разнообразием птиц. Вероятно, это связано с небольшими горными цепями и меньшей площадью тропических лесов. Африканский континент населен восемью эндемичными семействами, другие 5 обитают на Мадагаскаре, но все они включают очень мало видов (например, только один в семействе страусов). По характеру авифауны центрально-западная часть экваториальной (с влажными лесами) Африки отличается от остальной части материка (с саваннами и другими аридными территориями). Для нее характерны еще аистообразные, журавли, голубиные, рябки и нектарницы, многочисленны воробьиные. Малагасийская же авифауна довольно бедна. Она напоминает африканскую, но родственна индо-океанической. Действительно, на Мадагаскаре (как и на островах Тихого океана) отсутствуют трогонообразные и настоящие дятлы – отряды, как правило, многочисленные во всех тропических регионах. Здесь обитают и многочисленные эндемичные семейства, среди которых вымершие эпиорнисы (*Ratiti giganteshi*).

Ориентальная область населена только одним эндемичным семейством (иволги) и характеризуется большой эволюционной радиацией фазановых. Многие группы являются общими для смежных областей (Африканской, Палеарктической, Австралийской). Граница с австралийской областью оказывается очень нечеткой, но многие виды не распространяются дальше восточной оконечности острова Бали, их уже нет на острове Ломбок, расположенном всего в 35 км к восточнее.

Голарктичесая область, несмотря на свою большую протяженность, населена относительно небольшим количеством видов. Здесь представлено немного систематических групп, которые могли бы характеризовать голарктическую авифауну: поганки и тетеревиные (белая куропатка и тетерева). Самые характерные таксоны – чайковые (чайки и крачки), чистиковые (кайры), дятлы (дятел) и некоторые воробьиные (*врановые).* Многие голарктические виды птиц мигрирующие, и поэтому они являются

общими для голарктической, неотропической, афро-тропической и ориентальной областей. Более половины голарктических видов – воробьиные.

Авифауна Италии включает 472 вида (248 – гнездящихся и 224 – мигрирующих или только зимующих), принадлежащих к 20 отрядам. После оледенений многие виды лесных птиц снова заняли центрально-европейские области, а некоторые сохранились как реликтовые популяции в изолированных участках Средиземноморской области. Например, это некоторые дятлы (*Picoides medius, P. leucotos*), буроголовая гаичка (*Parus montanus*), желтоголовый королек (*Regulus regulus)* и др. Другие центрально-европейские реликтовые виды, представленные в Италии, населяют горные пастбища (*Anthus pratensis, A. spinoletta*) или скалы на большой высоте (*Pyrrhocorax graculus, Montifringilla nivalis*). Весенний пролет птиц над Италией проходит с юго-запада на северо-восток, и вдоль берегов полуострова, а осенний – с северо-востока, главным образом из центрально-восточной Европы и из Скандинавии, на юго-запад, и также вдоль берегов. Осенние перелеты медленнее весенних и имеют большее число остановок. Воробьиные пересекают Средиземное море очень большим фронтом, в то время как хищные и аисты мигрируют узким фронтом, следуя вдоль континентальных мостов.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (*Mammalia*). Изучение географического распространения млекопитающих всегда занимало центральное место в биогеографических исследованиях. Ввиду того, что в основном это животные средних и крупных размеров (> 3 см), их присутствие существенно, а их экологическое воздействие значительно. Поэтому с самого начала зоогеография была по существу зоогеографией млекопитающих. Среди наземных позвоночных млекопитающие являются классом, чья биогеографическая структура – результат самых недавних (кайнозой) эволюционных смен.

Млекопитающие представлены почти во всем мире, даже если не брать во внимание китообразных, ластоногих и сиреновых, в той или иной степени связанных с водой. Автохтонные млекопитающие отсутствуют только в Новой Зеландии, Антарктиде и на некоторых океанических островах. Относительно недавно проникли туда летучие мыши, крысы и домашние животные. Новая Зеландия населена двумя видами наземных птиц (киви), которые при отсутствии млекопитающих-конкурентов занимают их экологические ниши: не летают (бескрылые), строят подземные норы, их пища похожа на пищу крота, обнаруживают добычу с помощью обоняния и обладают нитевидными перьями, которые делают их скорее шерстистыми, нежели пернатыми.

В этой книге говорится об эволюционной радиации, происходящей на ограниченных территориях (цихлиды в оз. Виктория, дрозофилы на Гавайях, зяблики на Галапагосах). Примеров подобного рода для млекопитающих не существует. Причина в том, что млекопитающие, обычно очень крупные и подвижные животные для того, чтобы развить эволюционную радиацию в узких рамках. Для радиации млекопитающих необходим целый континент. Для этих животных известно 3 основных центра радиации:

(1) *Австралия* – континент, населенный многочисленными видами сумчатых, произошедших в относительно недавнюю эпоху от небольшого числа форм, родственных также южноамериканским видам. Недавние исследования показали, что австралийские сумчатые, несмотря на их значительные морфологические отличия (которые конвергентно "воссоздают"

формы, схожие с теми, что возникают в других местах у плацентарных), имеют большее родство между собой, чем с американскими сумчатыми.

(2) *Африка, Евразия, Северная Америка,* будучи ареной наиболее важной эволюционной радиации млекопитающих, населены большей частью этих животных.

(3) *Южная Америка,* долго остававшаяся изолированной от остальных континентов, была ареной интенсивной эволюции животных форм, в том числе и млекопитающих. Так же как в Австралии животные развивались часто параллельно тем, которые независимо эволюционировали на других материках. Большое количество "параллельных" форм вымерло, не выдержав конкуренции, после контакта с североамериканскими видами (около 3 млн. лет назад).

Некоторые особенности распространения млекопитающих в разных богатых зоогеографических регионах приведены в таблице 6.3.

Таблица 6.3. Распространение млекопитающих на земном шаре*

Регион	Виды	Отряды	Доминирующие отряды (% от общего кол-ва видов)		
Неотропический	1030	12	Грызуны (47)	Рукокрылые (27)	Сумчатые (8)
Афро-тропический	769	15	Грызуны (32)	Рукокрылые (24)	Насекомояд.(14)
Восточный	752	13	Грызуны (34)	Рукокрылые (33)	Хищные (9)
Австралийский	536	8	Рукокрылые (34)	Сумчатые (32)	Грызуны (30)
Палеарктика	473	10	Грызуны (47)	Насекомояд.(15)	Рукокрылые(14)
Неарктика	447	9	Грызуны (47)	Рукокрылые (16)	Насекомояд.(11)
Мальгашия	102	6	Насекомояд.(29)	Приматы (27)	Рукокрылые(26)
Земной шар	4000	20	Грызуны (40)	Рукокрылые (24)	Насекомояд. (9)

* Приведен процент видов наиболее многочисленных отрядов (сумчатые, насекомоядные, рукокрылые, хищные, грызуны), представленных в каждом регионе, от общего числа этих млекопитающих (4629 видов 26 отрядов).

Неотропическая область отличается от всех остальных числом видов млекопитающих (и птиц). Она населена многими видами грызунов (иногда очень крупными, например, капибара, *Hydrochoerus hydrochoerus*, может весить до 50 кг), рукокрылых (среди которых *Desmodontidae* или вампиры), сумчатых (*Didelphidae*), опоссумов и ценолестовых (*Caenolestidae*) (или патагонских (мышевидных) опоссумов по систематике Соловьева, 1977 г.). Из приматов отмечаются широконосые обезьяны Нового света *Platyrrhini*, но нет человекообразных обезьян. Другая характерная черта – отсутствие полорогих (антилоп, коз и быков).

*Афротропическая область (*не включая Мадагаскар) характеризуется большим разнообразием копытных, особенно полорогих, связанных, прежде всего, с саваннами. В прошлом такое богатство крупных млекопитающих было на всех материках (исключая Австралию), но в результате конкуренции (в Южной Америке) или оледенения (в северном полушарии) везде, кроме Африки, вымерли самые крупные виды. Сейчас в этом регионе обитает уникальный отряд трубкозубых (*Tubulidentata*), включающий только один вид (*Orycteropus afer*), и два почти полностью африканских отряда: прыгунчиковые (*Macroscelididae*) и даманы (*Hyracoidea*). Исключительно африканские семейства – жирафовые и гиппопотамовые.

Ориентальная область включает два уникальных отряда: тупайи (*Scandentia*) и шерстокрылы (*Dermoptera*). Для этого региона характерны семейства человекообразных обезьян и гиббонов. Семейства, обитающие не только в этом регионе, но характерные для него, слоны (*Elephantidae*), носороги (*Rhinocerotidae*) и человекообразные обезьяны (общие с африканской фауной), а также речные дельфины (*Platanistidae*) и тапиры (*Tapiridae*), (общие с неотропической фауной).

Австралийская область включает только 1 эндемичный отряд однопроходных (*Monotremata*), поскольку животные из отряда сумчатых (по старой систематике) живут также в С. и Ю. Америке. Семейства сумчатых (*Marsupialia*) все эндемичны. Австрало-Малайская подобласть (Целебес, Тимор, Зондские ос-ва, Молуккские ос-ва) населена переходной фауной восточного характера: рукокрылые (*Chiroptera*), грызуны (*Rodentia*), два семейства сумчатых (*Marsupialia)* и др. Папуасская подобласть (Новая Гвинея, Соломоновы ос-ва, арх. Бисмарка) имеет более четкий австралийский характер, т.к. населена одним семейством однопроходных (*Monotremata*) и четырьмя семействами сумчатых (*Marsupialia*); единственными наземными плацентарными являются некоторые виды грызунов (*Rodentia*). Австралийская подобласть (Австралия, Тасмания) населена двумя семействами однопроходных *Monotremata*, десятком семейств сумчатых *Marsupialia,* и наземными плацентарными только из мышиных. Подобласть Новая Зеландия имеет только два эндемичных вида млекопитающих (из рукокрылых) и единственного завезенного наземного млекопитающего малую крысу (*Rattus exulans)*. Другие виды были завезены в последние века: австралийские сумчатые, кабан, горностай, серна, олени, кролики, белки и домашний скот.

В *Голарктической области* по числу видов доминируют грызуны. Эндемичных отрядов здесь нет, зато есть несколько семейств (например, кроты и антилопы). Существуют, однако, голарктические семейства (медведи и олени), которые повторно попали в регионы южного полушария. Интересно отметить, что существуют близкие формы в арктических евроазиатских и североамериканских зонах как на уровне вида (бобр речной, *Castor fiber,* в Европе и бобр канадский, *Castor canadensis,* в Северной Америке), так и на уровне подвида (*Ursus arctos horribilis,* или гризли, в Северной Америке, *Ursus arctos arctos* и другие подвиды в Евразии).

Малагасийская область, часто рассматриваемая как подобласть Афротропическоой области, сильно отличается от него населением млекопитающих и рептилий. Поэтому мы выделяем ее как самостоятельную область. Действительно, малагасийская фауна довольно "дисгармонична" (см. Гл. 5.6). Она насчитывает только 6 отрядов: насекомоядные (только тенрековые), приматы (только низшие приматы), рукокрылые (6 семейств), грызуны (только хомяковые), хищные (только виверровые) и парнокопытные (только один вид свиных).

Иногда углубленный анализ вида выявляет существование в действительности группы видов, которые находятся в процессе видообразования или даже уже сформированы. Пример с *Mus musculus* (мышь домовая), чьи "подвиды" нужно рассматривать как настоящие биологические виды (рис. 6.9). Описание отдельных видов произошло совсем недавно, поскольку их появление связано с развитием земледелия, т.е. относится ко времени после последнего оледенения. Две формы (*Mus musculus* в узком смысле и *M. domesticus*) связаны с человеком (комменсалы)

и отличаются от других длинным хвостом. Напротив, западноевропейская и магрибская форма *M. spretus* и восточно-европейские формы *M. macedonicus* и *M. spicilegus* (все с коротким хвостом) не зависят от человека. Кариотип всех упомянутых видов одинаков (2n = 40 акроцентрических хромосом), но *M. domesticus*, являющийся видом или подвидом, отличается от всех остальных большой изменчивостью своего кариотипа, который из-за центрических Робертсонианских слияний может сокращаться до 2n = 22. Поэтому гибриды других форм одного "вида" оказываются более или менее стерильными. Все это еще раз показывает тесную связь, существующую между систематикой и биогеографией.

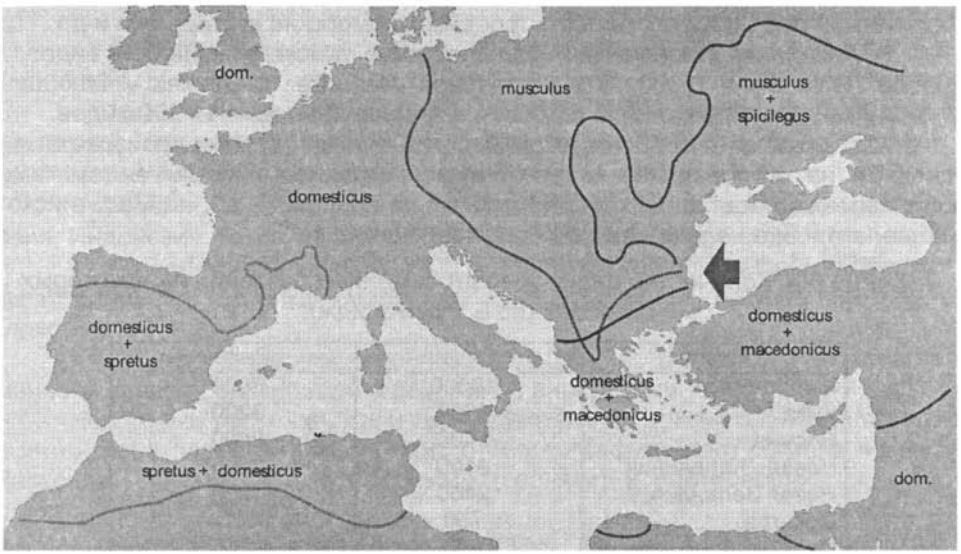


Рис. 6.9. Распространение пяти видов рода *Mus* вокруг Средиземнморья. Стрелка указывает на присутствие трех симпатрических видов: *M. musculus, M. domesticus и M. spicilegus* (по Е. Капанна).

РАСТЕНИЯ

Мохообразные. Включают около 8000 видов мхов и 6 000 видов печеночников. Большинство из них произрастает в Новой Гвинее, Сулавеси (Целебес), Борнео, Тасмании, Новой Зеландии и Южной Америке. Везде они предпочитают области с постоянной влажностью без больших перепадов температуры.

Папоротники и хвощи. Сейчас эти примитивные сосудистые растения насчитывают около 12 000 видов.

Папоротников (*Pteridophyta*) много, прежде всего во влажных тропических зонах, особенно в Новой Гвинее и Индии. Некоторые виды (например, *Pteridium aquilinum*) являются почти космополитами, другие, напротив, имеют очень ограниченное распространение.

Хвощи *(Sphenophyta)* состоят из единственного рода *Equisetum* с 50 видами, распространенными по всему миру. Они многочисленны прежде всего на болотах умеренной зоны в северном полушарии.

Голосеменные. Самый распространенный таксон – хвойные (550 видов). Роды *Pinus, Abies, Picea, Sequoia* относятся по существу к северному полушарию, *Podacarpus* и *Agathis* – к южному полушарию.

Саговники (*Cycadopsida*) (100 видов) имеют, в основном, южное распространение в тропических областях южного полушщария.

Покрытосеменные. Цветковые растения (около 400 семейств, 17 000 родов, 250 000 видов) имеют максимальное разнообразие в Неотропическом царстве, где представлены 85 000 видов. В Европе – всего только 12 500 видов, их хорология хорошо известна. На планете есть области (в 1990 г. Майер выявил 18) особенно богатые эндемичными видами: например, Мадагаскар (дождевой тропический лес), юго-запад Индии (горный тропический лес), Капская область (средиземноморские кустарники) и др.

В Азии покрытосеменных больше всего в Китае – 30 000 видов, в Европе (Италии) – 6 000, в Центральной Америке (Мексике) – 25 000, в Южной Америке (Бразилии) – 55 000, а в Африке (Заире) – 11 000 видов.

Как показывает таблица 6.4, многочисленные эндемики произрастают в основном на островах. Но не все острова одинаково богаты эндемиками: если, например, на Гавайях их 850, то на о-ве Сицилия – 40, на Мальтийском архипелаге – 5, а на архипелаге Кергелен – только 1.

Таблица 6.4. Количество видов покрытосеменных растений на некоторых островах (по Б. Грумбридж).

Острова	Виды	Эндемики
Мадагаскар	10000	8000
Куба	6500	3200
Япония	5400	2000
Новая Каледония	3100	2500
Новая Зеландия	2400	1950
Сокотра	790	370
Св. Елены	90	75

Итак, области наибольшего разнообразия растений приурочены к низким широтам. 125 семейств покрытосеменных представлены, главным образом, в тропических регионах, из которых 54 пантропические. Из них 12 общие для Африки и Америки, 16 – для Африки и Австралии и 8 - для Австралии и Америки. Все эти данные должны рассматриваться в свете теории дрейфа материков.

Культурные растения интересны тем, что среди них известны виды, которые в течение немногих веков или тысячелетий изменили свой ареал, адаптируясь к разным климатическим условиям и приобретая новые формы и признаки, (формируя так называемые культурные виды) (см. Гл. 6.2). Одомашнивание растений происходило в центрах их происхождения и разнообразия, не обязательно совпадавших областях[55]. Перечислим главные центры культурных растений.

- *Центр юго-западной Азии* – Анатолия, Армения, Месопотамия, Персия, Туркестан, Индия: баклажан, огурец, пшеница, миндаль, индийская конопля, перец, тмин, сандал, индиго, кориандр, лук, чеснок, шпинат,

[55] В исследовании центров происхождения разнообразных культурных растений приоритетна роль выдающегося отечественного ученого, ботанико-географа и генетика – Н.И. Вавилова (прим. ред.)

пшеница, рожь, люпин, люцерна, базилик, опийный мак, петрушка, черешня, виноград и многие другие.

- *Центр юго-восточной Азии* – Китай, Корея, Япония: просо, соя, ревень, абрикос, хризантема, апельсин, мандарин, чай, хурма, шелковица, камфара и др.
- *Европейско-атлантический центр* – северо-центральная Европа: культивирование рапса, горчицы, капусты, хмеля, опийного мака, клевера, овса и др.
- *Горно-средиземноморский центр* – берега Средиземного моря, Апеннины, Египет: груша, олива, рожковое дерево, артишок, спаржа, сельдерей, фенхель, лаванда, мята, чечевица, бобы, горох, вика, морковь и др.
- *Эфиопо-Йеменский центр* – Эфиопия и Йемен: дурра[56], кофе, клещевина, дыня и др.
- *Мексиканско-андский центр* – от Мексики до Перу: маис, фасоль, картофель, сладкий картофель, хлопок, помидор, табак, какао, кока, хина и др. Подсолнечник и топинамбур происходят из ю-з США.
- *Индо-Малайский центр* – Индийский полуостров, юго-восточная Азия, Индонезия: кокос, сахарный тростник, мускатный орех, гвоздика и др.
- *Гвинейско-конголезский и центральноафриканский центр* – экваториальная Африка (мало изучен): масличная пальма, различные *Dioscoreacee* и др.
- *Ориноко-амазонский центр* – большая часть Бразилии до Парагвая: маниока, арахис, бразильский орех, гевея, ананас и др.

Некоторые растения, как и те, что уже были упомянуты, возделывались и интенсивно перевозились из одного биогеографического региона в другой. Растения, связанные с культурными (сорняки) и повторявшие их судьбу, делятся на три категории:

- *Археофиты* – растения, которые засоряют посевы пшеницы и других культурных злаковых. Параллельно с расширением ареала возделывания пшеницы происходило расширение ареалов и сопутствующих им сорных видов растений. Среди них василек (*Centaurea cyanus*), мак (*Papaver rhoeas*), плевел (*Lolium temulentum*), куколь обыкновенный (*Agrostemma githago*), сокирка полевая (*Consolida regalis*), горицвет (*Adonis* sp.), вероника (*Veronica* sp.). До открытия Америки эти растения были почти единственными сорняками культурных растений. Действительно, их циклы схожи, а иногда идентичны циклу пшеницы.
- *Неофиты*, в основном, американского происхождения, попали в Старый Свет в результате интродукции маиса и картофеля. Они хорошо приспособились почти ко всем культурам. Из наиболее распространенных неофитов упомянем *Galinsoga parviflora, Conyza canadensis, Amaranthus* spp. Развиваются они, как кукуруза, с весны до осени.
- *Неотофиты* (от *neotes* = молодой). Это растения, распространившиеся совсем недавно, практически после второй мировой войны. Например, *Prunus serotina* и *Cenchrus* spp.

Существует также группа сорных растений, связанных с рисовыми полями. Например, *Ottelia alismoides, Ammania auriculata* и *Heteranthera reniformis*. Это виды тропического происхождения, которые, вероятно,

[56] дурра – сорго, африканское зерновое (прим. ред.)

происходят из Юго-Восточной Азии и Океании. Их происхождение мало изучено, поскольку вообще мало известно о флоре предполагаемых центров происхождения. Кроме того, эти растения адаптируются к новым условиям, изменяя внешний вид и фенологию или даже формируя новые виды в результате скрещиваний и селекции.

6.2 Биогеография человека

Для рассмотрения биогеографии человечества потребуется целая книга, но мы попытаемся изложить на нескольких страницах некоторые основные направления.

Возникновение рода *Homo* произошло в восточной Африке примерно 2 или 3 млн. лет назад. Похоже, что первый известный вид *H. habilis* никогда не покидал африканскую землю. Однако, миллион лет спустя в конце первого крупного четвертичного оледенения (Гюнц) *H. erectus* достиг земель, которые окружают Средиземное море (0,9 млн. лет назад), а также южной Азии и о. Ява[57]. Потепление климата позволило ему затем занять более северные районы Европы, где он смог даже пережить суровые условия следующего ледникового периода (Миндель) благодаря важному достижению: способности использовать и поддерживать огонь (0,4 млн. лет назад).

Сотни тысяч лет спустя и наш вид, *H. sapiens sapiens*, прошел сходными путями расселения. Возможно, что 50 000 лет назад произошел маленький демографический взрыв, в результате которого некоторые популяции вышли из Африки, пересекли южную Азию, и достигли Новой Гвинеи и Австралии (40 000 лет назад). Другие популяции колонизировали Европу, где вытеснили представителей близкой линии (*Homo neanderthalensis*), которые уже обитали там[58]. Третьи достигли Центральной Азии и Японии (30 000 лет назад). Некоторые группы пересекли Берингов пролив и попали в Северную Америку (по крайней мере, 12 000 лет назад). В течение короткого времени весь американский континент был населен до Патагонии. Тем временем некоторые популяции из Юго-восточной Азии достигли самых удаленных островов Тихого океана. Так человек завершил заселение планеты (рис. 6.10).

Для реконструкции путей расселения нашего вида можно использовать палеонтологические и молекулярные (генетические) данные, а также лингвистический анализ. Из-за мутаций каждый человек имеет в своей ДНК от 10 до 100 пар оснований, отличных от тех, что были у его родителей. Если взять две случайные особи определенной популяции, то разница между их генами (и, следовательно, между их белками) составит около 200 000. Такие различия немного больше, если два человека относятся к разным этническим группам. В целях сравнения отметим, что между человеком и его ближайшим родственником, шимпанзе, генетическая разница исчисляется миллионами пар оснований (в целом 3 млрд.).

---

[57] Конечно, больших миграций не было, но было много небольших перемещений. Заметим, что среднее перемещение на 50 м в день позволяет дойти из Эфиопии до Китая всего за 1000 лет (прим. авторов).

[58] Современные европейские народности, однако, не происходят от общего древнего корня, а являются результатом серии миграций, происходивших в доисторическую и историческую эпохи (прим. авторов).

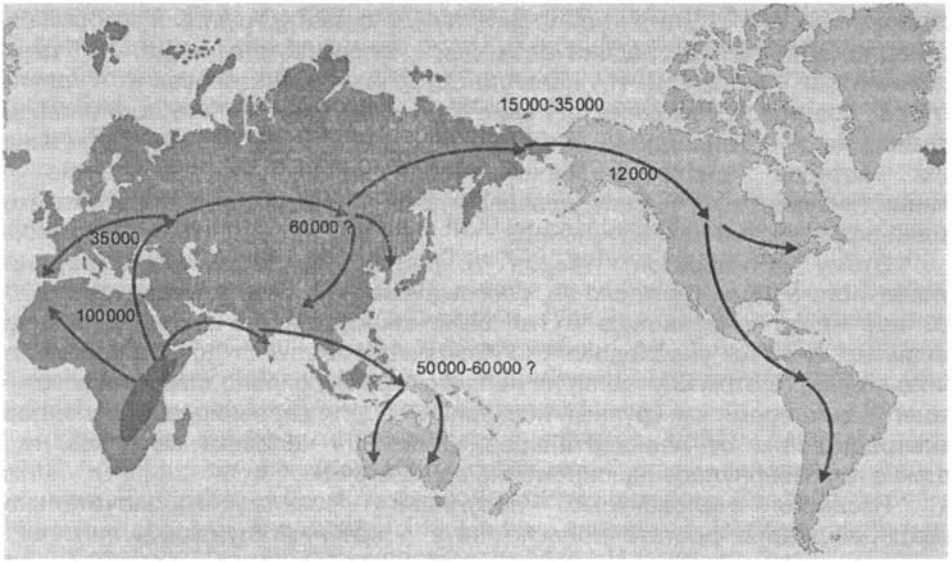


Рис. 6.10. *Homo sapiens*: возможные пути расселения и роста населения в течение последних 100 тыс. лет. Темно-серым цветом на Старом континенте обозначены территории, которые через 1 500 будут в основном заселены европейскими народами, и превратятся в так называемую "новую Европу" (по Л. Кавалли-Сфорца и др.)

Ввиду того, что различия увеличиваются от поколения к поколению, в человеческом виде имеется большой генетический и, следовательно, энзиматический полиморфизм: он определяется прямым анализом ДНК или же путем анализа белков. Сейчас уделяется особое внимание короткой цепи ДНК, находящейся в митохондриях. У нашего вида митохондриальная ДНК образует маленькое кольцо, включающее всего лишь 37 генов. Нужно учесть, что все наши митохондрии происходят от тех, что были в цитоплазме яйцеклетки, из которой мы появились. В то время как ДНК ядра наполовину материнского, и наполовину отцовского происхождения, митохондрии (с их ДНК) происходят только от матери. Митохондриальные ДНК также подвержены мутациям, но обычно они не нарушают функций органоидов. Будучи нейтральными, эти мутации постоянно накапливаются (со скоростью, равной 115 мутациям за каждый миллион лет) и представляют собой своего рода молекулярные часы. По количеству различий митохондриальных ДНК двух особей можно отсчитать необходимое число лет, чтобы добраться до их общего предка.

Для промежутка времени, включающего последние миллионы лет, некоторые авторы предложили реконструкции, основанные на исследованиях, касающихся митохондриальных ДНК. В противоположность геральдическим исследованиям родословных, которые следуют исключительно по мужским линиям, изучение с помощью митохондриальных ДНК происходит в основном по женским линиям. Длинные серии данных, относящихся к особям и популяциям, сопоставляются с помощью специальных компьютерных программ для установления различий и сходств. Анализируя данные, собранные более чем у 1 000 человек со всего мира, Алан С. Вильсон описал гипотетическую женщину, *Homo sapiens sapiens*, жившую в Африке 100 000 – 200 000 лет назад (гипотеза о так называемой

"африканской Еве"). Эта женщина или, лучше сказать, группа, к которой она принадлежала, была родоначальницей человеческого вида. К таким заключениям пришел и Л. Кавалли-Сфорца, использовавший и другие методы, среди которых сопоставление с данными лингвистического анализа, подтвердившего генеалогию, полученную генетическим путем. По мнению этих авторов дифференциация человечества на этнические и лингвистические группы была довольно поздней, произошедшей у потомков нашей африканской родоначальницы.

Этому противостоит теория о полицентрическом происхождении человеческого вида. Согласно ей, расовые различия возникли более чем 200 000 лет назад и развились в тех регионах, где встречаются и сегодня. Например, китайцы унаследовали выступающие скулы от древнейшего вида *Homo erectus* (в этом случае он не является видом, сильно отличающимся от нашего), в то время как крупный нос, типичный для европейцев, унаследован непосредственно от неандертальцев. Эволюция человека началась не в Африке, а развернулась одновременно во всем мире.

Изоляция человеческих популяций привела к значительной дифференциации: достаточно вспомнить о крайних случаях – пигмеях и эскимосах. Африканские пигмеи являются примером совершенного приспособления к лесной среде: они обладают маленьким ростом (взрослые мужчины в среднем высотой 1,43 м), длинными руками и мощными жевательными мускулами (им не трудно висеть на лиане с помощью челюстей). Они живут охотой и собирательством, и с учетом экологического постоянства тропического леса, у них не развилась привычка к накоплению пищи и материальных благ. Другой тип адаптации наблюдается у племен инуитов, или эскимосов (= поедатели сырого мяса). Учитывая тип ресурсов, которыми они располагают, эскимосы приспособились жить без проблем с обменом веществ на диете, состоящей почти исключительно из жиров и белков. Кроме этого, поскольку они не могут охотиться во время зимних месяцев, у них развиты обычаи делать запасы пищи.

Биогеография и культурная эволюция.

Культурная эволюция человека отмечена некоторыми фундаментальными этапами: палеолит (охота и собирательство), неолит (пастьба и агрикультура), века меди, бронзы и железа (начало письменности), введение бумажных денег (династия Сунь, XI век), великие географические открытия (1492 и последующие годы) и, наконец, промышленная революция. Но череда этих вспышек была не всегда последовательной, до сих пор есть человеческие популяции, которые живут в каменном веке (в Африке, Новой Гвинее и др.). В частности, в каменном веке находилась и Америка к приходу Колумба. Жители этого континента, хотя и знали некоторые металлы, например, золото и серебро, использовали их почти только в декоративных целях. Они даже не знали колеса, и все товары носили на плечах. Причина технологического отставания американского континента носила по существу биогеографический характер, будучи, в основном, следствием некоторых факторов.

- *Присутствие основных злаковых* в Старом Свете (Африке и Евразии) удалось селекционировать сорта пшеницы, которые с самого начала оказались достаточно продуктивными для того, чтобы поддерживать значительную плотность популяции человека. Вскоре были селекционированы ячмень и рожь. В Азии, в частности, были созданы сорта

риса, которые обладали большой пищевой ценностью. В Новом же Свете, где не было пшеницы, происходило окультуривание кукурузы. Однако оно шло очень медленно, так как одновременно использовался другой злак – теосинте (*Euchlaena mexicana*), который считается предшественником (матерью) маиса. Разновидности маиса с достаточно крупными початками появились гораздо позже.

- *Отсутствие домашнего скота.* Старый Свет был богат легко одомашниваемой фауной: быки, ослы, лошади, верблюды, слоны, свиньи, козы, овцы, куры, кролики и др. В С. и Ю. Америке ничего этого не было, и единственными одомашненными животными были индюки и собаки, выращивавшиеся в небольших количествах в пищевых целях, а из млекопитающих ламы. Поэтому цивилизации Мексики и Центральной Америки развивались медленно с хронической недостаточностью мяса, молока и молочных продуктов, а также тягловой силы.

Жителям влажных и лесных зон (например, майя) удавалось путем охоты и агрикультуры обеспечить себя количеством калорий и белков, значительно превышавшим таковое у народов Старого Света в античную эпоху и в средневековье. Когда плотность населения Америки превышала определенный уровень, начинался кризис. Иногда от него удавалось спастись путем введения аграрных или социальных новшеств. Жители же аридных возвышенностей, например, Мексики (ацтеки) не располагали достаточным количеством дичи, поэтому они страдали от нехватки белка. Нехватка животной пищи приводит к недостаче аминокислот, витамина А и железа и поэтому опасна для здоровья детей, беременных женщин, а также людей, подверженных инфекциям и имеющим физические недостатки. Ацтеки преодолевали мясной голод, периодически развязывая войны с не афишировавшейся целью раздобыть тысячи пленных для жертвоприношений богам. Жертвоприношения происходили во время больших религиозных церемоний, а мясо жертв поедалось во время завершающих трапез[59].

В заключение можно сказать, что простые биогеографические факты были определяющими в развитии истории, культуры и религии народов Центральной Америки.

Биогеография и история

Когда испанцы высадились в Новом Свете, им удалось покорить с удивительной легкостью коренные народы и захватить пространства, во много раз превышавшие те, откуда они пришли. Это произошло не из-за технологического превосходства (пушки и ружья тех времен были тяжелые, сложные в обращении и неэффективные), а, в основном, из-за биологического преимущества, являвшегося результатом биогеографических факторов[60]. Чтобы понять это, необходимо сначала рассмотреть биологические особенности жителей Старого Света.

---

[59] Согласно другой версии, каннибализм не был первичным явлением, поскольку определялся не потребностью в белке, а воздействием войн, т.е. был вторичным (прим. авторов).

[60] Сыграли роль также и другие факторы. Многие народы Центральной Америки, всегда вынужденные терпеть притеснения и войны со стороны Мексики, не смогли сообща противостоять конквистадорам. Были также и религиозные причины, такие как древняя легенда о возвращении бога – Кецалькоатля, который ассоциировался с белым человеком (прим. авторов).

Африка и Евразия явились ареной зарождения и начального развития нашего вида. Эти регионы также были населены микроорганизмами, способными инфицировать наших предков и виды, сходные с нами. Длительное развитие вида в Старом Свете привело к повышению демографической плотности. В таких условиях увеличивалось распространение инфекционных болезней, в т.ч. и чумы. Эпидемии чумы и других заболеваний периодически возникали с самых древних времен. В результате этого происходил отбор населения с иммунной системой, устойчивой к болезням.

Американский же континент был необитаем до тех пор, пока некоторые азиатские группы не набрались сил, чтобы пересечь опасный Берингов пролив и попасть (вероятно, 12 000 лет назад) в Северную Америку. Это должны были быть представители с хорошим здоровьем, лишенные или почти лишенные болезней и паразитов. Дело в том, что Новый Свет не был знаком с такими болезнями, как оспа, чума, корь, дифтерит, трахома, коклюш, ветряная оспа, тиф, холера, скарлатина, дизентерия и грипп. Эти болезни (прежде всего, оспа) появились с приходом европейских захватчиков, снимая обильную жатву человеческих жизней. Достаточно понять, что простой грипп часто оказывался фатальным для американских аборигенов.

Население Нового Света передавало в ответ небольшое количество болезней, в основном, по-видимому, сифилис. Речь идет о болезнях, которые не имели почти никакого влияния на демографию популяций Старого Света. Все это позволяет объяснить тот факт, иначе необъяснимый, что несколько сотен испанцев смогли в течение нескольких лет завоевать Мексику (с 1519 по 1548 гг.) и империю инков (между 1531 и 1542 гг.). Добавим, что история знает много других примеров легких побед представителей Старого Света над аборигенами. Например, на Канарских островах (уничтожение гуанчей, начиная с 1402 г.), а в XVIII в. – в Австралии и Новой Зеландии (см. рис. 6.12).

Совершенно другим результатом завершились нападения европейцев на некоторые народы Старого Света. Например, 200 лет походов в Святую землю, ближайшую к Европе, оказалось недостаточным, чтобы окончательно завоевать эту маленькую территорию (крестовые походы длились с 1095 по 1291 гг.). Народы Ближнего Востока, имевшие такой же иммунитет к инфекционным болезням, как и европейцы, оказались устойчивы к малярии, первопричине многих поражений захватчиков.

Как правило, иммигранты приносят с собой элементы своей родной биоты: растения, семена, домашний скот и соответствующих паразитов. Таким образом, новые земли становятся немного более похожими на покинутую родину. В результате европейских колонизаций не только белый человек распространился по всему миру, но к нему присоединилась часть флоры и фауны Старого Света. Можно утверждать, что многие области Земли являются сейчас "новыми Европами", и успех европейского "экспорта" через океан длительное время превосходил "импорт". Чтобы объяснить этот факт, необходимо изложить некоторые соображения.

Европейский домашний скот близко родственен диким африканским млекопитающим (зебрам, ослам, гну, буйволам, антилопам, газелям). Это объясняет слабое «укоренение» многих животных, выведенных в Европе, даже в умеренных широтах Африки. Этот континент населен многими паразитами диких и домашних животных (бактериями, простейшими,

плоскими червями, нематодами, клещами) и их переносчиками (мухой цеце и другими насекомыми, улитками). Кроме того, он населен многими дикими видами-конкурентами (вышеперечисленные травоядные), а также хищниками (леопарды, гиены, гиеновые собаки). Все это составляет очень эффективный аппарат, контролирующий численность интродуцированных животных.

В Южной Америке, Австралии и Новой Зеландии отсутствуют крупные травоядные. Следовательно, отсутствуют виды, близкие нашему домашнему скоту, а также сопутствующие им хищники и паразиты, в том количестве, которое необходимо для регуляции их численности. Вот почему от небольшого количества лошадей, ввезенных в XVI в. в Аргентину, уже к концу века произошли миллионы голов одичавших лошадей, которые мешали ведению сельского хозяйства. Пришлось даже вербовать людей для отстрела этих животных. Примерно в 1700 г. в Аргентине насчитывалось уже около 48 млн. быков. Аналогичные (демографические) вспышки численности скота отмечались в Бразилии, и, гораздо позже, в Австралии. Похожие явления, но меньшего масштаба, отмечались примерно в 1420 г. на Азорских островах, где овцы, не сдерживаемые плотоядными или паразитами, размножились несчетно, образовав огромные дикие стада. В те же годы на острове Порто Санто рядом с Мадейрой одна беременная самка кролика, только недавно ввезенная, дала начало такому многочисленному потомству, что был уничтожен весь урожай. Жители острова были вынуждены эмигрировать.

Интродукция и бесконтрольное размножение повторялись в истории и с другими группами животных. Например, белый человек сыграл большую роль в распространении европейских пчел в разных регионах мира, а также невольно и в распространении крыс и мышей.

Все эти, а также многие другие примеры демонстрируют общие закономерности: Старый Свет, богатый крупными млекопитающими, адаптированными к паразитам и инфекциям, противопоставил себя остальной суше (по существу Америкам и Австралии), которые, с окончанием их географической изоляции, теряют всё (с биотической точки зрения).

Экспансия евроазиатских видов в другие точки земли не ограничилась только царством животных, но касается также и многих растений. Уже в 1877 г. в Аргентине стало известно 153 вида европейских растений, среди которых прежде всего клевер, пастушья сумка, щавель. Почти на всем земном шаре в большом количестве произрастают сорные растения, происходящие из Европы: пырей, одуванчик, чертополох, мальва, щавель, пастушья сумка, лебеда, крапива, подорожник, полынь и др.. Как уже было продемонстрировано для животных, не существует баланса импорт-экспорт видов между Старым Светом и остальной планетой. Среди немногих экзотических действительно плишлых видов, достигших Европы, некоторые травянистые растения и деревья, такие как робиния и эвкалипт.

По поводу этих фактов, замеченных еще Дарвином, было выдвинуто много гипотез, но кажется наиболее вероятной та, которая основана на тесной связи между травоядными и животными и сопутствующими им растениями. Действительно, наблюдается отбор растений, устойчивых к вытаптыванию и приспособленных к распространению семян в пищеварительном тракте животных. Многие злаковые и другие травы лишены плодов, поскольку в пищу употребляются их листья. С функциональной точки зрения листья и есть □плоды□. Семена же так малы и жестки, что выскальзывают при нажатии зубов. Кроме того, часто они содержат токсины, которые защищают их от муравьев и других мелких животных. Эти токсины не

действуют на крупных млекопитающих, которые являются идеальными переносчиками семян травянистых растений. Поедая травы, животные сохраняют созревшие семена, и это исключает их распространение ветром. Многие травоядные совершают большие миграции, постепенно распространяя повсюду семена, не переваренные в предыдущие дни. В разных случаях прорастает от 1 до 50 % семян, прошедших через пищеварительный тракт. Было замечено, что территория, имеющая небольшое видовое богатство растений, может быть значительно обогащена, если выпустить на ней скот, происходящий из регионов с большим разнообразием трав.

Зная о распространении европейского скота через океан, не стоит удивляться наличию европейских сорных растений в остальном мире. В этом случае речь идет о преобладающем однонаправленном распространении.

Влияние человека на биогеографические события проявилось на Гавайских островах, наиболее изолированных по сравнению с другими островами. В этом архипелаге произрастает 4600 видов экзотических растений, привезенных человеком, т.е. в три раза больше, чем местных видов. Число экзотических видов на Галапагосских островах также больше, чем местных растений.

Биогеография, биологическое разнообразие и ресурсы

Каждое мгновение человечество проходит через очередной демографический рекорд, которого оно никогда ранее в своей истории не достигало (например, выход этой книги в Италии в 1995 г. совпал с численностью человечества, равной почти 5,6 млрд.)[61]. Считается, что до сегодняшнего дня существовало всего около 80 млрд. человек, из которых 90%, т.е. подавляюще большинство, не знали ни скотоводства, ни агрикультуры: они жили охотой и сбором плодов, клубней, кореньев и останков мертвых животных. Было показано, что человек может собрать в саванне (на заре) в течение нескольких часов останки животных, растерзанных хищниками, в таком количестве, которого достаточно для того, чтобы накормить целую семью. Бушмены все время живут собирательством (осуществляемым, главным образом, женщинами), которое поставляет большую часть калорий, и охотой (производимой мужчинами). На сбор пищи, в основном орехов и клубней, каждая женщина тратит менее 12 ч в неделю, при этом ей удается накормить себя и собственную семью. Можно заключить, что охотники-сборщики в состоянии поддержать себя, работая гораздо меньше по сравнению с трудящимися промышленного общества. Их уровень комфорта низок, но рацион более разнообразен, чем наш. Исследования, проведенные среди сборщиков Сев. Америки, показали, что народы влажных регионов потребляют до 1112 видов съедобных растений, а засушливых - до 350 видов. Развитое же промышленное общество довольствуется всего лишь 130 видами съедобных растений. По этим показателям общество охотников-сборщиков было определено как "обильное".

Остается объяснить тогда, почему появилось сельское хозяйство. Ответ прост: охоты и собирательства может быть достаточно, пока плотность популяции низка, но когда плотность растет, даже только локально, человек вынужден производить и планировать производство продуктов питания. 12

[61] В 2009 году население планеты достигло около 6,5 мрд. человек (прим. ред.)

тысяч лет назад, до сельскохозяйственной революции, число жителей планеты не превышало 10 млн. (что равно 1/600 современного населения). Непосредственной причиной введения сельскохозяйственной практики была не необходимость добыть больше калорий, а получить определенные редкие растения в медицинских и мистических целях, т. е. для получения ядов и красителей.

Раз начавшись, агротехническая практика определила направление селективных изменений и распространение многих растений и, в конце концов, изменение их первоначальных ареалов. Генетически гомогенная популяция растений, отвечающая хозяйственным интересам, называется культивируемой (культурной) разновидностью (cultivar от cultivated variety). Сам человек отбирал культурные формы[62] таким образом, чтобы иметь разновидности с желательными для него признаками: приспособленными к теплому или холодному климату, к быстрому или медленному росту, с крупными или мелкими листьями, устойчивыми к определенной болезни или определенному паразиту. Например, во времена Колумба аборигены Мексики уже селекционировали от 200 до 300 сортов маиса. Сейчас их гораздо больше. Из главных результатов искусственного отбора назовем:

- увеличение в зависимости от необходимости полезных органов растения (семян, плодов, листьев, корней, клубней, цветов).
- снижение способности семян к распространению (например, современный маис не способен разбрасывать свои крупные семена, он не смог бы просуществовать на протяжении веков без вмешательства человека).
- образование семян с синхронным созреванием (свойство, полезное для сбора, но не для существования в дикой природе).
- устойчивость к климатическим условиям, отличным от родных (например, хлопчатник, родом из жарких и влажных тропических регионов, за 600 лет искусственного отбора адаптировался к аридному климату и даже к периодическим заморозкам).

Сейчас ясна связь между агрокультурой и биогеографией, но до недавнего времени эти две дисциплины развивались независимо. Одним из первых ученых, попытавшихся их объединить, был Н.И. Вавилов, директор Института растениеводства (20000 сотрудников) в СССР. Будучи противником неоламаркистской школы Лысенко, он был арестован и умер в тюрьме в 1943 г. Огромную роль сыграли экспедиции, организованные Н.И. Вавиловым в различные регионы мира, по выделению центров разнообразия культурных растений. Н.И. Вавилов лично собрал образцы растений в 64 странах и выдвинул теорию, согласно которой максимальная генетическая изменчивость культурных растений совпадает с 8 центрами древней цивилизации: Китай, Индия-Индонезия, центральная Азия, Средний Восток, Средиземноморье, Эфиопия, Мексика, Анды. Затем Н.И. Вавилов отделил центры происхождения от центров разнообразия: например, пшеница, культивируемая во множестве сортов в Эфиопии, не может быть родом из этой страны, потому что там нет никаких ее предков. Большое ее разнообразие в этой стране объясняется ранней интродукцией пшеницы на эфиопскую территорию и долгим возделыванием многочисленными

[62] В отечественной селекционной литературе культурные разновидности называются сортами у растений или породами у животных. Генетически гомогенные (гомозиготные) формы называются чистой линией (прим. ред.).

народами разных сортов. Позднее Харлан предложил 3 центра происхождения культурных растений: Мексику, Средний Восток, северный Китай. С ними были связаны 3 более обширные области, так называемые псевдоцентры (или вторичные центры разнообразия). Это соответственно: часть Южной Америки, тропическая Африка к северу от экватора и Юго-Восточная Азия до Новой Гвинеи.

В настоящее время рост мирового населения ведет к расширению площадей монокультур. Как правило, это способствует использованию одного или нескольких культурных сортов, выбранных среди самых продуктивных. Эта стратегия, на первый взгляд безукоризненная, может быть очень рискованной. Действительно, в любой момент может появиться паразитическое насекомое, гриб или вирус, особенно активный в отношении культивируемой разновидности. К сожалению, почти все современное сельское хозяйство базируется на нескольких сортах. Они важны, потому что позволяют значительно увеличить сельскохозяйственную продукцию и накормить миллионы ртов. Они сделали возможной так называемую "зеленую революцию" 60-х гг., но остается проблема генетического однообразия посевов.

Например, на обширных полях третьего мира культивируется только один сорт пшеницы (мексиканский) и единственная рисовая культура (сорт IR 8). Вся американская продукция сои базируется только на 6 сортах китайского происхождения. Во Франции 90% картофеля относится только к одному сорту Бинтье. В Канаде единственный сорт пшеницы поставляет более половины зерновой продукции. В США было 7098 сортов яблонь в 1903 г. и только 977 в 1983. В течение того же интервала времени количество сортов кукурузы в США снизилось с 789 до 52.

В целях сохранения генетического разнообразия культурных растений существуют национальные и международные институты, которые коллекционируют и хранят для будущих поколений семена наиболее важных сортов. Сейчас считается, что в мире существует около 120000 сортов риса. Национальная коллекция Китая располагает семенами 40000 сортов риса, Индия собрала их 25000, а США – 7000. К сожалению, биология большинства сортов еще не изучена.

6.3 Биогеография пресных вод

Общая протяженность озер и рек составляет около 5 млн. км², (что равно 5-кратной площади Египта). Самое большое по площади озеро – озеро Верхнее, а по объему – озеро Байкал. Во всем мире имеется не более 630 озер, площадь которых превышала бы 100 км² (что равно кругу с диаметром 11 км), зато много озер небольших размеров. Если под озером понимать водное зеркало площадью, по крайне мере, в 0,1 км², (как круг диаметром 350 м), то только в Канаде их более миллиона. В Италии более 300 озер, которые размерами превышают 0,2 км². Почти все озера мира имеют возраст менее 10000 лет и с геологической точки зрения должны рассматриваться как структуры достаточно эфемерные.

Заселение внутренних вод

Животных, обитающих в пресных водах, можно подразделить на 2 группы.

Животные морского происхождения (первичноводные): простейшие, низшие многоклеточные, моллюски, беспозвоночные с жабрами (переднежаберные брюхоногие, двустворчатые), ракообразные, круглоротые и рыбы.

Животные сухопутного происхождения (вторично водные): легочные брюхоногие моллюски, водные насекомые, клещи и, может быть, некоторые малощетинковые черви.

Ареал каждого пресноводного вида фрагментирован по модели линейного распространения (реки), небольших площадей (пруды и озера) или более или менее сложных сетей (пещеры и подземные воды). Часто водные виды занимают географические области более крупные, чем те, которые соответствуют наземным видам. Например, представители рода *Palaemonetes* (десятиногие раки) в отличие от наземных организмов, у которых один род редко бывает распространен на всех континентах, обитают в континентальных водах всего мира. Среди них *P. texanus, P. mexicanus, P. argentinus, P. turcorum, P. mesopotamicus, P. tonchinensis* и *P. sinensis*. Другие виды живут в Австралии (*P. australis*), Европе (*P. antennarius*) и Сев. Африке. Широкое географическое распространение рода десятиногих раков объясняется тем, что эти ракообразные морского происхождения, вторично приспособившиеся к жизни в пресных водах. Их современный ареал – остатки древнего распространения по берегам Тетиса (сопоставьте распространение *Palaemonetes* с расположением этого моря) (см. рис. 6.4).

Такие же примеры можно привести и для других ракообразных (*Atya*), двустворчатых моллюсков (*Egeria*) и рыб (харациновидные): все эти животные родом из Атлантики, а сейчас населяют южноамериканские и африканские пресные воды. Их географическое распространение так же, как и *Palaemonetes*, соответствует, так называемой, *модели периферического распространения*. Эта модель относится к видам морского происхождения, чьи ареалы напоминают ареалы их морских предков и места, в которых происходило заселение внутренних вод. Другое дело – *модель континентального распространения*. Она касается животных, чья эволюция полностью связана с пресными водами и чье распространение зависит от континентальных водных путей. Так же как и у наземных животных, они могут быть представлены в голарктических, гондванийских контурах и т.д.

Из форм морского типа, которые заселили континентальные воды, назовем водоросли рода *Ceratium* (динофлагеллята). В озерах северного полушария распространен вид *C. hirundinella* (рис. 6.11). Вероятно, он происходит от формы, обитающей в малосоленых северных морях, и сейчас распространен, хотя и спорадически, даже в самых южных районах планеты (отмечался до Австралии). Другая пресноводная водоросль явно морского и северного происхождения – диатомовая водоросль *Astrionella formosa*. До сих пор ей необходимы воды, богатые солями, в частности, с повышенными концентрациями фосфора и кремния.

Многие другие виды происходят из моря и иногда представляют собой удивительные "морские реликты". Классическим примером является *Mysis relicta*, относящаяся к мизидовым, мелким ракообразным, распространенным в морях. Во время оледенений предок этого вида, живший в солоноватых устьях арктических рек, был настигнут ледником, двигавшимся внутрь материка. Так постепенно, он стал пресноводным животным. Сейчас *M. relicta* обитает в озерах Скандинавии, Великобритании и Сев. Америки. В различных географических областях, по крайней мере два десятка других видов

мизидовых населили подземные и пещерные пресные воды (например, *Spelaeomysis* в Апулии).

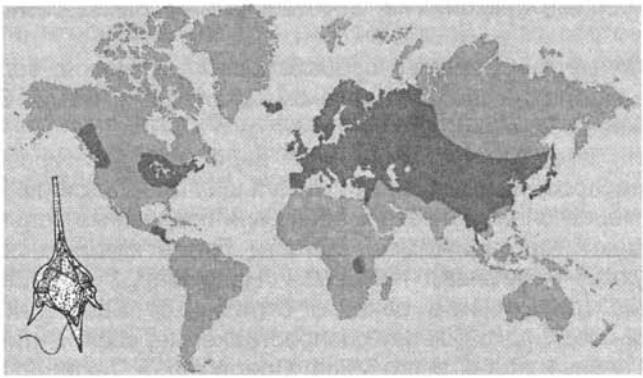


Рис. 6.11. Распространение динофлагелляты *Ceratium hirudinella* (0,2-0,3 мм), обитающей в планктоне стоячих вод (по Р. Маргалефу, Х. Стребле, Д. Краутеру. Существуют также недавние находки в южном полушарии.

Адаптация морского организма к пресным водам приводит к большим проблемам осмотического и физиологического характера. Но адаптация облегчается, если новая среда богата ионами кальция. Этим объясняется возможность существования среди типично морских многощетинковых и кольчатых червей вида *Marifugia cavatica*, который сейчас населяет пресные воды карстовых пещер Балканского полуострова (рис.6.12).

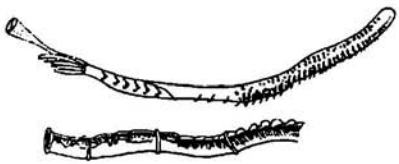


Рис. 6.12. *Marifugia cavatica* (рисунок сверху) – морской червь, приспособившийся к жизни пресных водах. Снизу изображена известковая трубка, в которой он обитает. Длина червя 1 см (по С. Караману).

Многие виды адаптировались к солоноватой среде (эстуарии и лагуны) и могут обитать в условиях разной солености (эвригалинные виды). Некоторые рыбы, круглоротые (миноги), ракообразные и моллюски проходят часть своего биологического цикла в соленых водах, а часть в пресных (диадромные виды). В зависимости от их либо морского, либо континентального происхождения они размножаются соответственно в море или в пресных водоемах. В результате диадромные виды (в основном, эвригалинные) во время периода размножения предпочитают соленые воды.

Некоторые виды проявляют морфологическую и экологическую изменчивость по географическому градиенту. Например, колюшка (*Gasterosteus aculeatus*) в северных водах более крупная и покрыта многочисленными костяными пластинками, в то время как на юге она более мелкая и "голая". Ее экологические предпочтения оказываются также различными: в регионах европейского северо-востока она переносит морские и солоноватые воды, а на юго-западе больше связана с пресными водами (рис. 6.13).

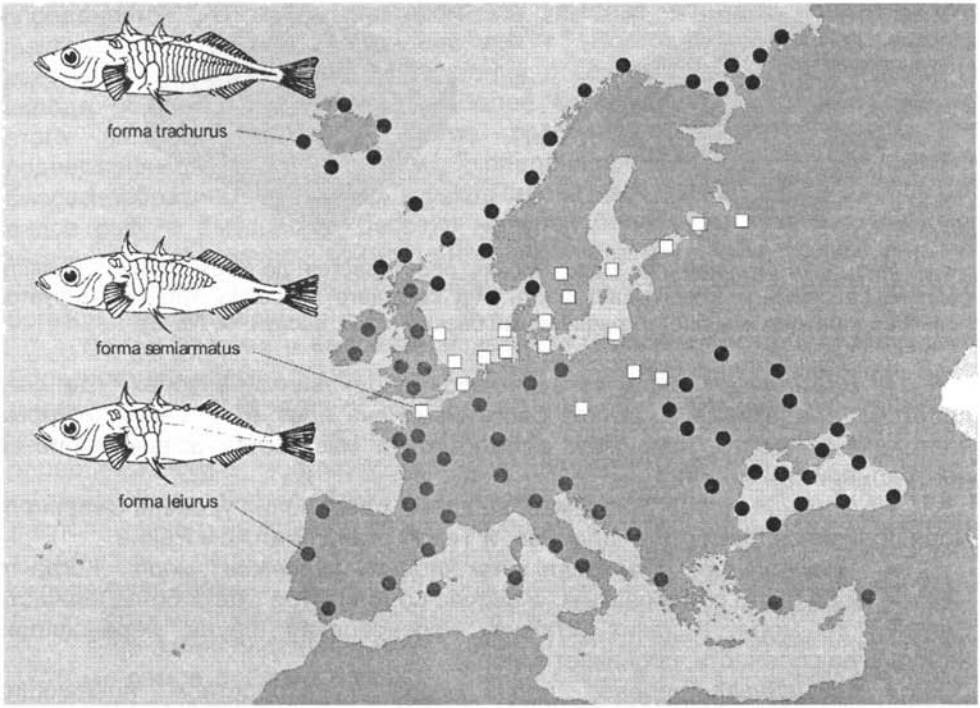


Рис. 6.13. Европейское распространение трех форм колюшки *Gasterosteus aculeatus*. Заметен переход от анадромных популяций, предпочитающих соленые воды (на северо-востоке), к пресноводным популяциям (на юго-западе). Заметно разное расположение костных пластинок на теле рыб разных форм (по Р. Маргалефу).

Многим морским организмам удается мигрировать во внутренние воды, поднимаясь в устья рек и заселяя сеть континентальных вод (водоросли, простейшие, губки, гидры, плоские черви, коловратки, нематоды, моллюски, кольчатые черви, ракообразные, рыбы и многие другие). Другие же таксоны (например, бурые водоросли, сцифоидные медузы, коралловые полипы, головоногие моллюски и иглокожие) абсолютно не переносят пресную воду. Одной из проблем, которую животные морского бентоса должны были решить, чтобы заселить внутренние воды, было наличие планктонной личинки, которая легко уносится в море. Почти всегда решение этой проблемы заключается в исчезновении личиночной стадии. Яйца же, часто покрытые желатинообразными оболочками, прикрепляются ко дну или к стеблям водных растений.

Каждое озеро, река или гидрографический бассейн – это своеобразный "остров", отделенный от других водных объектов. Распространение пресноводной фауны возможно следующими способами:

- *Речная ловушка.* В результате эрозии, которая разрушает барьер между двумя водотоками, участок реки или ее приток входит в состав другого речного бассейна (рис. 6.14). В то же время формируется новый барьер. В результате фауна одного речного бассейна проникает в другой.

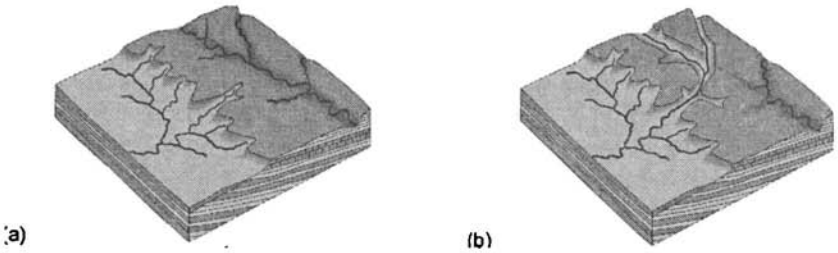


Рис. 6.14. Речная ловушка. Эрозия простирается до края долины правого речного бассейна и захватывает часть вод смежного бассейна. Так формируется новый водораздел или биогеографический барьер (по П. Касати, Ф. Паче).

- *Временные связи*, связанные с наводнениями в зонах, где есть водотоки, впадающие в разные бассейны. Речь идет о явлениях, которые часто имеют место, например, в болотистых местностях возвышенностей центральной Бразилии.
- *Слияние устий*. Например, во время оледенения уровень Северного моря понизился, реки стали длиннее, и Темза стала притоком Рейна.
- *Уменьшение солености некоторых участков моря.* Когда-то Черное море было солоноватым, а сейчас солоноватой стала большая часть Балтийского моря. В таких условиях пресноводная фауна, переносящая небольшую соленость, проникает в море.
- *Случайный перенос через море* посредством плавающих материалов (это относится к некоторым улиткам и насекомым)
- *Распространение во время полета*, как в случае с водными насекомыми (только особи во взрослой крылатой стадии)
- *Пассивное расселение* на небольшие расстояния в море, благодаря устойчивым яйцам, с помощью ветра, течения или других факторов.
- *Пересечение влажной почвы*. Распространение на короткие расстояния земноводных животных или тех, которые переносят кратковременные всплытия на поверхность.

Многие пресноводные виды (например, хирономиды и др.) осваивали сначала южные материки, а позже – северные: речь идет о таксонах, происходящих от гондванских предков. Другой пример с рыбами рода *Galaxias*, которые распространены в Австралии, Новой Зеландии, Патагонии и Южной Африке. Это рыбы вторично континентальные, чьи личинки могут расселяться в морской среде. Их распространение псевдо-гондванское, т.к. не зависит от древних континентальных связей, а только от собственных способностей к расселению. Подтверждением этой закономерности является и тот факт, что один и тот же вид (*G. maculatis*) представлен в Южной Америке, Австралии и Новой Зеландии. При этом речь идет не о расселении из древней Гондваны, поскольку невозможно, чтобы вид мог выжить без изменений с мезозоя до наших дней.

6.4 Биоразнообразие пресных вод

Гидробиология и лимнология – это науки, рожденные в северных регионах планеты, как правило, довольно бедных пресноводными таксонами. Классические лимнологи всегда противопоставляли большое число морских таксонов более скромному числу речных и озерных таксонов. Бедность европейских и североамериканских пресноводных биот, однако,

определяется не таким фактором как пресная вода, а историческими факторами, например, оледенением[63]. Повторяющиеся разрушения континентальных водных местообитаний в результате воздействия льда и холода обеднили первоначально более богатую биоту. Доказательством этого является то, что многие пресноводные местообитания, не подверженные в прошлом оледенению, обладают высоким биоразнообразием. Например, в реке Парана насчитывается всего лишь 339 видов рыб, а амазонский бассейн населен более чем тысячью видов. В миоценовых отложениях той же центральной Европы (за несколько млн. лет до оледенения) встречаются остатки пресноводной фауны, гораздо более богатой, чем современная.

Самая богатая в Европе пресноводная биота – биота западной части Балканского п-ва. Это область, на которую мало повлияли оледенения. Здесь много подземных карстовых пещер, в которых обитает водная фауна. Регион населен значительным числом эндемиков, среди которых рыбы, брюхоногие переднежаберные моллюски (десяток эндемичных видов) и разноногие ракообразные. Фауна самого древнего в Европе озера Охридского, расположенного на границе между Албанией и Македонией, и относящегося к третичному периоду, определенная Тинеманном как «уникальная европейская фауна», содержит много десятков эндемичных видов, особенно брюхоногих моллюсков, и даже эндемичный род губок (*Ochridaspongia*) .

Еще более богато видами оз. Байкал (31500 км², максимальная глубина 1620 м), самое древнее и вместительное озеро в мире (содержит более 0,1 всех поверхностных вод). Вероятно, водные организмы, населяющие его, происходят от форм, существовавших в Сибири в юрском периоде, но само озеро приобрело современную форму только в миоцене. В настоящее время озеро населяют около 1200 видов животных (более 80% эндемики), среди которых 100 видов ресничные черви, 250 – разноногие раки, 1 – ластоногие (*Phoca sibirica*) и многие другие таксоны. Среди рыб (50 видов) есть эндемичный род *Comephorus,* включающий совершенно прозрачные и живородящие виды, которые живут на большой глубине. В Байкале представлено более 20 видов высших растений и 600 видов водорослей (в основном, диатомовых).

Другие озера, богатые видами и эндемиками, это Виктория, Танганьика и Ньяса (восточная Африка), оз. Тибериада (Израиль), Эр-Хай (юго-запад Китая) и два озера на Целебесе.

Пресноводная биота Северной Америки богаче евроазиатской, вероятно, из-за большего разнообразия рельефа. Горные цепи, протянувшиеся с севера на юг, дают возможность организмам переселяться южнее при наступлении ледников. По окончании оледенения те же организмы могут беспрепятственно вернуться на север без большой потери биоразнообразия.

---

[63] Например, в пресных водах Великобритании живет не более 50 автохтонных видов рыб, в Италии - 56 (44 – в По), и такое же количество в других европейских областях. Озеро Маджоре (площадь 213 км^2, максимальная глубина 370 м) населено 25 видами рыб и немногочисленной бентосной фауной, включающей около 360 видов: 6 губок, 5 стрекающих кишечнополостных, 46 – плоских червей, 63 – кольчатых червей, 68 – клещей, 7 – ракообразных, 121 - насекомых (в основном, хирономид), 28 – брюхоногих моллюсков, 14 – двустворчатых моллюсков, 2 – мшанок (прим. авторов).

Раньше считалось, что озера и пещеры являются биогеографическими островами, изолированными друг от друга и благоприятными для процессов видообразования. В следствие этого произошла переоценка внутривидовых различий, местные разновидности были возведены в ранги видов. Только во Франции это привело к разделению двустворчатого моллюска *Anodonta cygnaea* на 251 "вид". В действительности же, озера, исключая древние и глубокие, являются геологически эфемерными образованиями. Кроме того, они связаны между собой речной сетью. То же самое касается и карстовых пещер, которые гидрологически связаны, и поэтому водные организмы (планарии, нематоды, ракообразные и др.) изолированы в меньшей степени, чем популяции сухопутных животных (насекомых, многоножек, пауков и др.), что благоприятствует возникновению у них эндемизма. Если же вокруг поверхностной или подземной речной системы произошло опустынивание, то изоляция озер, луж и гротов становится более выраженной, и там возникают эндемичные виды. Примером могут служить североамериканские виды (карпозубообразные) и рыбы североафриканских пустынь. Родники или изолированные лужи также могут быть населены эндемиками, такими как моллюски, ракообразные, ручейники и др.

Пресноводные рыбы

Определение границ биогеографических регионов обычно основывается на характере распространения позвоночных животных, этот же критерий используется и для пресноводных биомов. Поэтому географическое распространение рыб представляет особый интерес (рис. 6.15)

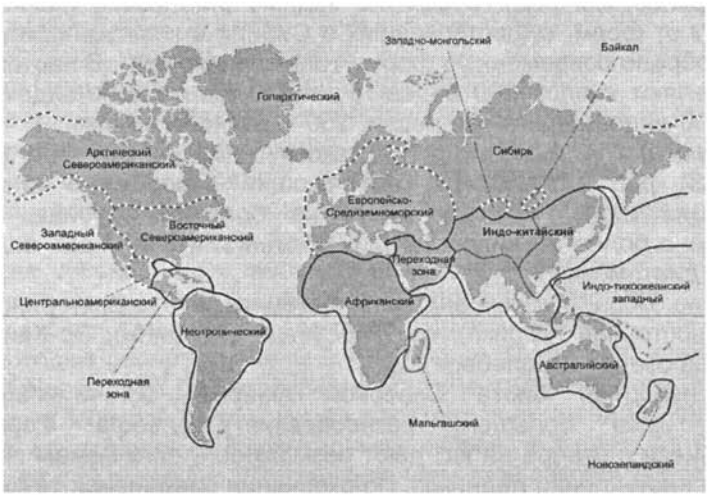


Рис. 6.15. Биогеографическое районирование внутренних вод. Сплошной черной линией обозначены границы зоогеографических областей и подобластей – Неотропической, Африканской, Мальгашской, Индо-китайской, Австралийской, Новозеландской, Индо-тихоокеанской западной и двух переходных зон. Прерывистой серой линией обозначены границы подобластей расположенного севернее Голарктического региона (по П. Банареску).

Реки и озера включают немногим менее 0,01% жидкой воды, представленной на земном шаре, зато они населены 8400 видами (40%) известных рыб.. Некоторые являются очень древними, например, африканские многоперы и легочные (двоякодышащие) рыбы, которые населяют тропические озера и реки, подверженные сезонному высыханию.

До наших дней выжило только 3 рода двоякодышащих рыб: *Lepidosiren*, (Южная Америка), *Protopterus* (Африка) и *Neoceratodus* (Австралия), обитавших ранее на древней Гондване. От форм, схожих с ними, в палеозое возникли наземные позвоночные[64]. Из другой предковой группы, костных ганоидов *Holostei*, которые были многочисленны в мезозое, до настоящего времени выжило только 11 центрально- и североамериканских видов (роды *Lepisosteus* и *Amia*) (рис.6.16).

Майер разделил пресноводных рыб на 6 эколого-эволюционных категорий, широко используемых в зоогеографии:

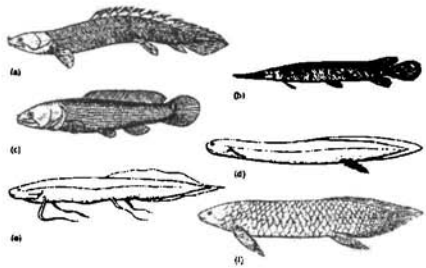


Рис. 6.16. Древние пресноводные рыбы: (a) *Polypterus*: многоперообразные, 10 видов, тропическая Африка; (b) *Lepisosteus*: костные рыбы, 10 видов от США до Панамы; (c) *Amia*: костные рыбы, 1 вид, бассейн Миссисипи и смежные районы; (d) *Lepidosiren*: двоякодышащие, 1 вид, бассейн Амазонки; (e) *Protopterus*: двоякодышащие, 4 вида, центральная и западная Африка; (f) *Neoceratodus*: двоякодышащие, 1 вид, восточная Австралия (по Ф. Пуфу и др.)

Первично пресноводные рыбы абсолютно не переносят соленую воду, т.к. они произошли от пресноводных организмов много млн. лет назад. Эта группа включают двоякодышащих, многоперовых, щуковых, сомовых, карпообразных, харациновидных, вьюновых и др. Их географическое распространение представляет большой интерес, поскольку оно связано с геологическими процессами на той территории, которую они занимают. Они имеют географическое распространение континентального типа. В отличие от других первичные рыбы не могут заселять новые территории, распространяясь морским путем. Поэтому, например, небольшие Антильские острова (не оторвавшиеся от суши, а поднявшиеся над поверхностью моря) не заселены первично пресноводными рыбами. По разным причинам многие области мира лишены первичных форм: например, на итальянской территории они отсутствуют в Лигурии, в сардино-корсиканском комплексе, в Апулии, в Калабрии и на Сицилии.

Вторично пресноводные рыбы довольно тесно связаны с пресными водами. Но они способны также пересекать небольшие участки моря,

[64] Линия наземных позвоночных ведет свое начало от другой группы пресноводных рыб, обладавших мясистыми плавниками и легочным дыханием – хищных кистеперых рыб (*Rhipidistia*), имевших общих предков с двоякодышащими. Специализация двоякодышащих выражена в уменьшении подвижности внутричерепных соединений и наличии зубов давящего типа (переход на питание донными формами с крепким панцирем или раковиной). Кистеперые сохранили подвижность отделов черепа, зубы хищного типа и вели активный хищный образ жизни, что позволило им впоследствии освоить прилегающие к воде участки суши (прим. ред.).

обладая способностью переносить пребывание в соленой воде. Многие рыбы населяют внутренние воды, поскольку они вторично приспособились к пресной воде. Из вторично пресноводных рыб назовем панцирниковых, карпозубообразных (*Aphanius, Fundulus*), пецилиевых (*Poecilia, Gambusia*), некоторых лососевых, окунеобразных (*Perca, Lepomis, Gobius*) и многочисленное гондванское семейство цихлид. Многие вторичные рыбы имеют географическое распространение периферического типа.

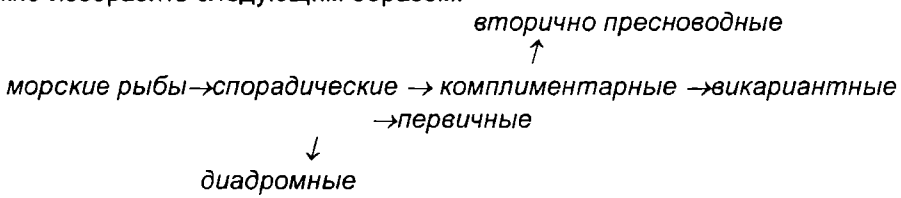
Диадромные рыбы – это виды, которые регулярно мигрируют во время определенных фаз биологического цикла между пресной водой и морем. Они подразделяются на анадромных, которые для размножения поднимаются в реки, и катадромных, наоборот, спускающихся из рек в море. В эту категорию входят угорь, сельдь, лососеобразные (*Salmo, Onchorhynchus, Galaxias*). Они имеют распространение периферического типа.

Замещающие рыбы – пресноводные (не диадромные) виды, но принадлежащие по существу к морским группам. Например, некоторые лососевые (*Thymallus*), тресковые (*Lota*), атерины (*Atherina*) и подкаменщики (*Cottus*). Как и первичные рыбы, они имеют распространение континентального типа.

Дополняющие (комплиментарные) рыбы. Виды, относящиеся к морским таксонам, проникающие во внутренние воды только при отсутствии рыб, более узко пресноводных, (т.е. первичных, вторичных и замещающих). Например, некоторые американские *Gobiesocidae*. Комплиментарные рыбы часто являются диадромными и имеют географическое распространение периферического типа.

Спорадические пресноводные рыбы. Виды, которые могут жить и размножаться как в пресной, так и в соленой воде, или изредка проникают в пресные воды, например, колюшка и некоторые кефалевые. Спорадические пресноводные рыбы распространены периферически.

Эволюционные пути, в результате которых образовались эти категории, можно изобразить следующим образом:



Европа, которая примерно 20000 назад была подвержена оледенениям, населена небольшим количеством первичных пресноводных видов (щуковые, карповые, окуневые, умбровые); относительно многочисленны же вторичные пресноводные рыбы: осетровые, сельдевые, лососевые и бычковые. Внутренние европейские воды населены в целом примерно 220 видами рыб, включая тех, что были ввезены человеком, и 9 видами круглоротых. Только немногие из них распространены на всем континенте (например, *Leusciscus cephalus* и *Tinca tinca*). Остальные имеют более ограниченные распространение. Можно выделить две главные области: центральная и южная Европа. Южная Европа включает области, расположенные на юге Пиреней, Альп, бассейна Дуная, Дона и Волги. К итальянской фауне относится 61 местный пресноводный и солоноватоводный вид, а также 27 видов, ввезенных человеком в течение разных эпох и частично

акклиматизированных. К этим костным рыбам прибавляется 4 вида миног. Многие авторы делят итальянскую ихтиофауну на основе местных и эндемичных видов на два фаунистических участка: Падано-Венетский и Тоско-Лациальный. В других частях Италии (Лигурия, южная Италия, Сицилия и Сардиния) нет или почти нет первичных рыб.

Азия очень богата европейскими рыбами: только Китай населен около 600 первичными пресноводными видами (по большей части карповыми). На азиатском континенте живет более 1500 видов пресноводных рыб.

Африка включает регионы, покрытые густой речной сетью, и регионы, абсолютно лишенными водотоков (север и юго-запад). Этот континент – древний земной массив, остававшийся сушей с докембрийских времен. Поэтому на нем выжили многие древние рыбы. Сейчас Африка населена 23 семействами (из них 8 семейств эндемичны) первичных пресноводных семейств, включающих 1400 видов. К этому числу нужно добавить несколько сотен видов вторично пресноводных рыб. Область максимального разнообразия – бассейн реки Конго. В каждом из крупных африканских озер цихлиды составляют 70 – 90% от числа обитающих там рыб: 500 видов в оз. Малави, 250 – в оз. Виктория и 165 – в оз. Танганьика. Другие виды живут в окружающих озерах. В общей сложности более 900 видов. В каждом из этих озер более 50% – эндемичные виды рыб (99% цихлид – эндемики).

Северная Америка, несмотря на оледенения, насчитывает 21 семейство первично пресноводных рыб, включающих 600 видов (имеется также более 300 вторично пресноводных рыб). Большая часть этой фауны живет в бассейне Миссисипи. Число видов постепенно снижается по направлению к Центральной Америке и к северу: на Аляске водится только 5 видов первично пресноводных рыб.

Южная Америка населена самой богатой в мире континентальной ихтиофауной: около 2200 видов. Она происходит от небольшого количества начальных форм, поскольку все эти рыбы относятся к немногим таксономическим группам. Речь идет главным образом о харациновых (таких как *Serrasalmus*, или пиранья), гимнотовых (таких как *Electrophorus electricus* или электрический угорь) и сомообразных. Эволюционная радиация южноамериканских рыб произошла в третичном периоде, когда материк был отделен от Северной Америки. Область максимального разнообразия – бассейн р. Амазонки. Сходство между южноамериканской фауной и африканской заключается в наличии вторично пресноводных рыб: карпозубообразных и цихлид.

Австралия насчитывает мене 200 видов пресноводных рыб, почти все вторичные и более или менее связаны с морем сельдевые, кефалевые, бычковые, угревые и т.д. Единственные первично пресноводные рыбы – это две древние формы, двоякодышащие и араваноидные. Новая Зеландия насчитывает 27 видов пресноводных рыб, по большей части диадромных.

Нельзя не учитывать того, что человек внес много изменений в зоогеографию пресноводных рыб. Некоторые виды, например, карп (*Cyprinus carpio*), были интродуцированы в Италию (из Дунайского бассейна) в римскую эпоху. То же произошло и с налимом (*Lota lota),* плотвой *(Rutilus pigus)* и речным окунем (*Perca fluviatilis)*. С XIX века до наших дней рыборазводные хозяйства, общества спортивного рыболовства и другие организации в одной Италии произвели переселение сотен млн. мальков из одной зоны в другую, нарушая при этом первоначальный фаунистический состав. Иногда это причиняло значительный биологический ущерб.

Глава 7. ЖИЗНЬ ВО ВРЕМЕНИ И ПРОСТРАНСТВЕ

"Существует много способов попасть на юг Америки. Миллион лет назад удивительные создания, медленно дрейфуя, приплыли из древних морей. Некоторыми из них были странные рыбы в костяных доспехах, чьи потомки сейчас прыгают из одного пруда в другой в тропических лесах". Так Вильям Биб (William Beebe) начал 50 лет назад рассказ о своем самом чудесном приключении натуралиста: длительном пребывании в изоляции на Ранчо Гранде, в туманной сельве[65] Кордильер венесуэльского побережья.

Основная задача исторической биогеографии в полной мере может быть выражена следующей фразой: биогеографический или, точнее, причинно-исторический анализ имеет своей целью изучение *процессов*, ставших причиной различий пространственного распределения живущих ныне организмов. Такой подход создает важную предпосылку для развития разных направлений биогеографии. Мнения ученых сегодня могут сопоставляться, а иногда и противоречить друг другу как по основным теоретическим вопросам, так и по более частным проблемам. Обратимся к тому, что мы обсуждали на предыдущих страницах о сущности ареалов и, прежде всего, о преемственности во времени их пространственных изменений. Здесь *случайность* соединена с *причинностью* – компонентом, значение которого может быть невелико, но которым никогда нельзя пренебрегать. Таким образом, остается принять, что история жизни имеет неразрывную связь с историей субстрата, на котором она развивается - с поверхностью Земли. В свою очередь на ней происходит определенная последовательность событий (географических, геологических, климатических), действие которых можно описать, вполне правомерно используя термин "эволюция". Основываясь на этих фактах, никто сейчас не решится оспаривать идею о том, что история Земли и история жизни на ней неразрывно связаны. Леон Круаза писал, что жизнь и горные породы эволюционируют вместе. Гораздо позже и совсем в другом контексте биосфера была образно названа "удивительной породой".

Из таких представлений вытекает необходимость взаимодействия между биогеографом, физико-географом и палеонтологом. Какими бы ни были принятые теоретические и методологические подходы, при историко-биогеографическом исследовании нужно сформулировать гипотезу, в которой рассматриваются причины процессов, определивших присутствие данной биоты на данной площади. Такие гипотезы *могут*, а согласно доминирующим сейчас представлениям, *должны* быть сформулированы независимо от конкретной области знания: будь то географическая, геологическая, климатическая или же палеонтологическая история того или иного региона. Это, однако, не означает, что биогеография должна игнорировать информацию, предлагаемую данными науками: накопленные ими факты будут оценены позднее, в процессе сопоставления с результатами и гипотезами, независимо полученными при биогеографическом анализе. Поэтому следующие страницы мы посветим описанию некоторых основных этапов истории жизни на Земле в том виде, как она сейчас воссоздается по данным палеогеографии и палеонтологии. Очевидно, что данные этих наук имеют огромное значение. И все же можно утверждать, что зрелость,

[65] Горные тропические леса пояса облаков, нефелогилея (прим. ред.)

достигнутая биогеографией, сейчас такова, что при сравнении с этими науками она находится не в подчиненном, а в равноправном положении.

7.1 Основные этапы истории Земли и развития жизни.

Катархей. Наша планета образовалась около 4,8 млрд. лет назад. Более чем 0,5 млрд. лет она находилась в условиях очень высокой температуры, и состояние ее было весьма нестабильным. Такие условия были совершенно не подходящими для какой-либо формы жизни. Этот период, продлившийся примерно до 4 млрд. лет, получил название первого из четырех эонов (от греческого термина, который означает эпоху или период), на которые подразделяется история Земли: Катархей[66].

Архей. Это второй эон, продолжавшийся от 4 до 2,5 млрд. лет . Он начался, когда Земля приобрела свою структуру, разделившись на ядро, мантию и кору. Некоторые авторы делят его на нижний, верхний и средний архей. В течение архея начинают формироваться первые крупные платформы (твердые континентальные массы, праконтиненты). Первые следы жизни были обнаружены в Южной Африке и Западной Австралии, возраст которых оценивается около 3,5 млрд. лет. Речь идет о строматолитах – тонкопластинчатых осадочных структурах органического происхождения, обязанных своим существованием деятельности цианобактерий и других микроскопических организмов. Эти организмы уже осуществляли фотосинтез и обогащали атмосферу кислородом. Считается, что 2 млрд. лет назад количество кислорода в атмосфере составляло около 2% от современного количества. Выше этого значения количество становится достаточным для образования озона (O_3), способного экранировать опасные ультрафиолетовые лучи, исходящие от Солнца. Все же микроокаменелости архея являются малочисленными и в некоторых случаях сомнительными.

Протерозой. Продолжался от 2,5 до более 0,5 млрд. лет. Осадочные породы этого эона сохранились достаточно хорошо для того, чтобы можно было производить самое настоящее стратиграфическое изучение. Поэтому стало возможным подразделить эон на две геологические эры или, по другим авторам, на три или более. Окаменелости протерозоя более многочисленны и сохранились лучше, чем в предыдущих эонах: известно около сотни родов. Изобилуют строматолиты и различные округлые или волокнистые микроокаменелости. Около 1,4 млрд. лет назад появляются акритархи (*Acritarchi)*, которые среди первичных одноклеточных организмов являются относительно крупными (30 μm и более, некоторые свыше 0,5 мм). Это означает, что они уже имели оформленное ядро (т.е. были эукариотами). В дальнейшем, около 0,7 млрд. лет назад, возникли первые известные растительные организмы диаметром до 2 см. Некоторое время спустя, более 0,6 млрд. лет назад, появляются первые многоклеточные животные. Они называются фауной Эдиакара – от места их нахождения в Австралии. Некоторые из них имеют вид мелких сплющенных медуз, другие напоминают членистоногих.

Фанерозой. Ископаемые остатки этого эона более заметны и многочисленны (*phaneros* = видимый, проявляющийся, *zoon* = живое

---

[66] Катархей: от греч. kata – вниз, archaios – древний. Временной интервал от образования планеты до первых следов жизни на ней: 4000-3800 млн. лет.

существо). Начинается он немногим более 0,5 млрд. лет назад (по мнению разных авторов 570 или 540 млн. лет) и подразделяется на три эры:

- *Палеозойская* (или первичная), называемая также эрой рыб и амфибий;
- *Мезозойская* (или вторичная), называемая также эрой рептилий;
- *Кайнозойская* (или третичная), называемая также эрой млекопитающих.

Четвертичную эру (или четвертичный период), которая включает последние 1,6 млн. лет кайнозоя, определяют иногда как эру человека (табл. 7.1).

Таблица 7.1. Продолжительность и основные события, происходившие в разные геологические периоды.

Эон	Эра	Период	Начало, млн. лет	События
ФАНЕРОЗОЙ	Четвертичная	Голоцен	0,01	Последнее послеледниковье
		Плейстоцен	1,6	Оледенения
	Кайнозой	Плиоцен	5	Образование итальянского п-ва
		Миоцен	23	Кризис солености в Средиз.море
		Олигоцен	36	Альпийский орогенез
		Эоцен	53	*Постепенное понижение температуры*
		Палеоцен	65	
		Меловой	135	Развитие млекопитающих
	Мезозой	Юрский	205	Развитие покрытосеменных
		Триас	250	Первые птицы
		Пермь	290	Теплый сухой климат
	Палеозой	Карбон	355	Развит.рептилий и цикадофитов
		Девон	410	Тепло-влажные леса. Амфибии
		Силур	438	Первые насекомые и рыбы
		Ордовик	510	Первые наземные организмы
		Кембрий	570	Бесчелюстные позвоночные
				"Взрыв" разнообразия живых форм
ПРОТЕРОЗОЙ			2500	Первые эукариоты
АРХЕЙ			4000	Первые следы жизни
КАТАРХЕЙ			4800	Рождение Земли
ГАМОВИЙ[67]			15000	Формирование небесных тел
ПЛАНКОВИЙ[3]			15000	Большой взрыв

В палеоботанической литературе подразделения эонов носят похожие, но несколько отличающиеся названия:

* Палеофит (преобладание папоротникообразных)
* Мезофит (преобладание голосеменных)
* Кайнофит (преобладание покрытосеменных)

Каждая эра делится на *периоды*, а они, в свою очередь, на *эпохи*. Первый период палеозоя, названный **кембрийским**, характеризуется первой вспышкой ископаемых форм, многие из которых достигали значительных размеров. В старых трудах история жизни на Земле начиналась именно с

---

[67] Последние два периода таблицы названы в честь ученых Гамова и Планка. ГАМОВ Георгий Антонович (Gamow George) (1904-68), физик-теоретик, член-корреспондент АН СССР (1932). Разработал теорию альфа-распада, выдвинул гипотезу «горячей Вселенной». ПЛАНК Макс (Planck Max) (1858-1947), физик-теоретик, автор гипотезы квантов, один из основоположников квантовой теории, иностранный член-корреспондент Петербургской АН (1913) и почетный член АН СССР (1926) (прим. ред.).

кембрия, а все, что ему предшествовало, обозначалось общим термином докембрий.

Движение материков.

Уже в 1912 г. немецкий ученый А. Вегенер публикует свою теорию, согласно которой материки не всегда занимали современное положение, а с течением времени медленно перемещались (*дрейф континентов)*. Эта точка зрения долго не принималась наукой, и в частности геологами; только в 60-х годах XX века с помощью современных методов исследования и аналитической техники была доказана справедливость данной теории. Сейчас мы знаем, что смещаются не столько континентальные массивы, сколько 14 тектонических плит (рис. 7.1). Например, в настоящее время наша плита (Евроазиатская) и Североамериканская удаляются друг от друга со скоростью 5 см в год. Все это раздел геологии, называемый *тектоника плит*.

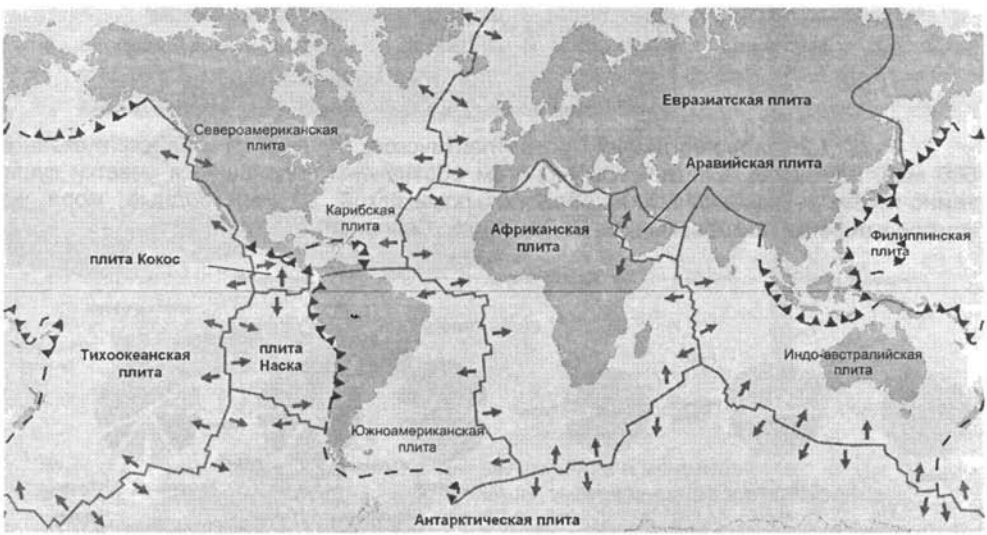


Рис. 7.1. Литосферные плиты и направление их движения. Треугольники – зоны погружений. Стрелки – образование новой океанической коры вдоль океанических хребтов в результате спрединга (расширения морского дна) (по С. Раффи, Е. Серпагли).

В течение докембрия материки были более или менее соединены, образуя единый блок, названный Пангеей (pan= все, gea = земля). В то время жизнь развивалась в едином большом океане, называемом Панталасс (thalassa=море), и на суше не существовало ни растений, ни животных. Впоследствии суперконтинент Пангея-1, раздробился. Между его частями 500 млн. лет назад образовался обширный пра-Атлантический океан, называемый Япетским (или Япетус)[68], ориентированный с северо-запада на юго-восток (рис. 7.2).

[68] От Япета (или Иапета), одного из Титанов греческой мифологии, отца Атланта.

Впоследствии стала наблюдаться противоположная тенденция, и через 100 млн. лет начал образовываться новый суперконтинент Пангея-2 (рис. 7.3).

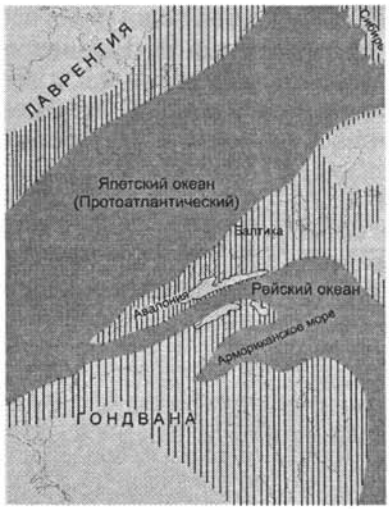


Рис. 7.2. Палеогеография Протоатлантичского (Япетского) и Рейского океанов 500 млн. лет назад. Светло-серым цветом обозначены поднявшиеся участки суши, темно-серым – океанические области, штриховкой – мелководные моря на континентальных платформах (по С. Раффи, Е. Серпальи).

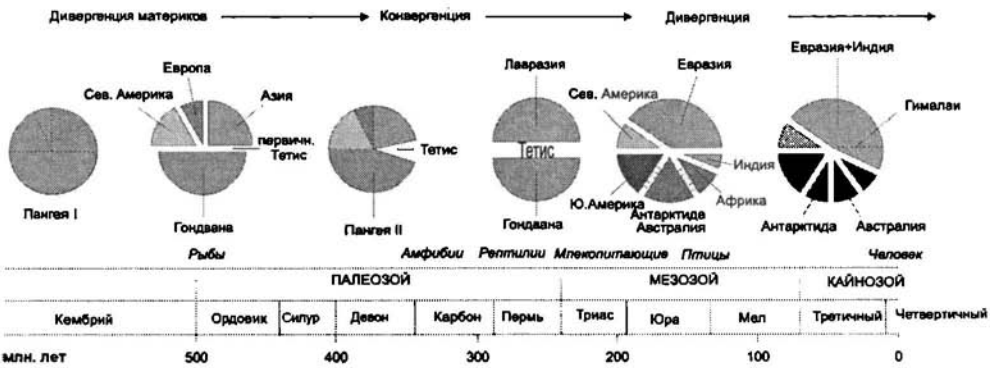


Рис. 7.3. Циклы образования и распада суперконтинента (Пангеи-1 и Пангеи-2) от кембрия до настоящего времени (по Дж. Валентине, Э. Муресу).

В девоне при стыковке восточных и западных берегов Япетского океана образовалась длинная горная цепь (каледонское горообразование или орогенез), современными остатками которой являются горы Норвегии, Каледонии (Шотландия) и Северной Америки – Ньюфаундленде и Новой Шотландии[69]. Эти поднятия произошли в результате погружения дна

[69] Лаврентия = Северная Америка; Балтика = Европа, Лавразия = северный континент; Гондвана = южный континент; каледонские горы = Аппалачи, Ньюфаундленд, Северная Ирландия, Шотландия, Норвегия; герцинская складчатость: горы Испании, Франции, Богемии, Урал (прим. авторов).

Япетского океана под гранитную североамериканскую плиту, которая соответствует континенту Лаврентия (названному по имени реки Св. Лаврентия (рис. 7.4)). Другие горы возникали тем временем в Монголии и Австралии. Все эти процессы имели значительные климатические и биологические последствия.

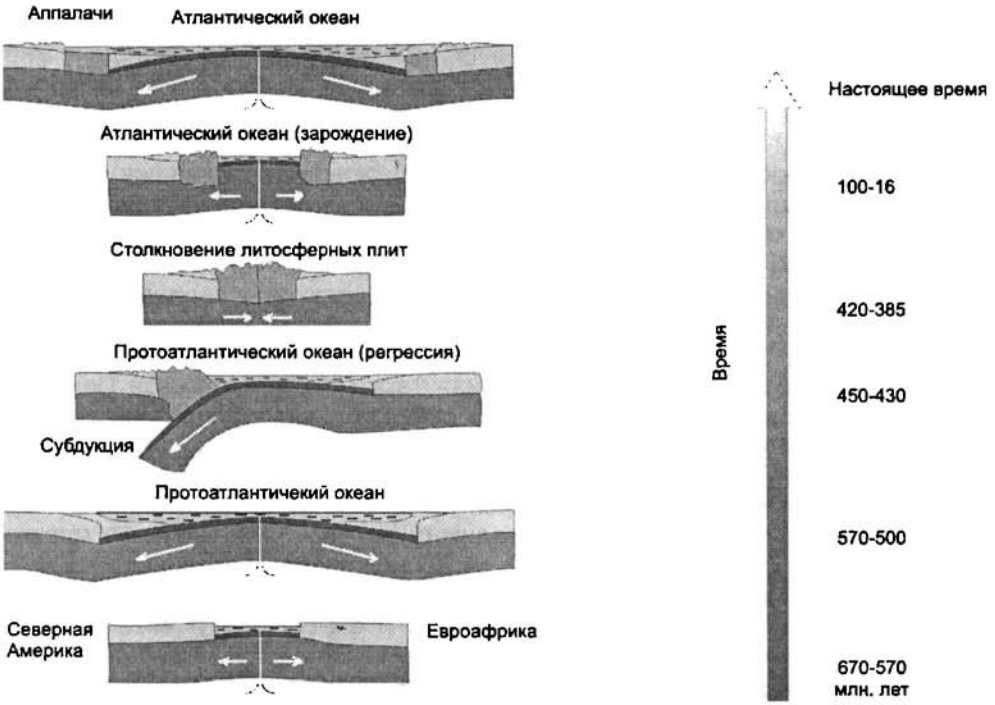


Рис. 7.4. Снизу вверх: возникновение, расширение и исчезновение Протоатлантического океана, последующее возникновение и расширение Атлантического (по С. Раффи и Э. Серпольи).

400 млн. лет
Лаврентия + Балтика = Лавразия (Каледонский орогенез)
300 млн. лет
Лавразия + Гондвана = Пангея 2 (Герцинский орогенез)

Так исчез Япетский океан, суша оказалась поделенной на 2 блока: один северный, возникший в результате объединения Лаврентии с Евразией, названный *Лавразией*, и один южный, названный *Гондваной*. Между этими двумя континентами остался древний восточный залив Япетского океана – Рейский океан (от греч. Rheo – теку). Но и он вскоре также закрылся, и спустя 100 млн. лет в середине карбона завершилось формирование Пангеи-2 (300 млн. лет назад и более). При этом происходило образование новой серии горных цепей (герцинский орогенез), которые тянутся от Иберийского региона до центральной Европы и Урала. В ту же эпоху происходит горообразование в центральной Азии, Маньчжурии и в восточной Австралии.

Континентальные массы окружены океанами глубиной в тысячи метров, но пограничные пространства суши в свою очередь могут быть частично затоплены *эпиконтинентальными* морями, глубиной иногда лишь несколько десятков метров. Современными примерами являются северная Адриатика, Северное море, Желтое море и др. Существование эпиконтинентальных морей приводит к тому, что хотя суперконтинент и представляет собой единый массив, в действительности пространство его разделено этими неглубокими морями, которые действуют как эффективные биологические барьеры. Этим объясняется тот факт, что уже в карбоне дифференцировались 4 типа флор: две умеренно-холодные (Гондванская и Ангаридская) и 2 тропические (Евроамериканская и Катазийская).

К концу карбона произошли оледенения, сконцентрировавшие на суше большие объемы воды. В результате этого уровень океанов снизился на много десятков метров, и исчезли эпиконтинентальные моря. С уменьшением общей площади водной массы снизилось также глобальное испарение, климат стал более сухим. Действительно, два следующих периода, пермь и триас, характеризовались малым количеством осадков и более высокими температурами.

После триаса Пангея-2 (называемая также пермо-триасской Пангеей) начала дробиться на континенты (их расхождение продолжается и в настоящее время). Образовался разлом в направлении восток-запад, занятый морем Тетис, древним восточным заливом, который доходил на западе до уровня Испании и Северной Африки и даже дальше (рис. 7.5). Сегодняшние остатки Тетис – это Средиземное, Черное, Каспийское моря и Персидский залив. Всего несколько млн. лет назад (верхний третичный период) Тетис был населен в своей европейской части фораминиферами (*Borelis*), плеченогими *(Lingula)*, моллюсками *(Nautilus)* и другими морскими животными. Сейчас они исчезли из Средиземного моря, но выжили как реликты в Индийском океане и в Юго-Восточной Азии.

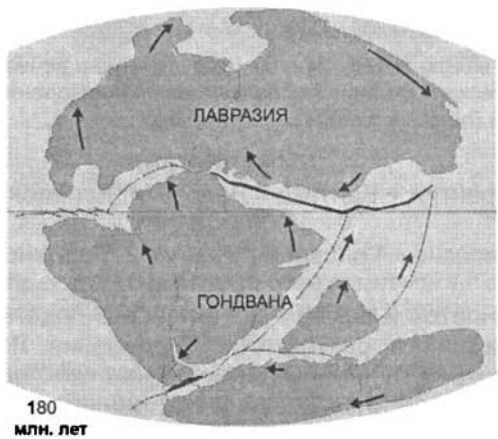


Рис. 7.5. Показана впадина Тетис (от Гибралтара до Борнео), а также исходное положение Индии (у Антарктиды) (по Р. Дьетсу, Дж. Холдену).

В результате расширения Тетиса в северном полушарии опять сформировался континент Лавразия, соответствующий современной Северной Америке, и Евразия. В южном полушарии снова выделилась Гондвана, которая соответствует будущим Антарктиде, Австралии, Южной

Америке, Африке, Аравии и Индии. Нужно отметить, что Индия относится к южному блоку, и ее стыковка с азиатским континентом произошла относительно недавно (в палеоцене) (рис. 7.6). Тем не менее, сам термин Гондвана происходит от названия индийской территории.

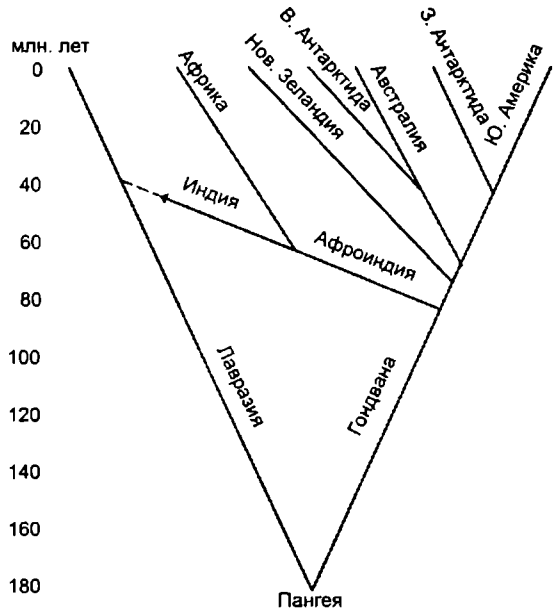


Рис. 7.6. Упрощенное изображение раздробления Пангеи, представленное в виде кладограммы (по Д. Розену).

Итак, в юрском периоде Пангея-2 раздробилась (180 млн. лет назад), но не совсем так, как Пангея-1. Например, в результате отрыва Америк от восточного блока снова образовался океан в направлении юг-север (Атлантический). Однако его берега не обязательно совпадают с берегами исчезнувшего Япетского океана. Норвегия, Шотландия и Северная Ирландия, которые 500 млн. лет были частью американского континента (Лаврентия), сейчас находятся по другую сторону Атлантики. Напротив, Флорида, которая располагалась в Гондване в восточной части Япетского океана, сейчас является частью Северной Америки. Интересно отметить, что многие участки суши, которые сейчас являются частью Евразии, относились тогда к северным берегам Гондваны: это Иберия, Центральный французский массив, Сардино-корсиканская плита, Богемия, Греция, Турция и часть азиатского юго-востока (рис. 7.2).

Существование мезозойской Гондваны доказывается общностью флор и фаун, которые запечатлены в многочисленных отложениях. Например, существует древний комплекс папоротников и голосеменных (известный как глоссоптериевая флора) (рис. 7.7), который оставил многочисленные следы на всех южных континентах. Для них было характерным наличие сезонных колец роста – очевидных признаков умеренно-прохладного климата. Гондванское распространение известно также для многих ископаемых позвоночных, например: терапсид (*Cynognathus, Kannemeyeria*), анапсид (*Mesosaurus*) и др. Географическое распространение многих растений и

животных можно объяснить только существованием древнего южного континента – Гондваны.

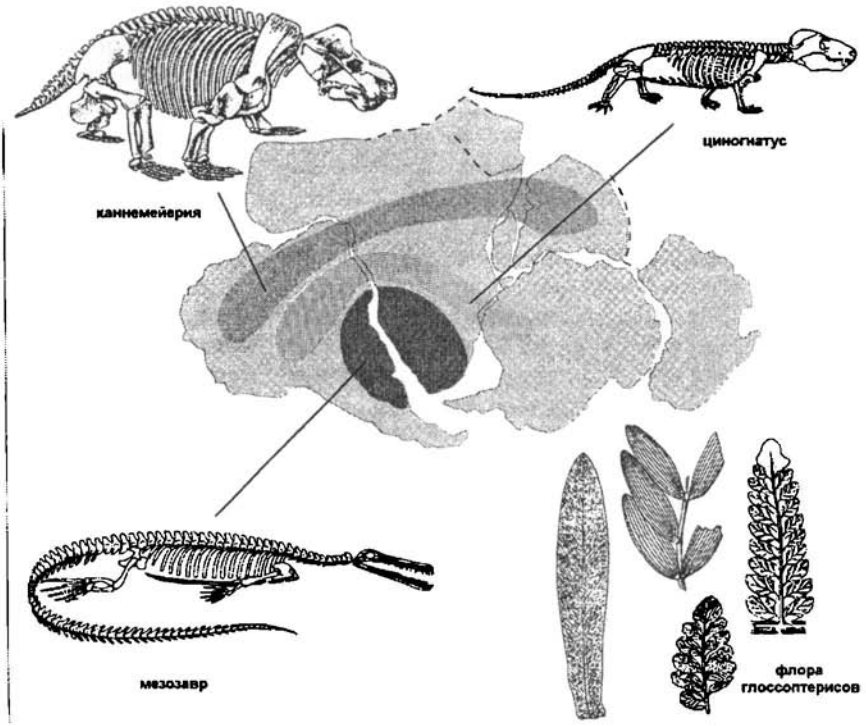


Рис. 7.7. Ископаемые организмы, распространенные в Гондване (схематизировано, по разным авторам).

Флора и фауна в палеозое и мезозое

Должны были пройти миллионы лет эволюции до тех пор, пока некоторым растениям и животным удалось оставить свои родные водные местообитания и захватить наземную и воздушную среду. Эволюция растений шла таким образом, что от древних водорослеподобных предков произошли мхи и папоротники (которые до сих пор связаны с влажными местообитаниями), далее от подобных им форм – голосеменные, затем – покрытосеменные растения (которые могут жить также в аридных условиях).

Первые наземные растения появляются в позднем силуре (приблизительно 420 млн. лет назад). Разлагающийся растительный детрит образовывал первые примитивные почвы, до этого времени в течение сотен миллионов лет они на суше отсутствовали. В течение следующего девонского периода растительные сообщества получают значительное распространение, и в них появляются насекомые (типично наземные животные).

В течение **карбона** географические и климатические условия делаются еще более благоприятными, в результате чего происходит резкое увеличение числа и разнообразия растений. На суше, и прежде всего, в низменностях, развиваются сосудистые споровые древесные растения (лепидодендроны, сигиллярии) и травянистые формы (предки современных плаунов и селагинелл), а также древесные голосеменные (птеридоспермы и кордаиты).

Многочисленные остатки стволов деревьев вместо того, чтобы полностью окислиться в обычном процессе разложения, накапливаются в бескислородном кашицеобразном иле болот, медленно превращаясь в уголь. Большая часть нашего каменного угля происходит именно оттуда. Животные также продолжают приспосабливаться к наземной жизни, и появляются все современные отряды насекомых. Амфибии, произошедшие от древних кистеперых рыб, уже существуют в девоне, и представлены многими формами.

В **пермском периоде** наблюдается наибольшее разнообразие голосеменных растений (в Лавразии) и уже упомянутой глоссоптериевой флоры (в Гондване). В этот период появляется новая группа голосеменных – цикадофиты, которые внешне похожи на пальмы. От триаса до мелового периода они стали настолько многочисленными, что мезозой был даже назван эрой цикадофитов. Рептилии, произошедшие от амфибий в предыдущем периоде, становятся господствующими на суше позвоночными. Пермский период заканчивается самой крупной серией вымираний, которые когда-либо происходили на Земле: это событие знаменует конец палеозоя.

Мезозой начинается **триасом**, когда голосеменные растения стали преобладающими. Затем следует **юрский** период – последний, когда господствовали папоротники и голосеменные. Доминирующими позвоночными были рептилии, что типично для всего мезозоя. Но в юре уже появляются птицы, например, археоптерикс (*Archaeopteryx)*, в скелете которого, однако, было много черт рептилий (приблизительно 140 млн. лет назад). По поводу возникновения млекопитающих сейчас идут серьезные дебаты, поскольку нет полного согласия в том, что следует считать млекопитающим. Согласно традиционной систематике, у некоторых групп рептилий происходила постепенная утрата признаков рептилий с параллельным приобретением признаков млекопитающих. Согласно этой точке зрения, звероподобные рептилии цинодонты *(Terapsida*) в конце триаса дали начало формам, потомки которых теперь могут считаться самыми настоящими млекопитающими. Согласно же взглядам некоторых кладистов терапсиды – это искусственная группа (paraphylum). Они как, кстати, и самые древние пеликозавры (*Pelicosauria)* являются потомками видов-родоначальников, которые уступили место завроподам с одной стороны и млекопитающим – с другой. Поэтому пеликозавры и терапсиды являются боковыми ветвями линии, от которой ответвились современные млекопитающие (предковая линия *Mammalia*): следовательно, они принадлежат к одному и тому же монофилуму и должны рассматриваться как млекопитающие. По этим причинам родоначальника (предковый вид) млекопитающих нужно искать именно в верхнем карбоне (300 млн лет назад): насколько нам известно, он представлен пеликозавром *Archaeothyris*[70].

В начале мелового периода возникают первые цветковые растения – покрытосеменные[71] и уже к середине мела занимают большую часть суши и становятся доминирующими формами. Покрытосеменные и по сей день являются самыми распространенными растениями на нашей планете. В

---

[70] Истоки предковой линии *Theromorpha*, к которым принадлежат терапсиды и более древние пеликозавры сейчас относят к антракозаврам (*Antracosauria* – группа капториноморфных рептилиеподобных амфибий) (прим. ред.).

[71] Время появления первых цветковых растений предположительно относят к триасу и даже перми; начало мела – первые ископаемые остатки цветковых (прим. ред.)

меловом периоде выявляются 4 флористические области: (1) флора северной Лавразии (характеризующаяся прежде всего хвойными); (2) флора южной Лавразии (с другими видами хвойных и папоротниками); (3) флора северной Гондваны с доминирующим распространением цикадофитовых); (4) флора южной Гондваны (с папоротниками, подокарповыми из хвойных (*Podacarpacea)* и покрытосеменными из рода *Nothofagus* (южный бук). Климат мелового периода становится все более влажным, и формируются обширные леса, от которых остались некоторые угольные отложения. В последующем снова будут иметь место периоды засушливого климата (например, в миоцене), но гораздо меньшей продолжительности. Начиная с мелового периода температура будет претерпевать медленное и постепенное снижение, которое достигнет кульминации во время четвертичных оледенений (ледниковые периоды повторяются во временном интервале от 1,6 млн. до нескольких тысяч лет назад). Параллельно, по крайней мере в умеренных регионах, происходит постепенное усиление сезонности климата. Конец мелового периода (и мезозоя) отмечен крупными климатическими кризисами, которые привели к вымиранию динозавров и многих других живых форм[72].

Кайнозой и происхождение фауны Италии.

Начало кайнозоя – примерно 65 млн. лет назад. В начале кайнозоя стоит еще жаркий климат, нет ледников, и леса покрывают пространства суши от экватора почти до полюсов. Например, в глинистых отложениях около Лондона обнаружены остатки пальм и крокодилов. Млекопитающие, или хотя бы та группа (монофилум), которая дала начало современным их формам, в течение 2/3 времени своего существования жили в подчинении у рептилий, господствовавших в мезозойских ландшафтах. Это были мелкие формы и относительно малочисленные виды, и поэтому они не были способны конкурировать с рептилиями (особенно с динозаврами) за пространство и пищевые ресурсы. Однако, серьезные перемены в условиях среды, которые маркируют границу между мезозоем и кайнозоем, привели к вымиранию динозавров и большей части других рептилий. Начиная с этого времени, млекопитающие испытывают настоящий эволюционный взрыв, в результате которого они становятся доминирующими позвоночными на планете. Действительно, кайнозой можно назвать эрой млекопитающих (рис.7.8). Эволюционное развитие групп этих животных происходит не в монотонной прогрессии, а путем эволюционной радиации, проявляющейся как две волны возникновения новых форм: одна в эоцене, а другая в миоцене. В результате миоценовой радиации архаичные млекопитающие сменились современными формами.

В течение кайнозоя продолжается дробление Пангеи-2, начавшееся еще в юрском периоде. В результате появляются новые горные цепи, и география планеты приобретает современный вид. Древние каледонские и герцинские горы все более сглаживаются вследствие эрозии (представьте, например, волнистые холмы Шотландии или центральной Европы). Но смещение литосферных плит продолжается, и это приводит к поднятию

[72] Это лишь одна из гипотез. Большинство палеобиологов придерживаются мнения о значительной роли биотических причин смены форм и во всяком случае о косвенном, а не прямом влиянии смены изменений климата на элиминацию тех или иных групп организмов (прим. ред.).

мощных горных цепей по всей планете[73]. Смещение обеих Америк к западу, в результате которого появилась складчатость вдоль тихоокеанского берега, продолжается и в кайнозое, приводя к новым поднятиям. От крайнего севера к крайнему югу этих континентов образуются Скалистые горы и Андские Кордильеры. В другой части мира Индийский субконтинент, который еще в триасе был соединен с Гондваной, во время палеоцена завершает свой "путь " к северу и присоединяется к Азии. Произошедшее столкновение вызвало мощное поднятие Гималайской горной системы. Спустя недолгое время в олигоцене (30 млн. лет назад) северные части африканской плиты приходят в столкновение с европейским континентом, вызывая подъем горных цепей Альп и Пиренеев (альпийский орогенез). Другие кайнозойские горные системы образуются на Дальнем Востоке и на юго-востоке Азии. Молодые горы кайнозойского орогенеза, еще не сглаженные эрозией и во многих случаях продолжающие подниматься, представляют сейчас наиболее значительные на планете.

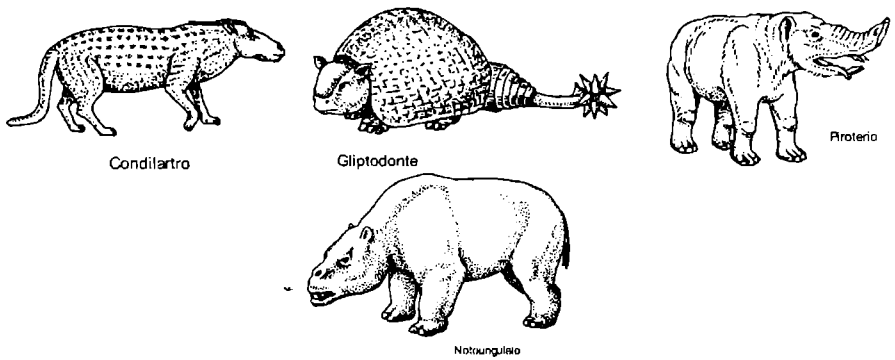


Рис. 7.8. Некоторые млекопитающие кайнозоя: травоядный кондилартр из Северной Америки и Европы и 3 южноамериканские формы: большой покрытый броней глиптодонт, пиротерий и нотоунгулят. Первые три уже были представлены в эоцене, последний - относится к более поздней эпохе (плиоцен-плейстоцен) (по Ф. Поуфу и др.)

Чтобы не выводить палеобиологическую дискуссию за пределы этой книги, обратим внимание прежде всего на геологические и биогеографические изменения, связанные с происхождением итальянской фауны.

В начальной фазе кайнозоя, т.е. в палеоцене (начало 65 млн. лет назад), Евроазиатская часть суши в направлении север-юг частично была разделена длинным и узким эпиконтинентальным морем, называемым Уральским или Тургайским, которое отделяло Европу от Азии (рис. 7.9). Однако Европа соединялась через Гренландию с Северной Америкой, которая, в свою очередь, была связана с Сибирью.

Итак, в северном полушарии располагался единый массив суши. Средиземное море было связано с Индийским океаном, образуя Тетис, но Апеннинский и Балканский полуострова еще не оформились.

---

[73] Если в связи с орогенетическими процессами происходит подъем на 1 мм в год (или снижается на столько же из-за эрозии), то только за миллион лет произойдет повышение (или понижение) на 1000 м (прим. авторов).

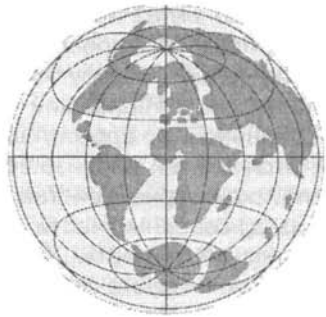


Рис. 7.9. Земная поверхность в палеоцене (60 млн. лет назад) в проекции Ламберта. Южная Европа по большей части еще затоплена. Северная Европа связана с Северной Америкой, которая, в свою очередь, соединена с Сибирью. Европа и Азия разделены Уральским эпиконтинентальным морем. Индия вскоре соединится с Азией (по Дж. Бригсу)

В эоцене (начало 53 млн. лет назад) сохраняется связь между Индийским океаном, Тургайским и Средиземным морями. Европа остается изолированной от Азии, и, кроме того, полностью отделяется от Северной Америки в процессе расширения северной Атлантики. К этому периоду относятся первые наземные млекопитающие на итальянской территории: речь идет о двух непарнокопытных (семейство *Lofiodontidae*, похожих на современных тапиров), найденных в угольных шахтах Сардинии. В те времена, однако, этот остров, также как и Корсика и Балеари, был соединен с южной Францией и Каталонией.

В конце эоцена, после усыхания эпиконтинентального Тургайского моря, азиатские млекопитающие вторглись в Европу, вызвав вымирание половины местных форм млекопитающих.

В олигоцене (начало 30 млн. лет назад) Европа была представлена на северо-востоке большим Русско-Скандинавским щитом и несколькими островами, поднявшимися из моря. Область, где появилась Италия, окружена на западе Иберийско-Провансальским блоком, к которому присоединилась Сардино-Корсиканская плита, на севере и на востоке – гипотетическими землями, называемыми некоторыми авторами Динаридами и на юго-востоке – Апулидами (или Эгеидами). Периферийные области этих плит образуют часть будущей территории Италии. В эту эпоху в результате столкновения северных краев Африканской плиты с европейским континентом поднимается альпийская дуга (так называемый африканский мыс). Еще и сейчас наблюдаются места изолированного распространения наземных моллюсков и других животных, что можно объяснить этими древними геологическими событиями. Некоторым группам животных, приспособившимся к жизни в пещерах и под землей, удалось уцелеть во время геологических и климатических потрясений, которые смели остатки фауны той эпохи. Одним из реликтовых древних обитателей Динарид является протей – вид неотенических саламандр, распространение которых ограничено карстовыми пещерами Карсо. Другими животными динарического происхождения были различные альпийские жесткокрылые, из них некоторые формы были слепы, т.к. обитали под землей и в пещерах.

По мнению некоторых авторов, на юге Динарид возникла Апулида. Сейчас она раздроблена на части, которые включают сегодняшнюю Турцию,

Греко-Албанскую область и Салентийский полуостров (Апулия). В этих областях выжили некоторые реликтовые формы, обитавшие на территории этой древней плиты: например, подземные жужелицы *Italodytes stammeri* (отряд жесткокрылые) из пещер Кастеллана (Саленто). Другие виды переместились впоследствии на соседние территории, оставив потомков на северных Балканах, в Калабрии, Сицилии и других местах. Примерами этой фауны являются пещерные сверчки рода *Troglophilus*, различные жесткокрылые и другие насекомые. В западном Средиземноморье поднялись плиты, которые сейчас формируют Испанию, Францию и Сардинию. От фауны этих плит сохранились европейские пещерные саламандры рода *Hydromantes* из плетодонтид (безлегочные саламандры). *Plethodontidae* – семейство, насчитывающее в Америке 19 родов. Они обитают в Калифорнии, на атлантических территориях США и от Центральной Америки до Бразилии. Единственными двумя не американскими видами являются тирренская итальянская саламандра (*Hydromantes italicus)* из Лигурии и северных Апеннин и сардинская саламандра (*H. generi)* из Сардинии. *H. italicus* в результате разделения ее ареала во время плейстоценовых оледенений сформировала многочисленные подвиды.

В начале миоцена (25 млн. лет назад) Сардо-Корсиканский комплекс являлся частью Франко-Испанской области и был присоединен к Провансу. За несколько миллионов лет сардская плита повернулась к востоку против часовой стрелки, заняв примерно современное положение (рис. 7.10). В то же время смежная плита сместилась еще дальше к юго-востоку, образовав Калабрию. Другие плиты на юге Балеарских островов сместились к африканскому континенту и слились с ним.

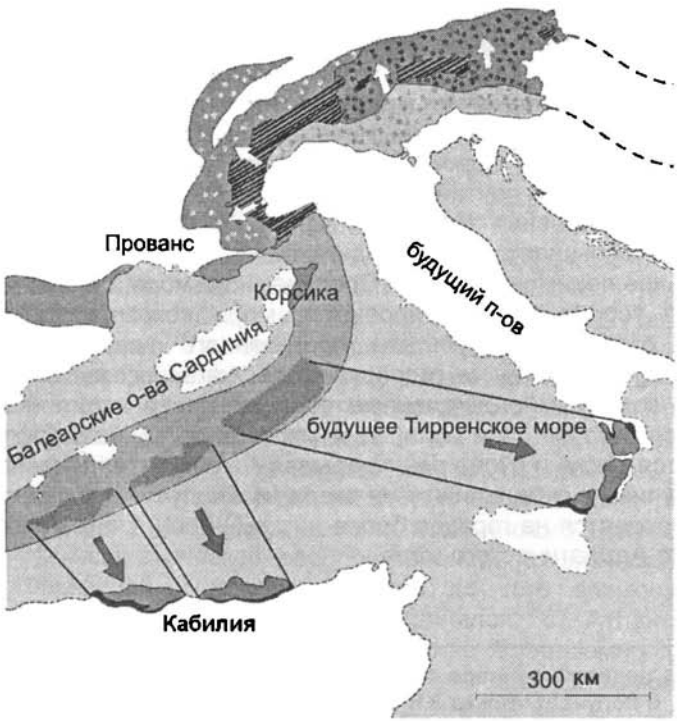


Рис. 7.10. Смещение сардо-корсиканской плиты в начале миоцена (по Л. Алваретсу).

В течение миоцена в результате столкновения африканской плиты с евроазиатской поднимаются горы на Балканах, в Турции и горы Загрос, понижается уровень моря. Так цельность океана Тетис нарушается, и это море перестает быть изолирующим барьером. Поэтому многие типично африканские животные, такие как слоны, носороги и гиппопотамы, теперь свободно перемещаются в Европу и Азию. Этими миоценовыми миграциями объясняется присутствие слонов в Средиземноморье, мамонтов в северных регионах и существование современных индийских слонов. Мамонты и другие хоботные распространяются затем через Сибирь в Северную Америку, пересекая Берингов пролив, а впоследствии заселяют и Южную Америку. В верхнем миоцене в Тоскане развивается богатая эндемичная фауна африканского происхождения, включающая главным образом хищных, грызунов, мартышковидных приматов (*Oreopithecus*) и антилоп (лиророгие бубалы и дик-дик).

В то же время средиземноморская часть Тетиса делится на 2 бассейна: один на северо-востоке, тянущийся до Венгрии, а другой на юго-западе. Первый, названный Паратетис, изолируется полностью от первоначального Средиземного моря около 14 млн. лет назад. Затем, после нарушения связи с Индийским океаном, Паратетис видоизменяется в малосоленое внутреннее море, (на что указывает исчезновение кораллов, иглокожих и других животных, которые требуют высокой солености). В общем, формируется характерный внешний вид солоноватого озера-моря. Спустя несколько млн. лет воды Паратетиса начинают исчезать. Сейчас от этого древнего бассейна остались только Черное и Каспийское моря (рис. 7.11).

Второй бассейн Тетиса, юго-западный, дает начало собственно Средиземному морю. Прежде всего, оно отделяется от Индийского океана и становится, таким образом, большим заливом Атлантического океана. В те времена оно было населено коралловыми полипами, двустворчатыми, брюхоногими и головоногими моллюсками (среди которых *Nautilus)*, акулами, костными рыбами и китообразными. Спустя несколько млн. лет Средиземное море изолировалось также и от Атлантического океана (во время Мессинского кризиса почти 6 млн. лет назад) в результате регрессии уровня океанов и столкновения Испании с Африкой. Из-за жаркого и сухого климата испарение превышает приток воды от рек и дождей, поэтому происходит значительное понижение уровня Средиземного моря[74]. Вода, уходя, обнажает обширные территории, и Тирренское море сокращается до небольшого соленого озера. В результате постепенного испарения воды на дно осаждаются карбонаты и гидросульфаты кальция, ангидриты и, наконец, каменная соль и многочисленные соли магния и калия (породы, которые образуются в результате испарения морской воды, называются эвапориты). Понижаются также и русла рек, прорывая глубокие "палеоканьоны ", занятые сейчас крупными субальпийскими озерами. Поэтому дно озер Маджоре, Комо и Гарда находятся на гораздо более низком уровне, чем Паданская долина и дно самого Адриатического моря.

---

[74] Сейчас Средиземное море теряет каждый день почти 13 км^3 воды по причине испарения, а получает только 3,8 км^3 в день речной и дождевой воды. Если бы оно, имея объем воды в 3,7 млн. км^3, не смогло больше получать воду Атлантики, то высохло бы в течение 1000 лет (прим. авторов).

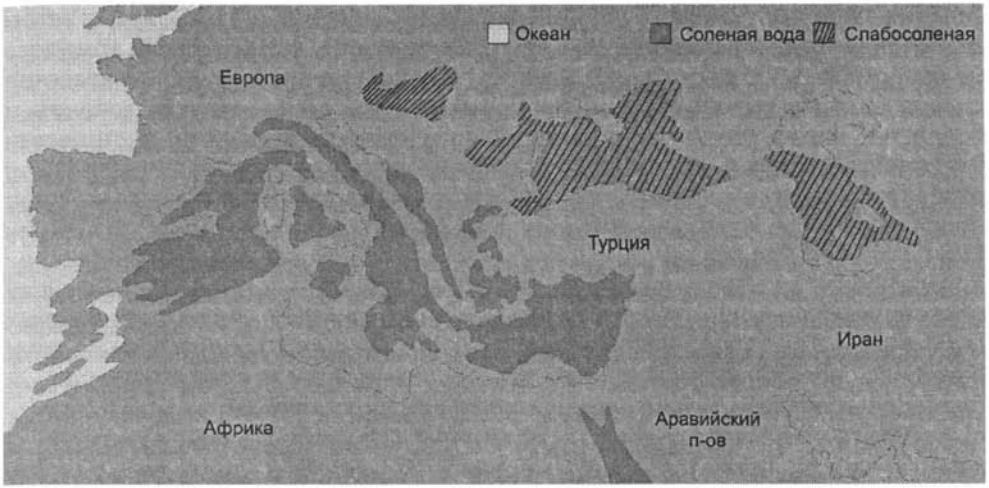


Рис. 7.11. Кризис солености в Мессинском проливе (конец миоцена, между 5,6 и 5, 0 млн. лет назад). На северо-востоке Средиземного моря сохраняются остатки древнего и малосоленого Паратетиса (по Ф. Реглу, Ф. Стенингеру).

Общее усыхание Средиземного моря в конце миоцена вызывает "кризис солености": это приводит к гибели почти всех морских организмов. Вокруг Тетиса образуется флора пустынного типа с колючими и суккулентными растениями. В результате высыхания и опустынивания большей части средиземноморского бассейна эта флора достигает будущего итальянского полуострова, где заселяет соленые почвы (тамарикс – *Tamarix*, солерос – *Salicornia*), морские скалы (кермек *Limonium*) и гребни, открытые ветрам (колючие заросли астрагала – *Astragalus*, тимьяна – *Thymus*, дрока – *Genista*, ясколки – *Cerastium*). Некоторые растения центральной Европы, такие как наперстянка пурпурная – *Digitalis purpurea*, попадают в Средиземноморскую область, где разделяются на расы, которые сейчас населяют острова Сардиния, Корсика и Балеарские.

В результате высыхания моря многие наземные животные не находят более препятствий для распространения. Некоторые тирренские (палеотирренские) виды в конце концов заселяют новые территории западного Средиземноморья. Так они становятся "неотирренскими видами". Пример этому – распространение некоторых наземных кольчатых червей. Например, олигохеты *Hormogaster*, гигантского дождевого червя, обитающего в околотирренских регионах (полуостровная Италия, Сицилия, Сардиния, Корсика), в Тунисе, Каталонии и других местах. Подобные явления происходят и на восточных территориях: некоторые насекомые из регионов, соответствующих Греции и Албании, достигли итальянского полуострова и сейчас имеют циркумадриатическое распространение. Кризис солености в общем длился только 0,5 млн. лет, то есть до того времени, когда Средиземноморский бассейн стабильно соединился с Атлантическим океаном через Гибралтарский пролив. Возвращение Средиземного моря к нормальному режиму функционирования знаменует начало новой эпохи: плиоцена.

Плиоцен (начало 5 млн. лет назад) начинается с окончанием кризиса солености Средиземноморья. Мы видим постепенное образование

Апеннинского полуострова, который возникает сначала как архипелаг, затем как длинная горная система. Сицилия, в частности, возникает как комплекс двух островов: северного и южного. Существование этого множества островов способствовало процессам аллопатрического видообразования и созданию новых форм, которые являются самыми древними эндемиками итальянской флоры. Из многочисленных видов-эндемиков Апеннинских гор назовем *Androsace mathilda* – редкое растение бело-голубого цвета из рода проломник (первоцветные), которое сейчас произрастает только у вершин Гран Сассо и Маджела. Другие эндемики, возможные ровесники древних плиоценовых островов, находятся на многочисленных отдельных массивах центральных Апеннин, высота которых превышает 2000 м (от Сибилинских гор до горы Ла Мета). Ввиду сравнительно недавнего происхождения этих растений, эволюция не пошла дальше возникновения новых видов и подвидов; для образования новых родов и семейств времени недостаточно.

Впервые с мезозоя климат постепенно становится более прохладным, хотя в целом является еще умеренно-теплым. Это дает возможность азиатским видам, которые заселяют Альпы и Апеннины, иммигрировать из зон с умеренным климатом. В этих горах в результате продолжительной изоляции образуется много новых видов; это эндемики итальянских гор.

К концу плиоцена (3,2 млн. лет назад или несколько позже) территориально далекое событие вызывает важное климатическое изменение в Европе: две Америки, которые в течение миллионов лет оставались разделенными в Карибском регионе, соединяются наземным Панамским мостом. Вследствие этого изменяется прежний путь течения Гольфстрим, охлаждается Северная Атлантика, и образуются арктические льды. Средиземноморская область теряет свой тропический характер и становится умеренной, исчезают тапиры и мастодонты. Охлаждение касается в некоторой степени всех континентов, что приводит к вымиранию многих компонентов морской фауны, в частности, моллюсков

Четвертичный период

С **плейстоцена** (начало 1,6 млн. лет назад) начинается четвертичный период, для которого характерны оледенения. Климат наших регионов, который уже стал более прохладным в плиоцене, становится умеренным и часто достаточно холодным. Впервые выпадает снег, и образуются ледники. В Европе традиционно выделяют 4 оледенения (позднее их число доведено до 6): (Бибер, Донау), Гюнц, Миндель, Рисс, Вюрм (названные по именам некоторых рек дунайского бассейна). Последнее Вюрмское оледенение длилось примерно от 100 000 до 10 000 лет назад. Современные методы анализа выявили, что в действительности до трех десятков оледенений следовали одно за другим. Каждое оледенение характеризуется накоплением огромных масс льда, которые покрывают Северную Европу, Сибирь и Северную Америку. Другие ледники покрывали Альпийскую дугу, Пиренеи и другие горные системы мира. Жаркий или умеренно жаркий климат поддерживается только в тропическом поясе. Накопление больших масс воды на континентах приводит к тому, что каждое оледенение сопровождается снижением уровня океанов на сотни метров (рис. 7.12). Поэтому многие группы островов соединяются между собой или с континентом (например, Далматские о-ва, Британские о-ва, Антильские, о-ва Индокитая и др.). Это привело к важным биогеографическим последствиям.

В Альпах покрытие льдом было не полным: там и сям поднимались вершины, как островки среди моря льда, которые являлись убежищем для растений и животных (прежде всего для таких групп, как брюхоногие, жесткокрылые и другие насекомые). Эти "острова-убежища" названы термином *нунатаки* (*nunatakker*). Длительная изоляция популяций определяет дифференциальное накопление генетических изменений на таких островах-изолятах. Данная популяция становится несовместимой с другими такими же группами, обособившимися от вида-родоначальника, и в конце концов не может больше скрещиваться с сестринскими популяциями. Образуется новый вид (аллопатрическое видообразование). Когда льды тают, образовавшиеся за это время новые виды (неоэндемики) спускаются из своих стаций переживания (нунатаков) и заселяют более обширные площади. Хотя они и встречаются с близкими видами, но сохраняют своеобразие, которое может проявляться в различии цвета, формы, размеров и физиологии. Аналогичная нунатакам изоляция может происходить и по разным краям ледникового щита.

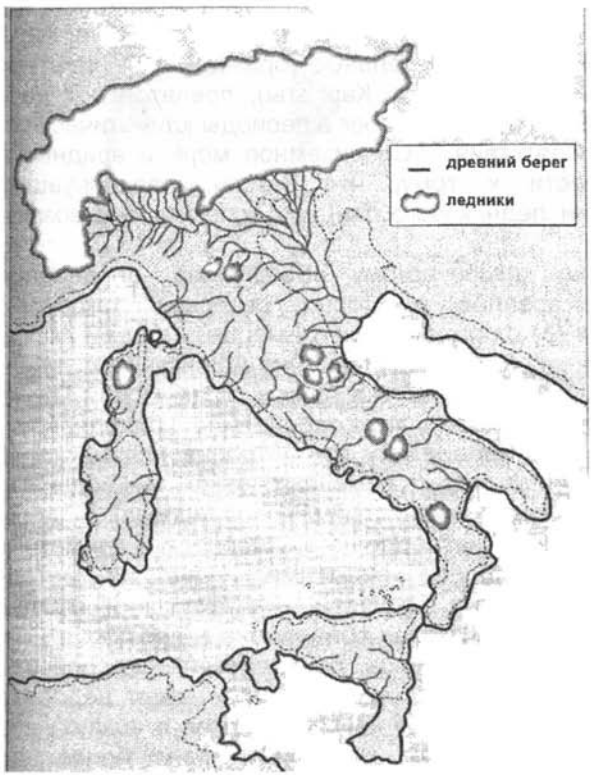


Рис. 7.12. Италия во время последнего оледенения. Регрессии моря соответствует удлинение рек.

Оледенения вызывали значительные последствия также и на территориях, не покрытых льдами. Приледниковые зоны покрыты растительностью арктического типа (тундрой), по которой перемещаются и

которую заселяют растения и животные холодных зон[75]. Виды из Сибири или Маньчжурии (например, бабочка сатир лесной (*Minois dryas*)) расширяют свои ареалы до Италии, используя прохладный климатический "коридор", проходящий по южным окраинам обширнейшего сибирского ледника. В течение холодных периодов плейстоцена центральная Европа была лишена лесов, и в ней господствовали тундровые карликовые кустарнички, травянистые формы холодных степных просторов и произрастающие на болотах осоки. Из наиболее важных видов упомянем дриаду восьмилепестную (*Dryas octopelata* – карликовый кустарничек из розоцветных с белыми цветами), травяную ивку (*Salix herbacea),* луазелерию простертую *(Loiseleuria procumbens),* смолевку бесстебельную *(Silene acaulis),* пушицу Шейхцера *(Eriophorum scheucheri)* и ивку тополистную (*Salix retusa).* Характерными животными этих ландшафтов были мамонт, мускусный бык, сурок, северный олень и лемминг.

В конце плиоцена и начале плейстоцена с территории Европы исчезает несколько родов древесных растений, таких как гинкго, ликвидамбар, секвойя, кипарис, тсуга, магнолия. Эти растения сохранились в восточной Азии и Америке. Объясняется это следующим образом; в Европе, в отличие от других континентов, значительные горные цепи, ориентированные с востока на запад (Пиренеи, Альпы, Карпаты), препятствуют перемещению многих групп организмов с севера на юг в периоды климатических колебаний. Другие широтные препятствия – Средиземное море и аридный пояс Сахары. Это может привести к тому, что таксон, продвинувшийся на юг, при возобновлении ледникового панциря исчезнет без возврата с Европейской территории.

Согласно классическому объяснению, оледенения способствовали расширению ареалов некоторых северных таксонов к югу в трех направлениях (1) от гор Северной Америки к Андам до крайнего юга Южной Америки; (2) от Европы к восточно-Африканским поднятиям до Южной Африки; (3) от гор юго-востока Азии к горам Новой Гвинеи до Австралии и Новой Зеландии. Все это определило биполярное распространение некоторых лишайников, таких как цетрария исландская (*Cetraria islandica*), сфагновых мхов и покрытосеменных, таких как виды осок (*Carex),* кипрей *(Epilobium),* первоцвет мучнистый *(Primula farinosa*).

В течение четвертичного периода климатические колебания становились все более сильными. Один из методов слежения за изменениями климата основан на изучении пыльцевых диаграмм. Ископаемая пыльца, которая обнаружена в древних и недавних отложениях озер и прудов, очевидно, принадлежит ветроопыляемым растениям (растения, опыляемые насекомыми, производят недостаточное количество пыльцы, которая к тому же не рассыпается в воздух). Но ветроопыляемых растений (это в основном, деревья и злаки) более чем достаточно для характеристики типа растительности, а, следовательно, и климата определенного региона в данный момент. Последовательность оседания разных типов пыльцы предоставляет важные данные для реконструкции климатов прошлого. Например, пыльцевая диаграмма (рис. 7.13) относится к последнему межледниковому периоду (Рисс/Вюрм), то есть ко времени, когда

[75] Это перигляциальные зоны со своеобразной перигляциальной растительностью и фаунистическим комплексом (не тундра в полном смысле) (прим. ред.)

исчезнувшего человека прямоходящего (*Homo erectus)* уже заменил наш вид (*Homo sapiens*).

Диаграмма показывает начальное преобладание сосны и березы (= холодный климат), последовательное появление дуба, орешника и липы (= теплый климат) и затем возвращение березы и сосны (= похолодание, предшествовавшее Вюрмскому оледенению).

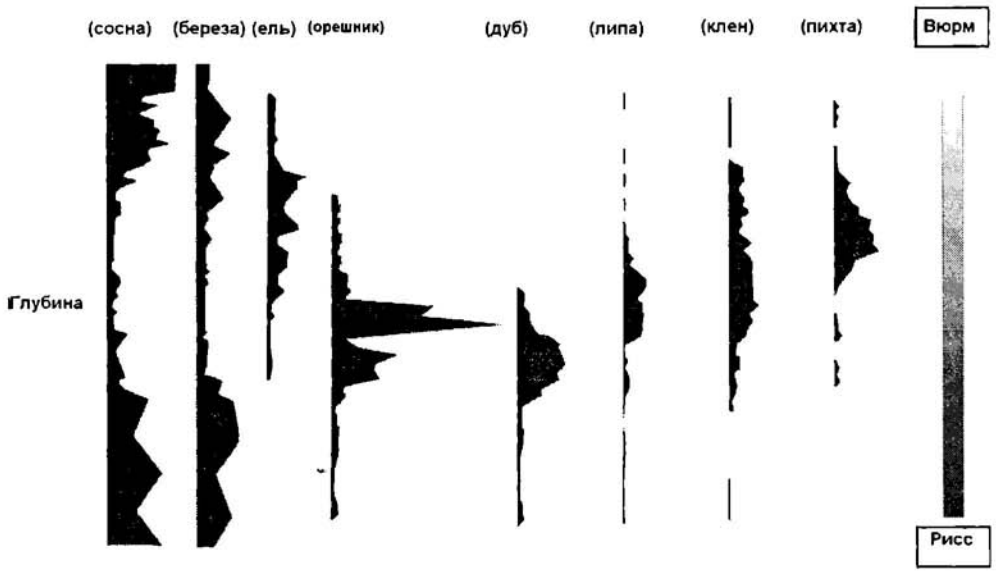


Рис. 7.13. Пыльцевая диаграмма: анализ осадков в последнем межледниковом периоде на территории Польши (по К. Коксу, П.Д. Муру).

Последнее Вюрмское оледенение длится 80 000 лет. Речь идет о комплексном явлении, которое включает определенное число наступлений ледников, чередующихся с короткими теплыми (межстадийными) периодами. Все это выясняется при изучении газов, содержащихся в "ископаемых" пузырьках воздуха, заключенных во льду, возрастом в тысячи лет в Антарктиде. Анализ газов показывает нерегулярное снижение содержания углекислого газа на протяжении всего вюрмского периода. К концу оледенения (приблизительно 15 000 лет назад) вследствие повышения температуры содержание углекислого газа в воздухе изменилось, что в свою очередь явилось причиной парникового эффекта. Действительно, кривая температур, выведенная из анализа соотношения изотопов кислорода, идет параллельно кривой содержания углекислого газа.

Вюрм, во время которого неандертальский человек (*Homo sapiens neandertalensis*), а немного спустя и кроманьонский (*H. sapiens sapiens)* подверглись суровому испытанию, давал о себе знать даже в далеких тропических широтах. Результаты пыльцевого анализа показывают, что многие области дождевого тропического леса были покрыты склерофильными лесами, (то есть деревьями с жесткой, как в Средиземноморье листвой) или превращались в саванну. Дождевые

тропические леса сохранились только в некоторых очень влажных экваториальных областях.

В среднем плейстоцене в Европу и Италию приходят с востока млекопитающие умеренного или холодного климата, такие как представители родов *Capra* (горные козлы) и *Rupicapra (*серны). Установлено, что во время Рисского оледенения (около 0,2 млн. лет назад) в Испании и Италии обитала пиренейская серна (*Rupicarpa pyrenaica)*. В следующем ледниковом периоде (Вюрм) из восточной Европы на Апеннины пришел другой близкий вид серна (*Rupicarpa rupicarpa)*, которая вытеснила пиренейскую серну (возможно, скрещиваясь с ней). Так старый вид *Rupicarpa pyrenaica* исчез со всех европейских гор и сохранялись только по периферии ареала, то есть в Пиренеях и Апеннинах. Апеннинская форма, будучи изолированной, образовала подвид, называемый *Rupicarpa pyrenaica ornata* (сейчас существует как охраняемый вид фауны Абруццо).

Результатом оледенений была также изоляция и дифференциация многих видов животных, например кротов. Традиционная систематика признает единственный вид крота – крот обыкновенный (*Talpa europea*), обитающий от Португалии до Урала, но сейчас, благодаря анализу генетических различий, выделяются 5 европейских видов:

Talpa occidentalis (пиренейский крот), изолировавшийся на иберийском полуострове во время Дунайского оледенения (несколько позднее 2-х млн. лет назад);

T. romana (крупнозубый крот) эндемик Апеннинского полуострова, сформировался непосредственно в процессе оледенения (1,6 млн. лет);

T. stancovici (балканский крот) на Балканах;

T. europea (обыкновенный крот) на европейских равнинах;

T. caeca (слепой или малый крот) обитающий на многих европейских возвышенностях, является единственным кротом с кариотипом, включающим 36, а не 34 хромосомы.

Последние три вида, близкородственные между собой, разошлись немного раньше Гюнца (примерно 1 млн. лет назад) (рис. 7.14).

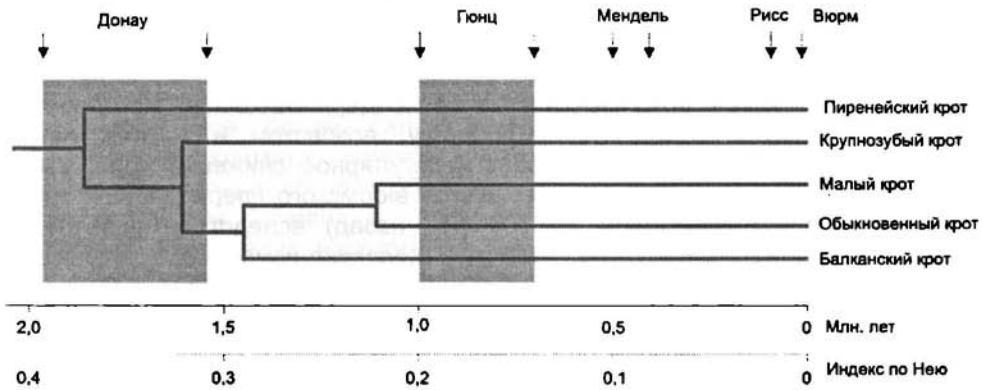


Рис. 7.14. Филогенетические отношения между 5 видами европейского крота на основании анализа генетических дистанций (по Нею). Выделены 2 оледенения наиболее важные для этих эволюционных преобразований (по Э. Капанна).

Биогеографические последствия оледенения могут быть проиллюстрированы разнообразно. Например, на континентах последний отрезок Вюрма ознаменовался исчезновением большинства крупных

млекопитающих как в Евразии, так и в Америке. Сейчас остались в живых практически только крупные млекопитающие Африки.

Причины оледенений

Материки в ходе своего непрерывного движения иногда оказываются в районе полюсов (как сейчас Антарктида). Полярные воды могут изолировать материк от более теплых морей (как происходит сейчас в Северном Ледовитом океане). Современный антарктический ледовый покров начал образовываться 15 млн. лет назад (миоцен), а льды Арктики – около 5-ти млн. лет (плиоцен). Ледяной и снежный покровы удваивают альбедо в данных областях, что приводит к снижению температуры[76]. Снижение температуры в свою очередь увеличивает площадь областей, покрытых снегом.

Этот механизм частично объясняет образование обширных снежных масс в полярных и приполярных областях и затяжные зимы, но не пригоден для объяснения крупных оледенений, происходивших в разные периоды истории Земли (в протерозое, кембрии, силуре, карбоне, пермском и четвертичном периодах). Наиболее правдоподобная гипотеза, объясняющая причины оледенений – астрономическая гипотеза М. Миланковича (Milankovich, 1914), согласно которой земная орбита изменяет свою форму от круглой к эллиптической и наоборот каждые 100 000 лет. В результате, разница между летом и зимой увеличивается или уменьшается. На это явление могут накладываться изменения наклона земной оси, происходящие каждые 40 000 лет. Кроме того, прибавляются еще изменения земной оси периодичностью в 21 000 лет. В результате совмещение этих трех циклов в некоторые периоды может приводить к такому положению Земного шара, которое будет способствовать или не способствовать обогреву нашей планеты.

Даже маленькие различия в интенсивности излучения могут вызвать значительные и долговременные климатические изменения. Действительно, достаточно снижения средней температуры Земли только на один или несколько градусов в течение немногих лет для того, чтобы вызвать огромный рост площадей ледового покрытия. Разница между средними температурами межледниковых и ледниковых периодов равна 5^0C. Она кажется небольшой, но это соответствует огромным различиям в тепловой энергии.

Постоянный наклон земной оси (23^0 с отклонениями ± $1,3^0$), поддерживаемый в течение миллиардов лет, является полным контрастом по сравнению с хаотическими орбитальными движениями всех остальных планет, оси которых могут поворачиваться более чем на 90^0 за несколько млн. лет. Согласно недавним исследованиям большая стабильность Земли обязана своим существованием стабилизирующему воздействию Луны (ни одна другая планета не имеет настолько крупного спутника, чтобы образовать нечто типа "двойной планетарной системы", такой, как наша). Без Луны земной день равнялся бы 15 часам, а ось совершала бы значительные колебания. Тепловые

[76] В периоды оледенений северная Атлантика покрывалась ледяным щитом до широты Нью-Йорка и Португалии. В периоды оледенений льды, которые сейчас занимают 3% земной поверхности, покрывали до 9% всего земного шара (примм. авторов).

последствия этого сделали бы невозможной любую форму высшей жизни.

Тот факт, что небольшие климатические изменения могут запустить изменения гораздо большего масштаба, хорошо иллюстрируется гипотезой "океанического ленточного транспортера". Этот термин относится к крупному теплому течению, расположенному на глубине 800 м от поверхности, которое протекает от экватора к Исландии (рис. 7.15). Достигнув ее, оно охлаждается, опускается на большую глубину, разворачивается на 180^0, пересекает Атлантический океан в противоположном направлении и, протекая через Индийский, достигает Тихого океана. Здесь поток воды несется у поверхности и длинной петлей, уже теплой, поворачивает обратно к Исландии. Считается, что это течение поставляет в северную Атлантику количество тепла, равное 30 % от тепла, получаемого регионом при нагревании солнечными лучами. По мнению некоторых авторов, в прошлом небольшие оледенения нарушали ход этого течения (возможно, из-за вторжения холодной воды с канадских ледников). В результате северная Атлантика, лишенная тепла океанического ленточного транспортера, охлаждалась еще больше, давая толчок к началу больших оледенений.

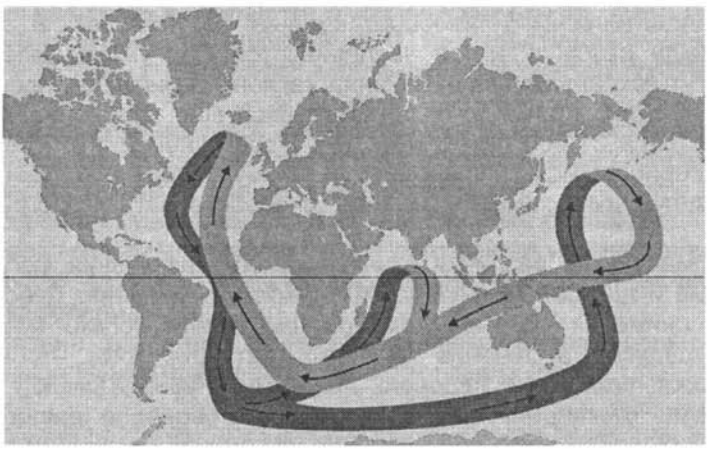


Рис. 7.15. Океанический ленточный транспортер. Глубоководные течения обязаны своим существованием различиям в солености и температуре воды (по В. Броукеру)

Существует теория, рассматривающая наступление оледенений как следствие крупных периодических вулканических извержений. Выбрасываемая при этом в атмосферу пыль может долго оставаться взвешенной в воздухе и в состоянии совершить полное кругосветное путешествие в течение немногих дней. Задержка солнечных лучей дымом и пылью может вызвать снижение температуры, достаточное для начала оледенения. Например, в 1991 г. дым от нефтяных разливов, подожженных в Кувейте, вызвал в Бахрейне, расположенном в 500 км от него, среднее понижение температуры на $2,3^0$ в течение 4 месяцев.

Самый короткий период – **голоцен** или **современный период** (начало 0,01 млн. лет назад) составляет вторую и последнюю часть четвертичного периода. Он включает период времени, следующий за концом последнего оледенения, а также эпоху, в течение которой человек после окончания

великого холода осваивает земледелие и начинает одомашнивать растения и животных.

Отступление льда и снега приводит к смещению тундры и хвойных лесов к северу. Тундра, хвойные леса и связанная с ними фауна, тем не менее, продолжают оставаться в горах (Альпы, Пиренеи и другие евроазиатские и американские горные цепи). Так образуются два биогеографических центра холодного климата: один на северных (бореальных) территориях планеты, таких как Скандинавия, Сибирь и Канада, и другой в горах умеренного пояса. Этот тип распространения известен как *борео-альпийское (арктo-альпийсвое,* прим. ред.*) разделение*. Такое распределение типично для дриады восьмилепестной – *Dryas octopetala* (представленной сейчас в южных горах выше 1500 м и в Северной Европе, рис. 7.16), белой куропатки, зайца-беляка, трехпалого дятла, многочисленных насекомых и многих других организмов (рис. 7.16).

Изучение варвов (от шведского varv = осадок), т.е. тонких годовых слоев озерных осадков, позволило детально реконструировать климатическую эволюцию за последние несколько тысяч лет. Около 13 000 лет назад в озерах северной Европы накапливались осадки, богатые органическими веществами – очевидный знак наступления теплого климата и роста растений. Таким образом, эта дата может означать начало пост-вюрмского потепления (голоцен). Но спустя 1000 лет температура на какое-то время снижается, снова растут ледники, и на их окраинах обильно произрастает типично "холодное" растение – дриада восьмилепестная. Находками ее характерных зубчатых листочков изобилуют глинистые осадки возрастом в 12 000 лет. Этот краткий ледовый эпизод был назван "ранний Дриас" (*Older Dryas)*. Аналогичное, но гораздо более серьезное похолодание повторилось 11 000 лет назад – "поздний Дриас". Эпицентр похолодания – северная Атлантика, а воздействие простирается до Пиренеев и Альп. Возможно, его причиной было нарушение океанического течения, что в свою очередь явилось следствием частичного таяния крупного Лаврентийского (канадского) ледника. Другая гипотеза выдвигает в качестве причины нарушения периодические колебания солености воды в Северной Атлантике. Почти точно 10 700 лет назад заканчивается похолодание позднего Дриаса, и в течение всего лишь 50 лет средняя температура северных атлантических регионов поднимается на 7^0. В последующие 3000 лет температура становится более высокой на всем севере. Африка подвергается настоящему "экваториальному потопу", и река Нил выносит в море большие количества пресной воды. Воды восточного Средиземноморья становятся почти пресными на поверхности и возникает очень сильный вертикальный градиент солености. Слои воды, обладая различной плотностью, больше не перемешиваются, и начинается стагнация (меромиксия). Грунты, которые более не снабжаются кислородом от вертикальных токов воды, превращаются в бескислородный ил (сапропель), практически лишенный жизни.

Нерегулярная тенденция к потеплению после времени Дриас достигает кульминации 6000 лет назад. Дубы, растения теплого климата, продолжают свое распространение к северу Европы со средней скоростью 0,5 км в год. Например 5000 лет назад климат становится менее влажным, и Сахара, которая была зеленым регионом (как показывают анализы пыльцы и свидетельства наскальной живописи), начинает превращаться в пустыню. Одновременно образуются другие крупные пустыни мира. В интервале 5000 и

3000 лет Европа имела среднюю температуру примерно на 3^0C выше современной. Из биогеографических последствий пост-вюрмского потепления упомянем вторжение теплолюбивой иберийской (в частности, португальской) флоры в британский регион, тогда еще связанный с континентом. В Ирландии

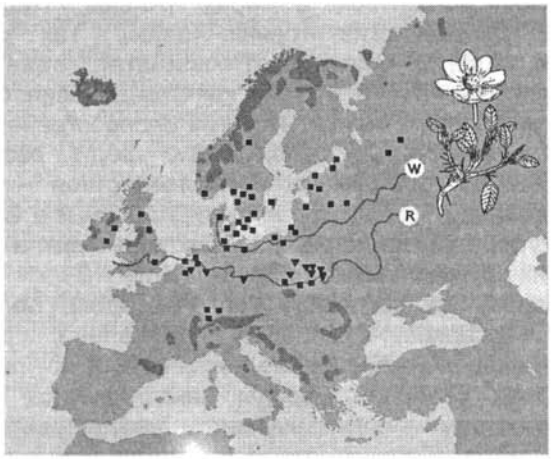


Рис. 7.16. Древнее и современное распространение дриады восьмилепестной в Европе. Темно серые области – современное распространение; квадраты – находки вюрмского возраста; треугольники – находки довюрмского периода; W – граница вюрмского оледенения; R – граница рисского и предыдущих оледенений. Сейчас это пример борео-альпийского разрыва ареала (по Б. Седдону).

и сейчас растет земляничное дерево или земляничник крупнолистный (*Arbutus unedo*), которое распространено обычно в субтропических широтах (жарких и сухих регионах). Как в Ирландии, так и в Англии, встречается дерево южных широт – жирянка лузитанская *Pinguicula lusitanica*. Эти виды вместе с некоторыми другими составляют совокупность растений (по существу ксеротермных реликтов), известную как Лузитанская флора (рис. 7.17). Позднее Англии достигла теплолюбивая дикорастущая липа (*Tilia cordata*). Однако, в это же время таяние льдов подняло уровень моря, превратив Ирландию в остров (более 5000 лет назад). Поэтому дикорастущая липа не расселилась по ирландской территории. Затем еще более высокое поднятие уровня моря превратило и британский полуостров в остров.

Менее ясной оказывается динамика фаунистических колонизаций. Например, некоторые бурозубки (такие как *Sorex minutus*) достигают Ирландии, а другие – нет (например, *Sorex araneus*). Возможно, речь идет о случайном заносе на плавающих стволах или путем случайного транспорта человеком. Распространение в Ирландии оленя обыкновенного является результатом переселения его человеком из Англии.

Детальные реконструкции более поздних палеоклиматов производятся не только при помощи пыльцевого анализа (палинология) и анализа соотношений изотопов кислорода O^{18}/O^{16}, но и с помощью изучения радиоактивного углерода (C^{14}) и годовых колец деревьев (дендрохронология) (ареалы растений тесно связаны с ходом изотерм и изогиет).

В позднейшие времена в изменении климата Европы наблюдается тенденция к снижению влажности. Во времена Римской империи произошло повышение температуры, особенно заметное в центре Европы. По мнению

некоторых ученых, это явление благоприятствовало перемещению варварских племен и способствовало упадку Римской империи. В следующие века северные территории потеплели, даже берега Гренландии зазеленели настолько, что стали привлекательными для колонизации викингами (1100 н.э.). Примерно в 1300 году климат снова стал более холодным, и население

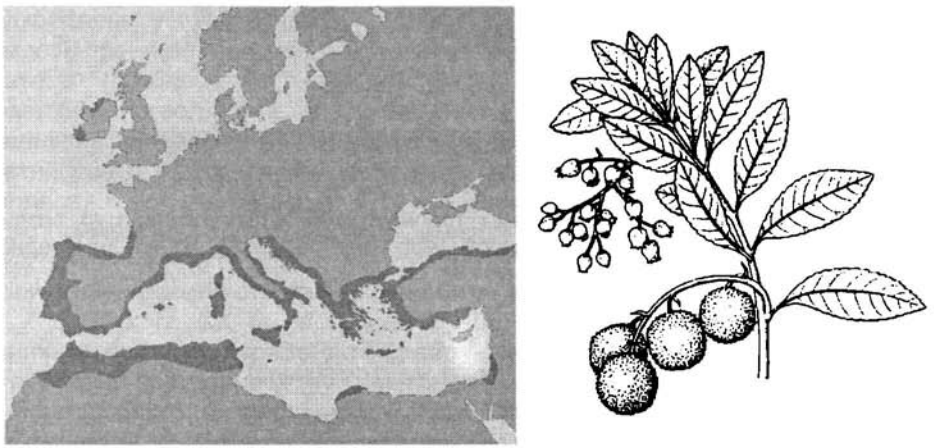


Рис. 7.17. Ареал *Arbutus unedo*, средиземноморского земляничного дерева, также распространенного и в Ирландии (по К.Б. Кокс, П.Д. Мур).

покинуло Гренландию. Относительно суровая температура продержалась до 1700 г (вспомним картины фламандцев с частыми зимними сценами и замерзшими каналами). Другой момент наступления холода отмечается примерно в 1812 г., когда "генерал-зима" способствовал поражению Наполеона в России. С 1870 до 1940 гг. произошло общее повышение температуры. В этот период многие виды орхидей (растений, чувствительных к холоду) расширили свои ареалы. После не очень холодного периода в 1940-1980 гг. средняя температура начала подниматься, возможно, по причине парникового эффекта в результате сжигания топлива (рис. 7.18). В пределах четвертичного периода высокий уровень современной температуры является исключительным.

Что нам готовит будущее? Нагревание планеты – одна из серьезных опасностей, которая нам грозит. Например, если средняя температура повысится на 5^0, а выпадение дождей увеличится на 10%, то все растительные формации нашего полушария переместятся к северу на 1000 км. Это значит, что средиземноморские кустарники будут простираться по всей центральной Европе, в то время как умеренные лиственные леса заменят тайгу Скандинавии и Сибири. Если же влажность останется прежней, то любое повышение температуры повлечет за собой разрушительное опустынивание многих территорий.

И все-таки никто точно не знает, насколько парниковый эффект связан с человеческой деятельностью. Действительно, вспомните, что почти 11 000 лет назад средняя температура повысилась на 7^0 всего за 50 лет исключительно по естественным причинам.

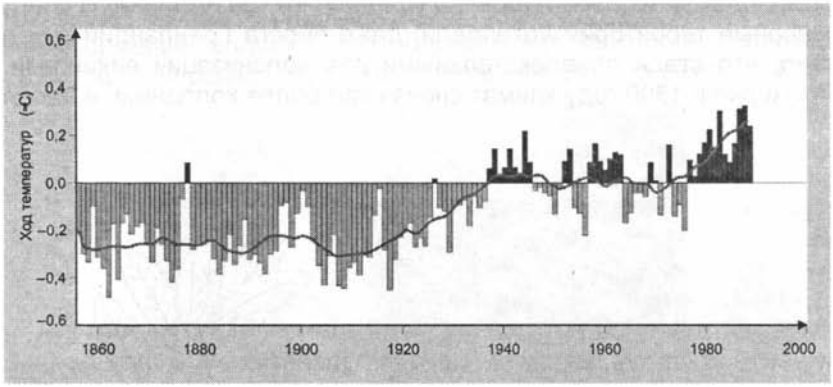


Рис. 7.18. Отклонения средних годовых глобальных температур воздуха (вертикальные черточки) и поверхности моря (непрерывная линия) от среднего значения за период 1951-1980 гг.

Глава 8. ИСТОРИЧЕСКАЯ БИОГЕОГРАФИЯ

8.1. Современная историческая биогеография

Систематика живых организмов и историческая биогеграфия развивались параллельно в течение 100 лет после эпохи Дарвина и Уоллеса. В сложные периоды развития обеих наук, хотя и происходило накопление материала, и появлялись новые гипотезы, но они не были теоретически подкреплены. Исключение составляют проблемы, связанные с микроэволюцией, получившие огромное развитие в период "современного синтеза" (объединения дарвинской теории эволюции с генетикой). Что касается биогеографии, и, в частности, понятия *центр происхождения-дисперсии*, как ключа для объяснения истории происхождения видов разных частей света, то она появилась в своем современном виде в работах А. Уоллеса и Ч. Дарвина (см. Гл.1) и остается по существу неизменной (и неоспоримой!) в работах Мэтью, Симпсона и Ф. Дарлингтона. В то же время таксономия концептуально не отходила от селекционных представлений (если она не носила строго приспособительный характер) дарвинизма.

С 50-х гг. XX в., а точнее с 1966 г., с распространением идей В. Хеннинга началось бурное, до сих пор не утихшее обсуждение, которое ведет к глубокому теоретическому и методологическому пересмотру таксономии и филогенеза. Это, в свою очередь отражается непосредственно на подходах к исторической биогеографии того же В. Хеннига и особенно Л. Брундина, которых мы с полным правом можем считать основателями этого направления, известного как *филогенетическая биогеография* (см. гл. 8.3).

В тот же период в науках о Земле появились гипотезы мобилизма. После короткого периода популярности теория Вегенера о дрейфе континентов практически была забыта, и о ней не вспоминали несколько десятилетий. Снова вспомнили о ней в начале 70-х гг. Появились новые теории, объясняющие механизмы движения щитов и плит земной коры, а также началось изучение палеомагнетизма. Не являвшееся более статическим видение структуры земной коры и взаимоотношения ее частей оказало огромное воздействие на современную биогеографическую мысль, особенно потому что дало возможность сформулировать гипотезы, альтернативные тем, которые основаны на дисперсии, и сопоставить их с гипотезами палеогеографии.

Критика, высказанная Л. Круаза по поводу традиционного подхода в исторической биогеографии, и сама его работа были практически проигнорированы официальной наукой. И только в начале 70-х гг. в журнале " Systematic Zoology" появилась знаменитая работа Л. Круаза, Дж. Нельсона и Д. Розена "Centers of origin and related concepts" (1974), знаменующая начало *викариантной биогеографии* (см. Гл. 8.4), в которой соединяются принципы случайности распространения с филогенетическим анализом кладистического типа и идея фрагментации биот.

Позже Л. Круаза отмежевался от этой теории, его идеи разработаны и развиты научным течением, называющим себя "панбиогеографическим" (см. гл. 8.5), претерпевающим сейчас бурное развитие.

Теоретические дебаты в биогеографии разворачиваются сейчас по крайней мере в четырех направлениях: это эволюционная биогеография (М. Удварди, Дж. Хаффер, П. Мюллер и Дж. Бригс), которая пересматривает сейчас свои основополагающие принципы под воздействием критики других

школ, **филогенетическая, викариантная** и **панбиогеографическая**. К ним хочется добавить подход более высокого уровня, который по критериям и методологии и широко им применяемым, можно назвать **фенетическим.**

8.2. Эволюционная биогеография

Методология *эволюционной биогеографии* состоит в установлении истории населения определенной области из суммы биогеографических историй изучаемых систематических групп. История животного населения Южной Америки в кайнозое реконструирована Симпсоном на основе синтеза биогеографических историй основных групп млекопитающих. Ф. Дарлингтон утверждает, что «необходимо анализировать отдельные случаи, а также сопоставлять их».

Как уже неоднократно подчеркивалось на предыдущих страницах, эволюционная биогеография основывается на парадигме *центр происхождения-дисперсии*. Оно, в свою очередь, основывается на серии понятий, важнейшие из которых необходимо обсудить, хотя бы в общих чертах.

Прежде всего, каждый вид зарождается в определенный момент, а главное – в определенной области, которая представляет собой центр происхождения. Причина видообразования ясна: новый вид возникает как адаптивный ответ на локальное изменение избирательного воздействия окружающей среды. За появлением нового, "более развитого" (или лучше адаптированного к новым условиям) вида следует установление конкурентных взаимоотношений с "материнским видом" ("более примитивным" или менее приспособленным к измененным условиям среды). Такие взаимоотношения приводят в конечном итоге к захвату первоначальной территории новым видом и к смещению к периферии более примитивного вида.

Отсюда происходит концепция "центра происхождения" надвидовых групп, понимаемая как область, где в пределах группы формируются новые виды. Они, расширяя собственные ареалы, вытесняют другие виды своей группы по принципу "эффект каскада". Такое смещение происходит по причине вагильности каждого вида, т.е. суммы его способов активной и пассивной дисперсии.

Это побудило биогеографов-эволюционистов выработать критерии для выявления центра происхождения надвидовой группы. Эти критерии, скрупулезно (и достаточно критически) проанализированные Кэйном, используются даже современными авторами, например, Ф. Дарлингтоном и Бригсом. Приведем основные из них.

(1) *Центр происхождения группы соответствует области, в которой она являет собой максимальное таксономическое богатство и\ или максимальное экологическое разнообразие.* Этот критерий основан на принципе роста разнообразия с течением времени. Поэтому центр происхождения приурочен к области, наиболее богатой видами данного таксона. Например, некоторые авторы утверждают, что Австралийский регион, поскольку он населен наибольшим количеством видов попугаев, должен рассматриваться как центр их происхождения. В некоторых случаях этот критерий (например, в роде бобовых *Ononis* (рис. 8.1)) мог бы казаться значимым, но он лишен теоретических и эмпирических подтверждений. Не учитывается тот факт, что выявленная область может в действительности

быть областью высокого экологического разнообразия, заселенной таксоном вторично.

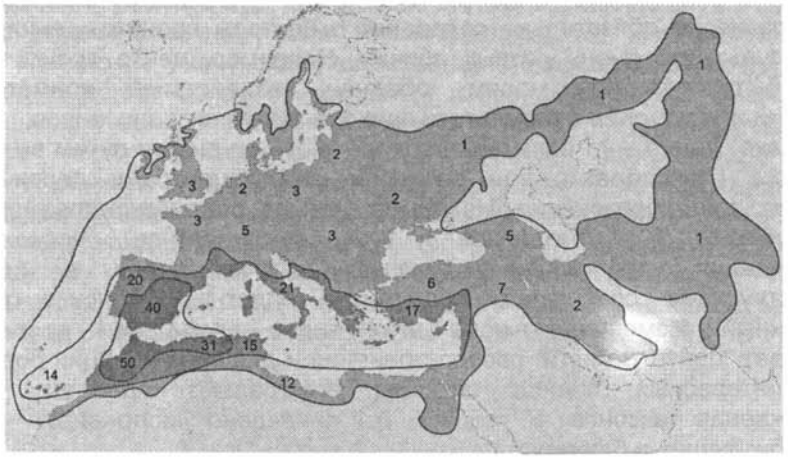


Рис. 8.1. Центр разнообразия рода *Ononis* (стальник) находится в испано-магрибском районе Средиземноморской области, где обитает более 30 видов. (по Х. Меуселю и Э. Яджеру).

Пример с вьюрками Дарвина, возможно, спорный, (рис. 8.2): они представлены на Галапагосских островах 14 видами, относящимися, по крайней мере, к трем родам, крайне разнообразным с экологической точки зрения.

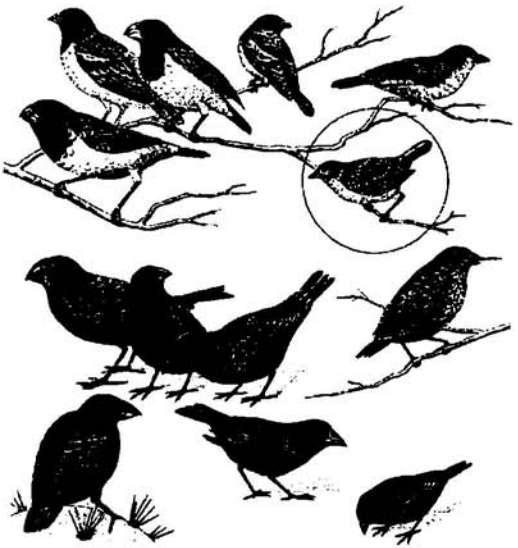


Рис. 8.2. Шесть наземных видов вьюрков Дарвина рода *Geospiza* (внизу); 6 древесных видов рода *Camarhynchus* (на ветках); 1 древесный вид рода *Certhidea*: (в кружочке) (по Д. Лэку и др.)

Не верно предполагать, что Галапагосские острова являются "центром происхождения" вьюрков! Речь идет скорее о "центре (вторичной) эволюционной радиации". По той же причине и Гаваи не могут считаться центром происхождения рода *Drosophila*, хотя на этом архипелаге обитает

треть всех видов этого рода. Из растений назовем пример с двудольными растениями рода *Erica*, которое не происходит из Южной Африки, хотя представлено там 580 видами. Тот факт, что центр максимального разнообразия не обязательно совпадает с центром происхождения, может быть результатом очень разных причин. Например, центр происхождения может быть затоплен морем, обеднен воздействием климатических изменений или изменен в результате прихода конкурирующих видов.

Однако существуют попытки преодолеть эти трудности путем выявления градиентов разнообразия или различий между центрами первичного и вторичного видообразования. Например, четыре рода покрытосеменных (2 рода бобовых, 1 – гвоздичное и 1 – сложноцветное) евроазиатского происхождения, представлены разным числом видов в регионах, соответствующих следующим градиентам: плотный, консистентный и разреженный. Изменение числа этих видов вдоль оси восток-запад определяет "центр тяжести" распространения и дифференциации рода. Этот очень интересный подход все-таки не решает проблему центра происхождения таксонов. В таблице 8.1 приведено число видов четырех родов, обитающих в 6 регионах.

Таблица 8.1. Евроазиатское распространение 4-х родов покрытосеменных.

Род	Испания	Италия	Греция	Турция	Туркменистан	Япония
Genista	**47**	34	13	6	1	0
Trifolium	54	**98**	64	25	14	1
Silene	58	65	**86**	35	49	10
Artemisia	20	17	5	10	**68**	17

Более эффективным, чем сравнение между видом и родом является сопоставление между видом и секцией, таксономической категорией, часто применяемой в ботанике, и являющейся промежуточной между родом и видом. Такие сопоставления, по мнению некоторых авторов, могут помочь в разделении первичных и вторичных центров происхождения (табл. 8.2)

Таблица 8.2. Число видов и порядков камнеломок (*Saxifraga*) в разных регионах

Регион	Вид	Секция
Центр и север Европы	84	12
Средиземноморье	54	10
Сибирь	22	6
Восточная Азия	143	8
Восток С. Америки	21	7
Запад С. Америки	35	7
Мексика	2	1
Анды	4	1
Тропическая Африка	1	1

Итак, в восточной Азии много видов рода *Saxifraga*, но ее секции, (которые, очевидно, более древние, чем виды) более многочисленны в Европе. По мнению некоторых ученых, это подтверждает гипотезу

европейского центра происхождения и вторичного азиатского центра дифференциации.

(2) *Центр происхождения надвидовой группы соответствует древнему (более развитому) ареалу вида этой группы.* Этот критерий вытекает непосредственно из уже упомянутого принципа, согласно которому каждый новый вид смещает более примитивный к периферическим зонам. Как и предыдущий критерий, он грешит "актуализмом", поскольку пренебрегает тем, что, даже если земная поверхность не меняет своей конфигурации, изменения климата могут со временем привести к исчезновениям или значительным смещениям в распространении видов. В действительности эти явления подтверждены ископаемыми флорами и фаунами: достаточно упомянуть об ископаемых находках жесткокрылых в центре Лондона (Трафальгарский парк), чьи современные ареалы распространяются дизъюнктивно от Иберийского полуострова до Сибири (рис. 8.3).

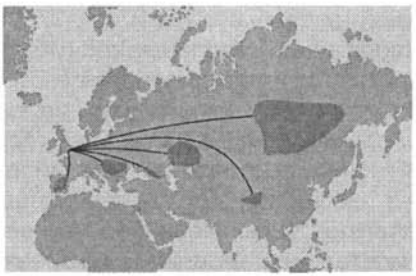


Рис. 8.3. Современное распространение шести видов жесткокрылых в ископаемой фауне Трафальгарского сквера в Лондоне (по данным Г. Купе).

(3) *Центр происхождения надвидовой группы определяется по наиболее древним ископаемым видам, относящимся к этой группе.* Этот критерий аналогичен критерию, часто используемому для "датирования" происхождения таксона, и грешит логической ошибкой, которой нельзя пренебречь. Например, обнаружение самых древних ископаемых жесткокрылых *Geotrupidae* в отложениях верхнего мела в Центральной Азии в действительности только подтверждает существование этого семейства, но не отрицает существование группы. Кроме того, эти ископаемые не свидетельствуют о том, что ареал семейства *Geotrupidae* был ограничен в верхнем мелу Центральной Азией и что данная территория может рассматриваться как "центр происхождения" этого семейства. По крайней мере, было бы утопией надеяться, что мы имеем в распоряжении, как писал Дарлингтон "действительно хороший ископаемый реестр". Кроме того, идея о том, что "самые примитивные ископаемые группы находятся в месте происхождения, а следующие производные указывают направление движения", не является абсолютной, без отклонений по сравнению с критерием (2).

(4) *Центр происхождения надвидовой группы соответствует области, где имеется наибольшее число ископаемых форм этой группы.* Критика, связанная с предыдущими критериями, относится и к этому случаю. В частности, обилие или разнообразие известных ископаемых не всегда соответствует обилию или разнообразию действительно существовавших погребенных форм.

(5) *Центр происхождения надвидовой группы соответствует области, которая населена в основном видами с плезиоморфными признаками.* Этим критерием пользовался Брундин, чтобы выявить центр происхождения некоторых групп двукрылых насекомых.

На самом деле существует гораздо больше критериев для выделения центров происхождения групп живых существ, чем те, что были упомянуты выше. Б. Хернандес и Л. Боускветс насчитывают 13, а углубленный анализ биогеографической литературы выявил бы еще больше. Многие из них представляются сильно противоречащими друг другу. Например, критерий соответствия центра происхождения ареалу недавно возникшего таксона является противоречивым. По крайней мере так кажется тому, кто полагает, что центр происхождения группы выявляется наличием "синтетических форм" (двусмысленный термин, которым хотели обозначить, вероятно, виды или подчиненные группы, объединяющие наибольшее число морфологических и экологических характеристик, присущих также другим элементам той же главной группы).

Второй элемент положения эволюционной биогеографии составляет **дисперсия**. Виды расселяются в пространстве в соответствии с условиями среды и собственной вагильностью. Это положение вместе с обсуждавшимся ранее понятием динамики центра происхождения позволяет эволюционной биогеографии объяснить историю заселения всей планеты даже в самых сложных случаях. Эти ситуации вплоть до прошлого века заставляли биогеографов предполагать возникновение многообразных временных межконтинентальные мостов или наличие бесконечных актов творений во времени и пространстве (см. гл.1). Анизотропия земной поверхности предполагает, однако, более или менее значительные ограничения для дисперсии, особенно в случае распространения на далекие расстояния. На основе таких рассуждений Симпсон выделил 3 типа путей обмена элементов между разными биотами: коридоры, фильтры и алеаторные пути. Распространение по ним ограничено степенью свободы, которую эти пути предоставляют для проникновения.

По мнению Е. Вилли (который, будучи представителем викариантной биогеографии, критикует представления эволюционных биогеографов) каждый таксон возникает в небольшом центре происхождения и оттуда достигает своего современного распространения посредством также алеаторной дисперсии, зависящей от взаимной неподвижности материков. Существует мнение, что если строение Земли и изменялось когда-либо, то это происходило так давно, что не повлияло на структуру биосферы. Если наш анализ эволюционной идеи (гл.1) верен, то концепция происхождения живых существ в определенный момент и в определенном месте, из которого они расселились по Земному шару, является в действительности гораздо старше, чем представление, что конфигурация возникшей суши не была неизменной. Вероятно, под действием этого "тяжелого ядра" (термин Имре Лакатоса), вокруг которого в течение века строилась наука, эволюционные биогеографы неохотно приняли гипотезу дрейфа континентов и тектоники плит. Они не сразу воспользовались методологическими и теоретическими возможностями, которые эти концепции предлагали исторической биогеографии.

Самым явным следствием эволюционного подхода в исторической биогеографии был, вероятно, голарктизм*, вернее, тот комплекс гипотез, которыми пытаются объяснить происхождение близких групп с разорванными

ареалами, обитающих в южном полушарии (юг Южной Америки, Южная Африка, Австралия и/или Новая Зеландия), исключительно на основе северных путей расселения, которые проходили через Евразию, современный Берингов пролив, через Австралию, Индомалазию и Зондский архипелаг (рис. 8.4). Современные эволюционные биогеографы критически относятся к голарктизму, не имея при этом ни методологических, ни теоретических оснований. В действительности, парадигма изменилась мало или не изменилась совсем, но рассуждения экоэволюционного порядка, связанные с современным распространением биотического разнообразия, сместили "центры происхождения" в тропический пояс, оставляя при этом неизменной концепцию о континентальных и алеаторных путях распространения.

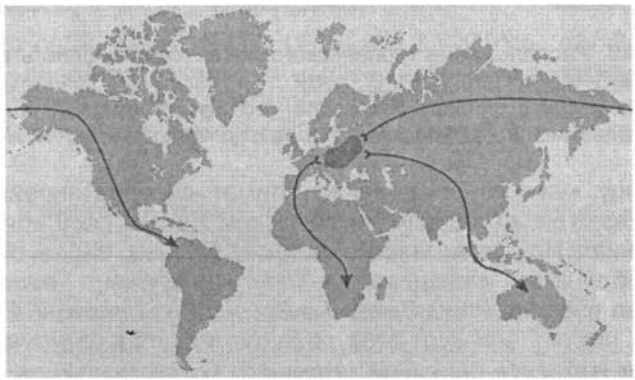


Рис. 8.4. Основные пути распространения живых организмов согласно теории голарктизма.

Смещение в сторону неортодоксальных версий эволюционной биогеографии состоит в так называемой "теории убежищ". Под биогеографическим рефугиумом или "биогеографической аркой" сегодня понимается более или менее обширная часть биоты региона, своего рода биогеографический остров, остающийся стабильным по сравнению с другими областями, которые в результате изменения климата, из-за образования эпиконтинентальных морей или других причин претерпевают изменения или даже массовые вымирания. Гипотеза существования областей-убежищ, стабильных в течение долгого времени, появилась на заре современной биогеографии, а в 30-40 гг. была развита как "теория убежищ". Эта теория была снова принята недавно в новой формулировке, прежде всего Хаффером и Мюллером. Для того, чтобы разъяснить биогеографическую важность теории убежищ, приведем 3 примера.

Начнем с концепции биоразнообразия дождевого тропического леса. Как известно, этот тип сообщества характеризуется повышенным числом видов растений и животных (высокое *экологическое и биологическое разнообразие*, см. гл. 5.2). Классические экологи объясняют это явление высокой климатической стабильностью в последние миллионы лет. По мнению Хаффера, тропические леса в какой-то степени тоже были затронуты плейстоценовыми оледенениями. Например, Амазония становилась более засушливой во время ледниковых периодов, превращаясь потом в саванну. Только некоторые области оставались достаточно влажными и были покрыты

тропическим лесом (рис. 8.5). На этих "лесных островах" популяции растений и животных эволюционировали в условиях изоляции по пути аллопатрического видообразования (см. гл. 2.2).

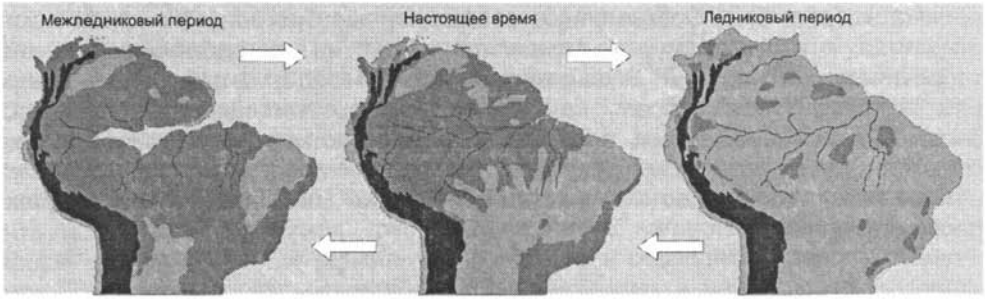


Рис. 8.5. Расположение тропического леса (серая область вокруг Амазонки) в разные климатические периоды. В связи с интенсивным таянием ледников (слева) море затопило часть речного бассейна; во время оледенения (справа) лесные массивы разбивались на фрагменты, а море отступило (по Дж. Линку).

К концу каждого оледенения климат снова становился влажным, и области, покрытые дождевым тропическим лесом, расширялись, охватывая всю Амазонию. При этом многие потомки лесных видов оказывались не в состоянии больше скрещиваться друг с другом; пространственная и генетическая изоляция преобразовывала их в новые виды. Повторение этого процесса с наступлением и отступлением каждого оледенения, по мнению Хаффера, и является причиной огромного богатства видов дождевого леса. Согласно этой концепции древние лесные острова должны рассматриваться как *биогеографические убежища*. Их локализация может выявляться путем наложения ареалов современных таксонов (рис. 8.6). Теория основывается на следующих наблюдениях:

- Модель убежища, полученная путем анализа распространения некоторых птиц, справедлива и для других таксонов (лягушек, ящериц, бабочек, растений)
- По сравнению с другими амазонскими регионами древние убежища населены сейчас большим числом эндемиков.
- Новые виды, появившиеся в лесных убежищах, относятся к таксонам, характерным для дождевого леса. Дисперсия за пределы этих местообитаний, практически отсутствует.
- Ископаемые ксерофитные почвы были найдены только там, где были саванны, т.е. вне зон убежищ.

Концепция вызвала горячую дискуссию, появилось много возражений и контр-возражений. Например, согласно одной из крайних позиций, климатические изменения, которые претерпевала Амазония во время ледниковых периодов, были такими резкими, что не оставалось даже небольших лесных участков, т.е. убежища никогда не существовали.

Другие примеры касаются убежищ, связанных с нунатаками. Во время оледенения покров никогда не был сплошным, и многие участки оставались

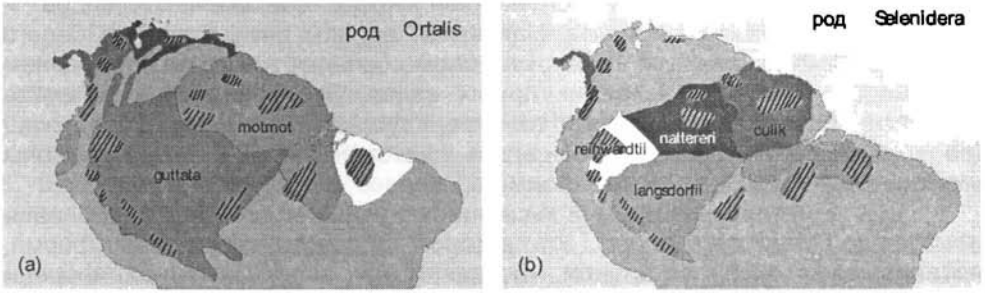


Рис. 8.6. Распространение группы видов птиц рода *Ortalis* (a) и рода *Selenidera* (b) (по Дж. Линку). Заштрихованные области обозначают предполагаемые лесные сообщества.

свободными ото льда. Таким образом, многие организмы смогли остаться *in situ* (на месте), давая потомство до наших дней. Существование древнего нунатака выявляется с помощью модели совпадающих ареалов таксонов, филетически не связанных между собой. Рисунок 8.7 иллюстрирует один из таких случаев.

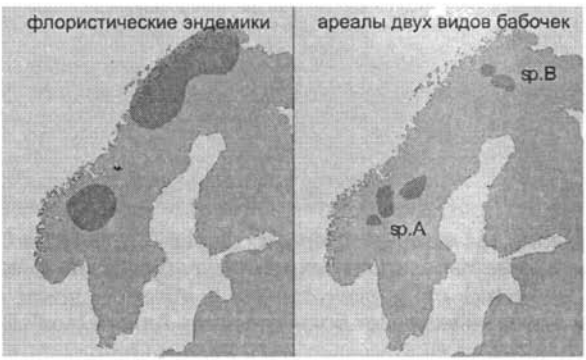


Рис. 8.7. Совпадение ареалов разных таксонов, обусловленное оледенением.

Альпийские нунатаки были расположены вдоль окраин ледника: один около северной, а другой около южной границы ледяного купола, покрывавшего Альпы (рис. 8.8).

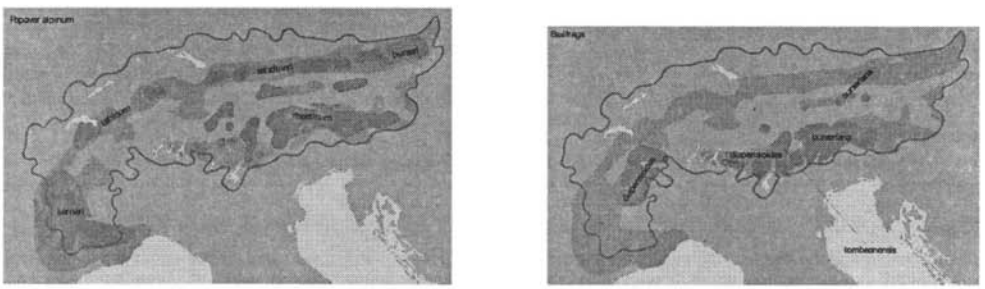


Рис. 8.8. Распространение 5 подвидов *Papaver alpinum* (вверху) и 3 видов рода *Saxiphraga* (внизу). В обоих случаях распространение (обозначено темно серым цветом) совпадает с двумя древними границами ледников (обозначено линией): одна расположена у северной, а другая у южной окраины Альп (по С. Пигнатти).

Это следует из распространения многих современных видов и подвидов эндемичных растений. Например, ареалы пяти подвидов белого альпийского мака (*Papaver alpinum*) в целом совпадают с распространением трех видов *Saxifraga* и многих других видов. Эти совпадения остаются непонятными, если не принять во внимание существование древних убежищ (на рисунке обозначены темно-серым цветом), где различные таксоны смогли выжить и создать новые формы.

Другой интересный случай касается географического распространения нематоды *Cystidicola farionis*, от которой образовалась новая форма, поселившаяся в плавательном пузыре американской озерной форели (*Salvelinus namaycush*). Во время последнего оледенения форель и ее паразит исчезли из всей Сев. Америки, исключая часть Аляски, которую не затронул ледник (нунатак) (рис. 8.9).

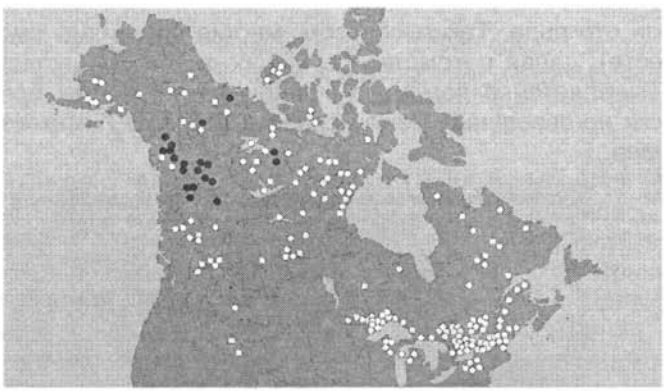


Рис. 8.9. Места, в которых озерная форель (*Salvelinus namayush*) была обследована на наличие паразитических нематод (*Cystidicola farionis*). Сейчас этот паразит (темные кружочки) обнаружен только в области, почти соответствующей древнему нунатаку, который включает большую часть Аляски (по Г. Блэк).

Имеются также случаи, когда географическое распространение организмов невозможно объяснить современными причинами. Это случай новозеландского жесткокрылого *Lyperobius huttoni* на Южном острове, который населяет также крайний юг Северного острова (рис. 8.10).

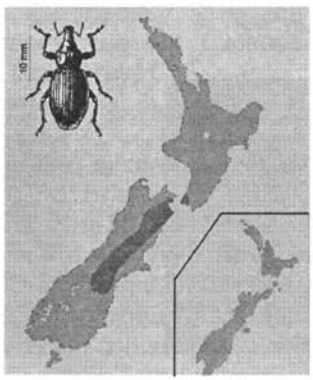


Рис. 8.10. Ареал *Lyperobius huttoni* (сем. *Curculionidae*). В рамке дана палеогеографическая реконструкция Новой Зеландии в плиоцене (по Р. Сугате и др., по Р. Гроу).

Можно предложить два объяснения:

(1) Данному виду, происходящему с одного из двух островов, удалось преодолеть морской пролив, разделяющий их, и заселить часть другого острова (дисперсионная гипотеза).

(2) Крайний юг Северного острова был когда-то связан с Южным островом и отделен от остальной части Северного каким-либо барьером. Существующая сейчас на севере популяция подтверждает существование древней географической связи (гипотеза реликтовой популяции).

Для решения вопроса о характере распространения организмов недостаточно только примера, приведенного выше. Необходимо изучение распространения других организмов. Оказывается, что модель распространения упомянутого вида жесткокрылого присуща также еще 60 видам различных животных и растительных таксонов. Зная, что эти таксоны не родственны и обладают разными способностями к перемещению, сложно предположить шесть десятков отдельных дисперсионных событий (гипотеза 1). Критерий экономности делает предпочтительным вариант однотипного события, способного объяснить 60 рассматриваемых случаев (гипотеза 2).

Приведенные примеры показывают (в разном масштабе), что как минимум возможно, а иногда даже предпочтительно формулировать гипотезы, альтернативные тем, которые основаны только на дисперсии. В приведенных примерах началом биогеографической эволюции считается не дисперсионный процесс, а дробление первоначально единой биоты. Этот подход является основным для викариантной биогеографии и с некоторыми изменениями для панбиогеографии.

В других случаях реликтовое, казалось бы, распространение является результатом древней дисперсии. Например, человек (*Homo sapiens*), возникший в Африке между 0,2 и 0,1 млн. лет назад, проник прежде всего в Евразию и через нее в Австралию. Постепенно через Берингов мост он достиг Северной Америки и оттуда Центральной и Южной Америки. Туда, как утверждают некоторые авторы, человек мог проникнуть и морским путем, пересекая Полинезию и, возможно, даже Атлантику. Последующие волны миграций привели к дальнейшему распространению человеческих групп (рис. 8.11).

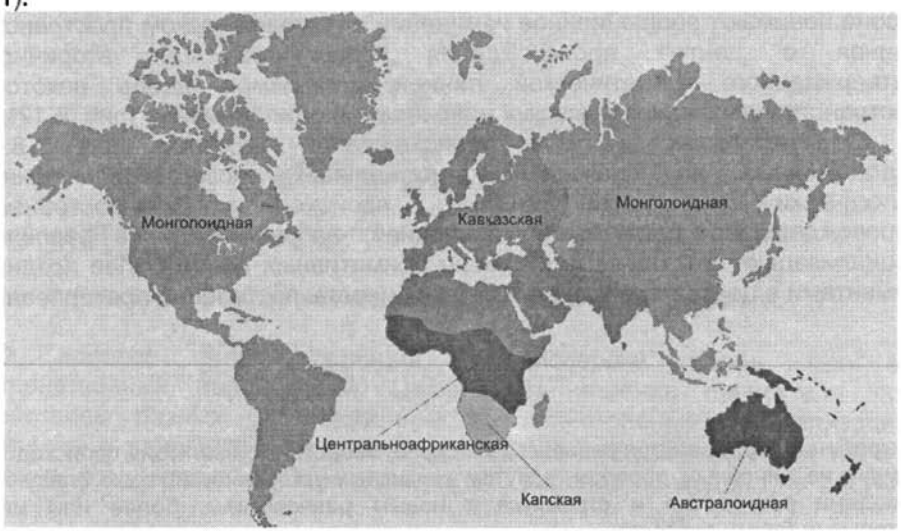


Рис. 8.11. Распространение в 1492 г. основных этнических групп (по Б. Чьярелли)

На фоне общей картины распространения происходили многочисленные случаи дисперсии меньших масштабов, результатом которых стали аллохтонные лингвистико-этнические поселения, не являющиеся реликтовыми. В качестве примера приведем список основных лингвистических групп, представленных в Италии в результате иммиграций, произошедших в античные времена или в средневековье (табл.8.3).

Таблица 8.3. Лингвистические группы населения Италии образовавшиеся в результате дисперсионных процессов в античные и средние века

Языки	Исторические центры
итальянский	все регионы
провансальский	Пьемонте
ладино (ретророманский)	Трентино, Фриули
каталанский	Сардиния
немецкий	Трентино, Валь д`Аоста
словенский	Фриули - Венеция Джулия
сербохорватский	Молизе
греческий	Апулия, Калабрия
албанский	от Абруццо до Сицилии

Недавнее развитие эволюционной биогеографии, связанной по крайней мере до сих пор только с анализом биогеографической истории отдельных систематических групп, основывается на теории пульсации таксона, предложенной Эрвином на основе понятия "цикла таксона" Дарлингтона, использованного Вильсоном.

Теория пульсации таксона основывается на положении, что каждый филетический ствол (и каждая филетическая ветвь) в определенном месте подвергается кладогенезу и адаптивной радиации, которым суждено рано или поздно затухать с исчезновением сформировавшихся систематических групп. Эта теория, на которую оказало сильное влияние правило "прерывистого равновесия"[77], подразумевает, что эволюция происходит во времени и в пространстве путем чередования периодов относительного покоя с периодами интенсивной дифференциации и расширения. Под пульсацией таксона понимают эволюционное изменение в географическом пространстве, начиная с центра происхождения (первичного или вторичного), подтвержденного филетической линией организмов вдоль некоторых пространственных и экологических направлений одновременно (рис. 8.12).

От некоторых центров происхождения жужелиц (рис. 8.13), расположенных во влажных экваториальных экосистемах, занятых экологически значимыми видами, происходило распространение, сопровождавшееся адаптивной эволюцией, направленной на различную специализацию. Это привело к замене примитивных линий более поздними элементами в центре ареала; они, в свою очередь постепенно претерпевают

[77] Выражение "прерывистое равновесие" подразумевает, что эволюция происходит во времени не линейным образом, а путем кризисных ускорений, которые следуют за периодами равновесия и стремятся к новым равновесиям, более или менее длительным (прим. авторов).

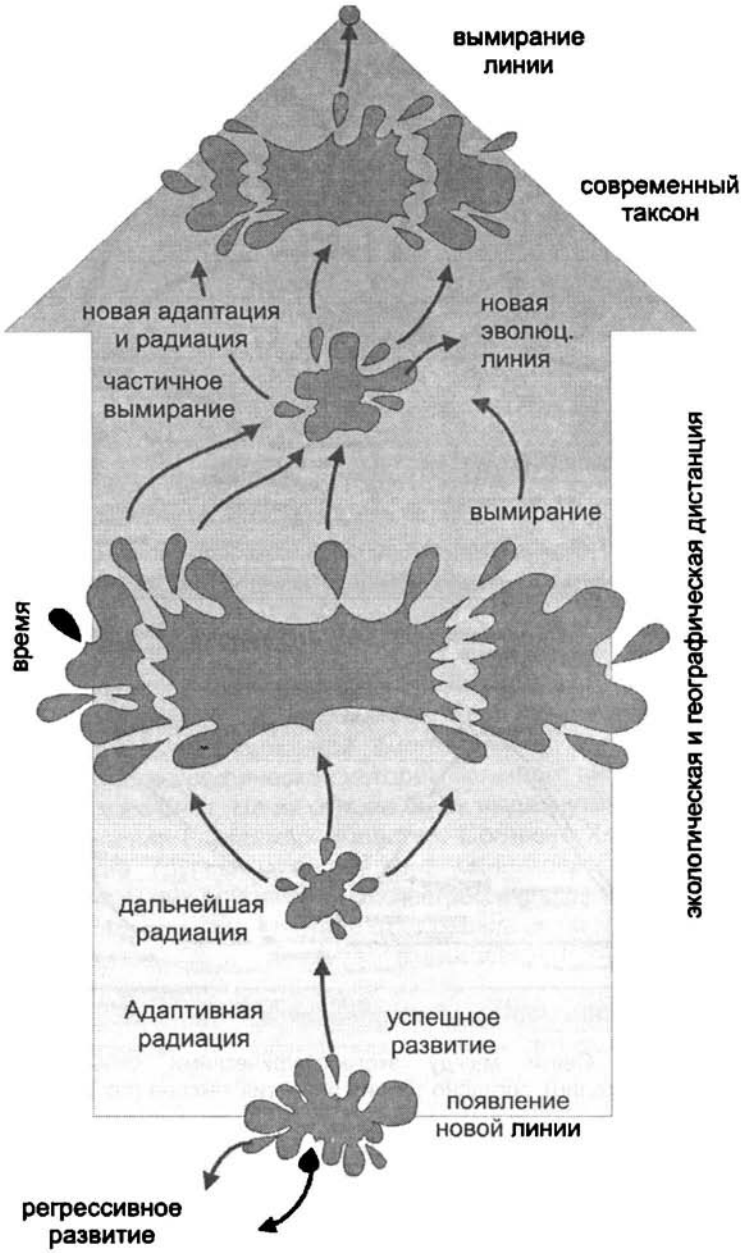


Рис. 8.12. Обобщенная схема развития таксона (по Т. Эрвину).

новый процесс дифференциации и дисперсии вдоль тех же пространственных направлений. Цикличность явления происходит под воздействием разных сил, связанных как со степенью специализации, достигнутой в данный момент различными филетическими ветвями, так и с внешними воздействиями. Схематически это явление приведено на рисунке 8.14.

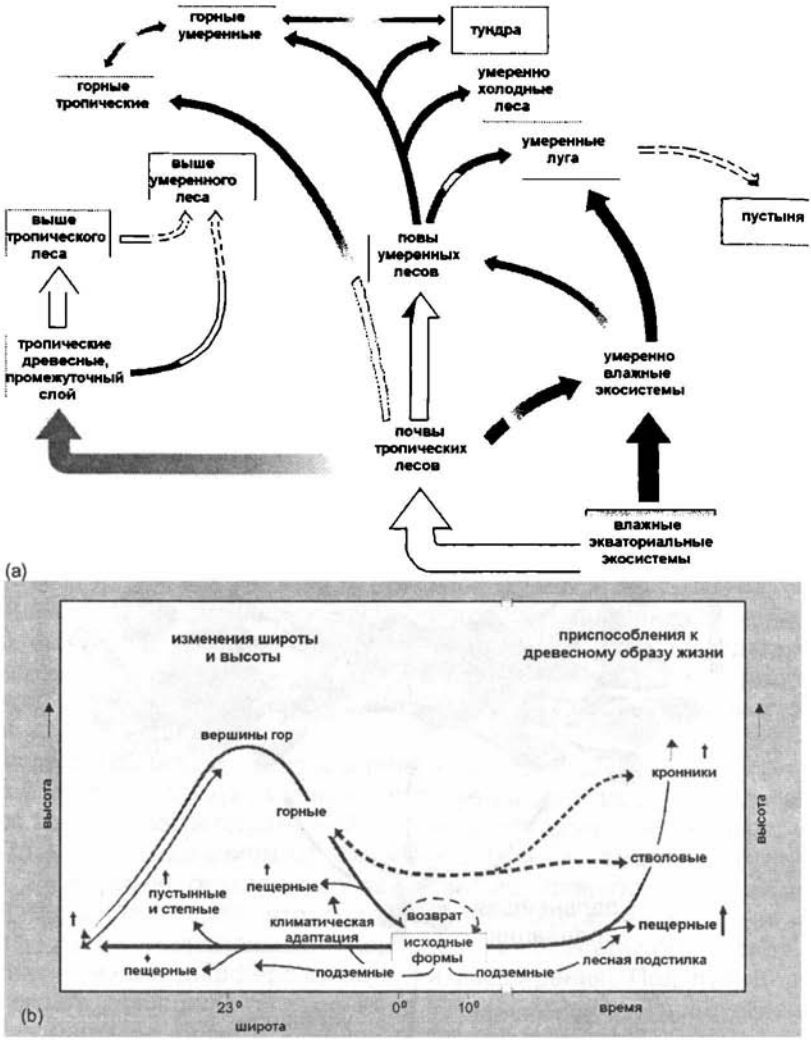


Рис. 8.13. Связи между экогеографическими событиями и группами жесткокрылых (жужелиц), согласно теории развития таксона (по Т. Эрвину).

Примером, который может быть объяснен в этом ключе, является американская группа *Onthophagus chevrolati*, монофилетический комплекс трех десятков видов мелких скарабеев – копрофагов, распространенных между южной Аризоной и горами Панамы. Предковое ядро (представленное в Мексиканской переходной зоне по меньшей мере с верхнего кайнозоя) претерпело периоды расширения и сжатия в экологическом и географическом пространстве вследствие сложных орогенетических явлений и климатических флуктуаций, затрагивавших эту зону. Филетические ветви, представленные видами, экологически "значимыми", и наиболее богатые видами, развивались в горах; напротив, две независимые линии и аллохронного происхождения развились как специализированные (также с морфологической точки зрения), занимая подземную среду, пещеры и норы млекопитающих. Самая древняя из этих ветвей, сейчас реликтовая, представлена единственным видом *O. vespertilia*, который обитает в пещере на севере Транс Версальской

вулканической системы; два подразделения (с десятком видов, все пещерные) представляют вторую и более позднюю филетическую ветвь и занимают тесно связанные между собой ареалы, один с северо-восточным тяготением, другой более южный.

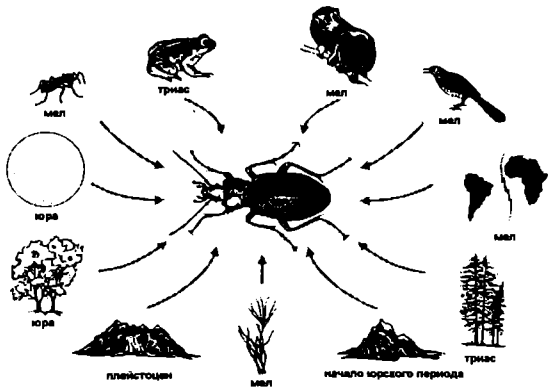


Рис. 8.14. Схематическое изображение основных факторов, которые обуславливают эволюцию жесткокрылых (жужелиц) (по Т. Эрвину).

8.3. Филогенетическая биогеография

Филогенетическая биогеография возникла в 60-х гг., начиная от работ В. Хенниге и Л. Брундина. В общем, методы филогенетической биогеографии сходны с методами эволюционной биогеографии. Они также связаны с реконструкцией биогеографической истории большого числа систематических групп одних и тех же биот. На их основе были выдвинуты основные гипотезы об истории населения изучаемых областей. Согласно Хеннигу, "если разные монофилетические группы представляют одинаковые биогеографические модели, вероятно, у них одинаковая биогеографическая история".

Такой ход мысли отличается от предыдущего не только разными методами и принципами анализа взаимосвязей таксонов, но также следующими критериями.

Правило прогрессии. Это правило было сформулирован В. Хеннигом и развито в основном Л. Брундином. Утверждается, что в результате кладогенетического события (всегда бинарного) возникает два вида, из которых один отличается меньше, а другой больше от предковых форм. Филогенетики предполагают, что более распространенным в природе является аллопатрическое видообразование. Оно предположительно происходит с 2 разными популяционными ветвями, как результат деления предкового вида. Или же, как много раз утверждалось критиками филогенетической биогеографии, происходит образование небольшого периферического изолята. По мнению кладистов, с того момента как видообразование перестает носить *обязательно* приспособительный характер, ветвь, происходящая от любой дихотомии, является всегда той, которая исходит от периферического изолята, в то время как примитивная ветвь оказывается той, что происходит от главного ствола. В пространственных границах это означает допущение равенства апоморфия = апохория и приводит к опровержению традиционных отношений между центром происхождения таксона (концепция, которую филогенетические биогеографы разделяют с эволюционистами) и ареалами его подчиненных

элементов. С точки зрения филогенетической биогеографии (рис. 8.15) ареал самого примитивного в рамках таксона подчиненного элемента, который сохраняет связи с центром происхождения, называется *ареалом предковой формы самого таксона*.

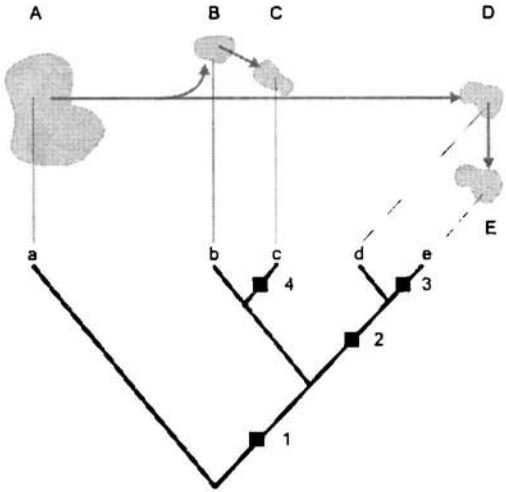


Рис. 8.15. По мнению биогеографов-филогенетиков, если рассматривать филогенетические отношения между таксонами (апоморфные ветви кладограмм обозначены черными квадратами), областью А будет та, которая ближе всего к центру происхождения целой группы. Стрелки указывают направление дисперсии (или серию викариантных событий).

Викаризм. Второе существенное различие между филогенетической и эволюционной биогеографией касается проблемы дисперсии и прежде всего алеаторной дисперсии на большие расстояния. Биогеографы-филогенетики, часто прибегая к гипотезе дисперсии, не пренебрегают альтернативной гипотезой, согласно которой наличие адельфотаксонов в разных областях может быть результатом фрагментации первоначально единых биот. Другими словами, они утверждают возможность викаризма, который составляет одну из концептуальных и методологических основ течения, известного как викариантная биогеография (см. следующий раздел). Эта точка зрения означает глубокие различия между эволюционным биогеографическим подходом и филогенетическим. В то время как эволюционный биогеограф имеет эколого-эволюционный взгляд и представляет поверхность Земли как почти чистую физическую основу, на которой развивается жизнь, биогеограф-филогенетик допускает более тесную и менее случайную связь между развитием Земли и жизни на ней .

Наконец, что касается критерия филогенетической таксономии, то допускается соответствие между таксономическим рангом группы и его относительным возрастом; в сравнимых таксономических группах, например, в рамках одного класса или одного порядка (принятых, очевидно, как узко монофилетические) семейство или триба являются более древними, чем род, и так далее. Эволюционные биогеографы-эволюционисты, тоже допускающие

существование парафилетических групп, не согласны с этим положением филогенетической биогеографии.

С методологической точки зрения можно назвать следующие этапы биогеографического исследования:

- Выявление монофилетических групп и анализ связей между подчиненными элементами методом кладистического анализа
- Проекция полученных таким образом кладограмм на карту рассматриваемых областей
- Выявление центров происхождения подчиненных филогенетических групп путем применения правила дифференцирования и установление направлений их дисперсии.
- Формулирование на этой основе гипотезы о биогеографической истории анализируемой группы и их составляющих.
- Сопоставление с данными геологии. Значение такого сравнения множественно: конгруэнтность гипотез, касающихся биогеографической истории организмов и занимаемых ими областей используется, прежде всего, как "внешний тест" для проверки филогенетических гипотез, полученных путем анализа признаков. Это позволяет датировать кладогенетические события, которые вызывают филогенез изучаемых групп, а также выявить возможные викариантные события, обязанные своим существованием серии биогеографических барьеров, которые формируются по мере этого.

Поясним все это на примере. Дана монофилетическая группа A-us, представленная тремя видами *a, b, c*, распространенными соответственно в областях A, B и C (рис. 8.16).

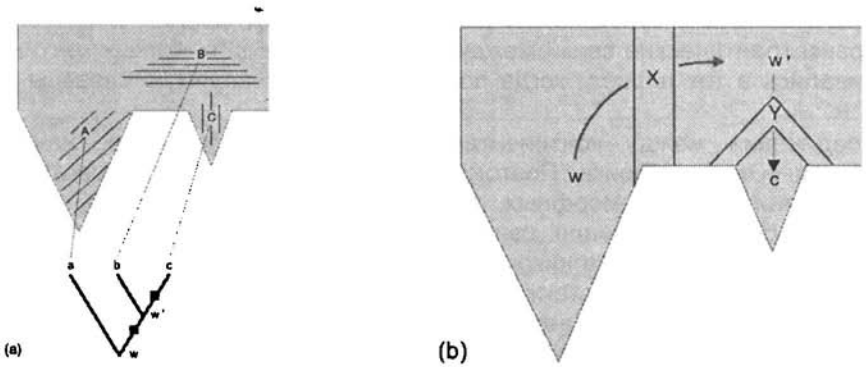


Рис. 8.16. Из современного распространения трех видов *a, в* и *c*, географических викариантов в областях A, B и C и из их филетических связей (a) предполагается их географическое распространение к востоку и югу (b) с последующим видообразованием, которое соответствует истории анизотропных линий данной области (X, У - барьеры; w,w` – предковые виды).

Филогенетические отношения между тремя видами можно выразить кладограммой, полученной на основе анализа филетических и пространственных связей между изучаемыми элементами. Из вышеизложенного (и из распространения адельфотаксона группы) возникает предположение, что предковый вид w был первоначально распространен в области A (рис. 8.16 b) Оттуда он проник в область B, претерпевая первый кладогенез из-за наличия барьера в зоне X, что привело к отделению вида *a* от предкового w. Последующее распространение ω´ в южном направлении и

наличие барьера в зоне У, привело к расщеплению вида ω′ на производные современные виды В и С. Очевидно, что сопоставление этой схемы с реконструкцией географической истории изучаемой области позволяет отнести предполагаемые кладогенетические события скорее к викаризму, чем к дисперсии, и можно попытаться датировать их. Кроме того, такое сопоставление позволяет изобразить схематически филогенез (рис. 8.16 а). В случае противоречия между двумя гипотезами, выбор гипотезы основывается на сравнении с другими монофилетическими группами с известным характером распространения. Очевидно, что топологически одинаковые кладограммы, но с разными отношениями плезио- и апоморфии отдельных участков ветвей, приводят к формулированию биогеографически разных гипотез.

Классическим примером филогенетического биогеографического анализа является работа Брундина, основанная на некоторых группах двукрылых хирономид южного полушария (рис. 8.17). Из рисунка видно следующее. 1) Нет филогенетических связей между австралийскими и новозеландскими видами. 2) У австралийских таксонов имеются их *сестринские группы* в Южной Америке. 3) Аналогичная ситуация существует между Южной Америкой и Новой Зеландией. 4) Австралийские виды всегда имеют апоморфные признаки относительно южноамериканских (с филогенетической точки зрения это означает, что Австралия продолжала получать таксоны, не обмениваясь ими с Южной Америкой). 5) Антарктида в действительности образовывала 2 разделенных коридора (с выходом из Южной Америки): один к Австралии, а другой к Новой Зеландии.

Из филогенетических и пространственных связей, схематически изображенных на рисунке, можно извлечь еще и следующее:

- Трансатлантические связи между биотами возникших южных континентов развивались в тот период, когда последние были напрямую связаны друг с другом.
- Соединения между континентами разрушались поэтапно, начиная с отделения Южной Африки. Поэтому Африка содержит группы организмов с преобладанием плезиоморфных, а не апоморфных признаков. Следующим событием было нарушение связи между Антарктическим континентом и Новой Зеландией, которая никогда не была напрямую связана с Австралией. Постепенно нарушилась также связь между Австралией и Антарктидой, которая, возможно, совсем недавно окончательно отделилась от Патагонии.
- Такая череда событий, предполагаемая на основе последовательности филетических связей между организмами, которые составляют биоту рассматриваемых областей, связана с геологическими причинами. Они действительно позволяют объяснить некоторые кладогенезы как результат викаризма (только что упомянутая фрагментация южной Гондваны), датируемая соответственно верхней юрой - нижним мелом, нижним мелом и средним мелом. Другие кладогенезы нельзя отнести к этим событиям, поэтому они относятся к случаям алеаторной дисперсии через морские барьеры или барьеры другой природы.

Очевидно, что процесс анализа в филогенетической биогеографии, по сравнению с эволюционной, дает некоторые методологические преимущества. Но и филогенетическую биогеографию тоже критикуют, в частности те направления, которые будут обсуждаться в следующих разделах. В конце этой главы стоит вспомнить замечания Ф. Дарлингтона, критикующего как упрощенное и предвзятое узко дихотомическое

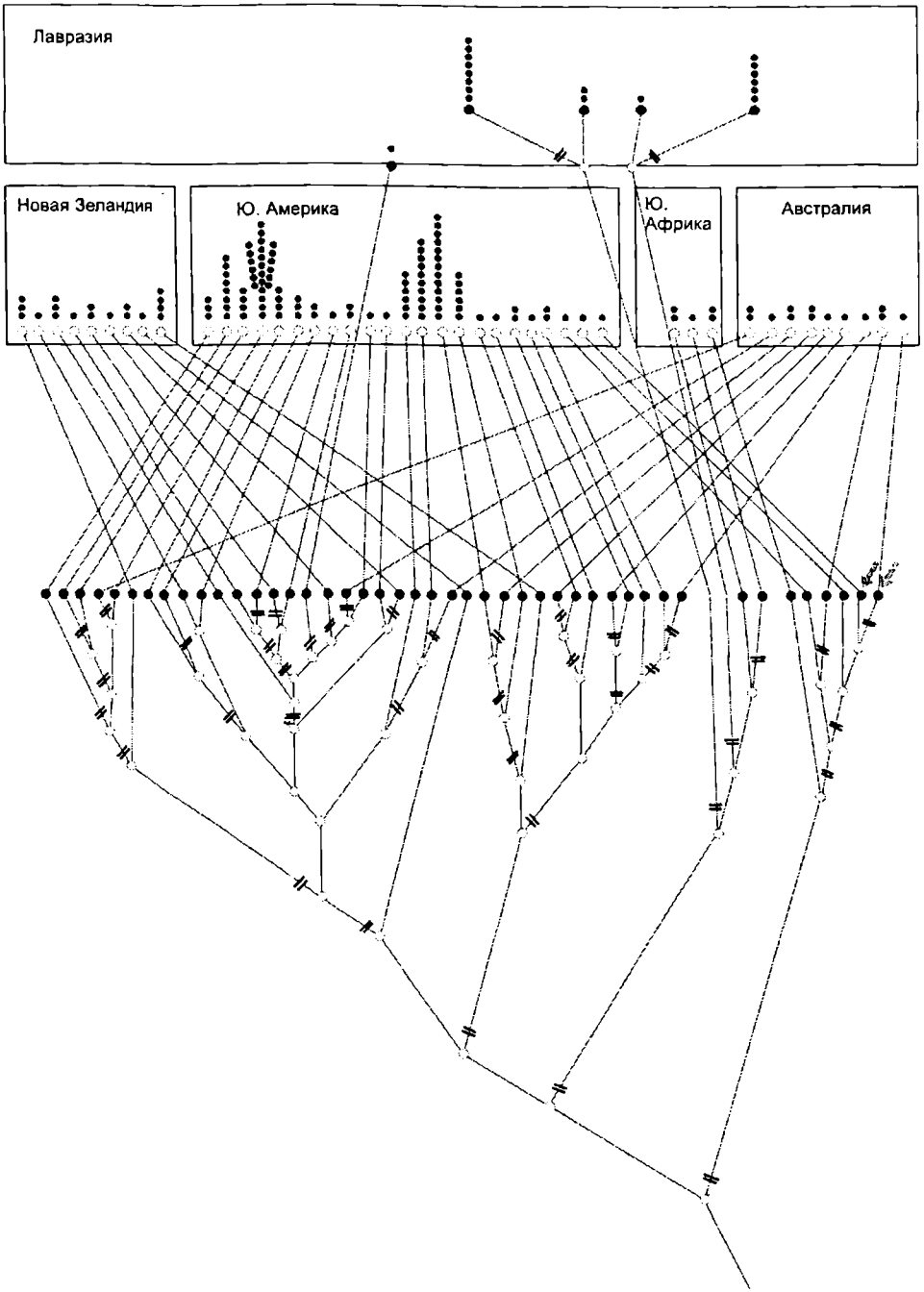


Рис. 8.17. Схема филетических и биогеографических связей двукрылых хирономид *Podonominae* и *Aphroteniinae* в интерпретации Брундина. Апоморфные филетические линии обозначены символом =; видовое богатство систематических групп обозначено черными точками, связанными с географической проекцией кладограмм. Два таксона, обозначенные стрелками, представляют собой пример биогеографического викаризма (по Л.Брундину)

видение кладогенетического процесса, так и правило прогрессии и, в частности, связь первоначального элемента с центром происхождения. Кроме того, поддерживая положение, что дисперсия - это, так сказать, направленная экологическая вариация, затрагивающая разные и независимые группы, принимается как основополагающая или, по крайней мере, априорная связь между биогеографической историей групп, изученных Л. Брундиным, и возможной геологической историей южных частей суши.

Дискуссия и полемика в биогеографии, прежде всего теоретического плана, в наибольшей степени развернулась в последние годы в связи с появлением новых направлений, которым будут рассмотрены далее.

Викариантная биогеография

Термин *викариантная биогеография* принято считать установившимся. Спорной считается работа Л. Круаза, Дж. Нельсона и Дж. Розена, критикующая концепцию «центров происхождения». Впоследствии онабыла отвергнута Л. Круаза, который, жестко критикуя ее, отстаивал оригинальность и независимость панбиогеографии, выработанной им самим ранее. В этой работе впервые обосновывается синтез принципов исследования *ареалов* (Круаза), подходящих для биот и их обобщенных треков или площадей распространения, и принципов кладистики В. Хеннинга (см. Гл. 4.7). Важно отметить концептуальное отличие, разделяющее викариантную биогеографию (и панбиогеографию) от филогенетической и эволюционной. В то время как эволюционная и филогенетическая биогеографии изучают закономерности исторического развития биот на основе *биогеографических историй отдельных групп организмов,* которые и составляют часть этих биогеографических историй, викариантная биогеография и панбиогеография пытаются распознать *ареалы* и восстановить общую биогеографическую историю и на этой основе объяснить отдельные виды распространения. Другими словами, первые два течения пытаются восстановить ареал через сумму отдельных исторических процессов, необязательно взаимосвязанных; другие два течения пытаются восстановить общие причинные процессы до такой степени, чтобы объяснить существование связанных мозаик биоты. С *методологической* точки зрения (а не с теоретической) для викариантной биогеографии (или кладо-викариантной, как ее иногда называют) в основе всего лежит явление кладистики (викариантности).

На страницах этой книги мы уже акцентировали внимание на данной проблеме, однако, считаем необходимым снова углубиться в эту тему. Термин «викарный» имеет несколько значений в биологических науках. В биогеографии он может иметь, по крайней мере, три из них.

Под викарирующими видами (или таксонами) подразумевается адельфотаксон, независимо от географического распространения или экологических характеристик обоих видов. Под географическим викариантом (или викариант *tout court*) понимается адельфотаксон в целом или же только один его элемент, входящий в состав таксона, связанный с ним тесной филетической связью, но отличающийся областью распространения. Примером могут служить австралийский и южноамериканский виды, обозначенные стрелкой на рис. 8.17, или евроазиатская выдра *Lutra lutra* и американская выдра *Lutra canadensis*). Под экологическими викариантами подразумеваются виды или экологически однородные группы, которые составляющие часть биот, независимо от возможных родственных связей между ними. Так, например, жвачные животные Европы и австралийские

кенгуру относятся к разным таксонам, и родство их очень отдаленное; это одни из немногих травоядных, способных перерабатывать целлюлозу. Разные типы викаризма необязательно взаимоисключающие. Например, ягуар и леопард могут относиться только к экологическим викариантам, в то время как индийский и африканский слоны принадлежат всем трем типам викаризма, так как имеют различное географическое распространение и занимают гомогенные экологические ниши.

Очевидно, что в историко-биогеографическом плане и с позиции первостепенности генеалогических связей необходимо различать викариантность как результат *филогенетического процесса* и *адаптивного процесса*, который в свою очередь может вырабатывать так называемые ложные конвергенции или дивергенции. Если на надвиговом уровне такое различие может и не представлять больших трудностей, по крайней мере, с концептуальной точки зрения, то на внутривидовом уровне ситуация другая. Достаточно вспомнить, что не все особи вида в пределах одного ареала одинаковы. Например, экземпляры какого-то вида деревьев могут быть очень высокими в равнинной части ареала, а в горной местности становиться намного ниже и иметь другие экологические параметры. Какими же факторами вызваны такие пространственные и экологические различия в разных частях ареала? Феномен вызван исключительно селективными причинами, основанными на экологии (например, резкий рост в благоприятном умеренном климате), или же речь идет о популяциях (с возможным подвидовым уровнем), различия которых возникли в результате длительного периода изоляции, независимо от вмешательства дивергентного отбора, возможного, но не остро необходимого? Другими словами, географические изменения одного вида должны считаться либо *экогенетическими* (вызванными все еще действующими экологическими условиями), либо *филогенетическими* (имеющими генеалогическую природу и вызванными предыдущими историческими событиями), либо включать обе составляющие.

Например, двукрылое насекомое *Drosophila buzzatii* случайно завезено в Австралию в 19 веке вместе с суккулентами. Несмотря на небольшой промежуток времени, прошедший с момента завоза, этот вид уже проявляет изоэнзиматические изменения в разных популяциях, которые распространены по восточному побережью (2000 км с севера на юг). Сравнение таких данных, полученное путем анализа основных компонентов, выявляет существование энзиматического градиента, который соответствует широтному климатическому градиенту. Очевидно, что в данном случае отличия между разными популяционными блоками имеют экогенетическое происхождение, то есть они предрасположены к экологической адаптации на молекулярном уровне.

Приведем пример филогенетической изменчивости. На Филиппинах очковая кобра (*Naja naja*) представлена тремя группами популяций, которые герпетологи считают подвидами. Первый подвид обитает на Лузоне и других северных островах, второй – на Минданао и других юго-восточных островах, третий – на Палаване и других северо-западных островах. На Филиппинском архипелаге нет таких экологических различий, чтобы оправдывать данное подразделение. Однако современное распространение трех подвидов на больших и малых островах совпадает с историческим формированием архипелага, образовавшегося в результате последовательного поднятия трех блоков. Таким образом, можно считать, что филиппинский «набор» подвидов,

первоначально представлявших один вид, расселился на 3 больших острова, и впоследствии образовал три современных подвида. В дальнейшем повышение уровня воды привело дальнейшему дроблению островов, и образовался огромный архипелаг, состоящий из множества островов.

Черты древнего географического ареала, тем не менее, просматриваются до сих пор в современном ареале подвидов очковой кобры, происхождение которой относится скорее к филогенетическому процессу, чем экогенетическому.

Провести четкую границу между результатами двух процессов, которые могут иногда проходить одновременно, не всегда легко, по крайней мере, без точного и глубокого кладистического анализа. Отличие заключается в том, что экогенетические изменения соответствуют избирательным (селективным) градиентам, даже не подходящим друг другу. От изменения одной совокупности признаков нельзя предсказать степень изменения другой. Поэтому, как правило, невозможно по данной базе распознать определенные систематические группы. Филогенетические же изменения представляют большее соответствие между различными совокупностями признаков, поэтому они позволяют определить систематические группы, результат процессов видообразования на различных уровнях. Случай с филиппинской коброй является типичным примером филогенетического процесса, причиной которого является ряд викарных процессов.

Все же не следует думать, что викариантная биогеография *априорно* утверждает бóльшую значимость *явления* викариантности, чем феномена распространения в том, чтобы определить географическое равновесие существующих биот (рис. 8.18). Уже первые биогеографы-викариантисты определенно заявили о том, что в исторической биогеографии ничего нельзя утверждать априорно относительно дисперсии, центров происхождения, возможности сравнивать таксоны различных рангов и самой викариантности. Выбор викариантности, напротив, *методологический* вопрос, и основывается он на эпистемологии. Действительно, если предположить, что при всех возможных исключениях существует связь между эволюцией Земли и эволюцией жизни (вызванное причинными мотивами), то задачей биогеографа является найти именно *общие* объяснения, чтобы истолковать историю ареалов. Если сначала рассматривать дисперсионные гипотезы, то всегда будет существовать риск найти объяснение для определенного случая распространения каждого изучаемого таксона. Данный тип гипотез имеет недостатки, т.к. его нельзя сравнить с альтернативными гипотезами. Иными словами, невозможно попытаться их опровергнуть на основании процесса[78], контролирующего научность каких-либо гипотез и предположений, как предлагает эпистемолог К. Поппер, на принципы которого часто ссылаются биогеографы-викариантисты.

Следовательно, для того, чтобы объяснить разрозненное распространение, мы тут же прибегаем к гипотезе о дисперсии, связанной с зачаточным состоянием рассматриваемых организмов и с сомнительными факторами, и априорно отказываемся найти общее объяснение разъединению биот, которые и состоят из этих организмов.

---

[78] "Результаты" противоречат нашему мнению. Термин фальсифицировать (to falsify) использованный Поппером, гораздо лучше подходит в данном случае, чем другой термин из итальянской литературы "fascificare", который в итальянском языке имеет другой смысл (прим. авторов).

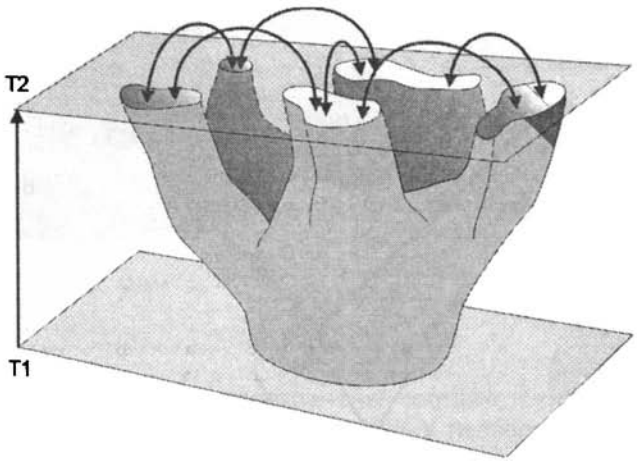


Рис. 8.18. Викариантность: предковая популяция (временной срез T1) может образовать изолированные популяции при фрагментации окружающей среды (временной срез T2). Дисперсия: изолированные популяции могут образовываться также путем дисперсии и колонизации подходящих территорий (обозначено стрелками) (поТ. Ракели и А. Дзилли).

Напротив, подход, который рассматривает объяснение, основанное на викариантности, можно сравнить (и поэтому опровергнуть) с гипотезами того же типа, которые относятся к другим элементам тех же биот. Ее так же можно сопоставить с "out test" , который представляет собой объяснения палеогеографии и геологий. Только если гипотеза викариантности окажется опровергнутой, можно прибегнуть к частным дисперсионным гипотезам. Гипотезы викариантной биогеографии представляют большую эвристическую ценность по сравнению с гипотезами кладистики, потому что вопреки гипотезам, основанным на дисперсии, они не «маскируют» с самого начала возможные причинные объяснения общего порядка.

С методической точки зрения, анализ викариантной биогеографии предполагает следующие шаги:

(1) Исследование различных монофилетических групп, зависимые таксоны которых имели бы связанное распространение.

(2) Выдекление на этой основе «площадей эндемизма», или площадей наслоения ареалов (рис. 8.19). На самом деле, возможно, что данное состояние обнаруживается тем реже, чем выше количество ареалов и групп. Предмет обсуждения – это модель наслоения ареалов. Мы уже говорили о том (см. гл. 3.5), что пространственные связи могут изменяться постоянно, от полного разделения до полного наслоения, симметричного или ассиметричного. Частичное наслоение двух ареалов *аллелопатрического* типа (рис. 8.20) не должно рассматриваться в сфере процесса опознавания территорий эндемизма, поскольку дело касалось бы результата феномена вторичной дисперсии, начиная от разрозненных ареалов. Аллелопатрия рассматривается (и таким образом, используется) как потенциальная аллопатрия: А и В должны, таким образом, относиться к ряду территорий, в среде которых распознаются различные площади эндемизма.

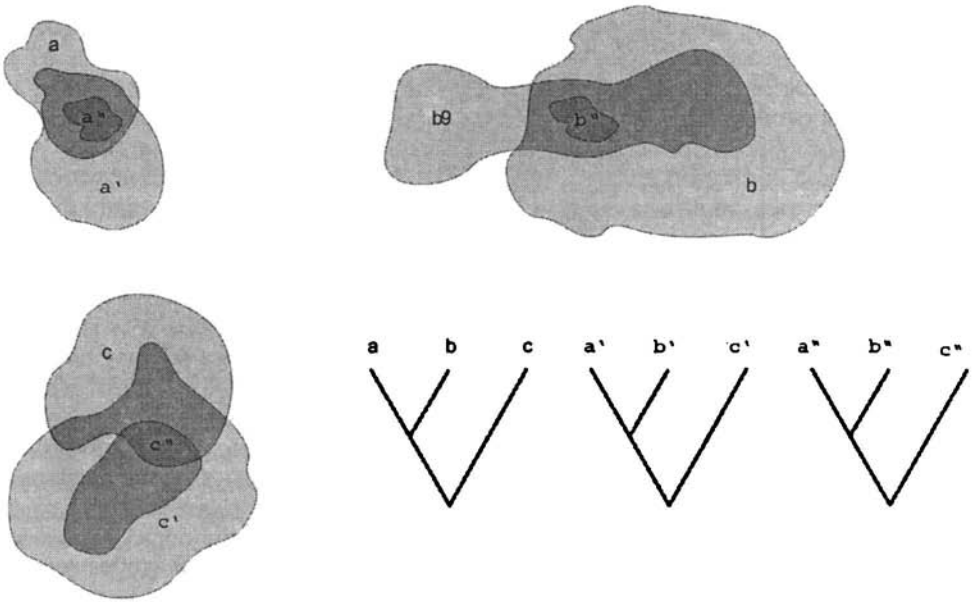


Рис. 8.19. Территории эндемизма (более темные области). В изображенном теоретическом случае существует идеальное соответствие между структурой ареалов и филетическими отношениями оккупантов, относящихся к трем различным систематическим группам (кладограммы – внизу справа).

(3) Кладистический анализ отдельных монофилетических групп в стадии исследования.

(4) Разработка гипотезы «кладограмм территорий» на основе филетических связей анализируемых таксонов; связи используются в качестве свойств, то есть признаков самих территорий. Данный подход и задачи, который он заключает в себе, можно объяснить при помощи нескольких примеров.

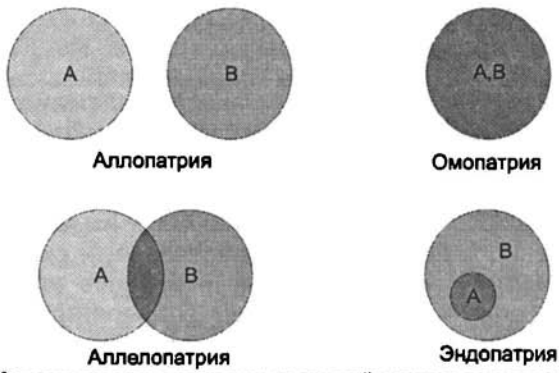
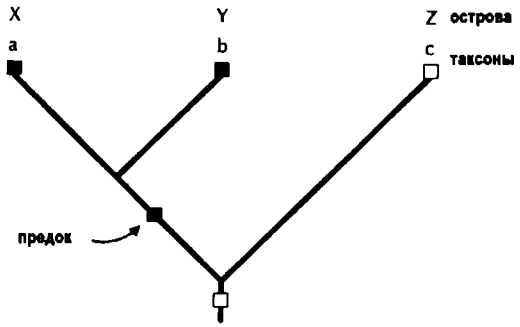


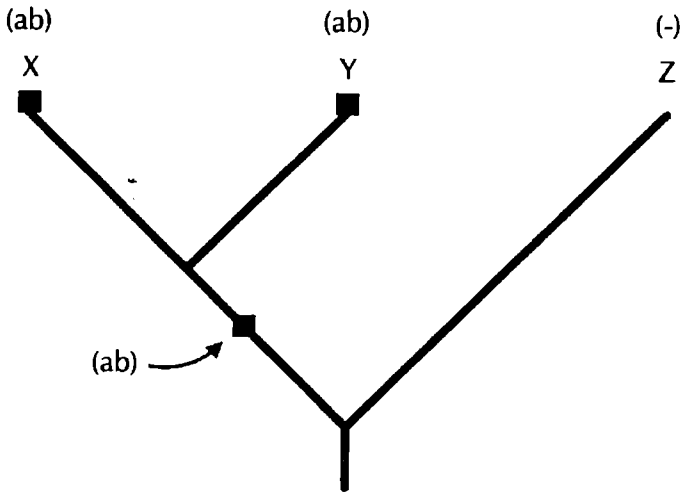
Рис. 8.20. Модели пространственных связей между ареалами по Папаверо (по Д. Эспинозой и Ж. Ллоренте)» на рисунке: аллотропия, омотропия, аллеопатрия, эндопатрия.

Возьмем гипотетически ситуацию, где присутствуют 3 таксона, *a, b, c*, которые формируют монофилетическую группу и между которыми существуют филетические и географические связи.



Если таксоны *a* , *b* и *c* распространены, соответственно, на островах *X, Y, Z*, то монофилум (*ab*) на островах *X* и *Y* позволяет полагать, что *c*, которое присутствует на *Z*, представляет в свою очередь монофилум с *(ab)*. Можно допустить, что сначала произошло разделение между комплексом *XY* и *Z*, а потом уже разделились *X* и *Y*. При этом предполагается, что как таковой (*ab*) не существовал на острове *XYZ*, но он образовался вследствие разделения XY и Z.

Данный процесс можно представить так:



Это можно рассмотреть на примере анализа распространения некоторых австралийских птиц. В результате анализа 21 признака 6-ти видов рода *Poephila* (острохвостые амадины) было выявлено состояние этих признаков (0 = плезиоморфы, 1-3 = апоморфы) (табл. 8.4).

Из этой матрицы выводится, при помощи соответствующей программы кладограмма, приведенная на рис. 8.21a. Таким же образом обрабатываем данные по трем видам рода *Malurus* (сем. малюровые). Из матрицы характерных признаков (которая здесь не приведена) получается кладограмма, приведенная на рис. 8.21b. Полученные кладограммы сопоставляются с ареалами видов. Таким образом выявляются интересные закономерности обусловленные географической изоляцией, отвечающей за

Таблица 8.4 Состояние 21 признака для 6 видов рода *Poephila*

виды		*personata*	*leucotis*	*hecki*	*acuticauda*	*atropigialis*	*cincta*
признаки	1	2	2	0	0	1	1
	2	1	1	1	1	1	1
	3	2	2	1	1	1	1
	4	1	1	2	2	3	3
	5	1	1	2	2	2	2
	6	2	2	2	1	3	3
	7	3	3	2	2	2	2
	8	1	1	2	2	2	2
	9	1	1	2	2	2	2
	10	0	0	1	1	1	1
	11	1	1	2	2	0	0
	12	0	0	1	1	1	1
	13	1	1	1	1	0	1
	14	1	0	0	0	0	0
	15	0	0	0	0	0	0
	16	1	1	0	0	0	0
	17	0	0	0	0	0	0
	18	0	0	0	0	0	0
	19	0	0	0	0	0	0
	20	1	1	1	1	1	1
	21	0	0	0	0	0	0

Признаки (1-21): 1. цвет спинки: (0) светло-серый, (1) красноватый, (2) коричневатый; 2. спинная перегородка, барратура: (0) отсутствует, (1) мягкая; 3. боковая полоска: (0) отсутствует, (1) тонкая, (2) толстая;.4. цвет грудки: (0) светлый, (1) бежевый, (2) рыжий, (3) темный; 5. грудная перегородка: (0) еле заметная, (1) небольшая, (2) отсутствует; 6. цвет клюва: (0) голубоватый, (1) красноватый, (2) желтый, (3) черный; 7. присутствие черного цвета на голове: (0) отсутствует, (1) немного спереди, (2) только у глаз, (3) до самого клюва; 8. горло: (0) светлое, (1) черная бородка, (2) горло и бородка черные; 9. хохолок: (0) темно-серый, (1) светло-серый, (2) красноватый; 10 лоб: (0) черный, (1) нечерный; 11. Хвост: (0) короткий, незаостренный, (1) короткий заостренный, (2) длинный заостренный; 12. спина: (0) светлая, (1) черная; 13. надхвостье: (0) черное (1) белое; 14. голова: (0) белая, (1) бежевая; 15 подхвостье: (0) белое, (1) черное. 16 перья первого порядка с: (0) темным краем, (1) каштановым краем; 17 перья второго порядка: (0) без пятен, (1) с пятнами; 18. бока: (0)такой же цвет, как на брюшке, (1) другой цвет. 19. полосы или пятна между глоткой и грудью: (0) присутствуют, (1) отсутствуют. 20. полоски или пятно между грудкой и боком: (0)присутствуют, (1) отсутствуют. 21. половой диморфизм: (0) слабо выражен, (1) выражен (по Ж. Кракрафту).

видообразование. При наложении ареаловустанавливаются следующие древние зоогеографические барьеры (рис. 8.22):

- Барьер B (аридный залив Карпентария): отделяет Кимберли (К) и п-ов Арнемленд (А) от восточной части – п-ов Кейп-Йорк (CY) и плато Атертон (AP).
- Барьер D (сухая саванна): отделяет CY и Новую Гвинею (NG) от двух лесных территорий на юго-востоке (AP и западные леса).

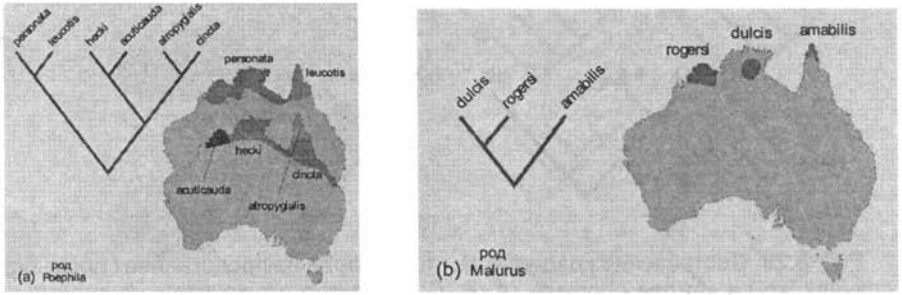


Рис. 8.21. (a): филогенетическая гипотеза и распространение 6 видов рода *Poephila*. (b):распространение и филогенетическая гипотеза 3 видов рода *Malurus* (Д. Кракрафт).

- Барьер A (сухая межгорная долина): разделяет два северных горных влажных региона (K и A).
- Барьер C (Торресов пролив): пролив, образованный 7000 лет назад, разделяет NG и CY.
- Барьер E (саванна): относительно сухой регион, разделяющий восточные дождевые леса: лес плато Атертон (AP) и Восточный лес (EF).

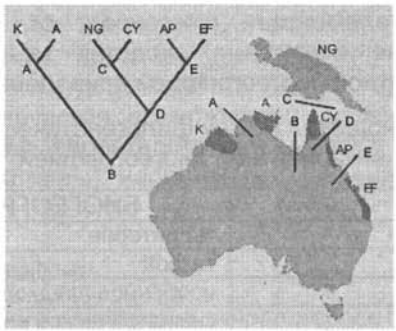


Рис. 8.22. Гипотеза исторических связей анализируемых областей (Ж. Кракрафт)

Очевидно, что ряд существующих биот будет представлять некоторые настолько сложные случаи, насколько значительным является многообразие самих биот и их биогеографической и экологической истории.

С точки зрения викариантной биогеографии при анализе кладограмм, изображенных на рис. 8.23, возникает ряд затруднений.

Нелегко понять истинные причины этих трудных случаев для викариантной биогеографии, если не принимать во внимание взгляды Вельтаншаунга (Weltanschauung). Действительно, первоначальная цель кладиста – реконструкция *генеалогии* изучаемых таксонов, метод изучения которой основан на передаче отличительных признаков от предков потомству. Только на втором этапе есть «поправка» кладограммы за счет включения оценки не строго генеалогических явлений (в дифференциальную длину ветвей или другим способом). Для кладиста одни единственно

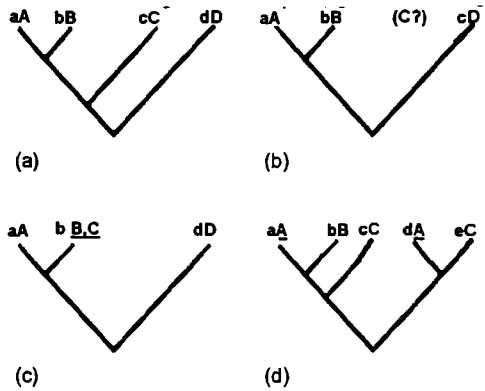


Рис. 8.23. Составление кладограммы территории не представляет сложности в тех случаях, когда каждая площадь (A, B, C, D) занята исключительно эндемичным таксоном (a, b, c, d) (a). Такие ситуации, как нехватка занимаемых территорий (b), наличие таксонов в широком распространении (c), или избыточных мест для распространения (d) приводят к неполным (b), неразрешенным (c) или противоречивым (d) кладограммам территорий (по Д. Эспинозой и Ж. Ллоренте)

приемлемые признаки это, прежде всего, «идеальные хенниговые признаки», в которых полностью отражаются симплезиоморфии, синапоморфии и ряд трансформаций. С определённой точки зрения, автоапоморфии являются *«не информативными»* данными. Первичная цель викариантного биогеографа – распознать возможные генеалогические связи между системами, состоящими из биот и территорий, на которых они есть, через историю передачи элементов (таксонов) от предковых биот к потомственным. Самые очевидные сходства между филогенетической кладистикой и викариантной биогеографией приведены в табл. 8.5.

Таблица 8.5. Соотношения между филогенетической кладистикой и викариантной биогеографией

ФИЛОГЕНЕЗ	БИОГЕОГРАФИЯ
таксон	территория
признак	таксон
синапоморфия	особенное предковое распространение
автоапоморфия [?]	симпатрическое видообразование
сестринские группы	родственные территории (или родственные биоты)
алопатрическое видообразование	викариантность[кладистика](или дисперсия)
гомоплазия и конвергенция	дисперсия, исчезновение, недостаток кладогенеза

Можно обсуждать, показывают ли такие связи, являются ли 2 ряда понятий равнозначными или же только аналогичными. Биогеографы-викариантисты, как уже было подчеркнуто в самом начале, отдают предпочтение анализу «вертикальной передачи» не как *наиболее вероятному* историческому процессу в биогеографии, а по эпистомологическим и методологическим, уже упомянутым выше причинам.

Предложены различные методы и критерии для преодоления трудностей, которые схематично изложены на рисунке 8.23.

Исторически первым из этих критериев стала *редукция кладограмм территорий*, которая по существу удаляет несвязность между

кладограммами территорий, созданных на базе филогенеза различных таксонов, устраняя противоречащие данные (рис. 8.24). Данный критерий позволяет определить *минимальную* группу викарных результатов, а не предполагать случайную фрагментацию биот, для которых прозрачные

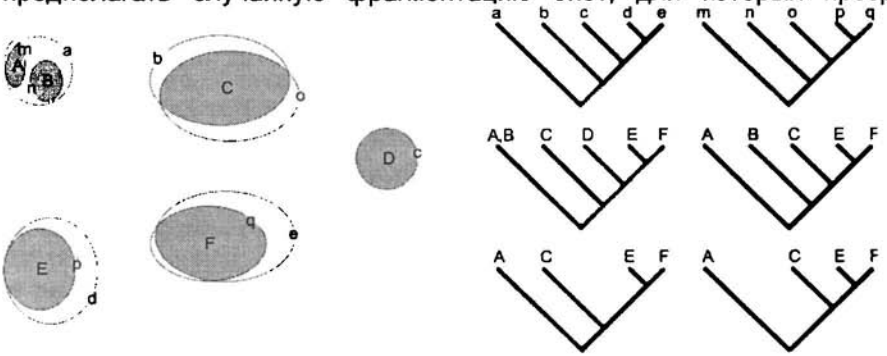


Рис. 8.24. Пример применения метода сокращения кладограмм территорий (A... F, территории; a-q, таксоны). Связи между таксонами (кладограмма вверху) приводят к возникновению противоречивых гипотез связей между территориями (центральные кладограммы). Сначала пренебрегаем территорией D, потом получаем соответствующую интерпретацию (кладограммы внизу) (по Э. Уилей, изм. Ж. Ллоренте и Д. Эспиноза).

Более тонкие и сложные процедуры, требующие использования вычислительных машин и программ, подходящих к задачам кладистики, были разработаны различными авторами для анализа компонентов.

Сегодня викариантная биогеография очень бурно обсуждается, и ее основы, как теоретические, так и методологические подвергаются жесткой критике, в основном критикуются работы Е. О. Уиллей и Р. Пейдж. На сегодняшний день намечается возможность разработать метод анализа, который позволит оценить вероятность совпадений и уменьшит количество различных в равной степени неслучайных решений, используя технику общего анализа.

8.5 Панбиогеография

Данное направление началось с заново пересмотренных работ и идей Л. Круаза. В настоящее время оно быстро развивается, хотя это направление не только не принималось, но и осмеивалось академической наукой (в работах Г. Нельсона и Д. Розена). Больше всего его не принимали новозеландские биогеографы (Р. Кро, Дж. Грехан и М. Хедс).

Основной принцип панбиографии в разнообразие живых существ том, что «жизнь и земля развиваются вместе»: пространство, время и (то, что автор коротко называет «la forma»), являются тремя аспектами, неразрывно связанными с историческими процессами. Он рассматривает вид как совокупность форм, у которых не только общая история, но и общее биогеографическое пространство. Другими словами, две особи относятся к одному и тому же виду в том случае, если они могут обменяться генетической информацией и если они *разделяют время и пространство.*

Л. Круаза не просто преполагает тесную связь между историей биоты и историей относительного физического пространства. Он утверждает тождество этих двух историй.

Систематика нужна для того, чтобы понять связи между территориями, но и сами территории нужны для того, чтобы понять филогенетические связи между видами. Например, таксон может считаться монофилетическим только после того, как будет установлено соответствие его членов с занимаемым им пространством. Классификация может считаться естественной (основанной на монофилии) только в том случае, если есть связь между формой, временем и пространством. Отсюда и критика, иногда неумеренная, эволюционной парадигмы *центров происхождения – дисперсии*, которая присутствует во всей работе Круаза.[79]

Надо сказать, что панбиогеография в своей оригинальной формулировке не допускает другие *предполагаемые* теории. Согласно Л. Круаза: «Панбиогеография ...это не просто теория, это сеть гипотез, из которых, возможно, делаются заключения, которые очень сильно зависят от этой теории». В сущности, панбиогеография родилась как *метод*. Это ни в коем случае не ТЕОРИЯ. Только в результате применения метода на практике возникают «принципы и законы, регулирующие взаимосвязи пространства, времени и формы, понимая последнее скорее в широком филогенетическом смысле, нежели в фенотипическом или генотипическом».

Метод, применяемый Л. Круаза в ряде работ, основывается на исследовании связанных географических распределений отдельных организмов и животных и растительных групп (автор часто использует термин «статистика», но на самом деле ни разу не использует статистический анализ). Из этих исследований автор выводит свою фундаментальную концепцию биогеографических *процессов*: каждая биогеографическая территория проходит (один или несколько раз) два этапа. (1) *Фаза подвижности*. При благоприятных условия и при отсутствии барьеров организмы и биоты продолжают расширять свои ареалы из поколения в поколение. (2) *Фаза неподвижности*. Однажды достигнув максимальных границ расширения (установленных географическими и/или климатическими барьерами), ареал может расчлениться с образованием промежуточных барьеров. Со временем, могут образоваться новые викарирующие виды. На практике этот панбиогеографический метод можно представить следующим образом.

- Перенести на карту ареалы видов и/или надвидовых групп методом "track" (треков) (см. гл. 4.7), то есть *линии*, соединяющей все отдельные места обитания таксона. В результате получится индивидуальный трек (individual track*) (рис. 8.25). Важно еще раз подчеркнуть, что это не *способ описать ареал*, а способ *представить его месторасположение в географическом пространстве*. Такое представление очень символично по сравнению с другими способами изображения на карте, поскольку каждая часть целого ареала геометрически обозначается на карте только точкой, имеющей географические координаты, но не размеры. Другими словами, каждая точка, нанесенная на карту, обозначает *присутствие* таксона в

[79] Леон Круаза (Турин 1894 – Каракас, 1982) – одна из самых противоречивых и конфликтных фигур в биогеографии и биологии. Будучи натуралистом-любителем, с самой молодости он увлекался идеями Д. Розы и М. Г. Перакки. Покинув Италию, он постоянно жил между США и Францией, пока, наконец не переехал в Венесуэлу. Там он и разработал большую часть своих работ по биогеографии (одно собрание более 800 страниц). Постоянно выступал против академической, доминирующей эволюционной концепции (прим. авторов).

какой-либо конкретной части земного шара, но она ни в коем случае не дает информацию о *размерах* занимаемого пространства. Линия, которая их соединяет, представляет собой графическое предположение об их пространственных связях, в рамках той территории (и в связи с ней), на которой эволюционирует группа. Проведение *треков* в первоисточнике проводилось вручную, точки соединялись по наиболее короткому пути. Точки ставились без обозначения координат (одной из причин этого был масштаб карт). Данные аспекты могут быть объектом для дискуссий, и они будут рассмотрены далее.

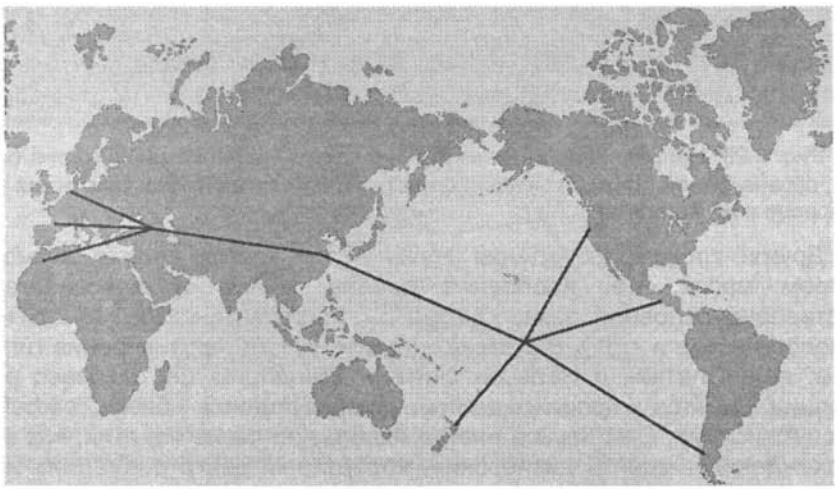


Рис. 8.25. Индивидуальный трек для рода *Leiopelma* (амфибии) и родственных групп (по Ж. Морроне и Ж. Кричи)

• Направление *треков* (рис. 8.26). Данная операция концептуально мало отличается от той, которая была использована при кладистических анализах. Ее основным значением является преобразование гипотезы пространственных связей в гипотезу пространственно-временных связей. Направление трека состоит в том, чтобы определить его центр, но не геометрический центр, а как начальную точку его развития, пространственную и временную.

• Л. Круаза использует, прежде всего, два критерия, чтобы определить направление трека по сравнению с базовой линией (*baseline)* и по сравнению с центром масс. Важно отметить, что *основным* критерием, который использует Л. Круаза для того, чтобы определить *трек,* является базовая линия. Она сначала исследуется на уровне территории, через которую проходит *трек*, и где присутствует основная физико-географическая анизотропия (океаны, заливы, горные цепи и т.д.) (рис. 8.26а). Для Л. Круаза генеральный *трек* представляет собой след первого *возможного* результата фрагментации предковой территории таксона, чей *трек* прослеживается. В современной литературе не представлен принцип, следующий из работ Круаза: основная линия индивидуального *трека* является первоначальной гипотезой, которая может быть вполне правильной, по сравнению с аналогичными гипотезами, касающимися индивидуальных *треков* с тем же развитием, но которые относятся к различным группам.

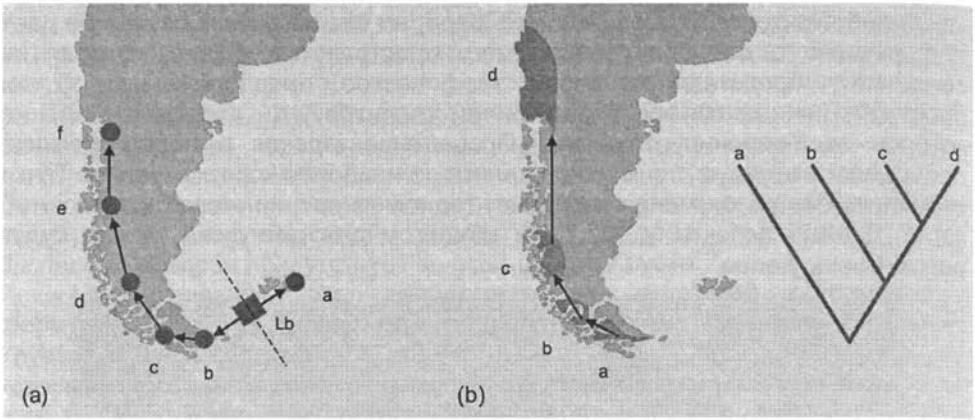


Рис. 8.26. Направление индивидуального трека при помощи критерия базовой линии, обозначенной Lb (a) и критерия филетических связей между таксонами (b) (по. Ж. Морроне и Ж. Криши)

Другой способ проведения трека – его пересечение с возможным «центром масс», т.е. дробление ареала группы в том месте, где представлено основное разнообразие (систематическое, генетическое, морфологическое и т. д.). В этом можно обнаружить противоречия гипотезы Круаза: еще Платник и Нельсон считали концепцию центра масс равной концепции центра происхождения, разработанной биогеографами – эволюционистами. Сам Круаза иногда использует такие понятия, как «место происхождения», «центр дисперсии», «предковый центр радиации» и даже «центр происхождения», которое соответствовало понятию «центр масс». Это заставляет непосредственно подумать о безоговорочном принятии даже дисперсионизма. Будем считать, что такие противоречия скорее терминологические. Пространственно-временное видение эволюционного процесса, которого Круаза стал придерживаться, исходя из результатов панбиогеографического анализа, рассматривает переменную последовательность периодов эволюции биот и их распространение в изотропных пространствах (дисперсия) при других циклах, в которых возникают новые анизотропные линии для расчленения панорамы взаимосвязей между Землёй и жизнью (викариантность). Центры масс (межконтинентальные) и базовые линии будут являться, таким образом, свидетельствами [следами] предковых биот и их первой фрагментации.

• Признание существования **общих треков** (general tracks) через сопоставление индивидуальных, находящихся на тех же территориях и разделяющих базовые линии, и/или гомогенных центров масс. Из вышесказанного, очевидно, что *индивидуальный трек отражает* гипотезу биогеографической истории таксона, а *обобщенная траектория* представляет гипотезу, касающуюся биогеографической истории биоты, к которой относятся таксоны. Чем больше количество связанных индивидуальных *траекторий,* на которые можно полагаться, тем более достоверной считается данная гипотеза.

Это предположение подвергается критике. Аналогично, как было показано на совпадениях между кладограммами, *обобщенная траектория* определена Круаза на интуитивной основе, а не на статистической.

• Сравнение между *общими треками*, включающими в себя ту же систему территорий. Из таких сопоставлений выявляются

биогеографический узлы (рис. 8.27)., точки, которые, согласно Л. Круаза, показывают области, биоты которых образуются от соединения остатков предковых биот, изначально отличных в пространстве и во времени. Важно отметить тот факт, что концепция узла сближается с панбиогеографическим методом в том, чтобы решить проблему гибридных биот (один из самых сложных методологических вопросов для викариантной биогеографии) не на чисто интуитивном уровне, как это делалось в эволюционной биогеографии. Вспомним, наконец, что Крауза, с самого начала своих исследований опирался на биогеографическую базу, согласно которой связи в пространстве подвергаются значительным изменениям во времени.

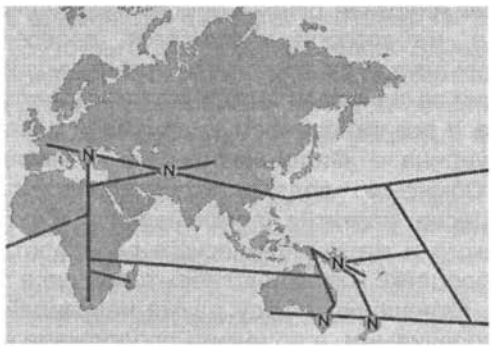


Рис. 8.27. Общие треки, полученные при сжатии индивидуальных, относящихся к различным систематическим группам. Отметим наличие узлов (N), точек пересечения или перекрещивание различных обобщенных траекторий (по Р. Кроу).

В последнее время, как уже было сказано, некоторые авторы переосмыслили панбиогеографию, анализируя теоретические основы и порождая между тем интересные попытки перевести панбиогеографический анализ в сформированные процедуры. Кроу (Craw), в частности, советует строить *обобщенные траектории*, используя филетические связи подчиненных элементов данной систематической группы, или же объединяя ареал каждой со своим адельфотаксоном. Данный процесс, принятый одними авторами, рассматривается другими как априорный и аналогичный «правилу прогресса» Хеннига – Брундина (см. Гл. 8.3), которое было отвергнуто вмкариантной биогеографией ипанбиогеографией.

В 1987 году Пейдж предложил количественный метод панбиогеографического анализа, основанный на теории графов, в качестве представления т*раекторий*. Траектории (треки) направляются как на основе биогеографических (базовые линии, центры масс) критериев, так и на основе филогенетических. *Обобщенные треки* выводятся из соответствия различных индивидуальных *траекторий*, посредством приема, основанного на использовании соединительных матриц, подсчета конгруэнции между такими матрицами и на статистической оценке возможности неслучайного совпадения между *треками*.

Другая процедура предполагает кодификацию данных в простых матрицах, в которых линии и столбцы обозначают места расположения ивидуальных треков. *Обобщенные треки* получаются при помощи использования программы совместимости; они направлены согласно приведенным выше критериям. Несовместимые индивидуальные треки принимаются за алеаторную дисперсию или исчезновение.

Глава 9. К СИНТЕЗУ КОНЦЕПЦИЙ И МЕТОДОВ

Много лет назад известный эколог Р. Маргалеф писал, что связи между экологией и биогеографией часто запутаны. При изучении путей развития биогеографии становится ясным, что два направления биогеографии – экологическое и историческое – долго сосуществовали без анализа противоречий между ними. До тех пор пока биогеография основывалась на дарвиновской, а затем неодарвинистской теории *центра происхождения-распространения,* исторические интерпретации в биогеографии имели эволюционные оттенки. *Пространство* часто рассматривалось как инертная основа биогеографических процессов, сцена (или череда сцен), на которой появляются, пересекаются и исчезают «актеры» следующих друг за другом этапов органической эволюции.

Такая ситуация закончилась в результате концептуальной революции, которая произошла с возникновением кладизма и распространением идей Хеннига и Брундина. Филогенетический взгляд расходится с анагенетическим. Сомнению подвергается оценка роли пространства в историческом процессе развития органического мира, которая лежит в основе теоретического и методологического переворота в биогеографии в 70-е гг. Об этой переоценке когда-то во весь голос, но в полном одиночестве говорил Л. Круаза. Отношения между двумя направлениями биогеографии сразу стали противоречивыми, а полемика продолжала вовлекать все новые данные, которые расходились со старыми представлениями. Можно провести параллель с революционными преобразованиями: якобинцы, жирондисты, объединенные только общим противостоянием *старому режиму,* очень скоро начинают бороться между собой, чтобы установить, кто является самым настоящим революционером. Конфликт продолжается до ударов гильотины. Полемика в биогеографии быстро достигает таких размеров, что остроумный европейский наблюдатель саркастически замечает: «Биогеография историческая или биогеография истерическая?».

Надеемся, что современная ситуация не термидорианская и не бонапартистская и характеризуется попыткой *синтеза* экологической и исторической биогеографии на основе концепций и методов различных школ. Относительно возможности такого синтеза есть разные мнения – существуют как глубокие скептики, так и осторожные оптимисты. Сейчас очевиден переход от фазы критики одной школы в адрес другой к фазе самокритики со стороны каждой.

Мы считаем, что если верны упомянутые выше предпосылки, то биогеографию с полным правом можно называть синтетической наукой, которая соединяет пространственные и временные аспекты эволюции. Исходя из этого, возможно и необходимо теоретическое и методологическое их объединение (а не только подтверждение каждого из аспектов). Такие попытки существуют, хотя они и не затрагивают еще все области нашей науки. Несколько лет назад, в рамках обобщенных критериев и методов современной биогеографии, В. Вомеро напомнил, «насколько огромен объем работ в области филогенетики, и как огромен регион, на территории которого предстоит поиск».

Мы также попытались внести некоторый вклад в обсуждение этого вопроса, о чем и поговорим на следующих страницах.

9.1. Центры происхождения

В своей последней работе П. Бригноли писал, что ни одна современная биогеографическая школа не отрицает, что «все виды *родились* где-то от других видов». Это верно для любой модели видообразования, включая модель автотетраплоидии, т.е. удвоения хромосомного набора у некоторых растений с последующим возникновением нового вида. Верно и то, что это *может* происходить много раз в различных точках ареала (можно было бы обсудить, насколько это вероятно, и насколько было бы вероятно выживание более чем одного автополиплоидного потомка), но это не значит, что явление не имеет пространственного и временного размаха, насколько бы редким оно ни было.

Исходя из того, что мы сказали о виде, видообразовании и о концепции ареала, можно утверждать, что центр происхождения вида – это та часть пространства (любой конфигурации), на которой *в данный исторический период* вид возник *как таковой* (предковая область). Отсюда следует два вывода.

1. Центр происхождения вида обязательно занимает пространство на поверхности Земли, независимо от современной конфигурации.
2. Центр происхождения надвидовой монофилетической группы совпадает с центром происхождения общего и единственного предкового вида всей группы; он характеризуется теми же свойствами, что и центр происхождения любого вида.

9.2. Еще раз о викаризме и дисперсии[80]

В современной викариантной и панбиогеографической литературе отмечается, что биотическое замещение часто считается связанным с разделением *областей*, вернее с наличием физического *барьера*, который разделяет на части первоначально единую и однородную территорию. Можно говорить о раздроблении континентов в результате геологических явлений (рис. 9.1a) или о появлении областей с поясами негативной анизотропии (горные цепи, пустыни и др. (рис. 9.1b). Эти преграды становятся все более мощными и, наконец, превращаются в настоящие барьеры. Обе модели косвенным образом предполагают стабильную связь между географической областью и ареалами, которые на ней существуют. Можно представить модель замещающего события, при котором связь область-ареал постоянна. Например, представим себе ситуацию, когда биота, изображенная темно серой полосой, простирается к югу до широты (S), которая совпадает с появлением ограничивающих климатических факторов (рис. 9.1c). Если с течением времени климатический пояс, благоприятный для биоты, смещается к югу, то первоначально единая биота вскоре разделяется барьером (в данном случае морским проливом) на две изолированные части. Эта модель викариатического события (предсказанного еще Л. Круаза в его критике алеаторного распространения) формально не отличается от различных моделей распространения, призванных объяснить определенное сходство биоты между тропическими и субтропическими областями тихоокеанских берегов Азии и Америки. Это объяснение основано не на соображениях, связанных с *миграционной*

[80] О замещении и распространении (рассеивание, расселение) (прим. ред.).

способностью затронутых элементов биоты и на сопоставлении отдельных *актов расселения*, а только на диалектическом и динамическом отношении между *климатическими условиями* и *биотой* (против которого трудно возразить). Учитывая то, что уже было сказано о природе ареала (см. Гл. 3.1), можно считать, что данная модель описывает викариатическое событие между *ареалами*, но не обязательно между *областями*, и может быть названа как «динамическое замещение». С этой точки зрения можно было бы разрешить некоторые противоречия между гипотезами замещения и расселения (распространения).

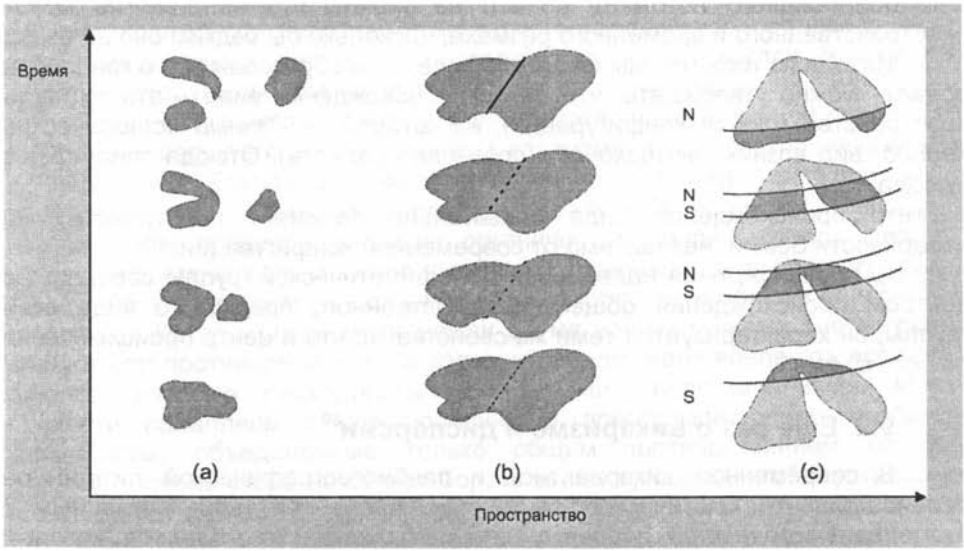


Рис. 9.1. Три возможных викариатических события. Отметьте, что в (**a**) (дробление континента) и в (**b**) (возрастание эффективности пояса отрицательной анизотропии) замещение биот определено вариациями в конфигурации областей. В (**c**) (динамическое замещение) оно остается постоянным, а межбиотическое замещение определено дроблением ареалов (обозначены границы север и юг).

9.3 Генеральный трек как оборотная сторона моделей распространения

В разделе 4.8 мы упоминали, что модели распространения, отражающие современное распределение ценохронов, до сих пор использовались только для анализа переходных зон (рассматриваемых как области наложения, частной интеграции и эволюции *in situ* ценохронов, различающихся по пространственным и временным параметрам). Применение концепции модели распространения основано также и на интуиции. Ее, по нашему мнению, можно сделать более строгой, используя современные методы анализа треков. С концептуальной точки зрения, *главный трек* или синхронные *главные треки*, сливающиеся в узле, существенно не отличаются от модели распространения. Если хотите, модель распространения является отражением распространения одного или более *главных треков* сосуществовавших одновременно видов и произошедших в тоже время возможных заносов, связанных с явлением алеаторного распространения. Следовательно, его *описывают* по ареалам составляющих его компонентов и по соответствующим экологическим

параметрам, но *определяют,* используя сведения о пространственных, временных и филогенетических связях. В этом смысле модели распространения, даже полученные путем наложение ареалов в пространстве (т.е. изображенных с помощью *областей*, а не с помощью *линий*, как при изображении треков), радикально отличаются от других единиц дифференциации биосферы (таких как хорологические категории, региональные и экогеографические единицы). Выделение их не основывается в обязательном порядке на данных исторических процессов.

9.4 Форма и пространство или же пространство и форма

Мы считаем, что один из главных конфликтов между викариантной биогеографией и панбиогеографией носит, по существу, скорее методологический, нежели теоретический характер. Оба подхода допускают существование связей между эволюцией жизни и эволюцией ее физического пространства. Однако, биогеографы-викаристы утверждают, что каждый анализ (а не предшествующая ему фаза сбора данных) должен начинаться с выдвижения гипотезы об *отношениях между живыми существами* (кладограммы таксонов), которые, единожды подтвержденные, позволяют сформулировать гипотезу связей между территориями (кладограммы областей). Панбиогеографы же начинают с гипотезы *связей между областями*, которые ведут к созданию гипотезы связей между биотами.

Обе процедуры являются асимметричными, потому что последовательность используемых шагов приводит к тому, что набор выдвигаемых гипотез всегда в большей или меньшей степени зависит от характера гипотез-предшественников. Гипотезы о форме предшествуют гипотезам о пространстве у викаристов, обратное происходит у панбиогеографов. Одна из систем для ориентирования треков (рис.9.2) прямо основывается на филогенетических гипотезах. Однако к ней нужно относиться критически, т.к. ее применение быстро снижает возможность анализа методом взаимного дополнения между двумя явлениями.

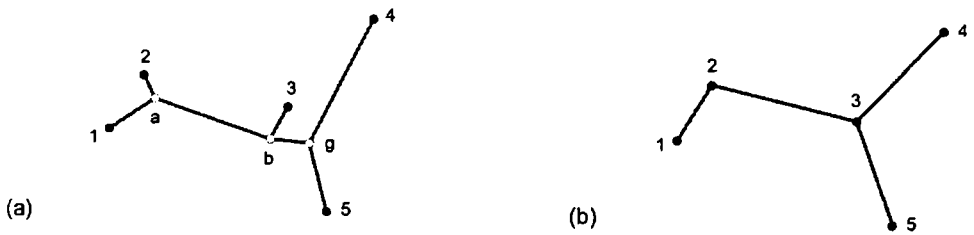


Рис. 9.2. Древо Стайнера (**a**) и древо максимальной связанности (**b**) для одних и тех же точек 1...5. Отметьте в первом включение дополнительных точек *a, b, g* (по Р. Паже).

Как один, так и другой ход мысли, о которых мы сейчас упомянули апеллируют к принципу взаимного дополнения между наборами гипотез и различными данными. Однако в действительности в обеих процедурах различные серии гипотез формулируются последовательно, и нет полной независимости между гипотезами, выдвинутыми на первой стадии, и последующими, с которыми нужно производить сравнения. Это снижает эффективность метода взаимного дополнения и его возможность проверить,

не может ли один набор гипотез опровергать другой. Процедура, которую мы хотим рекомендовать, может состоять в следующем:

(1) Ареалы подчиненных единиц монофилетической группы наносятся на карту как «облака точек».

(2) Находятся координаты центров тяжести ареалов с использованием теоремы Варингтона, модифицированой необходимым образом, где «масса» каждой точки имеет одинаковое условное значение (= 1).

$$Хв = \frac{\sum m_i x_i}{\sum m_i} = \frac{1}{M} \sum m_i x_i$$

$$Ув = \frac{\sum m_i x_i}{\sum m_i} = \frac{1}{M} \sum m_i x_i$$

(3) Центры тяжести ареалов соединяются с помощью линий древа, схожего с деревьями Стейнер[81], в котором положение добавочных точек есть функция относительной протяженности ареалов или групп ареалов (рис.9.3).

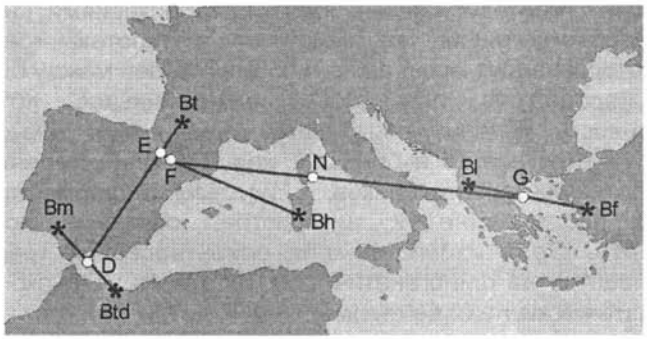


Рис. 9.3. Пространственные связи между центрами тяжести ареалов 6 видов рода Typhaeus (жесткокрылые Geotrupidi), изображенные с помощью древа Стайнера (D, E, F, N, G: добавочные точки).

Как правило, в построении деревьев связи между точками являются последним шагом процедуры и заключаются в соединении двух подмножеств, которые получаются в результате предыдущих действий. В описанном здесь случае точка N, дополнительная на линии, соединяющей две полученные подсовокупности, используется как начало для преобразования графика ареалов. Эта операция подразумевает рабочую гипотезу о том, что наибольшая пространственная разделенность указывает на более древнюю разделенность во времени. Используя последовательности добавочных точек, расположенных на сегментах, которые исходят из N, строится дерево, которое изображает возможную пространственно-временную *последовательность* разделений ареалов (рис. 9.4), относимых на первом этапе к викариатическим событиям.

---

[81] Древо Стайнер (рис.9.2) отличается от обычного древа максимальной связанностью, поскольку его построение предполагает использование добавочных точек (узлов), выявленных на основе различных критериев (прим. авторов).

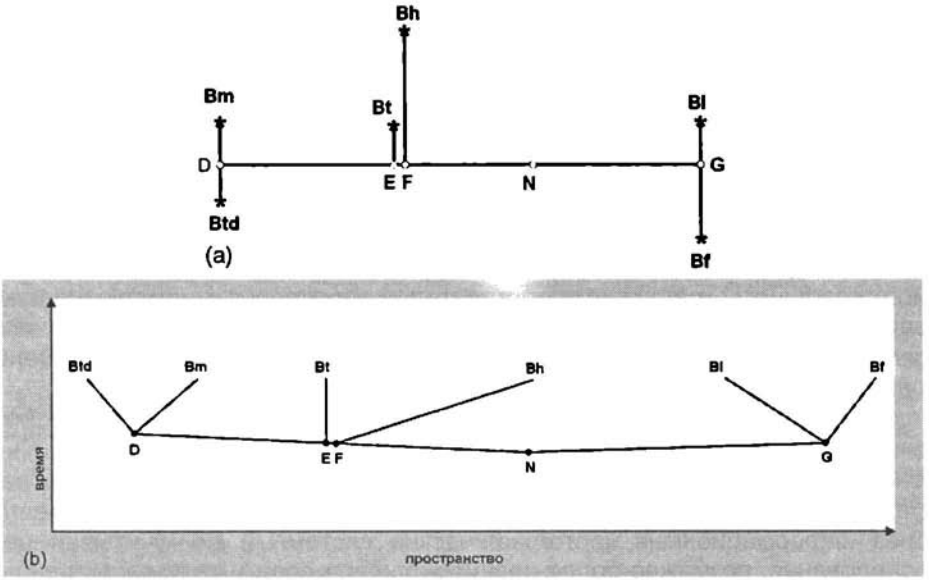


Рис. 9.4. Последовательные шаги в преобразовании предыдущего рисунка в форму кладограммы.

(4) Полученная диаграмма сопоставляется с палеогеографическими схемами в целях проверки различных гипотез относительно викариатических событий и для приблизительного датирования. Какие-либо противоречия между биогеографическими и палеогеографическими взглядами не должны автоматически приводить к отказу от биогеографических трактовок, а должны рассматриваться как нерешенные вопросы. Это в некоторых случаях позволяет выдвинуть альтернативные гипотезы.

(5) Рассматриваемая систематическая группа подвергается кладистическому анализу с помощью обычных методов, после чего строится серия из нескольких равновероятных кладограмм.

(6) Таким образом, формируются однородные по типу гипотезы о генеалогических отношениях между ареалами и их населением; и они, следовательно, являются *сопоставимыми* с формальной точки зрения. В то же время ввиду того, что они были получены полностью независимым образом, сравнение не грешит *a priori* каким-либо приемом, который может искусственно дать преимущество одной или другой гипотезе (рис. 9.5) .

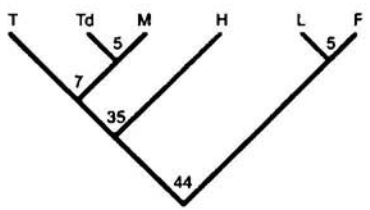


Рис. 9.5. Гипотеза кладограммы ареалов с хронологической последовательностью предполагаемых событий (в млн. лет) получается при сравнении с палеогеографической историей изучаемых областей. Эта схема сравнима с гипотезой филогенеза популяций, полученной с помощью традиционных кладических методов.

Выбор из кладограмм может быть осуществлен вручную или с помощью информационных приемов, основанных на принципах экономичности или совместимости (на этом уровне мы еще не можем осуществить выбор из двух названных принципов, но существуют методы, которые позволяют использовать обе логические схемы).

(7) Спорные вопросы между биогеографическими и филогенетическими гипотезами, которые оказались еще не решенными, временно относят к событиям алеаторного распространения или вымирания.

Эта процедура до сих пор использовалась только при биогеографическом анализе представителей евросредиземноморского жуков навозников рода *Geotrupes*. Можно считать, однако, что она может быть использована также и для анализа других групп биоты. С этой целью должны быть предприняты следующие шаги.

- Исследование конгруэнтных (совпадающих) ареалов, относящихся не к прямо родственным, но зависимым таксонам различных монофилетических групп. Это шаг, который должен был предшествовать вышеописанной процедуре, может быть сделан при сравнении ареалов через информационные картографические системы. Но, учитывая цели исследования, возможно более правильно использовать те ареалы, *центры тяжести* которых коррелируют в пространстве, применяя к самим центрам тяжести критерий усредненного сходства или усреднения по сходству Рапопорта (см. раздел 3.2), надлежащим образом откорректированный, не пренебрегая специфическими способами освоения ареала, характерными для каждого таксона.
- Сопоставление гипотез, предложенных для каждой конкретной системы ареал-популяции, может производиться путем анализа достижения консенсуса, выявления общего типичного элемента структуры.

Приведенная схема дает возможность преодолеть негативные моменты, упомянутые в начале, посредством методологического приема редукции. Уже говорилось о том, что видовой *ареал* обладает такими же онтологическими и генеалогическими свойствами, как и *вид*, к которому он относится. В описанной процедуре деления при анализе генеалогических связей этих двух сущностей, совпадающих в пространстве и во времени, для каждой из них использовались признаки, не тождественные признакам другой. Необходимость совпадения результатов вытекает из пространственно-временного единства между видом и его ареалом. Соответствие между отдельными историческими путями биогеографических областей и биогеографическими историями биот (и их связей) является вероятностным фактом, обусловленным постоянством биот во времени и в физическом пространстве.

ЭПИЛОГ

Распространено убеждение, что в биологии имеются дисциплины первого класса: современные, продвинутые, актуальные и полезные для человечества. Им противопоставляются другие, обычно определяемые как традиционные, классические, описательные. Понятно, что молекулярная биология и экология относятся к первой группе, а зоология и ботаника ко второй. Многие (в то числе и биологи) считают, что биогеография (или зоогеография и фитогеография) занимает место на втором плане биологической панорамы, не обладая даже статусом базового предмета, как зоология и ботаника. Иными словами, интерес к биогеографии немногим более чем культурное излишество. Не случайно, только недавно она стала преподаваться в университетах Италии и только на пороге второго тысячелетия публикуется этот первый итальянский учебник на данную тему.

Биогеография, как мы надеемся, представлена на предыдущих страницах как дисциплина чрезвычайно содержательная. Как синтетическая наука, по значимости и степени близости она располагается рядом с экологией, эволюционным учением, географией, охраной природы и другими науками, ныне весьма актуальными. Центральное место, которое биогеография занимает в биологической панораме, является следствием того, что эта наука занимается биологическими объектами в пространстве и времени.

Итак, необходимость и случайность переплетаются в реальных и конкретных чередованиях живых существ, в многовековом диалоге с пространством. И мы пытаемся понять механизмы и причины всего этого. Защита природы, сохранение биоразнообразия, прогнозы на будущее и другие прикладные аспекты основываются на базовых положениях биогеографии.

Мы верим, что содействие изучению биогеографических концепций, необходимых при решении проблем взаимодействия человека и природы, является важной задачей. Мы будем рады, если хотя бы отчасти внесем в это свой вклад.



Рис. 1. И чтобы еще усложнить,... добавить биогеографов

Автоапоморфия. Уникальный апоморфный признак таксона, появившийся в единственной филетической линии. В кладистической таксономии автоапоморфии не используются в качестве источника информации для реконструкции филетических связей.

Автохтонный. В биогеографии – родом из определенной области, независимо от изменений ареала. Например, серна является автохтонным элементом альпийской фауны, но в Новой Зеландии, хотя и представлена довольно большими популяциями, входит в состав экзотической фауны. Не путать с термином *эндемичный*[82].

Адельфотаксон (от adelophos = брат). *Таксон* (см.) любого ранга, имеющей родственные связи первой степени с другим таксоном того же ранга в кладической таксономии. Например, два вида, которые образуют монофилетическую пару, обозначаются как адельфотаксон. Синоним – *сестринская группа.*

Алеаторные пути распространения. Маловероятные пути расселения, которые иногда применяют для объяснения существования разорванных ареалов. Эти объяснения не являются научными гипотезами, так как они не доказуемы и не опровергаемы. К подобным построениям биогеографы должны прибегать только в крайних случаях (как *exstrema ratio).*

Аллополиплоидия. Образование полиплоидных организмов (4n или реже 3n, 6n, 8 и т.д.) в результате скрещивания организмов двух различных видов или даже родов. Распространена в основном у растений.

Анагенез. Формирование во времени у организмов данного вида новых адаптивных (или не адаптивных) признаков. Например, средний рост людей в Европе значительно увеличился в последние века, изменилось также распределение жировой массы тела, прежде всего у женщин. Некоторые авторы придают процессу анагенеза особенно важное значение, представляя его как последовательность эволюционных преобразований в ряду предок-потомок, или точнее – появление новых признаков (*автоапоморфий*) в череде популяций данного вида.

Анизотропная (среда). Экологическое пространство, неоднородность которого создается действием множества разнообразных факторов (географических, климатических, биотических). Анизотропия среды влияет на возможности организмов расширять свои ареалы. Зона максимальной отрицательной анизотропии образует *барьер.*

Апоморфия. Противоположна *плезиоморфии.* 1) Апоморфный признак является прогрессивным по сравнению с предковым состоянием признака. 2) Положение производной филетической линии (или таксона, который ее представляет) по отношению к соответствующей сестринской линии.

Апохория. Противоположно *плезиохории.* Термин апохория гомологичен *апоморфии* и обозначает положение части ареала относительно всего ареала или какой-либо другой его части. Например, чилийский участок современного ареала дикорастущего фенхеля представляет собой апохорный участок по сравнению со средиземноморской его частью.

---

[82] Вид или род, возникший на данной территории и находящийся на ней со времени своего становления (более строгое определение) в отличие от аллохтонного (миграционного)) (прим. ред.)

Ареал. Область распространения таксона какого-либо ранга. С лексической точки зрения выражение «ареал распространения» представляет собой тавтологию, и от него следует отказаться. В настоящий момент этот термин применяют не только по отношению к таксономическим группам организмов, но и к популяциям[83].

Арка биогеографическая. См. *рефугиум биогеографический.*

Барьер. Максимальная степень неоднородности среды (см. *анизотропия*), препятствующая распространению живых существ. Важно подчеркнуть, что концепция барьера, как и другие концепции, касающиеся воздействия изменений параметров среды на распространение, не имеет *абсолютного* значения: морской пролив может быть высоко эффективным барьером,
препятствующим биотическому обмену между участками суши, которые он разделяет, но может служить и *коридором* (см.) для морских организмов. Горная цепь Анд является барьером, разделяющим с востока на запад даже экологически эквивалентные *биоты* (см.); в то же время она служила коридором, по которому многие бореальные виды проникали на юг (наиболее известные среди них – мозоленогие), а южные – на север (например, некоторые группы жесткокрылых).

Биом. Комплекс экосистем (река, лес, поляна) формирует биом дождевого леса. Подобный биом может существовать в нескольких вариантах, представленных биологическими эквивалентными формами (биотипами), связанными *экологическими* (не филетическими) отношениями. Эти отношения очень схожи во всех биомах тропического пояса, относящихся к Афротропическому (прежде всего бассейн Конго), Ориентальному (часть Индии и Индонезии) и Неотропическому (прежде всего бассейн р. Амазонки) регионам.[84]

Биоразнообразие. Разнообразие жизни на всех уровнях ее организации, от гена до экосистемы. Оценка биоразнообразия означает не только число представленных единиц (=богатство), но и относительную частоту каждой из них. Хотя часто разнообразие сообщества рассматривается как количество входящих в его состав видов, на самом деле это только видовое богатство. В нашем случае биоразнообразие - это *видовое богатство*, связанное с соответствующей частотой встречи каждого вида. Таким образом, очевидно, что сообщества, образованные одними и теми же видами, представленными с разной частотой, могут иметь разные показатели биоразнообразия.

Биосфера. Совокупность всех живых существ нашей планеты.[85]

Биота. Под термином *биота* понимается совокупность видов, обитающих в определенной географической области. Следовательно, каждая область характеризуется определенной биотой. Например, как африканский, так и южноамериканский тропические леса населены крошечными птицами, которые питаются нектаром. Однако эти птицы

---

[83] Употребление понятия "ареал" для подвидовых категорий нежелательно. Внутри ареала области обитания, занимаемые популяциями разного ранга, в период миграционной активности могут перекрываться (прим.ред).

[84] Биом понимается как совокупность биогеоценозов крупного биогеографического региона, климатического пояса, природной зоны, либо как иерархическая единица высокого ранга определенного типа сообществ, с господствующими жизненными формами и определенной , структурно-функциональной организацией (прим. ред.).

[85] Точнее, оболочка земной коры, охваченная жизнью (прим. ред.).

принадлежат к разным таксономическим группам (видам и даже семействам): нектарницы в Африке и колибри в Америке. Африканский и южноамериканский леса, даже будучи экологически схожими, представлены в действительности совершенно различными биотами.

Вагильность. Способность живых существ к расселению в пространстве, обусловленная как пассивным распространением, так и за счет самостоятельного передвижения.[86]

Видообразование. Процесс *увеличения* числа видов, при котором, независимо от конкретного способа, происходит формирование двух дочерних видов от одного предка. Не следует путать с другими формообразовательными процессами (см. *анагенез, эйдофоронты, филетическое видообразование*), которые могут происходить в течение жизни вида.

Виды двойники. Комплексы природных популяций, морфологически не отличимых, но репродуктивно (а значит, генетически) несовместимых.

Викаризм (замещение, от лат. vicarius – замещающий). 1) Биогеографическое событие, в результате которого первоначально единый ареал разделяется возникшим барьером. Это событие касается всей биоты данной области. 2) Под экологическим замещением понимают также занятие сходных экологических ниш конвергентными формами организмов (т.е. филогенетически не близко родственными, но экологически равноценными). 3) Под «систематическим замещением» (редко используется) некоторые авторы подразумевают *адельфотаксоны* или сестринские группы.

Внешняя группа (out-group). В кладистических анализах систематическая группа, не принадлежащая к той, которую изучают в составе основной группы (*in-group*), но филогенетически близкая к ней. Тест *out-group* позволяет проверить гипотезу о том, что данный признак, разделяемый более чем одним и менее чем всеми зависимыми (подчиненными) таксонами, которые представляют *in-group*, является *синапоморфией*. Наличие того же самого признака в *out-group* показывает неприемлемость этой гипотезы (разделяемый *плезиоморфный признак)*. Отсутствие этого же признака у *out-group* однако, *не* является доказательством правильности гипотезы, так как данный признак мог быть потерян вторично. См. также *укорененная (кладограмма).*

Вымирание. 1) Исчезновение таксона какого-либо ранга. На видовом уровне вымирание может происходить двумя путями. Первый – это простое исчезновение вида из-за гибели всех его особей. Второй путь, особенно важный для кладистов, имеет место, когда вид претерпевает процесс кладогенеза, давая начало *двум* дочерним видам, и при этом исчезает сам. 2) Фоновое вымирание. Явление, при котором вместе с видообразованием происходит смена таксономического состава биосферы, идущая параллельно с образованием новых видов. Смена существующих видов новыми, экологически взаимозаменяемыми, в истории Земли происходит с известной периодичностью.

Выпуклая (группа). *Парафилетическая группа*, в генеалогии которой нет никаких разрывов.

---

[86] При оценке вагильности важно учитывать репродуктивную мощность и эффективность различных агентов – зоо-, анемо-, антропохория (прим. ред.).

Геонемия. (от греч. geo = Земля, nemo = я живу). Географическое распространение организмов, определяемое по пространственному принципу.

Гильдия. Комплекс разнообразных неродственных видов, потребляющих в определенном сообществе один и тот же тип пищевого ресурса, добывая его одинаковым способом и в сходном объеме. Например, в сообществе тропического леса колибри вместе с другими птицами, некоторыми летучими мышами и с большей частью бабочек образуют гильдию нектароядных.

Голарктизм. Комплекс гипотез и теорий, которые пытаются объяснить существование сходных элементов на континентах южного полушария, далеко отстоящих друг от друга. Для объяснения используются предположения о миграции видов из северных *центров происхождения*. Очевидно, что голарктизм предполагает взаимную неподвижность возникших материков.

Голофилетический. 1) Голофилетической называется группа, состоящая из целой линии предок-потомок; в этом значении она является синонимом *монофилетической* группы в узком смысле. 2) Под голофилетической группой понимают также группу, которая содержит всех современных (или, во всяком случае, единовременных) потомков единственного предка, и только их. В данном смысле это синоним термина монофилетический, но в самом общем смысле. Некоторые авторы считают монофилетическими также *парафилетические* группы, поскольку они объединены одним предком.

Гомоплазия. Появление одного и того же признака независимым образом более одного раза в одном и том же таксоне, или вторичное исчезновение *плезиоморфного* признака.

Града. Систематическая группировка, принятая в эволюционной таксономии, но не филогенетике. Она не является узко *монофилетической* и характеризуется определенной общностью признаков, по крайней мере, морфофункциональных. Самым известным примером клады и грады внутри одной и той же высшей группы организмов являются птицы и рептилии, соответственно.

Граф. Геометрическая фигура, образованная линиями, которые соединяют ряд заранее заданных точек. Плоскими являются графы *деревьев* (см.), используемые, так же как и кладограммы, для биогеографического анализа.

Гюйот. Океаническое дно усыпано коническими возвышенностями (морские горы) вулканического происхождения. Некоторые гюйоты, названные так в честь шведского географа А. Гюйо, имеют форму усеченных конусов, поскольку заканчиваются широкой плоской поверхностью. Эта форма возникла в результате соскабливания волнами верхушки древнего вулканического конуса. Впоследствии вулкан, удаляясь от океанического хребта, постепенно все больше и больше погружался в глубину, полностью оказываясь под водой.

Девиации (правило). Вероятностный принцип, описанный В. Хеннигом, согласно которому из двух филетических ветвей, которые происходят в результате одного кладогенетического события, одна стремится к отклонению от предковых признаков в большей степени, чем другая.

Дем. Группировки, на которые может быть подразделена естественная *популяция*. Хотя нет факторов, которые бы ограничивали обмен особями между демами, определенная привязанность к территории часто приводит к тому, что частота внутридемовых скрещиваний намного выше, чем частота междемных скрещиваний. Это существенно влияет на направленность потока генов.

Дерево (древо). Плоская геометрическая *фигура*, в которой все точки системы соединены между собой, но никогда не образуют замкнутый контур или рисунок. Дерево максимальной связанности определяет наименьшее расстояние между любыми двумя точками.

Диахронный. (от греческого dia = через, сквозь + chronos = время). Противоположно *синхронному*. Расхождение какого-либо явления, которое происходит или изучается во времени. В биогеографии обычно рассматривается в рамках какого-то эволюционно продолжительного отрезка времени.

Дизъюнкция или прерывистость. Дизъюнктивный ареал – это ареал, прерванный хотя бы одним постоянным разрывом, обусловленным наличием барьера (то есть негативных для его населения факторов среды), имеющим свои истоки в историческом прошлом.

Дисперсализм. Теоретико-методологический подход, отдающий предпочтение в исторической биогеографии среди причин распространения живых существ их способности случайно преодолевать даже высоко эффективные барьеры, давая, таким образом, начало популяциям, отделенным от предковых форм и имеющим независимую судьбу. Дисперсализм сильно критикуется викаристами и панбиогеографами. Последние считают, что гипотеза алеаторного распространения не является научной потому, что основана на случае и вследствие этого неопровергаема. Сформулированный на первых этапах дисперсалистский подход исключал возможность рассмотрения альтернативных гипотез. Таким образом, понятие алеаторная дисперсия нужно применять только тогда, когда гипотезы викариатических событий будут действительно опровергнуты.

Дисперсия или разброс (рассеивание, рассредоточение диффузия). Термины, используемый в биогеографии для обозначения, по крайней мере, двух различных явлений. Первое, которое предпочтительнее называть «диффузией», относится к процессу увеличения численности вида или популяции в фазе демографического роста, к процессу заселения ареала, основанному на миграции населения. Второе значение термина – преодоление барьера, связанного с высоко алеаторными факторами, предковыми популяциями-основателями.

Единица региональная биогеографическая. Категория любого ранга (регион, провинция, субпровинция и т.д.) биогеографической системы деления земной поверхности. Биогеографическими региональными единицами являются Неотропическая область, Средиземноморская провинция и т.д.

Единица региональная биотическая. Область распространения определенной биотической формации. Бассейн р. Конго представляет собой биотическую региональную единицу, поскольку населен однородной и географически ограниченной частью (см. *биота*) данного *биома*: тропического леса.

Естественный отбор. Процесс, происходящий в природных популяциях. Естественный отбор стремится удалить неудачную часть

генетического материала и дать преимущество удачной с помощью выборочной смертности особей или, по крайней мере, дифференцированного репродуктивного успеха.[87]

Изоляты. Согласно Джиннель (1942), это регионы планеты, характеризующиеся отсутствием недавних орогенезов и крупных морских трансгрессий. Обладая относительно большей стабильностью условий (за исключением климата), изоляты являлись очагами формообразования для наземной флоры и фауны, а в дальнейшем снабжали видами другие регионы – менее стабильные или возникшие позднее. Такими изолятами, по мнению Джиннель, были Лаврентия (север Северной Америки) и Ангарида (северо-центральная Азия) в северном полушарии и Гондвана в южном.

Изотропная (однородная) среда. Противоположна *анизотропной* (неоднородной).

Индивидуальный трек. Линия, которая соединяет все места локализации (см. *распространения)*, монофилетического таксона. Важно подчеркнуть, что независимо от метода, с помощью которого индивидуальный трек был перенесен на карту, он не *описывает* ареалы или части ареалов, а *объединяет* их в географическом пространстве самым коротким путем.

Клада. Строго монофилетическая группа.

Кладизм. Таксономический подход, основанный на взглядах В. Хеннига и его школы, придает большое значение родственным связям между организмами. Концепция базируется на принципе дихотомии филогенетических деревьев, когда признаются только строго *монофилетические* группы. С методологической точки зрения в его основе лежит анализ *причин,* разделяющих признаки и, в частности, поиск *синапоморфных* признаков.

Кладогенез. Процесс дифференциации таксонов в процессе эволюции (см. *видообразование*).

Кладограмма. Схематическое изображение филогенетических связей между живыми существами в форме дерева с дихотомическим ветвлением или гипотеза об этих связях, исходящая из анализа рассматриваемых признаков. Отношения между кладами анализируются с помощью кладистических методов.

Класс (объектов). Результат процесса упорядочивания объектов, основанного на критериях и методах, выбранных оператором. Возможные естественные связи между самими объектами не обязательно принимаются во внимание. Выделение класса объектов целиком зависит от способа классификации. Это касается любого процесса классификации, использующего один или более критериев. Например, коллекция марок может быть систематизирована по государству или по году выпуска, цвету, теме и т.д. Систематические группы любого уровня, выделенные на основании родственных связей между единицами, входящими в их состав,

---

[87] Надо заметить, что отбор – более вероятное переживание и размножение определенных фено- и генотипов. Это процесс обратный элиминации – устранению менее удачных вариантов. Не следует путать эти две стороны естественных популяционных событий. Кроме того, отбор – процесс вероятностный. Он "не гарантирует сохранения каждого полезного индивидуального уклонения, а лишь повышает вероятность их закрепления в популяции " (А.С. Северцов, 1987) (прим. ред.).

не являются просто классами объектов, а отражают объективную реальность исторических взаимоотношений.

Конгруэнтность или Совместимость. Критерий выбора между различными кладограммами, полученными из одной и той же матрицы признаков, основанный на максимальном числе совместимых результатов. В результате выбирается наиболее правдоподобное генеалогическое дерево рассматриваемых таксонов.

Консенсус. Критерий для построения филогенетического дерева из ряда кладограмм, которые не абсолютно совместимы, но равновероятны в поле рассматриваемых признаков. Спорные *узлы* не решаются, а остаются как политомии.

Коридор. Территория, по которой осуществляется обмен биотами между регионами, разделенными высоко эффективным *барьером*. Возможно, самым известным биогеографическим коридором является Берингия – азиатско-американская область, окружающая современный Берингов пролив. Она считается коридором, через который, среди прочих, и человек смог заселить американский континент.

Креационизм. Учение, которое предполагает вмешательство трансцендентных существ (одного или нескольких создателей или демиургов) в зарождение мира и создание живых существ. Важно подчеркнуть, что креационизм не аналогичен *фиксизму*. Современный креационизм в целом допускает динамичность и изменяемость мира, а также возможность эволюционных преобразований.

Критерий экономичности. Утверждает, что между не идентичными кладограммами, построенными на основании ряда признаков, наиболее вероятным филогенетическим деревом изучаемых таксонов следует считать ту из них, где допускается наименьшее число *гомоплазий* (см.). Принцип, на котором основывается критерий экономичности, по существу не отличается от принципа «бритвы Оккама».

Макроэволюция. Эволюция на надвидовом уровне. Для сравнения см. *микроэволюция*.

Метапопуляция. Совокупность пространственно смежных популяций, однородность которой поддерживается с помощью случайного, но в то же время значительного генетического обмена. Поэтому отдельные единицы, образующие метапопуляцию, в очень малой степени подвержены генетическому дрейфу.

Микроэволюция. Процесс внутривидовой дифференциации на меж- и внутрипопуляционном уровне. В ее основе лежит взаимодействие таких факторов, как генетическая изменчивость, селективные механизмы, изменение демографического состава популяции и случайность. Противопоставляется *макроэволюции*, которая понимается как появление и закрепление в эволюции новых уровней организации, характеризующих становление новых групп высшего ранга. Отношения между микро- и макроэволюцией являются неоднозначными: согласно классической неодарвинистской интерпретации макроэволюция является результатом длительного действия микроэволюционных факторов и регулируется теми же биологическими законами. Некоторые авторы отрицают правомерность этого принципа и ищут альтернативные объяснения. Среди них наиболее известным является гипотеза *прерывистого равновесия*.

Модель распространения. Современное распространение *ценохрона*.

Монофилетический. Монофилетическая группа включает *всех* потомков данного предка *и только их*. С точки зрения одних кладистов она включает в себя как общего предка, так и всех его потомков (голофилетическая группа); с точки зрения других, под филетической группой понимают ее представителей, обитающих одновременно в какой-то момент времени (обычно современных, но не обязательно). Например, некоторые считают род жесткокрылых *Typhaeus* в составе *T.typhoeus*, *T. typhoeoides*, *T. momus*, *T. biostius*, *T. lateridens*, *T. Fossor* (то есть его современные виды) монофилетической группой. Для других те же монофилетическая группа Typhaeus представлена самими современными видами и также общим предковым видом и всеми вымершими промежуточными видами.

Морфовид. Систематическая единица, выделяемая исключительно по морфологическим признакам. В общем, морфовид используется в классификации тех групп, для которых нет (или не известно) полового размножения (репродуктивная бисексуальность).

Неонтологический. Противоположно палеонтологическому. То, что имеет отношение к современным биологическим явлениям.

Ниша экологическая. Термин, обозначающий роль, которую вид играет в среде или сообществе, частью которого он является.[88] Параметры, определяющие экологическую нишу, очень многочисленны и описываются с помощью системы с соответствующим числом осей (гиперпространство ниши).

Нунатак. (эскимосск. от нуна – одинокий). Небольшая по размеру часть земной поверхности, которая во время оледенения остается непокрытой ледником. Поэтому, даже если эта изолированная территория полностью окружена льдами, она может служить областью поддержания фаунистического и флористического разнообразия.

Область истощения (sink area). Часть *ареала*, обычно расположенная ближе к внешней или внутренней границе, в которой уровень смертности населения значительно превышает уровень рождаемости. Противоположно *области пополнения*.

Область пополнения (sours area). Часть *ареала* с наиболее оптимальными экологическими условиями для жизни населения данного вида, и где уровень рождаемости может значительно превышать уровень смертности. Поэтому при благоприятных условиях особи из стации переживания периодически расселяются в другие части ареала (*области истощения*), поддерживая определенную плотность населения.

Обновление (turnover). Явление, при котором исчезновение видов или популяций связано с возникновением других видов или популяций, экологически более или менее равноценных. Обновление может рассматриваться как на локальном, так и на глобальном уровне, и может быть симметричным или асимметричным (см. также *вымирание*)[89].

Общий, или генерализованный трек. Модель распространения, полученная из совпадения значительного числа *индивидуальных треков*, относящихся к различным, связанным филогенетически, систематическим

---

[88] Это не только роль, но и место вида в структуре сообщества (прим. ред.).

[89] Широко используется также термин "смена видов" или "смена флор и фаун " (прим. ред.).

группам. С точки зрения панбиогеографов, генерализованный трек является результатом общей истории биот и территорий, на которых они находятся.

Онтогенез. Процесс индивидуального развития и дифференциации организма.

Онтологический. Все, что касается реальных свойств живого существа. Относится к биологическим объектам, которые обладают свойством рождаться, существовать в течение какого-то отрезка времени и затем умирать.

Основная линия. В панбиогеографии линия самой сильной неоднородности среды (*анизотропии*), которая пересекает *индивидуальный* или *генеральный треки*.

Пандемизм[90]. Противоположно *эндемизму*.

Парафилетическая (группа). Группа родственных видов, происходящая (возможно с некоторыми другими видами) от общего предка.

Переходная зона. Область, в которой биоты, развивающиеся до этого независимо, входят в контакт, накладываясь и смешиваясь в различной степени.

Плезиоморфия. Противоположна *апоморфии.*

Плезиохория. Противоположна *апохории.*

Политетическая (группа). Политетической называется группа, в которой всем членам группы свойственна большая часть признаков, но ни один из признаков не характерен для каждого члена группы. Наоборот, монотетической называется группа, для каждого члена которой присущ весь комплекс характерных признаков, что представляет собой необходимое и достаточное условие для принадлежности к этой группе.

Полифилетический (таксон). принятая ни систематиками-кладистами, ни эволюционистами, искусственная систематическая группа, которая включает подчиненные таксоны, происхождение которых берет начало от двух или более независимых предковых форм. Полифилетические группы устанавливаются на ошибочном использовании конвергентных, а не *синапоморфных* признаков. Группа, включающая акул (надотряд *Selachomorpha*), костных рыб (класс *Osteichthyes*) и китообразных (отряд *Cetacea*), несомненно, является, полифилетической.

Популяция. Совокупность особей одного вида, которые взаимодействуют между собой (в том числе и для размножения) и с *сообществом* (см), в состав которого они входят, более тесно, чем с другими группами того же вида. Пространственное распространение популяций одного вида, в общем, обусловлено *анизотропией* среды.

Прерывистое равновесие (*punctuated equilibria*). Теория прерывистого равновесия, известная, как «теория сальтаций» (скачкообразного развития)[91] (предложенная Элдреджем и Гулдом) предполагает, в отличие от классической неодарвинистской теории

---

[90] В отечественной биогеографии этот термин практически не употребляется (прим. ред.).

[91] Сальтационизм – внезапное, скачкообразное появление новых видов в течение одного или нескольких поколений. Эта теория высказывалась задолго до Гулда и Элдриджа (1976г.) (де Фриз, Вааген, Гольдшмидт и др.). Теория "прерывистого равновесия" подразумевает "быстрое" видообразование в течение геологического времени – десятки тысяч лет (в среднем до 25 тыс. лет у исследованных авторами брюхоногих моллюсков), а период стагнации – сотни тысяч лет. Поэтому приравнивать ее к сальтационным теориям не следует (прим. ред.).

(градуализма), что виды остаются относительно стабильными в течение длительных периодов, в конце которых они претерпевают быстрые кризисные изменения, характеризующиеся видообразованием и появлением новых форм организации; затем следуют новые периоды стагнации.

Признак. В таксономии и систематике какое-либо характерное устойчиво воспроизводящееся свойство организма.[92] Различие между первичным и вторичным (*плезиоморфным* и *апоморфным*, в кладистике) признаками относится к *состоянию одного из признаков;* например, морфофункциональная форма шва надкрылий представлена у жесткокрылых рода *Scarabaeus* в плезиоморфном состоянии (простой шов, свободные надкрылья), а в близком роде *Pachysoma* в апоморфном (сложный шов, сросшиеся надкрылья). В биогеографии прежде всего викаристы пытаются использовать различия между таксонами для выделения областей, на которых находятся ареалы соответствующих видов. Таксономические признаки передаются по наследству и, следовательно, «вертикальным» путем; *дисперсия* вызывает «горизонтальное» расселение организмов (биогеографических «признаков») из одной области в другую.

Приспособленность. Это относительный вклад особей в будущее поколение. Измеряется числом детей, способных, в свою очередь, давать потомство.

Прогрессии (правило). Принцип филогенетической биогеографии, согласно которому самый прогрессивный таксон, возникающий в результате кладогенетического процесса, старается занять область, наиболее удаленную от области общего предка, что не характерно для относительно примитивного таксона. Это положение соответствует правилу, известному в таксономии как правило *девиации* (см.), и обычно не принимается учеными других направлений в биогеографии, хотя прямо и не отвергается. Биогеографы-эволюционисты утверждают, что появляющийся новый вид («более развитый») стремится вытеснить «материнский вид» из его области распространения. Но это противоречит результату, который предполагается биогеографами-филогенетиками.

Реликт. 1) В биогеографии таксон, который, будучи изолирован, представляет собой остаток более древней *биоты*, ранее распространенной в данной области. Часто бывает трудно отличить реликтовые группы от групп со сходным распространением, но являющихся результатом акклиматизации мелких популяций-основателей, другими словами, результатом *алеаторной дисперсии*. Вид со средиземноморским распространением, обнаруженный в альпийской долине, может быть реликтом древнего ареала, ранее более обширного, чем современный, или результатом случайного заноса производителей-основателей этого вида в такое место, где условия окружающей среды позволили ему закрепиться. 2) В систематике и в филогенетике – представитель некогда более богатой и разнообразной группы организмов.

Рефугиум (или биогеографическое убежище). Более или менее обширная область, не подверженная столь радикальным изменениям среды, как окружающие ее территории и не затронутая, как они, массовым вымиранием биоты. Виды развиваются там в относительной изоляции,

---

[92] Устойчивое воспроизведение признака может иметь как генетическую, так и эпигенетическую основу (прим. ред.).

впоследствии становятся отличными от исходных форм и при возможности распространяются на смежные территории.

Робертсоновское (слияние) (или робертсоновский перенос). Механизм соединения двух не гомологичных хромосом. Может происходить с помощью центромеров двух акроцентрических или субтелоцентрических хромосом, или путем центромеро-теломерического слияния. Согласно современным гипотезам, робертсоновское слияние является одним из основных механизмов эволюции генома. На примитивном уровне изменения начинаются у кариотипов с большим числом хромосом и асимметричной организацией, в дальнейшем они могут происходить и у кариотипов с меньшим числом хромосом, среди которых преобладают мета- и субметацентрические, и, следовательно, более симметричные.

Семафоронт. Термин, предложенный В. Хеннигом для обозначения последовательных стадий жизни особи.

Сестринская группа. См. *адельфотаксон*

Симплезиоморфия. *Плезиоморфный* признак, характерный для изучаемых таксонов. Общность плезиоморфного признака не дает необходимой информации для реконструкции филетических связей.

Синапоморфия. *Апоморфный признак*, характерный только для двух или нескольких таксонов (среди которых находится и изучаемая группа), поскольку сохраняется от общего и единственного предка. Поэтому он является ведущим признаком *монофилетической группы* этих таксонов.

Синхронный (от греч. syn = вместе). Противоположен *диахронному*. В биогеографии используется для обозначения явлений, происходящих одновременно сейчас или в прошлом, но по крайней мере, в течение длительного, с эволюционной точки зрения, промежутка времени.

Сообщество. Сообщество популяций разных видов, которые взаимодействуют в едином экологическом и пространственно-временном измерении.

Стейнера (дерево). *Граф*, лишенный контура, связывающего систему точек. В отличие от деревьев максимальной связанности, дерево Стейнера строится с использованием добавочных точек, положение которых является функцией минимальных расстояний между соединяемыми точками.

Таксон. Общий термин для обозначения группы организмов независимо от ее ранга в формальной классификации. В систематике таксонами являются вид, род, семейство и т.д.

Таксономия или систематика. Хотя этот термин, как и систематика, часто используется двусмысленно и неточно, следуя авторскому определению (Дж. Дж. Симпсона), будем считать, что под *таксономией* следует понимать теоретический подход к классификации живых существ. Термин *систематика* обычно используют для описания результатов применения таксономических критериев при классификации групп различного ранга.

Токогенетика. Под токогенетическими (от tikto = родить) связями понимаются прямые генеалогические связи предок-потомок.

Тяготение. В биогеографии такие выражения как «группа со средиземноморским тяготением» или «вид с сонорским тяготением» означают, что изучаемый таксон имеет область распространения более обширную, чем названная (Средиземноморская область, пустыня Сонора), но там он встречается значительно чаще. Или названная область составляет более или менее обширное центральное ядро его ареала.

Узел. 1). Точка раздвоения кладограммы, указывающая на кладогенетическое событие. 2). В панбиогеографии зона пересечения различных *главных треков*.

Укорененная (кладограмма). Кладограмма, которая допускает направленную последовательность *узлов* (см.) вдоль оси времени. Представляет собой наиболее общий и эффективный критерий для построения кладограммы, основанный на использовании *внешней группы*. Корень (базовая точка) кладограммы изучаемой группы (in-group) задается ее соединением с внешней группой.

Фаунистический слой. Комплекс животных, обитающих в настоящее время или их предки, обитавшие в данной области, начиная с какой-либо определенной эпохи.

Фенетика. Таксономический подход, оценивающий связи между таксонами любого ранга, на основе критериев общего сходства (*overall similarity*), при котором не учитываются их возможные филогенетические или эволюционные связи. У классифицируемых организмов, обозначаемых как OTU (*Operational Taxonomic Unit*), используются все имеющиеся в распоряжении признаки, рассматриваемые как равнозначные. С помощью специальных алгоритмов строятся фенограммы (диаграммы максимального сходства), а из них – схемы формальной классификации. С точки зрения фенетики реально существуют только особи (этот подход соответствует средневековой номиналистической логике). Наравне с высшими таксономическими категориями виды также являются *классами* (см.) особей и продуктами классификационного процесса.

Фиксизм. Противоположен эволюционизму. Теоретический подход, который утверждает неизменность видов с течением времени.

Филетическое (видообразование). Модель видообразования, которая не разделяется сегодня большей частью ученых. Согласно этой модели, также как и в процессе *анагенеза*, изменения в признаках происходят строго в последовательности поколений предок-потомок. При этом число видов не изменяется (т.е. в рассматриваемом отрезке времени не происходит *кладогенеза*).

Филогенез. 1) Процесс увеличения числа видов и высших таксонов с течением времени. Таксоны высших рангов всегда берут начало из процесса видообразования. Их предок – всегда вид, а не надвидовой таксон, поэтому неправильно говорить «млекопитающие происходят от рептилий». 2) Под выражением «филогенез группы X» понимается комплекс генеалогических связей соподчиненных таксонов и связей, которые данная группа поддерживает с близкими ей группами.[93]

Фильтр. Территория, расположенная между двумя биотами, разделенными по какой-либо причине, по которой возможен избирательный обмен между ними. Например, в группе островов, которые находятся между двумя континентальными массивами, возможен обмен только такими наземными организмами, которые способны к расселению по типу «прыжков» с острова на остров («stepping stones»).

---

[93] Классическое определение филогенеза – историческое развитие мира живых организмов как в целом, так и отдельных таксономических групп (см. биологический энциклопедический словарь (прим. ред.).

Хорологическая (категория) или хоротип. Ареалы, у которых внешние границы достоверно совпадают (независимо от способа и плотности, с которой каждый из них населен) составляют группы, называемые *хорологическими категориями*. Таким образом, таксоны, которые населяют всю Амазонию, входят в амазонскую категорию. Важно отметить, что принадлежность к определенной хорологической категории *сама по себе* не отражает каких-либо причинно- свледственных связей между видами: для классификации ареалов в рамках категорий, используются чисто *фенетические* закономерности.[94]

Хорология. Сравнительное изучение областей распространения живых существ.

Ценогенез. Процесс совместной эволюции биотических элементов, представленных в какой-либо области, начиная с определенного периода.[95]

Ценохрон. Совокупность живых организмов, обитающих в определенной области, начиная с одного и того же периода, и имеющих общую эволюционную судьбу и биогеографическую историю. Их современное (можно сказать, синхронное) распространение обозначается как *модель распространения* (см.). Различные ценохроны могут накладываться в разной степени на одну и ту же область. Например, Большой Американский обмен вызвал наложение разных ценохронов.[96]

Центр массы. В панбиогеографии часть общего ареала (или отрезок соответствующего *трека* (см.)) группы, где она представляет наибольшее разнообразие на систематическом или любом другом уровне (морфологическом, экологическом, генетическом и др.).

Щит. Щиты, или микроплиты, – это блоки земной коры (материковой или океанической) относительно мелких размеров, которые присоединяются к материковым плитам во время их движения.

Эйдофоронт. Термин, недавно появившийся по аналогии с «*семафоронтом*» (см.); обозначает каждую отдельную стадию *анагенеза* (см.) в эволюции вида.

Экосистема. Совокупность совместно обитающих организмов, объединенных трофическими и энергетическими связями[97] и достаточно автономных от других подобных сообществ.

Эндемизм. Противоположен пандемизму. Эндемичным называется организм, обитающий только на данной территории, независимо от ее *протяженности* и характера условий (географических или других). Следовательно, правильными являются оба выражения: «жесткокрылое *Ceratophyus rossii* эндемично для литорального сосняка Тосканы» и «кактусы эндемичны для Америки».

Эремейский. Признаки организма, связанного с кислыми или аридными средами. Иногда термин, который имеет очевидные экологические оттенки, используется именно в биогеографическом смысле для видов, распространенных в пустынной зоне.

---

[94] В отечественной литературе – это типы ареалов (прим. ред.).

[95] В отечественной литературе принят термин "филоценогенез". Под "ценогенезом" подразумевается выработка провизорных приспособлений, обеспечивающих выживание организмов на ранних стадиях онтогенеза (А.С. Северцов, 2005, прим. ред.)

[96] В отечественной литературе, повидимому, в известной степени, аналогичны понятия – географо-генетические элементы флоры и фауны, фаунулы (прим. ред.).

[97] Следует добавить – между собой и условиями среды (прим. ред.).

Список литературы

Brundin L. (1972): Phylogenetics and biogeography. Syst. Zool. 21: 69-79.

Brundin L. (1975): Circum-Antarctic distribution patterns and continental drift. In: Biogeographie et liaisons continentals au cours du Mesozoigue. Mem. Mus. Nat. Hist. Nat., Ser. A. 88: 19-28.

Brundin L. (1979): Croizat's Panbiogeography versus Phylogenetic Biogeography. In: „Vicariance Biogeography: a critigue (G. Nelson & N. Plantick eds.)": 94-138. Columbia Univ. Press, N.Y.

Brundin L. (1988): Phylogenetic biogeography. In: Analytical Biogeography (A.A. Myers & P.S. Giller eds.): 343-369. Chapman & Yall, London.

Cox C.B., Moore P.D. (1993): Biogeography. Blackwell Scientific Publ. Oxford.

Craw R.C. (1983): Panbiogeography and vicariance cladistics: are they truly different? Syst. Zool. 32: 431-437.

Craw R.C. (1988): Panbiogeography: methods and synthesis in biogeography. In: Analytical biogeography (A.A. Myers & P.S. Giller eds.). Chapman & Hall, London.

Croizat L. (1958): Panbiogeography, or an introductory synthesis of zoogeography, phytogeography, and geology; with notes on evolution, ecology, anthropology etc. 3 vol. L. Croizat, Caracas.

Croizat L. (1962): Space, Time, Form: the biological synthesis. Caracas.

Croizat L. (1973): La "Panbiogeografia" in breve. Webbia 28: 189-226.

Croizat L., Nelson G., Rosen D.E. (1974): Centers of origin and related concepts. Syst. Zool. 23: 265-287.

Darlington P.J. (1957): Zoogeography: the geographic distribution of animals J. Wiley, N.Y.

Darlington P.J. (1965): Biogeography of the southern end of the World. McGraw-Hill, N.Y.

Darlington P.J. (1970): A practical criticism of Hennig – Brundin "phytogenetic systematics" and Antarctic diogeography. Syst. Zool. 19: 1-18.

Eldredge W., Cracraft J. (1980): Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Method and theory in comparative biology. Columbia Univ. Press, n.y.

Forey P.L., Humphreys C.J., Kiching I.J., Scotland R.D., Siebert D.J., Williams D.M. (1992): Cladistics: a practical course in Systematics. Syst. Ass. Publ. n 10, Clarendon Press, Oxford.

Good R. (1964): The geography of flowering plants. Longmans, London.

Groves R.H., Dr. Castri F. (1992): Biogeography of Mediterranean invasions. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Hengeveld R. (1990): Dynamic biogeography. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Hennig W. (1950): Grundzuge einer Theorie der phylogenetische Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin.

Hennig W. (1966): Phylogenetic systematics. Univ. Illinois Press, Urbana.

Humphries P.J., Parenti L.R. (1986): Cladistic biogeography. Clarendon Press, Oxford.

Huntley B.J., Walker B.H. (eds.) (1982): Ecology of tropical savannas. Springer Verlag, Berlin, N.Y.

Jeannel R. (1942): La genèse genese des faunes terrestres. Presses Univ. de France, Paris.

Jordan C.F. (ed.) (1987): SAmazonian rain forests. Springer Verlag, Berlin, N.Y.

Kornberg H., Williamson M.H. (eds.) (1987): Quantitative aspects of the ecology of biological invasions. The Poyal Society, London.
Macarthur R.H., Wilson E.O. (1967): The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
Magurran A.E. (1988): Ecological diversity and its measurement. Croom Helm, London.
Marcuzzi G. (1979): European ecosystems. (Biogeography Vol. 15). Junk Publ. The Hague.
Margalef R. (1974): Ecologia. Omega, Barcelona.
Mayr E. (1963): Animal species and evolution. The Be;knap Press, Harvard Univ. Press, Cambridge. Mass.
Meuse H., Jager E. (1992): Vergleichende: chorologie der Zentreleuropaichen Flora, Fischer Verlag. Jena, N.Y. (2 vol.).
Myers A.A., Giller P.S. (1988): Analytical biogeography. Chapman & Hall, London etc.
Nelson G., Rosen D.E. (eds) (1979): Vicariance biogeography: a critique. Columbia Univ. Press, N.Y.
Nelson G., Platnick N. (1981): Systematics and biogeography, cladistics and vicariance. Columbia Univ. Press, N.Y.
Nimis P.L., Crovello T.J. (eds.) (1991): Quantitative approaches to phytogeography. Kluwer Acad. Publ., The Netherlands.
Okubo A. (1980): Diffusion and ecological problems: mathematical problems: mathematical models. Springer Verlag, Berlin.
Papavero N. (1989): Introdução histórica à biologia comparada com especial referência à Biogeografia. II. A Idade Media: da queda do Imperio Romano do Ocidente à queda do Imperio Romano do Oriente. Editora Univ. Santa Ursula, Rio de Janeiro.
Papavero N. (1991): Introdução histórica à biologia comparada com especial referência à Biogeografia. III. De Nicolau de Cusa a Francis Bacon (1493-1634). Editora Univ. Santa Ursula, Rio de Janeiro.
Papavero N., Balsa (1986): Introdução histórica e epistemologica à biologia comparada, com especial referência à biogeografia. I. Do Genesis ao fim do Imperio Romano do Ocidente. Sociedade. Brasileira de Zoologia, Belo Horizonte.
Patterson C. (1983): Aims and methods in biogeography. Systematics Assoc. spec. vo;. 23: 1-28.
Pielou E.C. (1975): Ecological diversity. Wiley & Sons, N.Y.
Polumin N. (1967): Elements de geographie botanique. Gauthier-Villars, Paris.
Rapoport E.H. (1975): Areografia: estrategias geograficas de las especies. F.C.E., Mexico.
Ridley M. (1986): Evolution and classification. Longman, London.
Sanders W.T., Price B.J. (1968): Mesoamerica. The evolution of a civilization. Random House, N..Y.
Seddon B. (1971): Introduction to biogeography. Duckworth, London.
Sepkoski J.J. (1992): Phylogenetic and ecologic patterns in the phanerozoic history of marine biodiversity. In: Systematic, ecology, and the biodiversity crisis (N. Eldredge ed.), Columbia Univ. Press, N.Y.
Simpson G.G. (1950): History of the Fauna of Latin America. Amer. Scientist 38: 361-389.

Simpson G.G. (1965): The geography of evolution. Chilton Books, Philadelphia.Stuart A.J. (1991): Mammalian extinctions in the late Pleistocene of Northern Eurasia and North America. Biol. Rev. 66: 453-562.
Udvardy M.D.F. (1969): Dynamic zoogeography, with special reference to land animals, Van Nostrand Reinhold, N.Y.
Wallace A.R. (1676): The geographical distribution of animals; with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface. Mac Millan, London.
Wiley E.O. (1981): Phylogenetics: the theory and practice of Phylogenetic Systematics. Wiley Intersciences N.Y.
Wiley E.O. (1988): Parsimony analysis and vicariance biogeography. Syst. Zool. 37: 271-290.
Wilson D.E., Reeder D.M. (1993): Mammal species of the world. Smithsonian Institution Press, Washington, London.
Wilson E.O. (1993): La diversita della vita. Rizzoli.
Wilson E.O., Bossert W.H. (1974): Introduzione alla biologia delle populazioni. Piccin.
Wilson E.O., Peter F.M. (1988): Biodiversity. National Academy Press, Washington.

ISBN 978-5-85941-387-4



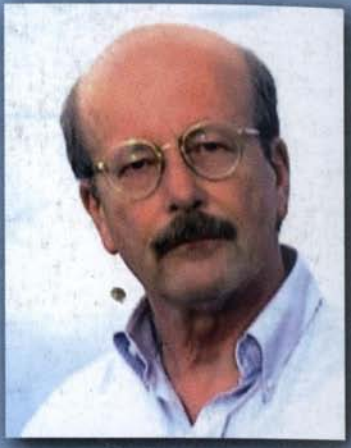
Тираж 300 экз. Формат 70x100/16. Объем 20,0 п. л. Заказ № 8

ФГУП «Типография» Россельхозакадемии
115598, Москва, ул. Ягодная, д. 12
Тел. (495) 976-35-78, 329-45-00

ОГЛ 10-95179



N 13



Марио Дзунино родился 14 июля 1944 г. в г. Асти, Италия. В 1969 г. окончил Университет Турина. Работал в университетах Турина и Палермо. В настоящее время профессор университета Урбино. Читает лекции по биологии, зоологии, филогении и систематике животных, биогеографии и биоиндикации. Приглашенный профессор: INECOL (Мексика), III Университет Монпелье (Франция), PUCE (Эквадор), UFRO, Темуко (Чили), Вальдивия (Чили), Рио-Кварто (Аргентина), Ивич (Венесуэла). Научные интересы в области: биогеографии, теоретической биологии и эволюции биологической мысли, таксономии и систематики, экологических аспектов биогеографии и биоразнообразия Средиземноморья. Владеет восьмью иностранными языками. Опубликовано более 200 научных работ на 5 языках в 14 странах мира.

Альдо Дзуллини родился 13 марта 1941 г. в г. Триест, Италия. В 1966 г. окончил факультет естественных наук Университета г. Милан (Италия). Свою научную деятельность начинал в лабораториях некоторых выдающихся европейских гельминтологов. В настоящее время профессор Миланского университета, преподает зоологию и зоогеографию в Университете Милан-Бикокка. Основные направления научной деятельности: экология и систематика почвенных и пресноводных нематод, внутривидовая изменчивость, криптобиоз, характер распространения, биоиндикационная роль. А. Дзуллини проводил научные исследования в Италии, Ливии, Мексике, Гватемале, Греции, Сомали и Коста-Рике, участвует в проекте ESA-NASA по изучению нематод в условиях микрогравитации. Участвует в исследованиях некоторых соматометрических и экологических характеристик нематод с применением конфокальной, рентгеновской микроскопии и инфракрасного излучения с использованием компьютерных технологий.

Зи Зу