

Министерство образования и науки Российской Федерации
Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова

М. А. Борисова

В. В. Богачев

Биогеография

География растений

Учебное пособие

Рекомендовано

*Научно-методическим советом университета
для студентов, обучающихся по специальности Экология
и направлению Экология и природопользование*

Ярославль 2010

УДК 911.2:574.9

ББК Е 085я73

Б 82

Рекомендовано

*Редакционно-издательским советом университета
в качестве учебного издания. План 2009/2010 года*

Рецензенты:

Борисова Е. А., доктор биологических наук,
профессор кафедры общей биологии и ботаники ИвГУ;
кафедра ботаники, теории и методики обучения биологии
ЯГПУ им. К. Д. Ушинского

Б 82 **Борисова, М. А.** Биogeография: География растений: учебное пособие / М. А. Борисова, В. В. Богачев; Ярослав. гос. ун-т им. П. Г. Демидова. – Ярославль : ЯрГУ, 2010. – 126 с.

ISBN 978-5-8397-0749-8

Пособие написано в соответствии с программой курса «Биogeография», раздел «География растений».

Пособие включает следующие разделы: ареалогия, экологическая фитогеография, флористическая география и география растительности. Рассматриваются основные понятия, которыми оперирует фитогеография, даны общие представления о фитохориях высшего ранга, биомах суши, а также рекомендована литература для самостоятельного более углубленного знакомства с предметом. Текст подкреплён картами ареалов видовых и родовых таксонов, распределения основных фитохорий и биомов на земном шаре.

Предназначено для студентов, обучающихся по специальностям 020201.65 Биология и 020801.65 Экология (дисциплина «Биogeография», блок ОПД), очной и заочной форм обучения.

УДК 911.2:574.9

ББК Е 085я73

ISBN 978-5-8397-0749-8

© Ярославский государственный
университет им. П. Г. Демидова, 2010

ВВЕДЕНИЕ

Фитогеография является одной из важнейших составляющих *биогеографии* – науки о географическом распространении и размещении живых организмов и их сообществ по поверхности Земли. Предмет ее – рассмотрение ботанических явлений в пространстве, в географическом аспекте и изучение закономерностей распределения растений и растительных сообществ по поверхности земного шара.

В пределах *фитогеографии* в настоящее время выделились и развиваются две научные дисциплины – география растений и география растительности, каждая из которых имеет свой объект исследования, специфические методы и подходы к его изучению. *География растений* изучает распространение прежде всего видов растений, а также под- и надвидовых таксонов (подвидов, разновидностей, форм; родов, триб, семейств и т. д.) по Земле и законы этого распространения, *география растительности* – распространение растительных сообществ, или фитоценозов (лесов, лугов, болот, степей и т. д.), совокупность которых образует растительный покров земного шара. Сообразно этим задачам география растений в своем развитии тесно связана с *систематикой растений*, для которой вид как «единица измерения» имеет такое же основное (краеугольное) значение; география растительности – с *фитоценологией* (геоботаникой), возникшей в недрах географии растений как отрасль экологического направления и сохранившей тот же объект исследования – растительное сообщество.

Становление фитогеографии было связано с эпохой великих географических открытий и инвентаризацией растительного мира колонизованных европейцами обширных территорий за пределами Европы. Результатом работы ботаников того времени стали многочисленные сводки «Флор» различных регионов, публикации специальных работ по географии растений. Инвентаризация биот, в частности растений, различных регионов и выяснение деталей распространения различных видов не потеряли значения и актуальности и сегодня в условиях глобального антропогенного воздействия на природу. Они составляют основу

для изучения биологического разнообразия, мониторинга его состояния и разработки мер его охраны и восстановления.

В географии растений выделяют следующие разделы (направления): ареалогия (фитохорология), флористическая география (флористика), экологическая фитогеография и историческая (генетическая) фитогеография.

Ареалогия ставит перед собой задачу установления площади вида (или других систематических единиц), так называемого *ареала* (от лат. «*ареа*» – площадь), и границ его распространения по поверхности земного шара. *Флористическая география* изучает географию *флор*, представляющих совокупность популяций видов растений различных систематических групп, приуроченных к различным типам местообитаний и тем самым входящих в состав различных фитоценозов, но ограниченных по географическому принципу, т. е. приуроченных к определенной части поверхности Земли.

Однако география растений не может ограничиваться только формальным установлением ареалов и их границ, необходимо знать причины, вызывающие конфигурацию тех или иных ареалов. Эти причины сводятся к двум: экологическим и историческим. Действительно, во многих случаях площади ареалов тесно связаны с окружающими условиями существования растений, в первую очередь с климатом и почвами. *Экологическая фитогеография* ставит своей задачей установление связей ареалов видов с условиями среды и объяснение их конфигурации условиями современной обстановки. Вместе с тем в большинстве случаев трудно объяснить современное размещение видов и флор, исходя только из действующих в настоящее время причин; приходится принимать во внимание также условия, которые имели место в истории той или иной страны, местности. Возникает вопрос о происхождении и историческом развитии (расселение растений в минувшие эпохи, историческое преобразование) современных ареалов. Этими вопросами занимается *историческая фитогеография*.

Далее остановимся на основных положениях географии растений.

1. ОСНОВЫ АРЕАЛОГИИ

1.1. Понятие об ареале вида. Структура ареала

Каждый вид растений на Земле уникален и обладает способностью устойчиво существовать лишь в том диапазоне условий внешней среды, которые отвечают его жизненным потребностям и эффективному размножению, полностью компенсирующим естественную и неизбежную смертность его особей. Однако природные условия на Земле неоднородны, причем диапазон изменений основных факторов среды столь велик, что за время существования на планете растительной жизни так и не возник такой вид, который был бы способен существовать при всех встречающихся на Земле сочетаниях факторов внешней среды. Поэтому каждый вид растений (как и животных, грибов и бактерий) заселяет не всю поверхность нашей планеты, а только определенную ее часть. Такая территория, заселенная особями какого-либо вида, называется *ареалом* этого вида.

Ареалов, сплошь заселенных тем или иным видом, в природе не существует, даже у видов, обладающих обширным ареалом. Особи размещаются в ареале вида неравномерно: есть участки с относительно высокой их плотностью и есть участки, где плотность значительно ниже, а в некоторых местах особи могут совершенно отсутствовать.

В границах ареала можно выделить его часть, где условия внешней среды наиболее благоприятны для существования вида. Это – *зона оптимума*, в которой вид наиболее прочно удерживает места обитания и быстро заселяет освобождающиеся территории. Ближе к границе ареала условия среды все менее соответствуют потребностям вида. В этой *зоне пессимума* вид довольно легко теряет места обитания, а их повторное заселение занимает длительное время. Поэтому по направлению к границе ареала относительные размеры незаселенных участков увеличиваются, а заселенные видом участки выглядят в виде фрагментов, нерегулярно и недолго соединяющиеся друг с другом и с основной частью ареала. Зона оптимума вовсе необязательно занимает основную площадь

ареала и располагается в его геометрическом центре, как например у горечника Морисонова *Peucedanum morisonii* (рис. 1).

От зоны оптимума к границе ареала закономерно меняется не только средняя плотность населения вида, но и его ценотическая роль и связь с экотопом. В зоне оптимума вид проявляет максимум доступной ему *эвритопности*, часто заселяя несколько экотопов, встречается массово и, как правило, играет весьма существенную роль в сложении растительных сообществ. Эту часть ареала вида иногда называют его *ценоареалом*. На периферии ареала (ближе к границе) вид становится все более *стенотопным*.



Рис. 1. Ареал *Peucedanum morisonii* Bess. (по А. И. Толмачеву, 1974)
Пунктиром обозначена граница ареала; штриховкой – зона оптимума,
или ценоареал вида

Поведение вида здесь проявляется в ограничении мест обитания экотопами, в которых условия обитания максимально приближены к оптимальным, либо в смене экотопа.

Так, ель сибирская *Picea obovata* (рис. 2) в зоне оптимума (Европейский Северо-Восток) встречается почти повсеместно и массово, иногда образуя почти чистые древостои темнохвойных

лесов; отсутствует только на бесплодных песчаных почвах, на болотах и в регулярно затопляемых частях речных долин.

При продвижении к северу, в подзону северной тайги, затем в лесотундру, роль ели сибирской в сложении растительного покрова изменяется: площади под ней сокращаются, господство в древостоях над другими древесными породами становится менее полным, уменьшаются размеры деревьев, замедляется их рост, снижается семенная продуктивность. На северной границе ареала ель образует сообщества с березой корявой *Betula tortuosa* и проявляет избирательное отношение к условиям местообитания: селится в защищенных от ветра, хорошо прогреваемых местах. При продвижении в сторону южных границ распространения ели ее роль в сложении растительного покрова также становится меньше: уменьшается предельный возраст, снижается семенная продуктивность. Растения заселяют более прохладные места (откосы увалов, обращенные на север, склоны оврагов), тогда как в зоне оптимума вид обычно не дифференцирует склоны разной экспозиции и предпочитает *плакоры* (выровненные водоразделы).

Изменяется поведение вида не только в широтном и меридиональном (долготном) направлении. Условия Восточной Сибири с ее резко континентальным климатом (морозные и мало-снежные зимы, особенно в Якутии) делает произрастание ели на водораздельных территориях почти невозможным. Поэтому ель «уходит» в речные долины с их глубже оттаивающими и более плодородными почвами, лучшими условиями увлажнения и дренажа летом, большим накоплением снега зимой. На водоразделах господствующее положение во всех подзонах таежной зоны переходит к лиственнице даурской *Larix dahurica*.

В некоторых случаях переход в другой экотоп сопровождается существенным изменением габитуса, или жизненной формы растений. Так, липа сердцелистная *Tilia cordata* в зоне оптимума представлена высокоствольными деревьями, формирующими первый ярус широколиственных лесов совместно с дубом черешчатым *Quercus robur*, а на северо-восточной границе ареала она существует в виде кустарника под пологом еловых и елово-мелколиственных лесов.

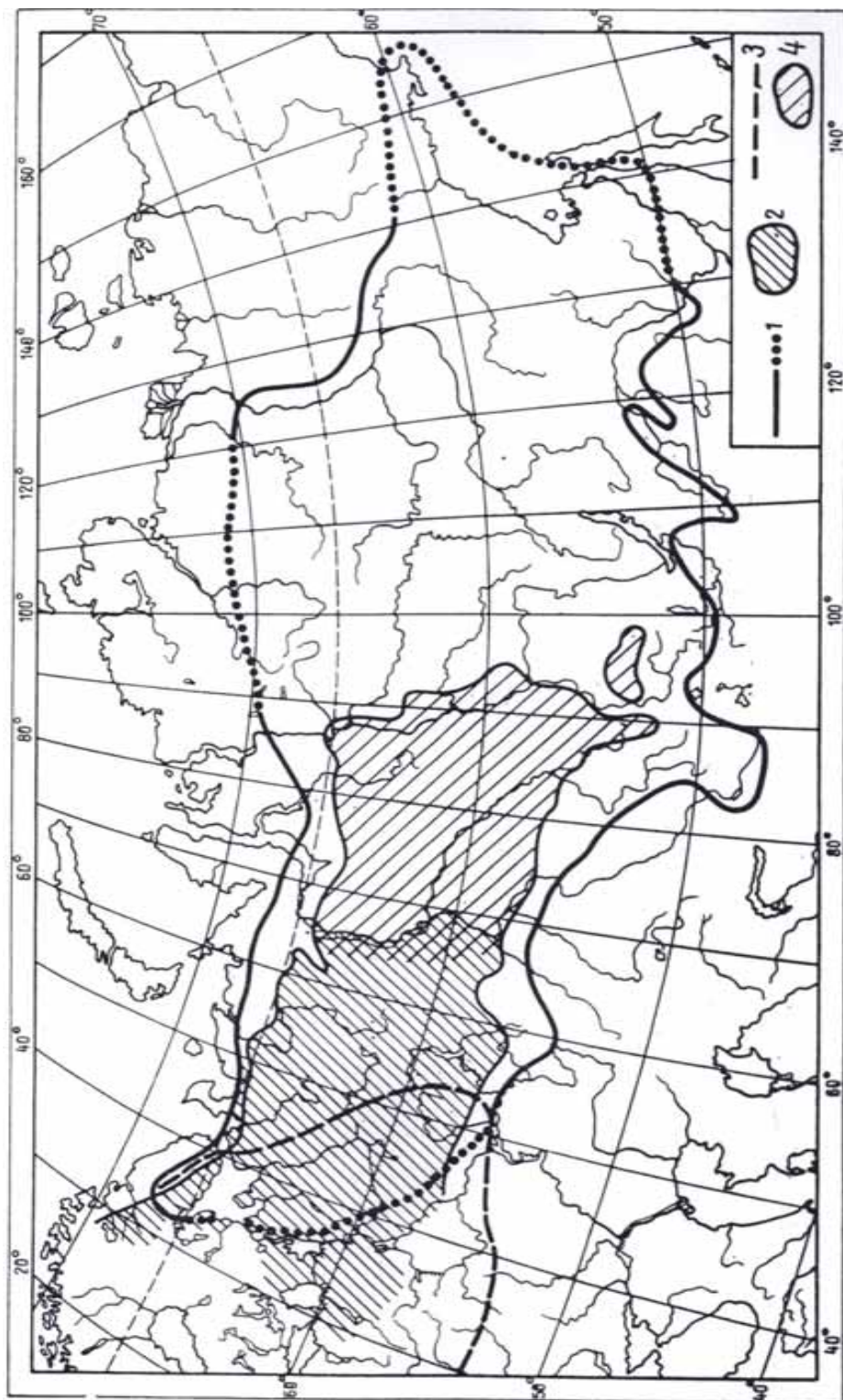


Рис. 2. Ареал *Picea obovata* Ledeb. (по А. И. Толмачеву, 1974):

1 – граница ареала; 2 – пространство, в пределах которого *Picea obovata* является основным лесообразователем зонального типа леса (в западной части этого пространства постепенно замещается *P. excelsa* Link); 3 – восточная граница ареала *P. excelsa*; 4 – область сосуществования ели, пихты и кедра, на севере – ели и лиственницы в зональных типах леса

Итак, плотность заселения видом ареала зависит от приуроченности его к определенным местообитаниям, повторяющимся в границах ареала с различной частотой; от обычности и массовости произрастания вида на отвечающих его требованиям местообитаниях; от места и роли в структуре растительного сообщества. На размещение особей по ареалу влияют также неоднородность экотопа, рельеф местности, внешние воздействия на фитоценоз (пожары, ветровалы, оползни, длительные разливы, пересыхания водоемов и другие), циклические смены растительных сообществ по причине действия временных неблагоприятных для растений факторов среды.

В связи с действием различных факторов среды на репродуктивную функцию особей вида в границах ареала выделяются три области: устойчивого воспроизведения, неустойчивого воспроизведения и стерильного выселения.

В *области устойчивого воспроизведения* особи регулярно проходят полный репродуктивный цикл и производят избыточное число потомков, превышающее необходимый для сохранения численности минимум (коэффициент размножения превышает 1). Это обуславливает устойчивый поток диаспор из области устойчивого воспроизведения на периферию ареала. Область устойчивого воспроизведения совпадает с зоной оптимума и прилегающей к ней частью зоны пессимума.

В *области неустойчивого воспроизведения*, расположенной снаружи от области устойчивого воспроизведения, особи размножаются, но нерегулярно производят в достаточном количестве полноценное потомство. Длительное существование вида в этой области возможно только благодаря поступлению диаспор из области устойчивого воспроизводства.

Область стерильного выселения располагается на периферии ареала. В ней условия настолько неблагоприятны для вида, что его особи либо вообще не приступают к размножению, либо не дают жизнеспособного потомства. Существование вида в этой области полностью зависит от привносимых диаспор.

1.2. Возникновение и развитие ареала.

Понятие о первичном ареале. Расселение видов.

Регрессивные изменения ареалов

Вид независимо от конкретного способа своего образования (*аллопатрическое, симпатрическое, филетическое, дивергентное, гибридогенное*) всегда возникает на определенной территории. С самого начала своего существования вид обладает наряду с генетической, структурно-функциональной и экологической спецификой также своим *первичным* ареалом (территория, связанная со становлением нового вида).

Вид в процессе своего существования может сохранять первичный ареал, но чаще всего его ареал изменяется со временем, так как со временем экологические свойства сформировавшегося вида приходят в противоречие с условиями среды, характеризующими его первичный ареал. Дальнейшее существование вида может пойти либо по пути *расширения границ* первичного распространения (расселения), либо *сокращения* первичного ареала (регрессии) вследствие вымирания вида.

Расселение – это динамический процесс географического расширения распространения вида за пределы первичного ареала. Процесс расселения складывается из двух последовательных этапов: *диссеминации* (перенос зачатков вида на новые территории) и *натурализации* (способность растений приживаться и давать потомство в новых для них природных биоценозах).

Расселение вида реализуется не только при наличии благоприятных внешних условий и массового воспроизводства, но и благодаря средствам расселения (*агентам*), осуществляющим первую стадию расселения. Агентами могут быть абиотические факторы среды (ветер, вода), биотические (животные, человек), которые разносят зачатки или части растений (*диаспоры*), а также биологические особенности растения (выводковые почки, корневища и др.).

Скорость расселения вида возрастает в случае отсутствия *преград* на его пути – *топографических* (для сухопутных – море,

водных – суша), *экологических* (климат, почвы) и (или) *биологических* (конкуренция, биоценотические связи).

Необходимым условием закрепления диаспор растений на новой территории является сохранение ими жизнеспособности, соответствие условий территории жизненным потребностям вида, наличие свободного для заселения места – только в таком случае занос может рассматриваться как этап расселения.

Расселение вида в подавляющем большинстве случаев происходит *постепенно* и требует определенного времени. Поэтому процесс расширения ареала вида происходит, как правило, без нарушения его целостности. Иной путь – это *скачкообразное* расселение (дальний занос), в ходе которого диаспоры попадают на места, пригодные для существования вида и находящиеся на значительном расстоянии от его исходного ареала. При таком расселении целостность ареала нарушается, а занятые видом новые участки выглядят в виде изолированных от основного ареала фрагментов, изоляция между которыми со временем может быть преодолена. Однако отсутствие целостности ареала не всегда является результатом дальности заноса. Факт дальнего заноса необходимо специально и очень тщательно обосновывать, что представляет весьма не простую задачу. Для этого необходимо хотя бы знать типичные расстояния заноса диаспор растений разных видов, наличие достоверного палеоботанического материала, что в настоящее время проблематично.

Крайней формой скачкообразного расселения вида с последующей натурализацией его на новой территории является *миграция* (от лат. «миграцио» – переселение). В ходе непреднамеренного или намеренного заноса диаспор на новую территорию вид проходит *акклиматизацию* и натурализацию с образованием *вторичного* ареала. В настоящее время на процесс миграции видов на новую территорию существенное влияние оказывает хозяйственная деятельность. Виды, расселяющиеся с помощью человека, называют *антропохорами* (от греч. «антропос» – человек и «хорео» – распространяюсь, продвигаюсь).

Противоположным прогрессивному распространению вида является *регрессивное* изменение его ареала в резуль-

тате расселения, т. е. утрата видом некогда занимаемых им позиций. Общим показателем биологического регресса являются уменьшение численности особей (перевеса смертности над рождаемостью). Ослабление позиций вида на занимаемой территории происходит по причине исчерпания им адаптационных возможностей под влиянием изменений условий окружающей среды.

Сокращение видом ареала протекает в большинстве случаев неравномерно. Неблагоприятные для вида условия устанавливаются первоначально в какой-либо одной (нескольких) частях его ареала. Чаще это происходит на окраинах, тогда ареал в результате вымирания особей вида на окраинах просто уменьшается. Если неблагоприятные для вида условия появляются внутри его прежде целостного распространения, тогда в результате уменьшения численности (вымирания) внутри ареала появляются «лакуны» – участки, на которых вид отсутствует. В результате этого прежний целостный ареал распадается на крупные части; создается «картина» прерывистого (дизъюнктивного) распространения. Дальнейшая деградация частей идет по пути постепенного сокращения фрагментов, дробления их на еще более мелкие части с локализацией на каком-либо небольшом, но целостном участке суши – *рефугиумах*.

Дальнейшее существование вида и его ареала в непригодных для жизни условиях может привести к полному его вымиранию и исчезновению ареала (случается чаще). Реже изменения внешней среды приобретают благоприятное для вида направление, обуславливая его экспансию за пределы рефугиумов и повторное расширение ареала. Достаточно часто одновременно происходят и экспансия вида за границы ареала, и его локальное вымирание, приуроченные к разным частям ареала. Поэтому в одном месте ареал расширяется, а в другом сокращается.

1.3. Ареалы викарных, или замещающихся, видов

Викарными (от лат. «викариус» – заменяющий, замещающий), или замещающимися, называются виды, близкие в систематическом отношении, населяющие смежные или в различной степени разъединенные территории. Явление викаризма может быть вызвано несколькими причинами, в этой связи наблюдается разнообразие в очертании этих ареалов.

Викарными считаются виды, возникшие на основе географического расчленения какого-то старого вида, распавшегося впоследствии на ряд самостоятельных видов, каждый из которых сосредоточен лишь в части ареала исходного таксона. Ареалы таких видов или соприкасаются своими границами, или в какой-то мере налегают друг на друга на территории совместного произрастания, но четко изолируются по краям, где встречается только один из них (рис. 3).

Началом к расчленению ареала родоначального вида на изолированные друг от друга участки является обособление его географических рас и превращение их в конечном результате в замещающие виды. В условиях географической изоляции нарушается обмен генетическим материалом между географическими расами, что способствует их генетическому обособлению. Дальнейшее развитие в условиях изоляций приводит к образованию новых видов.

Иной путь образования викарных видов связан с перестройкой хромосомного материала родоначального вида и возникновением на основе исходных диплоидных форм тетраплоидных, гексаплоидных и других производных. Помимо морфологических отличий, такие преобразования часто подкрепляются нескрещиваемостью производных полиплоидных форм с диплоидными. Если возникший как полиплоид вид окажется более жизнеспособным, чем родоначальный, последний может быть вытеснен из области распространения полиплоидного. В таком случае родоначальный и производный виды становятся *замещающими* без прохождения стадии обособления друг от друга в виде морфологических географических рас.

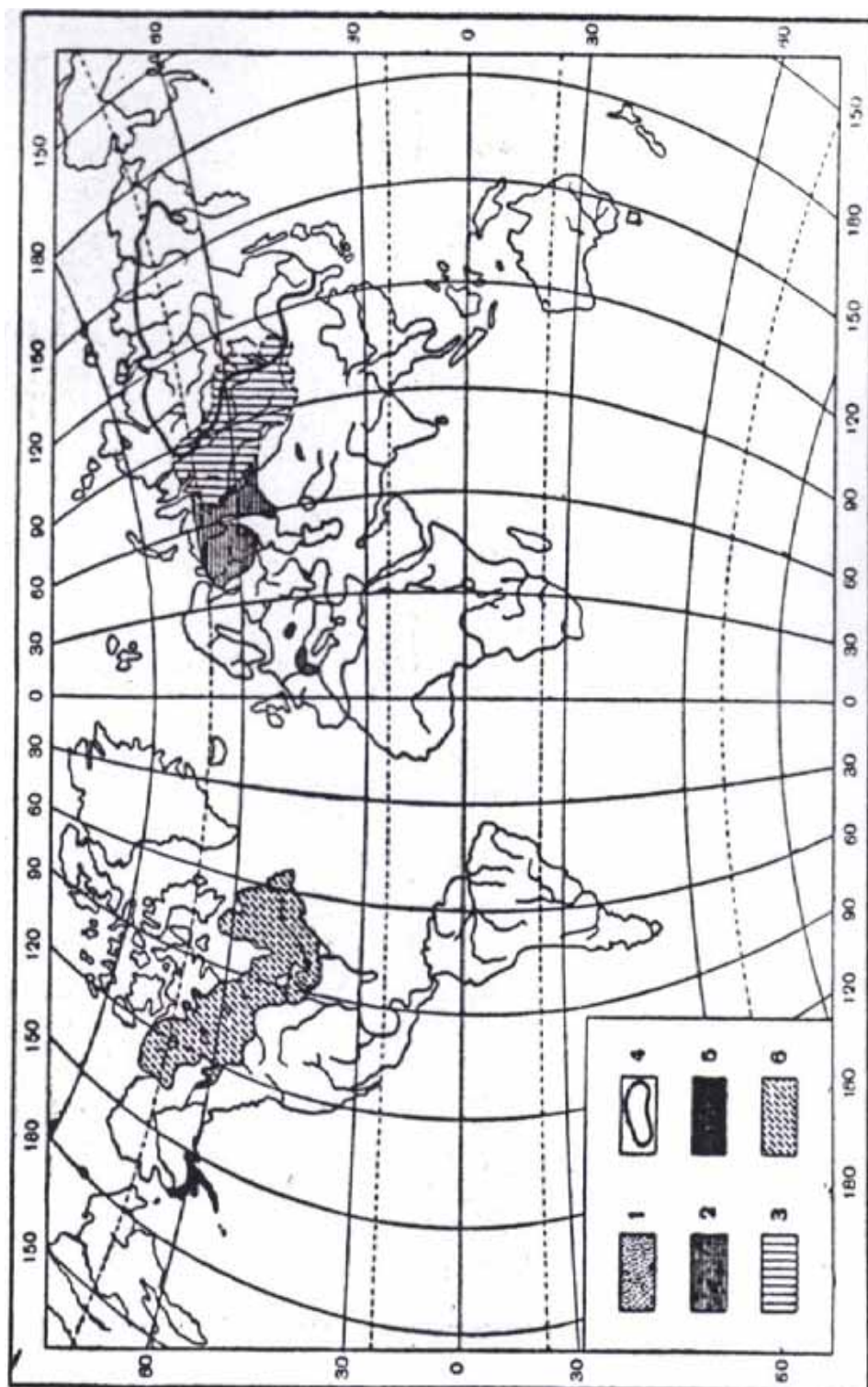


Рис 3. Ареалы викарных видов лиственницы (по Т. Н. Гордеевой, О. С. Стрелковой, 1968): 1 – лиственница европейская *Larix decidua*, 2 – лиственница Сукачева *L. sicsaczevii*, 3 – лиственница сибирская *L. sibirica*, 4 – лиственница даурская *L. dahurica*, 5 – лиственница аляскинская *L. alascensis*, 6 – лиственница американская *L. americana*

А. И. Толмачев (1974) не отрицает и возможность таких случаев, когда одинаковые преобразования ядерного аппарата у особей определенного вида могут произойти независимо друг от друга в двух или более частях его ареала, обладающих практически одинаковыми условиями, но резко отличающимися от условий основной части его ареала. Так, например, если *горное* растение попадает в некоторых частях своего ареала в условия *высокогорий*, предполагается, что претерпеваемые им изменения будут носить однотипный характер. Если эти изменения будут сопровождаться полиплоидией и закрепятся генетической изоляцией, тогда мы имеем дело с образованием нового «дочернего» вида. Примером полиплоидного развития «дочернего» вида на основе единой предковой формы может служить встречающиеся в двух изолированных друг от друга горных районах Балкан (восточная Сербия и запад Балканского полуострова) растение *Ramondia serbica* ($2n=72$), возникшее как производное широко распространенной *R. nathaliea* ($2n=36$). Подобная ситуация свойственна видам гибридогенного происхождения из рода примула *Primula*, рода горечавки *Gentiana* в Швейцарских Альпах.

Викаризм наблюдается также в результате экологической обособленности родственных систематических таксонов, приуроченных к одной территории с разными условиями среды обитания (водоснабжение, химизм почвы, высота над уровнем моря и т. д.). Совместное произрастание близкородственных видов на одной территории с течением времени может привести к пространственной изоляции их ареалов и викаризму. Виды исчезают на части первоначальной совместной территории, сохраняясь лишь в зоне наименьших нарушений среды обитания. В дальнейшем эти родственные таксоны расселяются по новым, уже разобщенным участкам в направлении наилучших условий жизни каждого из них. Подобные явления сопряжены с геологической историей Земли.

1.4. Размеры ареалов. Эндемики. Реликты

Размеры и очертания ареалов различных видов обусловлены в первую очередь связями растений с условиями их существования. С одной стороны, они зависят от экологических свойств

вида, с другой – они определяются изменениями условий существования растений в пространстве. Все это сопряжено с *толерантностью* (от лат. «*толеранция*» – терпение) вида, то есть способностью существовать и успешно воспроизводить потомство в определенном диапазоне условий внешней среды.

Толерантность различных видов неодинакова. Один вид проявляет значительную мобильность в отношении приспособления к различным условиям среды, пример: папоротник орляк обыкновенный *Pteridium aquilinum*, произрастающий в различных климатических условиях, на различной почве, в составе сообществ, образованных разным набором видов, и как следствие – широкое географическое распространение. Такой вид с предельно широким распространением называют *космополитным* (рис. 4).

Строго говоря, растений-космополитов, распространенных везде и одновременно в нескольких различных зонах растительности (одинаково в тундре, тропическом лесу, пустыне и т. д.), природа не знает. Под космополитами обычно понимают такие растения, которые распространены широко на всех континентах, но в ряде областей и районов они могут и отсутствовать. Космополитное распространение, охватывающее разные широты, свойственно многим водным растениям по причине большой однородности условий водной среды и легкого расселения водой. Из их числа можно назвать тростник южный *Phragmites australis*, частуху подорожниковую *Alisma plantago-aquatica*, некоторые виды рдестов *Potamogeton*, кувшинку чистобелую *Nymphaea tetragona* и др.

Космополитное распространение свойственно многим сорным и рудеральным (мусорным) растениям, сопровождающим человека (синантропы): звездчатка средняя *Stellaria media*, осот огородный *Sonchus oleraceus*, крапива двудомная *Urtica dioica* и жгучая *U. urens*, одуванчик *Taraxacum vulgare* и др.

Виды с широкой экологической амплитудой и одновременно с очень широким географическим распространением нередко называют *эврихорными* (от греч. «*эурос*» – широкий и «*хорео*» – распространяюсь). Естественно, что все космополиты – эврихоры, но не все эврихоры являются космополитами, так как некоторые из них встречаются повсеместно лишь на одном континенте.

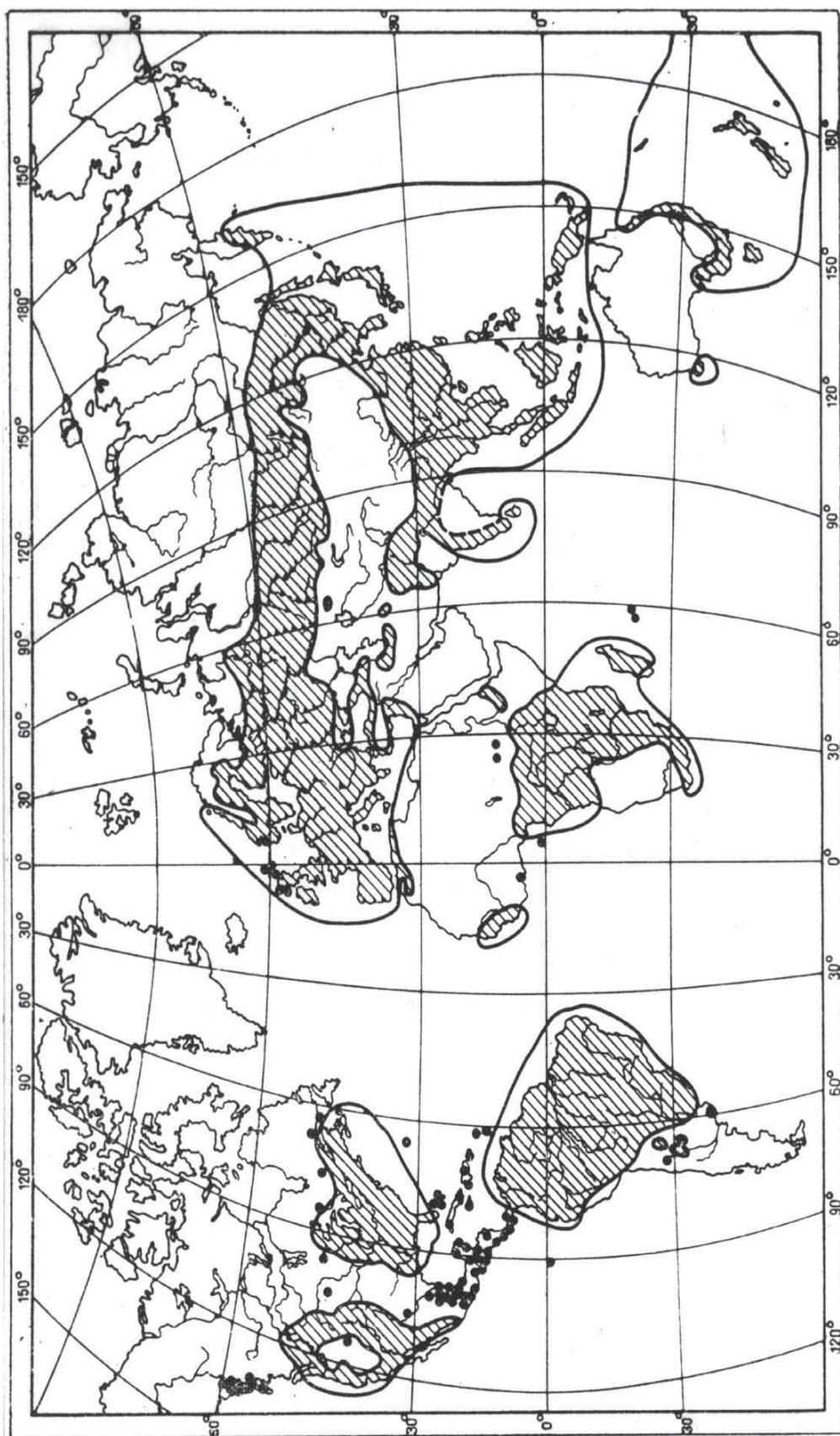


Рис. 4. Почти космополитное распространение *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn
(по А. И. Толмачеву, 1974)

Прямой противоположностью космополитного распространения является узкая *локализация* видов (родов) в каком-нибудь небольшом, иногда предельно ограниченном районе по причине адаптации к узкоограниченному комплексу условий (узкой специализации).

Виды с ограниченными ареалами, не выходящими за пределы какого-либо региона, называют *эндемическими* (эндемы, эндемики). Примерами растений с локальным распространением являются виды (роды) океанических островов (виды араукарии *Araucaria* Новой Калидонии), горных массивов (виды рододендрона *Rhododendron* Северного Борнео), целых материков (Австралии, Ю. Америки) и др. Много локальных эндемов растет во внетропических странах Северного полушария (п-вы Пиренейский и Балканский, Кавказ, Средняя Азия и др.). Локальные эндемики есть и на территории России (пихта красивая *Abies gracilis* известна лишь на восточном берегу Камчатки; льнянка меловая *Linaria cretacea*, смолка меловая *Silene cretacea*, полынь беловойлочная *Artemisia hololeuca* растут только на мелах юго-востока Европейской части страны и др.).

Факторами эндемизма являются географическая обособленность (изоляция) таксона, своеобразие физико-географических условий, быстрая их изменчивость в пространстве в связи с особенностями рельефа, фактор времени (длительность изоляции).

В историческом плане эндемики делят на прогрессивные и реликтовые. К *прогрессивным* эндемикам (*неоэндемики*) относятся виды (роды), которые представляют новообразования, возникающие на занимаемом ими пространстве и не успевшие распространиться за его пределы по причине исключительной молодости. Кроме того, эндемиками становятся древние виды, имевшие в прошлом широкое распространение, но в настоящее время сохранившиеся только в небольших рефугиумах, где условия остаются более или менее приемлемыми для их существования. Их называют *реликтовые* эндемики (*палеоэндемики*). Этот вариант эндемизма вызван значительными изменениями условий среды на большей части бывшего ареала вида.

Широко используемое в фитогеографии понятие «реликт», по мнению А. К. Тимонина и Л. В. Озеровой (2002), разработано недостаточно. Так, различают реликтовые виды и реликтовые ареалы.

Под реликтовыми видами (таксономическими реликтами) понимают виды, относящиеся к филогенетически древним таксонам, «пик» господства которых приходился на прошлые геологические эпохи. Реликтовыми ареалами (географическими реликтами) называются ареалы, значительно сократившиеся. Реликтовые ареалы наиболее обычным образом могут быть доказаны при помощи ископаемых остатков. Палеоботаническими данными доказана реликтовость ареалов саговников *Cycadopsida*, гинкго двулопастного *Ginkgo biloba* – последнего остатка некогда (в мезозое) широко распространенного класса; естественное произрастание вида известно лишь в юго-западных районах Китая. Также реликтовыми необходимо считать ареалы многих хвойных (секвоя *Sequoia*, болотный кипарис *Taxodium* и др.), многочисленные остатки которых находят в ископаемом виде, за пределами их современных ареалов (рис. 5).

Однако если у древесных видов ископаемые остатки хорошо сохраняются, то у травянистых растений установить их, как правило, невозможно (за исключением, видимо, торфяных и иловых отложений на дне водоема). В таких случаях для оценки реликтовости вида специалисты прибегают к использованию косвенных критериев (филогенетическая примитивность вида, изолированное положение в системе, сочетающееся с редкостью). То же *Ginkgo biloba* можно отнести к таксономическим реликтам, поскольку имеет архаичные морфологические признаки и изолированное положение в системе, даже если бы у него отсутствовали ископаемые остатки.

Однако не все виды, которые можно считать таксономическими реликтами, имеют небольшие остаточные ареалы. К примеру, хвощ *Equisetum* распространен широко на территории Евразии и не проявляет никаких признаков сокращения ареала. Такой пример свидетельствует в пользу четкого различия таксономических и географических реликтов.

Другой пример неправильного толкования термина «реликт» – когда нет оснований относить вид к остаткам процветавших в прошлом таксонов, а его ареал скорее смещается, нежели изменяет размер. Так, при описании растительного мира Центральной Европы ботанико-географы относят к реликтам

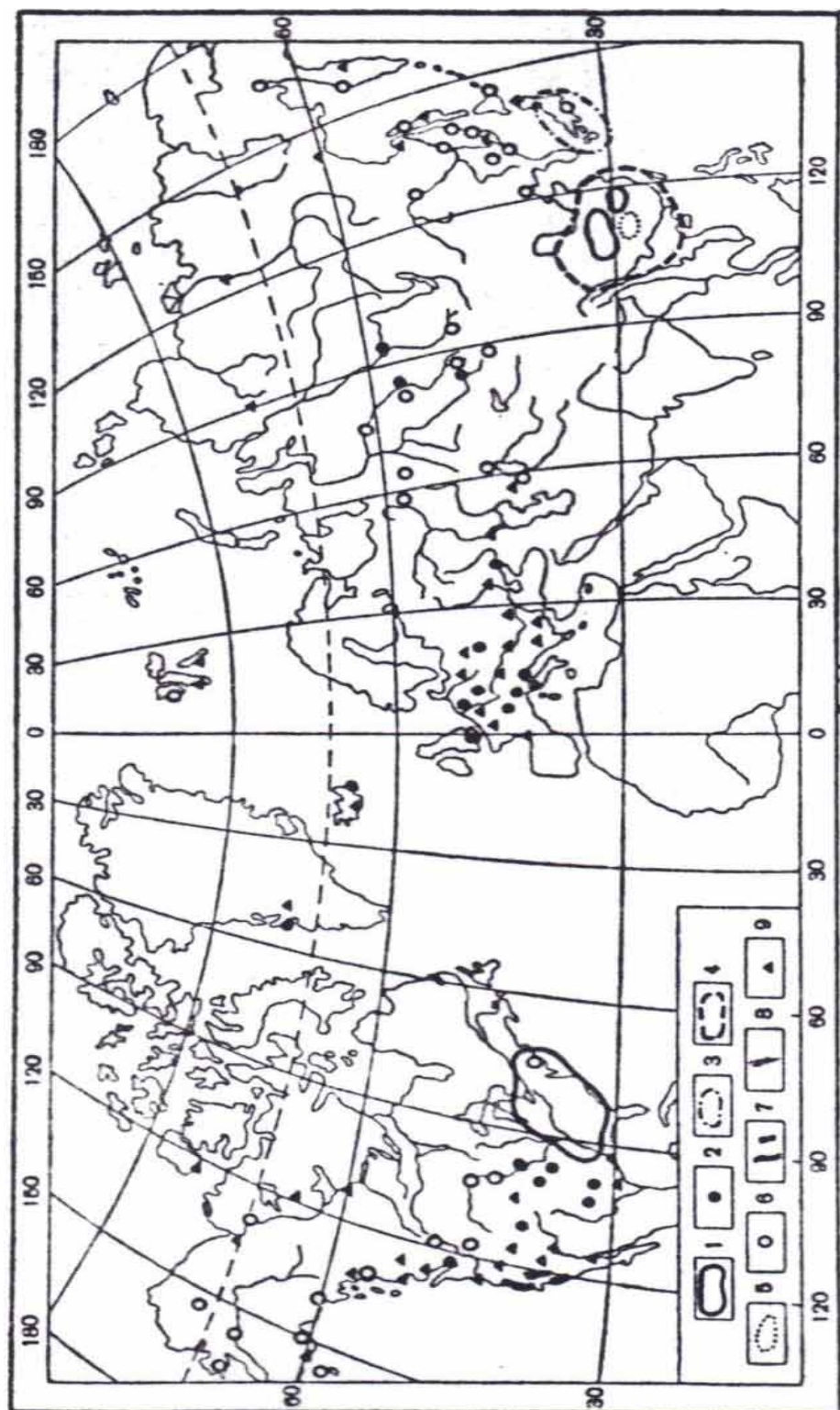


Рис. 5. Ареалы реликтовых и эндемических растений (по Т. Н. Гордеевой, О. С. Стрелковой, 1968): 1 – современный ареал рода лиредендрона (*Liriodendron*), 2 – местонахождения его ископаемых остатков; 3 – ареал рода криптомерия (*Cryptomeria*), 4 – ареал рода куннингамия (*Cunninghamia*), 5 – современный ареал метасеквойи (*Metasequoia glyptostroboides*), 6 – местонахождения его ископаемых остатков, 7 ареал секвой вечнозеленой (*Sequoia sempervirens*), 8 – ареал секвой дендрона гигантского, или мамонтового дерева (*Sequoiadendron giganteum*), 9 – местонахождения его ископаемых остатков

карликовую березу *Betula nana*. Несомненно, что в данном регионе в плейстоцене (ледниковый период) она была распространена широко, а в голоцене (послеледниковый период) неуклонно сокращала свое распространение, но при этом осваивала обширные территории, высвобождавшиеся из-под отступавшего ледника. Поэтому понятие «географический реликт», возможно, следует применять только по отношению к региону или к некоторым частям ареала, но не к ареалу в целом.

Некоторые ботанико-географы подразделяют географические реликты в зависимости от фактора, вызывающего сокращение их ареалов на: климатические, топографические, эдафические, биотические. А. К. Тимонин и Л. В. Озерова (2002) не считают такой подход целесообразным, поскольку действие этих факторов не всегда удастся разграничить.

Реликты выделяют по определенным историческим периодам (мезозойский, третичный, ледниковый и послеледниковый). Так, болотный кипарис *Taxodium sp.* и его ареал – реликт третичного периода (рис. 6), куколь *Agrostema gitago* и его ареал – реликт агрокультурной эпохи очистки зерна.

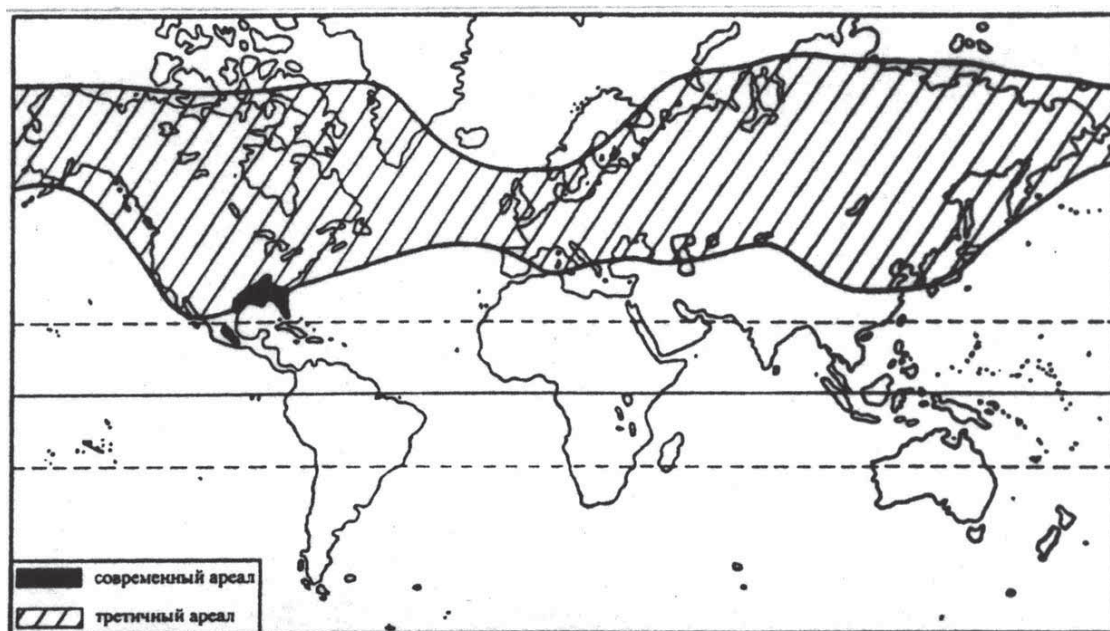


Рис. 6. Изменение ареала *Taxodium* (по В. Шаферу, 1956)

1.5. Типы ареалов. Дизъюнкции и их причины

Ареалы видов уникальны по размерам, очертаниям, структуре и динамике, но все их огромное разнообразие удастся свести к немногим типам.

Различают всего 2 основных структурных типа ареалов: *сплошной ареал* и *дизъюнктивный*, или *разорванный* (от лат. «дизъюнкус» – не находящийся в связи), состоящий из отдельных фрагментов, иногда называемых *частичными* ареалами.

Критерий сплошного распространения – регулярная встречаемость вида на соответствующих его требованиям местообитаниях, то есть речь идет об экологической непрерывности ареала.

Особым вариантом сплошного распространения являются ареалы, окружающие преграду, и *ленточные ареалы*, вытянутые узкой полосой в виде лент вдоль каких-либо протяженных геоморфологических структур, как у пырея ситникового *Agropyron junceum* (рис. 7).

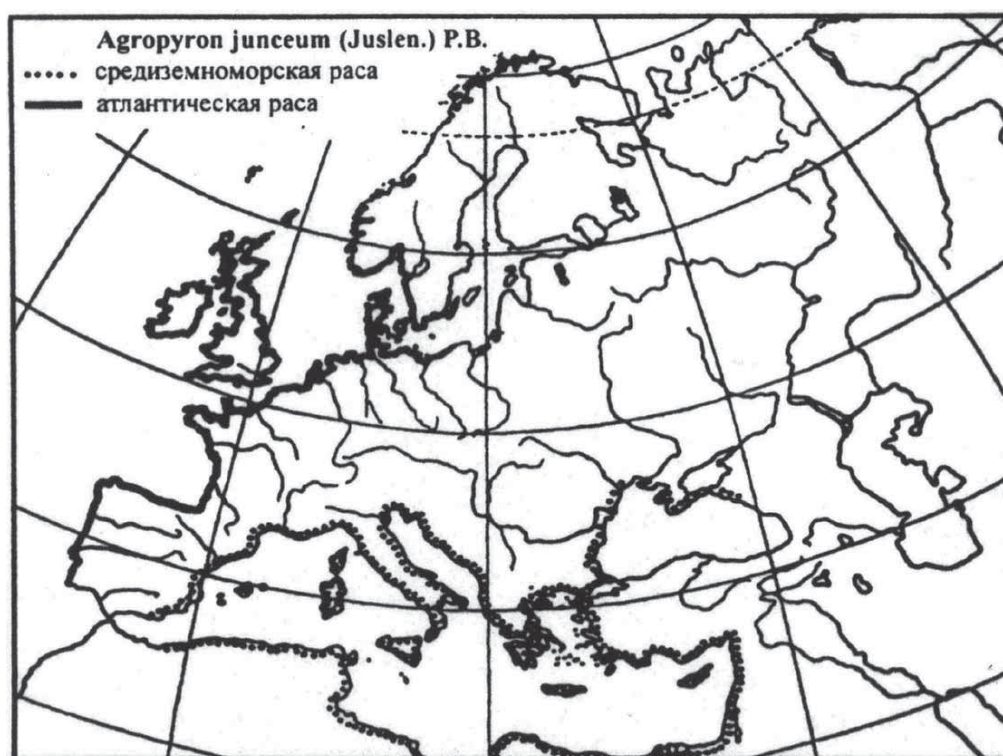


Рис. 7. Ленточный ареал *Agropyron junceum* Juslen. P. B.
(по Meusel, 1943)

Сюда относятся виды, распространенные в поймах рек по песчаным наносам (например, белокопытник ложный – *Petasites spurius*), по их террасам или по скалистым берегам (например, смолевка днепровская – *Silene borysthenica*).

Сплошные ареалы нередко на своих границах переходят в ленточные. Примером могут служить некоторые виды степных растений (качим метельчатый *Gypsophila paniculata*, василек Маршалла *Centaurea marchalliana* и др.), произрастающие в степной зоне на разных местообитаниях, а на северной границе своего ареала они встречаются лишь вдоль рек на песках, образуя ленточные полосы.

Сплошным считается ареал у *водных* растений (рдест *Potamogeton*, кувшинка *Nymphaea* и др.), которые растут только в континентальных водоемах (реках, озерах, ручьях, старицах); отсутствие их на сухопутных (безводных) пространствах не является нарушением целостности ареала видов. То же самое относится к растениям *торфяных болот* (андромеда *Andromeda*, багульник *Ledum*, клюква *Oxycoccus* и др.).

А. И. Толмачев (1974) даже ареал кокосовой пальмы *Cocos nucifera* относил к сплошному, хотя заселенные ею атоллы разделены друг от друга и от побережья огромными морскими пространствами.

Нередко ареал вида в основном сплошной, но некоторая часть местообитаний все-таки обособлена от него. Примером такого распространения может служить ареал карликового таежного кустарничка линнеи северной *Linnaea borealis* (рис. 8): ареал сплошной с наличием островных участков в Средней и Восточной Европе, на Кавказе, в ряде мест на юге Западной Сибири и на Дальнем Востоке. Такие отдаленные участки ареала вида называются «*форпостами*» (в случае наличия обмена генетическим материалом между популяциями) или «*анклавами*» (при нарушении генетического обмена); последние являются основой для видообразования.

Некоторые ботанико-географы выделяют еще один тип ареала, представленный мелкими фрагментами, рассеянными по большой площади, и обозначают его как *дисперсный*, или *распыленный*. Примером такого ареала может служить водное насекомоядное растение адьдрованда пузырчатая *Aldrovanda vesiculosa* (рис. 9).

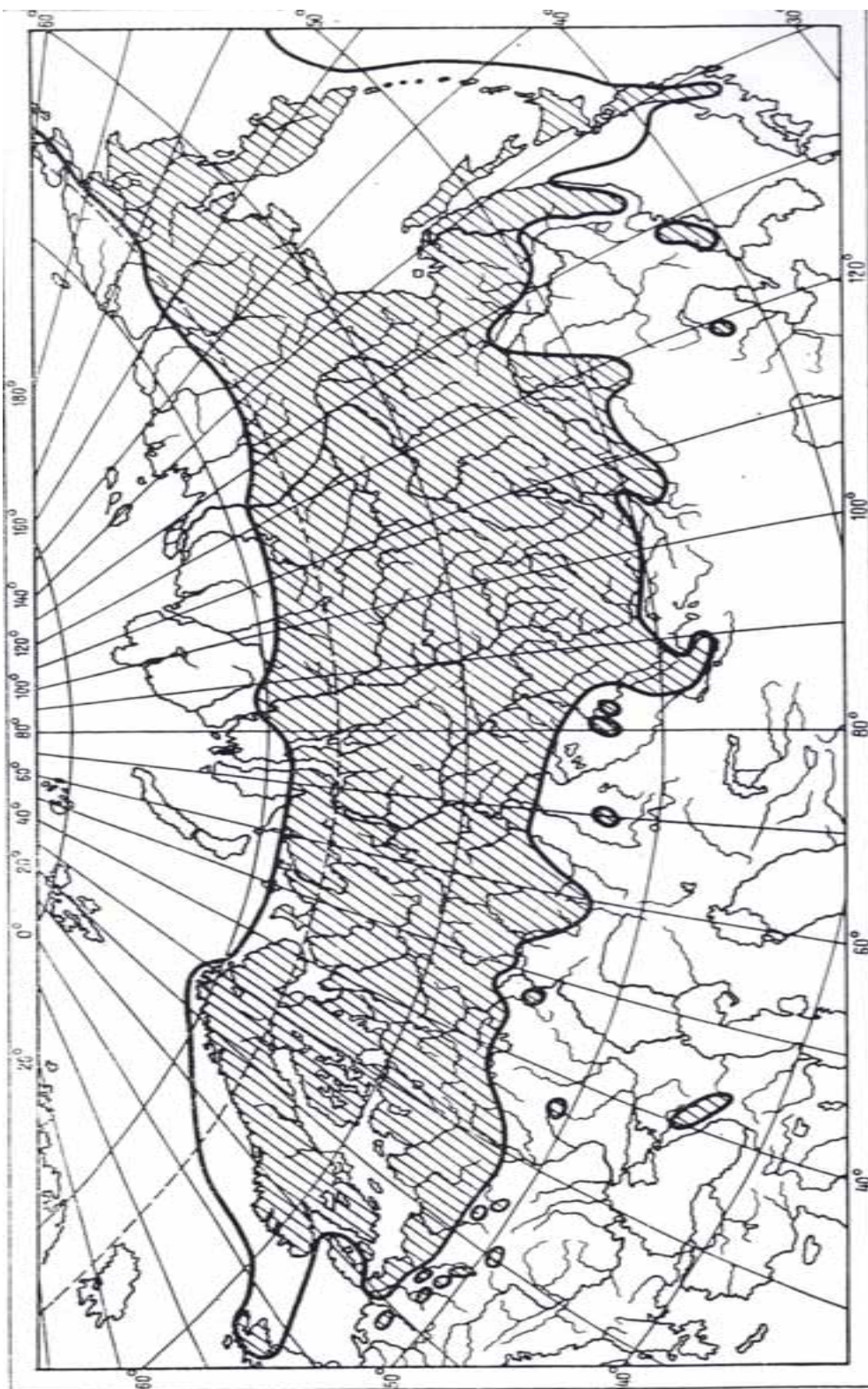


Рис. 8. Сплошной с островными местообитаниями ареал *Linnaea borealis* L. в пределах Евразии
(по А. И. Толмачеву, 1974)

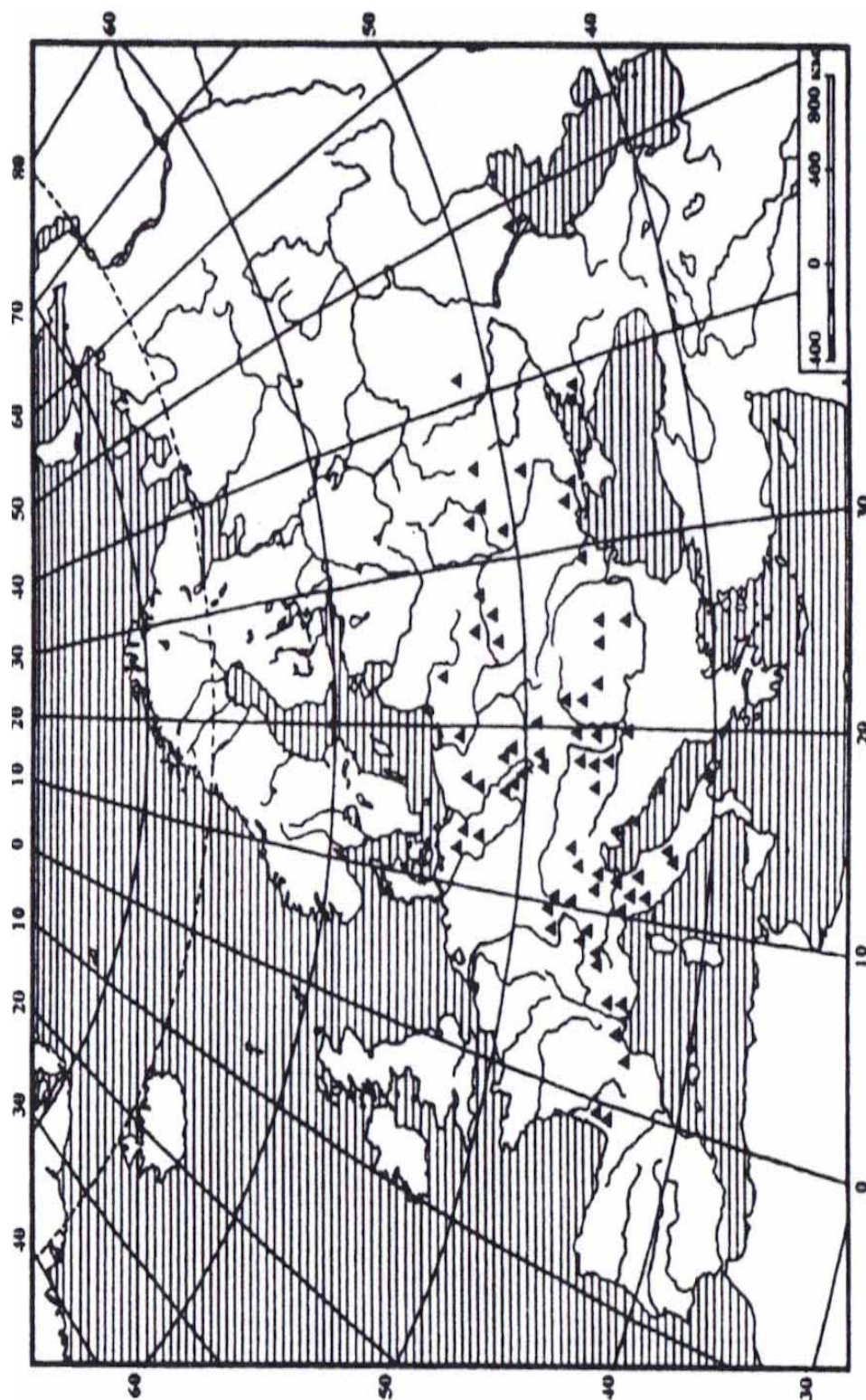


Рис. 9. Дисперсный ареал *Aldrovanda vesiculosa* L. (по В. В. Алехину, 1950)

В случаях, когда на характерных для вида местообитаниях он перестает появляться и расстояние между обитающими по обе стороны популяциями настолько велико, что нет обмена генетическим материалом, возникает *дизъюнкция*.

Ареал признается дизъюнктивным в том случае, если его фрагменты находятся друг от друга дальше, чем расстояние, на которое вид способен расселяться естественным путем за время жизни 1–2 поколений.

Прерывистость ареала бывает различной по протяженности. Ареал может быть расчленен на несколько обширных частей, отделенных друг от друга огромными пространствами, где вид отсутствует. Примером может служить ареал полукустарничка дерен шведский *Chamaepericlymenum suesicum* (рис. 10). Его ареал состоит из двух основных частей: одна охватывает северо-запад Европы и северо-восток Северной Америки, другая – дальний восток Азии и северо-западную часть Америки (приокеанические пространства умеренного севера и субарктики, отсутствует в Сибири и на большей части Северной Америки).

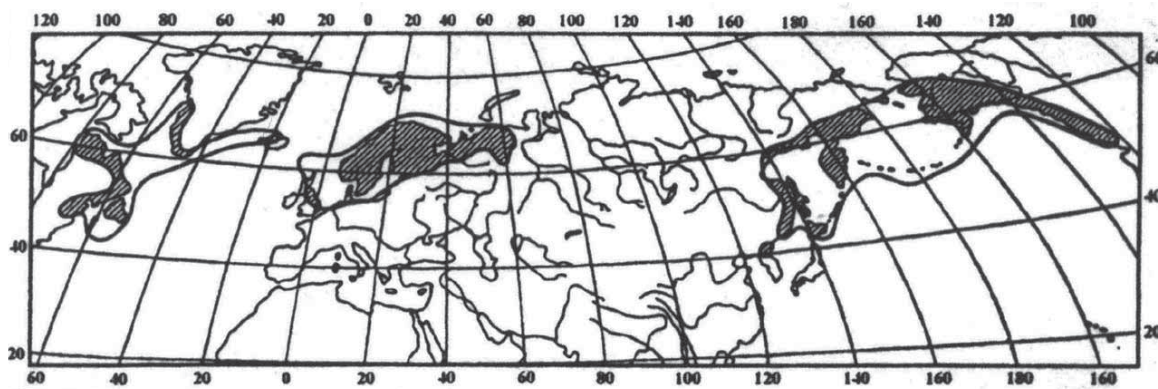


Рис. 10. Дизъюнктивный ареал *Chamaepericlymenum suesicum* (L.) Ascers & Graebn
(по Т. Н. Гордеевой, О. С. Стрелковой, 1968)

Иной характер имеет «разрыв» типичного «спутника» темнохвойных лесов умеренного севера – кислицы обыкновенной *Oxalis acetosela* (рис. 11). Имеется дизъюнкция между двумя основными частями ареала – европейско-сибирской и дальневосточной. Кроме того, есть обособление от основного ареала в

центральной части Большого Кавказа, в Гималаях и горах Западного Китая, в горах Северной Монголии, на Камчатке.

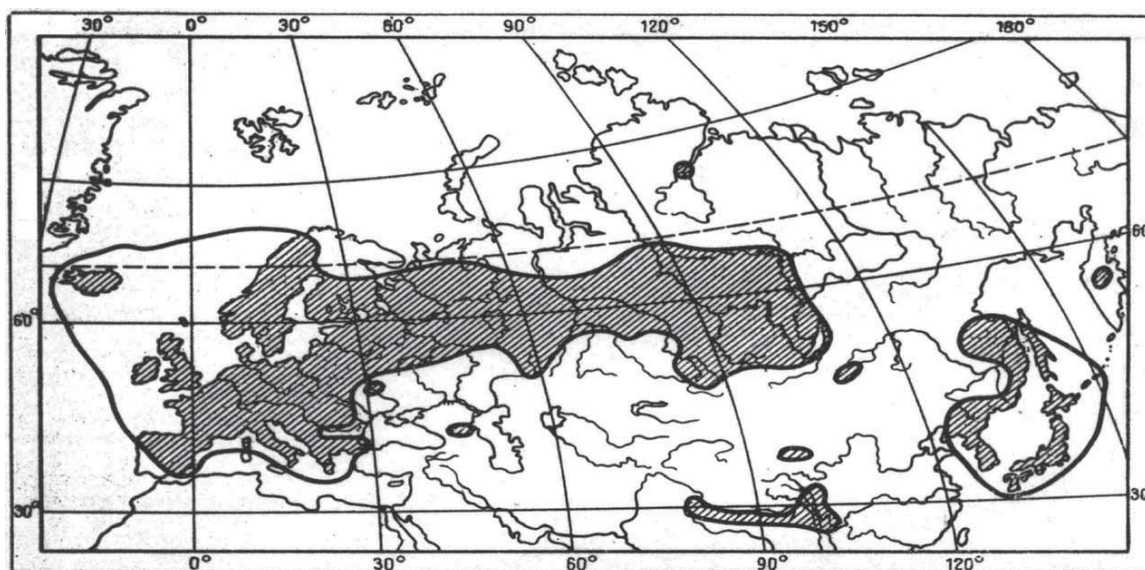


Рис. 11. Распространение *Oxalis acetosella* L. в пределах Евразии (по Gross-Gameret, 1930, и Толмачеву, 1974)

Размеры ареалов очень сильно различаются, но при выделении их типов по этому признаку используют не абсолютные значения их площадей, а *приуроченность к частям света*.

Сопоставление ареалов многих видов показало, что существует ряд однотипных дизъюнкций. Название дизъюнкции дается двумя способами: по названию континентов, на которых располагаются части ареала вида (евразийская, евразийско-североамериканская, палеотропическая, неотропическая, африкано-южноамериканская, биполярное распространение и др.), и по названию океана, которым обусловлена данная дизъюнкция (североатлантическая, северотихоокеанская, южноатлантическая, антарктическая, южнотихоокеанская).

Примеры некоторых типов разъединений между материками.

Евразийско-североамериканское разъединение имеют виды или другие систематические таксоны, когда часть ареала находится в Европе и Азии, а другая – в Северной Америке, будучи разъединенными океаном. Примеры: все семейство ивовые *Salicaceae*, роды лиственница *Larix*, пихта *Abies*, ель *Picea*, вереск *Calluna*, смородина *Ribes* и др.

Северотихоокеанское разъединение, когда одна часть ареала в Азии (преимущественно в восточной части), другая – в Северной Америке, разъединенные Тихим океаном; роды катальпа *Catalpa*, тюльпанное дерево *Liliodendron* и др.

Пантропическое – в пределах всего пояса тропиков и субтропиков – Азия, Африка и Америка; из саговников семейство замиевых *Zamiaceae*.

Палеотропическое – части ареалов в пределах тропиков Старого Света – Африка, Азия. Сюда относятся разъединения между Восточной Африкой и Индией, Африкой и Мадагаскаром и некоторые другие; роды анисофилла *Anisophylla*, непентес *Nepenthes* и др.

Южнотихоокеанское – части ареалов находятся в Южной Америке, на островах Тихого океана, в Новой Зеландии, Австралии; род дримис *Drimys*.

Южноатлантическое – части ареалов находятся в южных частях Южной Америки, Южной Африки, Новой Зеландии, Австралии и на антарктическом материке; род южный бук *Nothofagus*.

Можно выделить и дизъюнкции более мелкого масштаба, лежащие в пределах отдельных материков (австралийская, амазонская, средиземноморская, аркто-альпийская и др.). Например, *австралийское* разъединение: одни части ареала лежат в Западной, другие – в Восточной Австралии, разъединяющей территорией является Центральная Австралия.

Причинами *дизъюнкций* могут служить изменение климатических условий в некоторых частях ареала вида и вымирание в них (регрессия первичного ареала), миграция вида и отмирание его в границах прежнего ареала, орографические причины, дрейф континентов в разные геологические истории Земли, дальний занос растений с легкими диаспорами на большие расстояния, деятельность человека.

1.6. Ареал высших, чем вид, систематических категорий

Все те свойства, которые присущи ареалу вида, можно встретить и у ареала таксона более высокого ранга – рода, семейства. В то же время ареалам этих таксонов свойственны некоторые специ-

фические черты, обусловленные тем, что они представляют собой совокупность видов, а значит, их ареалы – это совокупность видовых ареалов (не следует понимать ее как простую сумму). Ареалы видов, слагающих родовой таксон, могут отстоять друг от друга на большее или меньшее расстояние, граничить друг с другом или в разной степени перекрываться. Поэтому в разных частях своего ареала родовой таксон может быть представлен разным числом видов, а у его ареала появляется дополнительная характеристика, отсутствующая у ареала вида, – *видовая насыщенность*. Видовая насыщенность может быть одинаковой по всему ареалу рода (семейства), но чаще она разная в разных его частях.

Сопоставление видовых ареалов позволяет выявить ареалы таксона более высокого ранга, наиболее насыщенные видами. Такие области называются *очагами*, или *центрами*, *видового разнообразия*. В пределах ареала таксона более высокого ранга может быть несколько центров видового разнообразия. В качестве примера рассмотрим соотношения в распределении видов рода стальник *Ononis*. Этот род, свойственный исключительно Старому Свету, распространен преимущественно в субтропических и умеренных широтах Северного полушария (рис. 12).

С переходом на юг Европы и в Малой Азии, в восточной части Средиземноморья количество видов рода заметно увеличивается. Но очаг наибольшего видового разнообразия («центр распространения») оказывается приуроченным к западному Средиземноморью (Пиренейский полуостров, северо-запад Африки), а различия видовой насыщенности ареала в пределах всего Средиземноморья выражены не столь резко.

Как и вид, таксон родového и более высокого ранга возникает на каком-то ограниченном участке Земли, называемом *первичным центром происхождения* таксона. Оттуда он постепенно распространяется на соседние территории. В ходе эволюционной диверсификации (от лат. «*diversification*» – изменение, разнообразие) возникают новые виды таксона высшего и соподчиненные ему надвидовые таксоны, распространение которых приводит к формированию *центров таксономического разнообразия* высшего таксона на разных уровнях таксономической иерархии.

Или центр таксономического разнообразия высшего таксона располагается вне пределов области его первичного возникновения, и тогда он носит название *вторичного центра развития* высшего таксона. Вторичных центров развития высшего таксона может быть несколько, причем вторичный центр (центры) может сосуществовать с первичным.

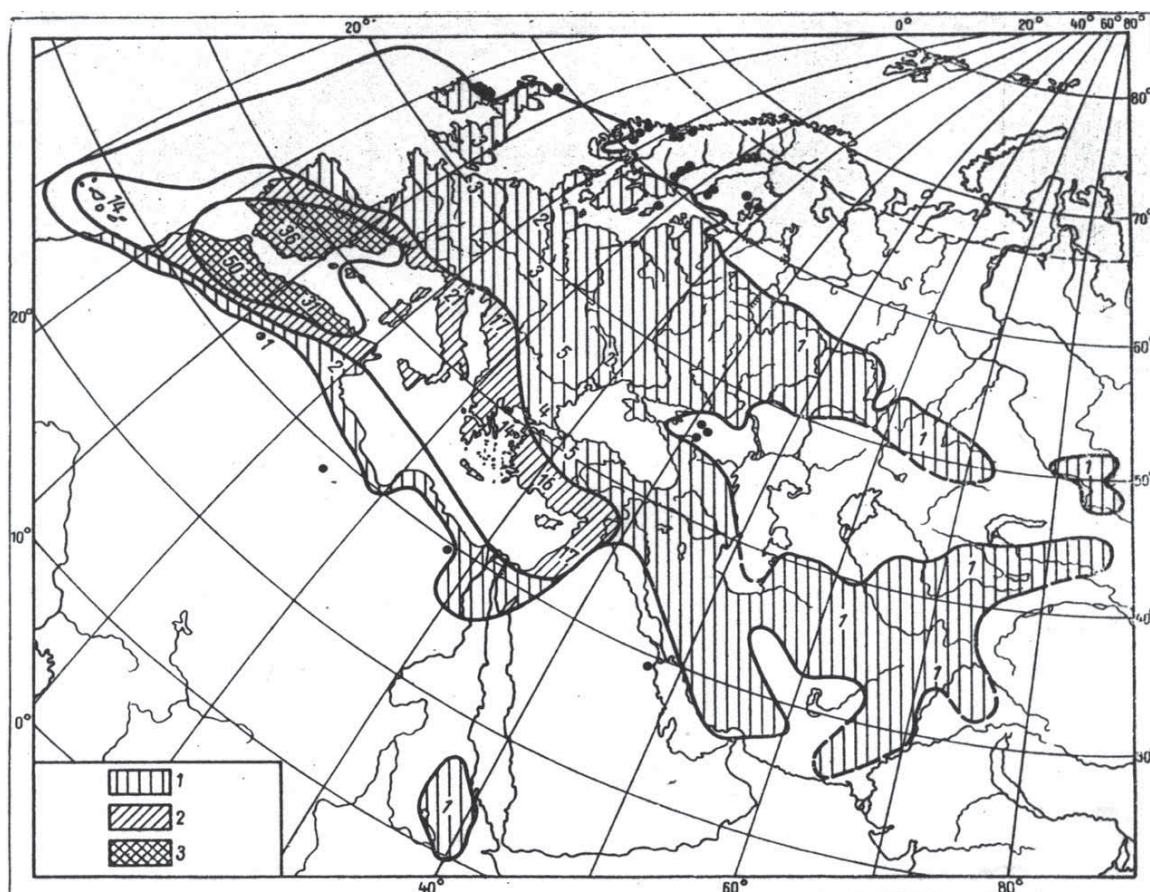


Рис. 12. Ареал рода *Ononis* L. (по Мейзелю и др., 1965, и Толмачеву, 1974): 1 – от 1 до 10 видов; 2 – от 11 до 30 видов; 3 – от 31 до 50 видов

Достоверно отличить первичный центр разнообразия от вторичного центра развития возможно только при наличии достоверных палеоботанических данных, которые позволяют уверенно судить о ходе диверсификации этого таксона и о расселении его видов. В настоящее время подобных данных нет ни для одного таксона высшего ранга. Поэтому о первичности или вторичности центра судят по косвенным признакам, прежде всего по степени эволюционной продвинутости подчиненных таксонов и особен-

ности их размещения в ареале высшего таксона, уделяя особое внимание ареалам более примитивных таксонов.

Как и ареал отдельного вида, ареал рода может в ходе своей истории испытывать и регрессивные изменения. На окраине родового ареала достаточно сокращения распространения отдельного вида, чтобы это отразилось и соответствующим сокращением ареала рода как целого. Многочисленные примеры этого дает история родовых ареалов ряда древесных пород *Larix*, *Picea*, *Quercus*, *Tilia*.

Сокращение распространения или полное вымирание отдельных видов в глубинных частях родового ареала иногда приводит к образованию в нем «лакун», не заселенных ни одним видом данного рода, а затем и к дроблению ареала, к превращению его из сплошного в прерывистый, дизъюнктивный.

Прерывистость родового ареала может сочетаться с целостностью ареалов отдельных его видов. При этом регрессивные изменения ареалов могут затрагивать только часть видов рода, сочетаясь со стабильностью распространения других видов, а то и с расширением их ареалов.

1.7. Методы исследования развития ареала

Самым очевидным методом исследования развития ареала представляется прямое его прослеживание от возникновения первичного ареала до полного исчезновения его.

Действительно, картографирование иногда позволяет достаточно полно выявить изменение ареала во времени. Так, очень подробно прослежена динамика ареала элодеи канадской *Elodea canadensis*, заселявшей Среднюю Европу во второй половине XIX века (рис. 13).

Другим примером стремительного расселения в Евразии является однолетний североамериканский по происхождению вид, череда олиственная *Bidens frondosa*, ставшая за последние десятилетия на юге и в средней полосе России видом нередким (Папченков, 2003). На Волгу вид проник во второй половине 70-х годов XX столетия и в конце 80-х – начале 90-х был отмечен на всех водохранилищах (Волгоградском, Саратовском, Куйбышевском, Чебоксарском, Горьковском и Иваньковском), кроме Угличского. На

Угличском водохранилище вид был обнаружен в конце 90-х годов. В 2002 году вид проник в верхнюю часть Волжского плеса Рыбинского водохранилища и вплотную подошел к 58-й широте. Однако этот рубеж уже не менее 5 лет назад пройден гибридами (*Bidens x garutnae* и др.) вселенца с местными видами череды.

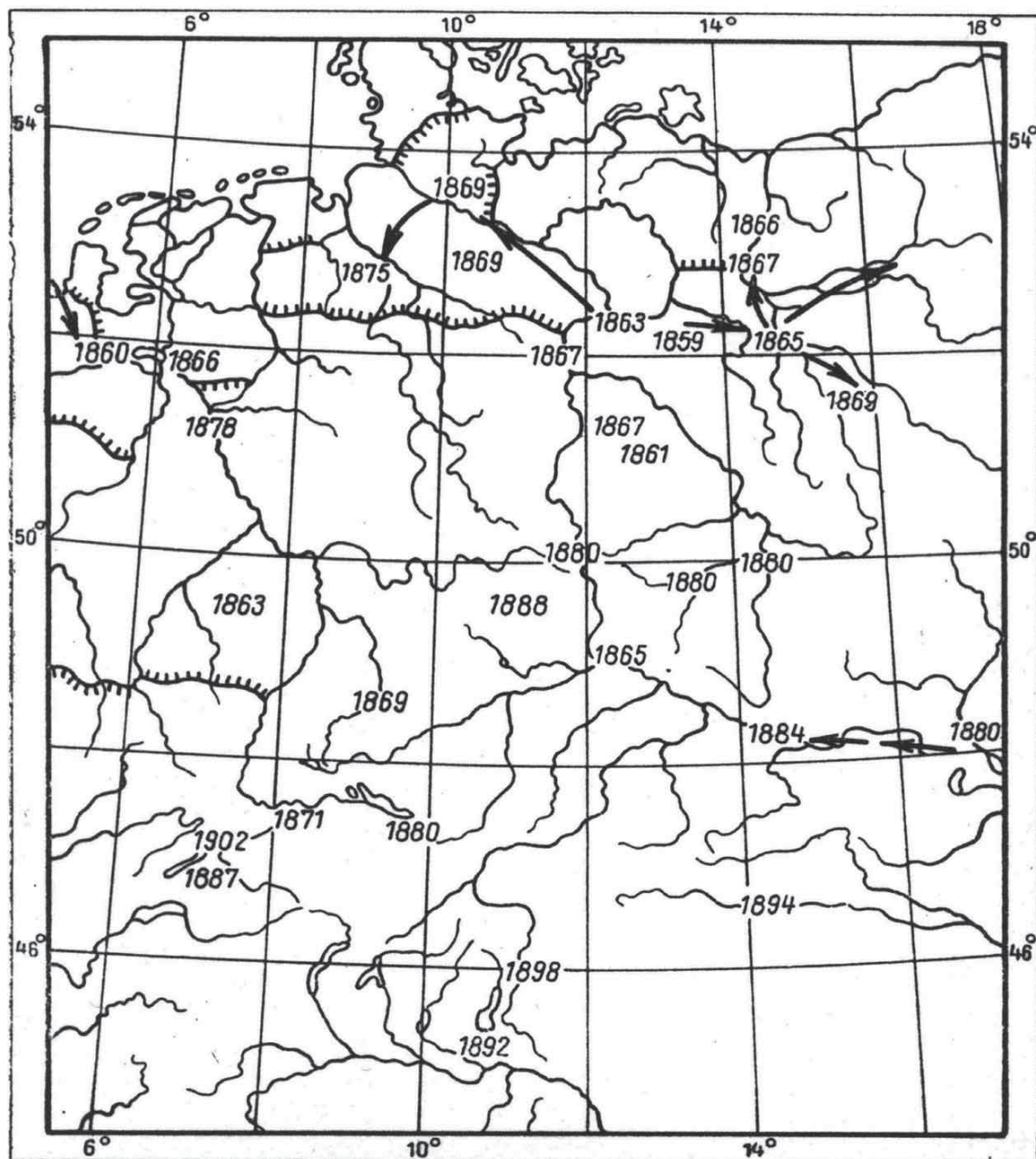


Рис. 13. Ход расселения *Elodea canadensis* Michx. в водоемах Средней Европы (по А. И. Толмачеву, 1974)

На территории европейской части России было прослежено расселение более 10 заносных видов (*Amaranthus albus*, *Acer negundo*, *Bidens frondosa*, *Epilobium adenocaulon*, *Impatiens parniflora*, *Galinsoga parviflora* и другие) (Виноградова, 1992). В настоящее время ботаники тщательно наблюдают изменения ареалов циклохены дурнышниковой *Cyclachaena xanthifolia*, амброзии полыннолистной *Ambrosia artemisifolia* и других так называемых карантинных растений.

Подобные исследования позволяют изучать только быстрые изменения ареалов (обычно вызванные деятельностью человека) и отражающие лишь краткий миг их истории.

Исследование развития ареала складывается из прямых и косвенных методов.

Прямой метод заключается в использовании ископаемых остатков растений и их картографии. Привлечение палеоботанических данных при условии верного определения и датировки ископаемых остатков растений дает самое достоверное свидетельство распространенности вида в разные геологические эпохи.

Однако применение *палеоботанического метода* имеет ряд ограничений, так как растения после отмирания, как правило, разлагаются бактериями и грибами. И только единичные экземпляры *фоссилизуются* (от лат. «*fossilis*» – добытые из земли, ископаемый). Так, травянистые неболотные растения почти никогда не переходят в ископаемое состояние; древесные растения имеют больше шансов сохраниться в виде остатков стволов, ветвей, листьев, но при условии попадания в подходящие места, как торфяные и иловые отложения на дне водоема, куда они могут быть занесены издалека потоками воды.

Поэтому картографирование местонахождений ископаемых, фоссилизированных остатков растений дает неполную и искаженную картину ареалов некоторых видов, а многие виды вообще не попадают в палеоботаническую летопись.

Больше шансов фоссилизироваться имеет пыльца растений, особенно попадающая в торфяные отложения. Поэтому ее остатки часто используют для реконструкции прошлого распространения растений.

Результаты *споро-пыльцевого анализа* принято представлять в виде пыльцевых диаграмм, в которых по абсциссе откладывают процентное содержание пыльцы разных видов, а по ординате – возраст проанализированных образцов. Сопоставив сведения из пыльцевых диаграмм разных проб с географической картой, можно установить размещение остатков пыльцы интересующего вида в разные исторические эпохи и судить о ходе развития его ареала. С помощью этого метода был реконструирован ареал бука лесного *Fagus sylvatica* в послеледниковый период на территории Центральной Европы (рис. 14).

Этот метод также не дает правильного представления об ареале вида, поскольку возможен разнос пыльцы и ее захоронение за пределами ареала. На современном материале было показано, что состав и содержание пыльцы, выпадающей на определенной территории, заметно отличается от состава и обилия населяющих ее видов растений.

К *косвенным методам* относится изучение погребенных почв и почвенных профилей. Тип почвы связан с составом биоценоза, поэтому можно делать заключения о существовании вполне определенного растительного сообщества на участке с почвой определенного типа. К сожалению, разрешающая способность этого метода невелика, так как тип почвы не всегда позволяет четко различать разные сообщества, а видовой состав однотипных сообществ варьирует. Кроме того, чем древнее погребенная почва, тем труднее установить ее связь с каким-либо растительным сообществом.

Можно оценить стадию развития ареала, анализируя его структуру. Так, целостный ареал, по границам которого не выражены области устойчивого воспроизведения и стерильного населения, вероятнее всего, находится в стадии расширения. Ареал с обширными областями стерильного населения с большей вероятностью можно оценить как сокращающийся. О происходящем сокращении ареала обычно свидетельствует его фрагментарность. Однако этот подход позволяет лишь предполагать стадию развития ареала.

Косвенным является подход реконструкции ареала вида на основе литературных сведений, материалов по топонимике, баз данных о местонахождениях по геоботаническим описаниям

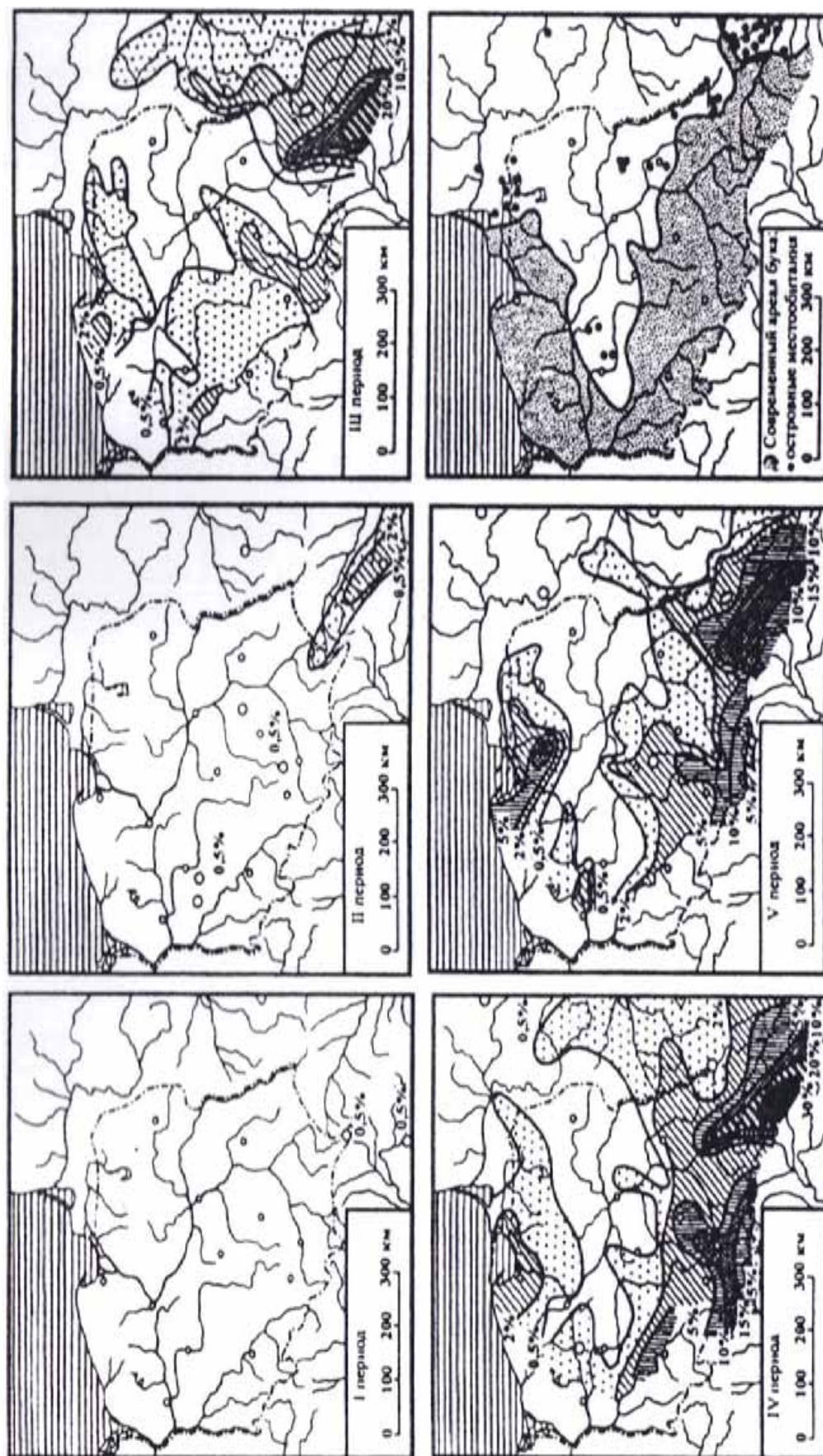


Рис. 14. Развитие ареала *Fagus sylvatica* L. в послеледниковый период в Центральной Европе
(по В. Шаферу, 1956)

растительности, диапазону экологической толерантности вида (Бакун, 2006). По полученным данным составляются географические координаты – точечные местонахождения вида. Используя такой подход, было найдено пять новых местонахождений (топонимов) *Fagus sylvatica* на территории Русской равнины (два в Брянской области и на его границе с Белоруссией и три точки приведены для Псковской, Тверской и Новгородской областей). Это согласуется с палеоботаническими данными, согласно которым ареал пыльцы бука в позднем голоцене включал территории, для которых найдены топонимы. Современный сплошной ареал *Fagus sylvatica* на территории Европейской России заходил только в Калининградскую область. Ближайшие к России участки его ареала расположены в Молдове и Украине.

Как при прямых, так и косвенных методах изучения развития ареала существуют неустранимые ограничения, поэтому фитогеографы до сих пор имеют очень отрывочные и во многом гипотетические представления о развитии конкретных ареалов.

1.8. Методы изображения (картирования) ареалов

Правильное представление об ареале мы получаем в результате нанесения его на географическую карту. В связи с этим вопрос о *картировании ареалов* имеет большое значение для изучения распространения растений.

В географии растений приняты два способа изображения ареалов на контурной карте – *точечный* (рис. 15) и *контурный* (рис. 16).

В зависимости от принятого способа изображения в научном обиходе нередко даже сами ареалы называют контурными или соответственно точечными. Однако делать этого не следует, так как данные термины означают не свойства самих ареалов, а субъективно принимаемые исследователем приемы их изображения, и один и тот же ареал может быть представлен как в точечном, так и в контурном виде (рис. 17).

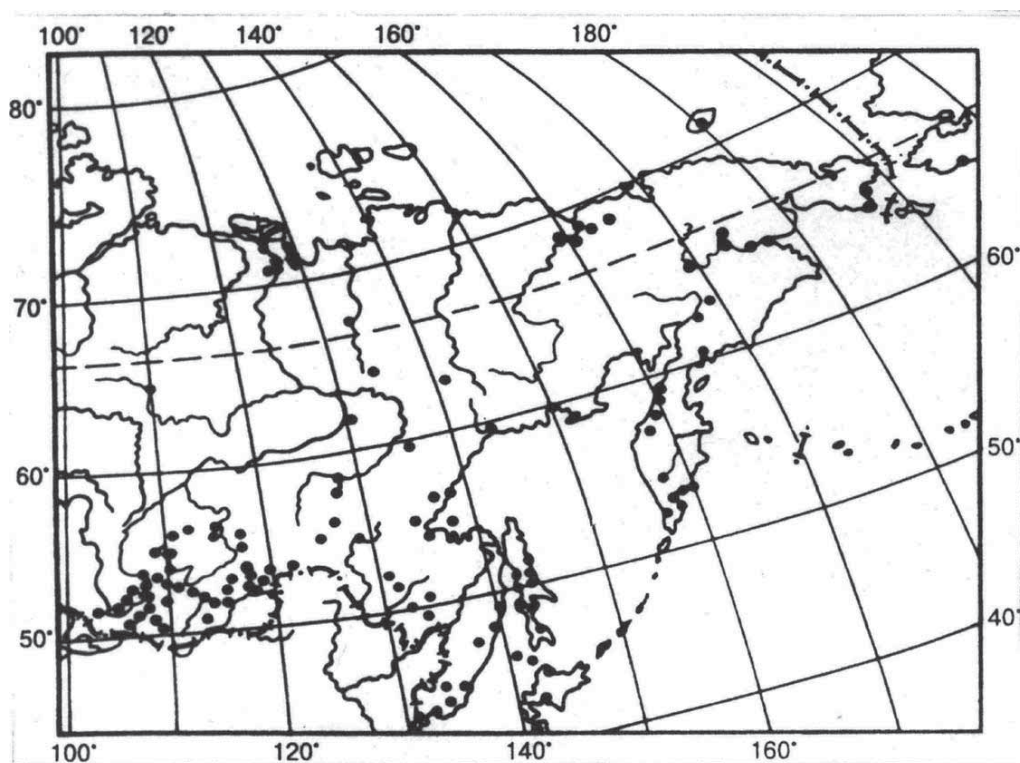


Рис. 15. Изображение ареала селлагинеллы сибирской *Selaginella sibirica* (Milde) Hieron. точечным методом (по А. И. Толмачеву, 1974)

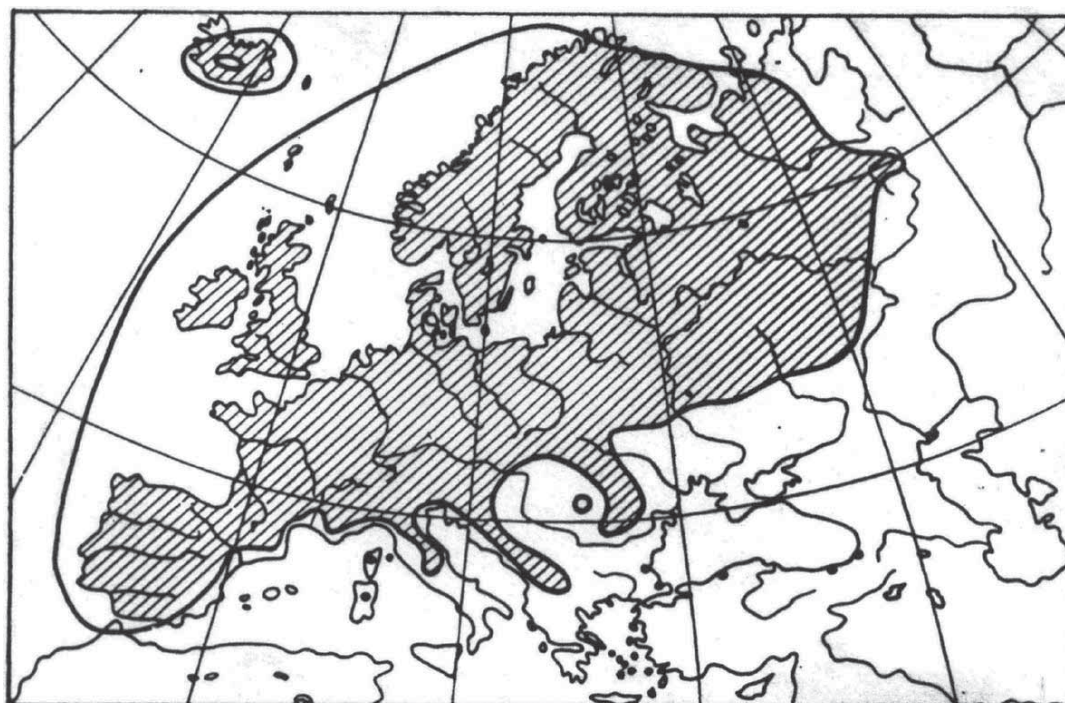


Рис. 16. Изображение ареала вереска обыкновенного *Calluna vulgaris* (L.) Hill. контурно-штриховым методом (по С. А. Баландину и др., 2006)

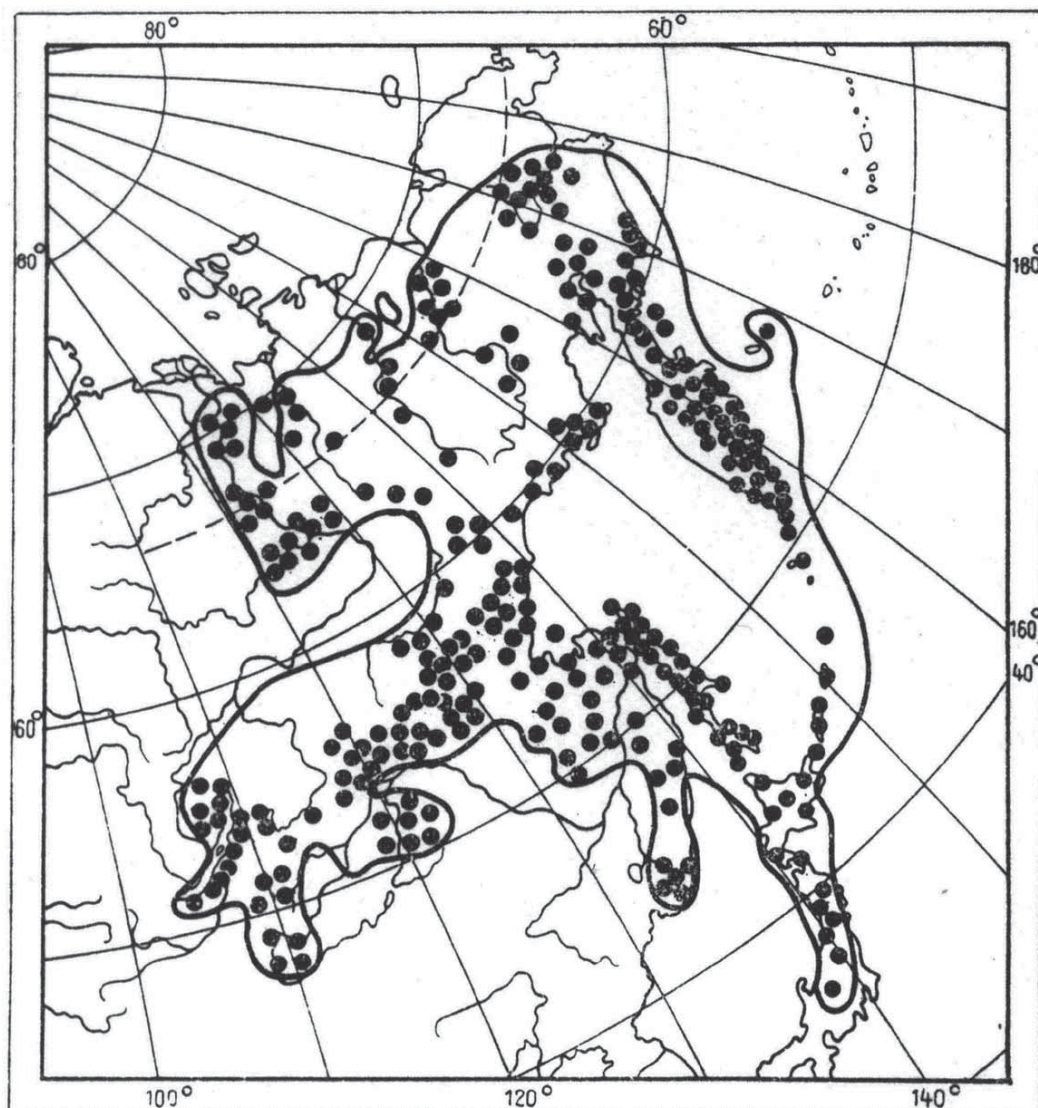


Рис. 17. Изображение ареала кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Rgl. при помощи точечного и контурного методов (по А. И. Толмачеву, 1974)

В основе обоих способов изображения ареала лежит *точечный* метод картирования. Он заключается в нанесении на карту отдельных географических местонахождений растений исследуемого вида. *Контурное* изображение ареалов позволяет в определенной степени преодолеть недостатки точечного метода. При этом на карте показывают границы ареала, проводя ее через точки, обозначающие крайние местонахождения особей интересующего вида. Все местонахождения внутри получившегося контура в расчет не принимают, и это существенно сокращает трудоемкость работы по картированию ареалов. Внутреннюю часть оконтуренного ареала заштриховывают.

Оба способа имеют как достоинства, так и недостатки. Так, точечное изображение позволяет наиболее полно и точно получить первичные фактические данные, которые легко перевести в форму, пригодную для компьютерной обработки и хранения. Однако метод очень трудоемкий, и правильность результата точечного картирования зависит от наличия достаточного количества первичного материала.

Недостатком контурного изображения является то, что в учет берутся только краевые местонахождения, не позволяющие выявить и представить характер распространения вида внутри получаемого контура, тогда как всегда есть вероятность того, что ареал кольцом окружает область, не доступную для заселения данным видом. Кроме того, при контурном изображении ареала всегда велика роль субъективизма, поскольку границы ареала выстраиваются по сравнительно немногим реперным точкам. В результате степень близости такой реконструированной границы ареала к ее действительному положению будет определяться тем, насколько полно исследователь представляет себе природные условия определенного региона и насколько верно он почувствовал экологические свойства вида.

В отношении стран, удовлетворительно изученных во флористическом отношении, применяется изображение ареалов так называемым *сеточным* методом. Сущность его сводится к тому, что изучаемая территория покрывается вначале координатной сеткой с определенным интервалом в широтном и долготном направлениях («шаг» этой сетки определяется масштабом карты). Чем крупнее масштаб используемой карты (то есть чем меньше квадраты стандартной координатной сетки), тем более детально можно отобразить размещение вида. Местонахождения интересующего вида отмечаются условными значками (точкой, квадратиком, треугольником), или весь прямоугольник заливается краской (рис. 18). Подобные карты, так же как и карты точечные, чрезвычайно информативны.

Так, для международного проекта по изучению флоры Европы выбрано деление всей территории на квадраты со сторонами 50x50 км. Для флоры Великобритании вся территория страны была разделена на квадраты со стороной 4x4 км.

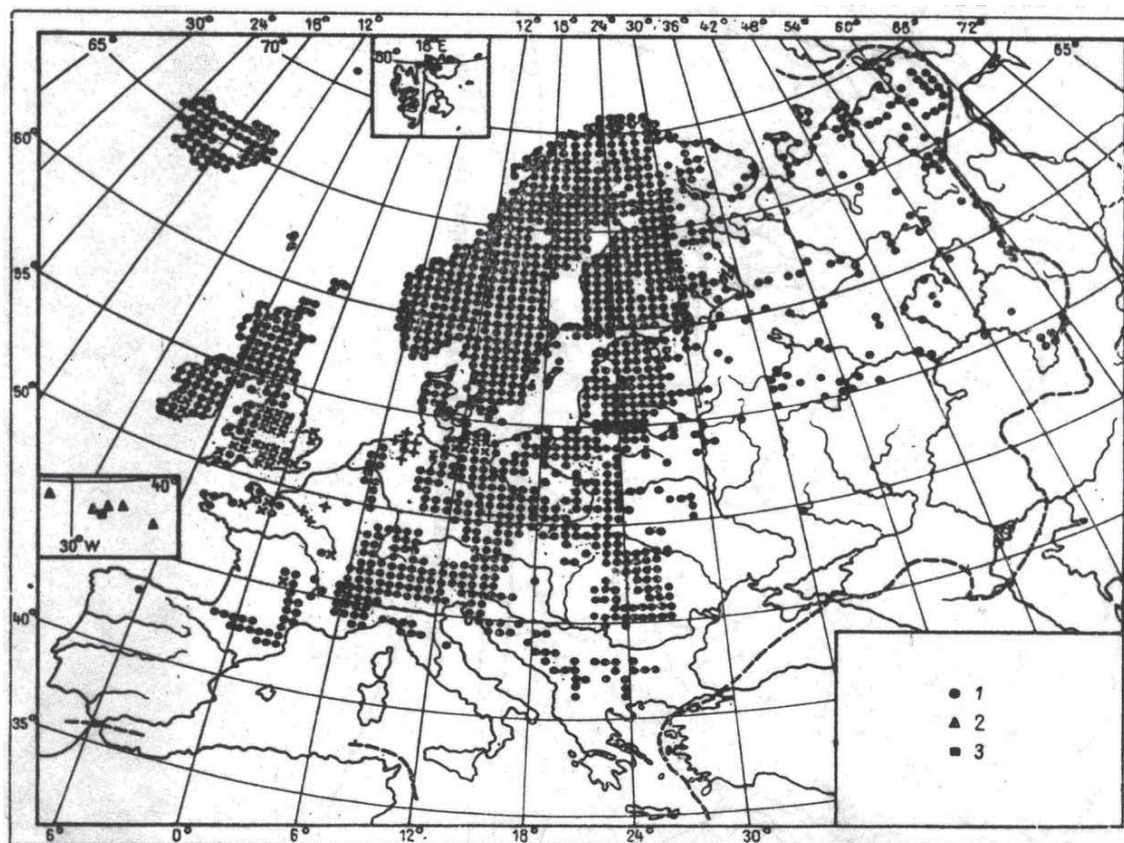


Рис. 18. Ареал баранца *Lycopodium selago* L. (*Huperzia selago*)
(по А. И. Толмачеву, 1974)

Значками разной формы показаны местонахождения разных подвидов этого вида: 1 – *Huperzia selago* subsp. *selago*, subsp. *arctica*; 2 – subsp. *dentata*; 3 – subsp. *selago* + subsp. *dentata*

2. ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИТОГЕОГРАФИИ

Размеры и границы ареалов обусловлены в первую очередь связями организмов с условиями среды и определяются экологическими особенностями видов, а также изменением этих условий в пространстве. Экологические особенности любого вида определяются понятием *толерантность* (способность устойчиво существовать в определенном диапазоне условий внешней среды).

Все многообразие факторов внешней среды, которые порознь или в различных сочетаниях ограничивают распространение растений и тем самым определяют положение границ их ареалов,

ботанико-географы объединили в четыре группы: топографические, климатические, эдафические и биотические факторы.

Топографические (физико-географические) факторы наиболее очевидны в качестве препятствий (преград) для расселения видов. К ним относятся береговые линии, разделяющие сушу и водоемы (механические препятствия для сухопутных растений), горные системы (для равнинных видов) и равнины (для горных растений). Сюда также относят границы между водными массами, имеющие большое значение для распространения планктонных водных растений, глубину дна, которая сильно сказывается на существовании прикрепленных гидрофитов.

По мнению А. К. Тимонина (2002), рельеф суши влияет на размещение растений не столько сам по себе, сколько опосредованно, изменяя климатические и эдафические (почвенно-грунтовые) особенности местообитания. Подтверждением тому служат показатели мезо- и микрорельефа, влияющие на микроклимат небольших территорий, с которым тесно связан гидротермический режим почв. Отсюда и влияние микроклимата на распределение растительности. В качестве примера уместно вспомнить поведение *Picea abies* при заселении экотопов на границах своего ареала (см. 1.1.).

На размещение растительности большое влияние оказывает *экспозиция склонов* (обращенность к сторонам света). Как известно, южные склоны, лучше прогреваемые, несут более теплолюбивую растительность. По южному склону высоких гор древесная растительность поднимается значительно выше, чем по северному склону. Большое значение имеет угол наклона: чем круче склон, тем большему нагреванию он подвергается.

Глубина водоема непосредственно влияет на размещение прикрепленных гидрофитов с плавающими по поверхности воды листьями и (или) подводными цветками, к каким относятся нимфеиды. Так, кувшинка чистобелая *Nymphaea candida* не заселяет участки дна глубже 4 м, поскольку не способна развить достаточно длинные черешки, которые позволили бы сформировать плавающую на поверхности листовую пластинку. Для полностью погруженных прикрепленных гидрофитов ведущим фактором, лимитирующим продвижение растений вглубь водоема, является про-

зрачность воды, а глубина дна имеет косвенное значение, которая обратно коррелирует с интенсивностью достигающего его света.

Климатическим факторам ботанико-географы единодушно отводят главную роль в детерминации границ ареалов, особенно гидротермическому режиму, долготе дня, мощности снегового покрова. Сущность климатически обусловленных границ различна: в одних случаях граница расселения обусловлена недостатком тепла или сокращением продолжительности теплового периода, в других – решающее значение может иметь суровость зим или уменьшение количества осадков в течение определенной части года.

В отношении ряда европейских древесных пород давно уже установлено, что их распространение на север и восток в наибольшей степени регулируется январской и июльской изотермами. Зависимость эта очень отчетливо проявляется в очертаниях ареала *Fagus sylvatica* на северных и восточных границах распространения, *Quercus robur* и *Picea abies* на северной границе ареала (рис. 19). Известны поразительно точные совпадения положения границы ареала с определенной изотермой самого холодного месяца года. У падуба остролистного *Ilex aquifolium* северо-восточная граница ареала совпадает с январской изотермой 0° С (рис. 20).

Тогда как распространение древесных пород на севере Азии зависит преимущественно от обеспеченности их летним теплом (например, годовой суммы положительных температур или числа дней в году со средними положительными температурами). Это хорошо заметно при продвижении на север пихты *Abies*, сосны сибирской *Pinus sibirica*, березы карликовой *Betula nana*, рябины *Sorbus aucuparia* и особенно лиственницы *Larix*. В частности, лиственница даурская *Larix dahurica* – самое северное дерево земного шара – достигает бассейна р. Хатанги и растет на крайнем северо-востоке Якутии, где очень суровые зимы сочетаются с относительно теплым и устойчивым, хотя и очень непродолжительным летом. Строгого соответствия между северным пределом ее распространения и каким-либо отдельным климатическим рубежом здесь не наблюдается.

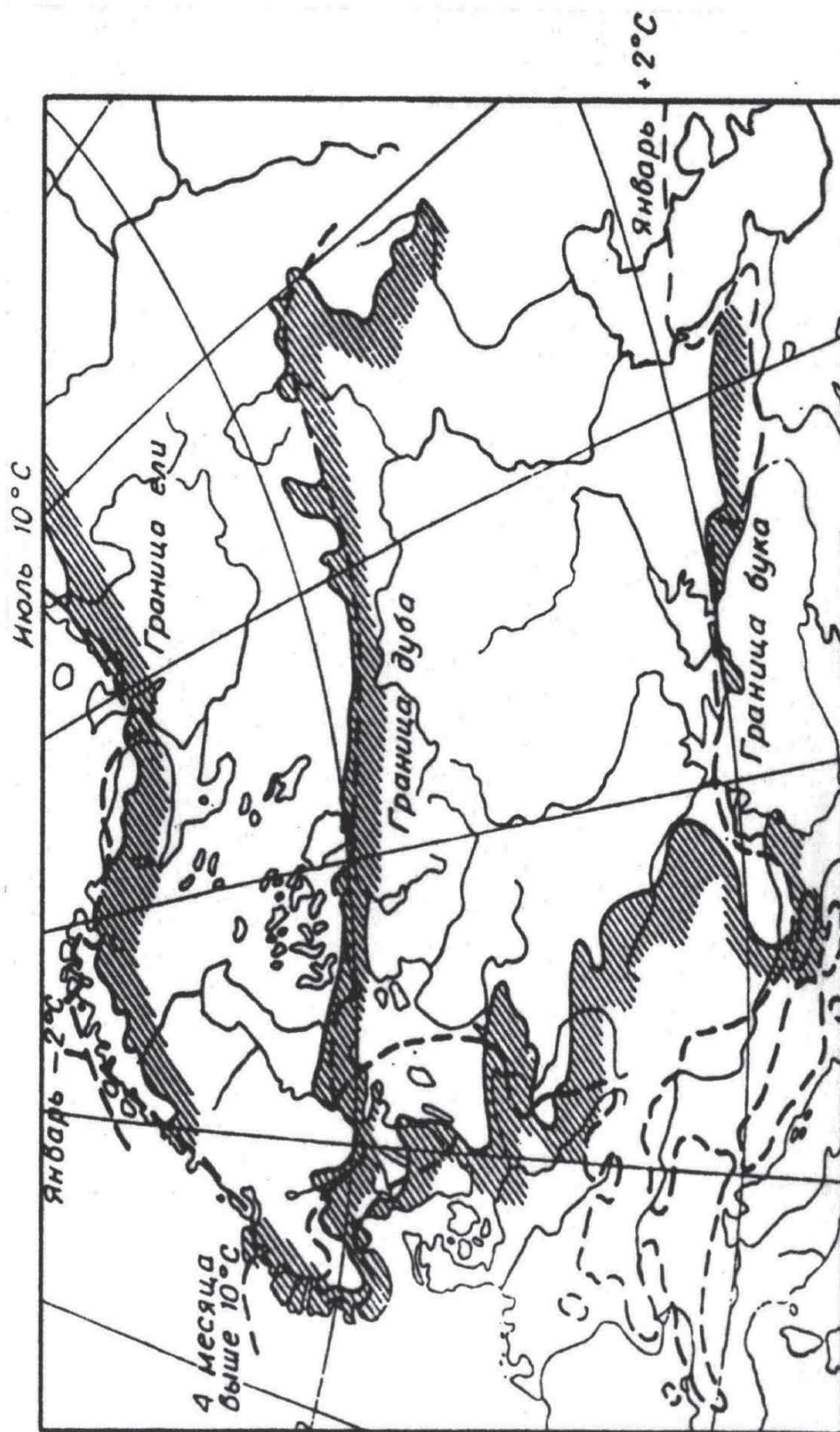


Рис. 19. Границы ареалов *Quercus robur* L., *Picea abies* (L.) Karst. и *Fagus sylvatica* L. в сопоставлении с январской и июльской изотермами (по Г. Вальтеру, 1982)

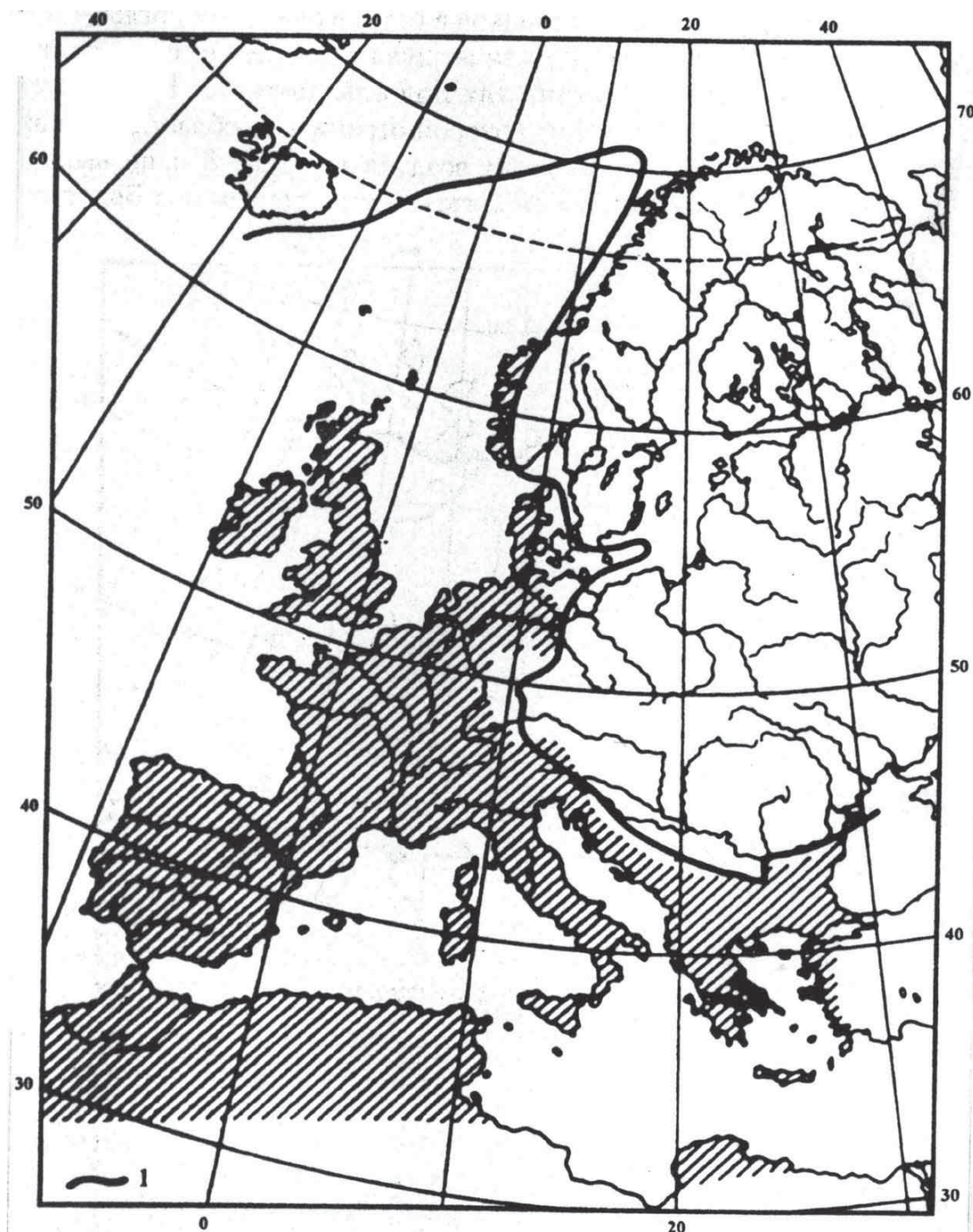


Рис. 20. Ареал *Ilex aquifolium* L. (по А. И. Толмачеву, 1974):
1 – январская изотерма 0° С

Другую черту климата, сильно влияющую на распространение растений, составляет режим осадков. При этом интенсивность испарения и распределение осадков по сезонам года оказываются даже важнее их общего годового количества, поскольку именно эти показатели определяют в конечном счете водный баланс рас-

тений. Например, в районе Одессы в среднем выпадает 368 мм осадков в год, а в районе Вологды – всего 288 мм, но коэффициент влажности воздуха в районе Одессы составляет всего 4,5, тогда как в окрестностях Вологды достигает 14,0. Поэтому *Picea abies*, распространение которой ограничено областями со значениями коэффициента влажности воздуха не ниже 8 и не выше 30 (рис. 21), является доминирующим древесным растением под Вологдой и полностью отсутствует в окрестностях Одессы.

Коэффициент влажности представляет собой отношение количества осадков к показателю испарения; последний зависит от температуры воздуха. Поэтому режим осадков сам по себе не дает той полноты характеристики климата, которая удовлетворила бы фитогеографа – необходима более полная характеристика, отражающая как режим осадков, так и температурный режим, обуславливающий особенности испарения. Такую обобщенную характеристику дают так называемые *климадиаграммы*, то есть совмещенные графики распределения средних температур и среднего количества осадков по месяцам года (рис. 22).

При работе с климадиаграммами следует обращать особое внимание на периоды, в которых кривая годового хода температур располагается выше кривой значений осадков: в такие периоды испарение превосходит поступление влаги с осадками и растения существуют в условиях устойчивого сезонного водного дефицита.

Есть некоторые общие закономерности влияния климатических факторов на растения: для однолетних растений препятствием к продвижению на север являются продолжительные зимы (недостаток тепла в летнее время), на юг – недостаток влаги, для многолетних растений действуют более сложные причины (кроме холода, большое значение имеют недостаток влаги, продолжительность снегового покрова, промерзание почвы и другие); продвижение растений умеренного пояса к экватору сдерживается высокой температурой и недостатком влаги, продвижение растений из равнинных областей в высокогорья – недостатком тепла, влаги, интенсивностью инсоляции на больших высотах, вечным снегом или поздним его таянием.

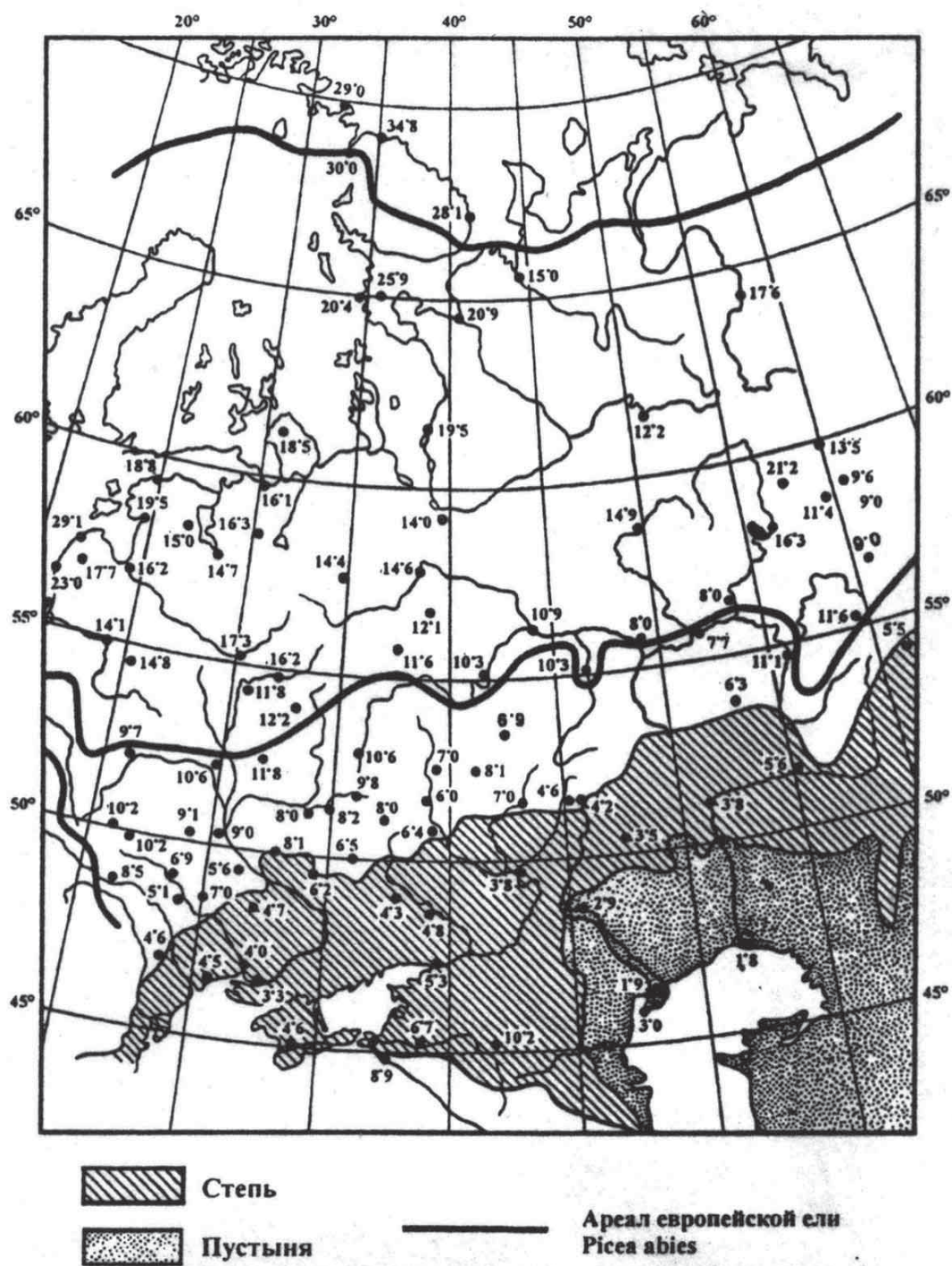


Рис. 21. Зависимость географического распространения *Picea abies* (L.) Karst. от коэффициента влажности воздуха (по В. Шаферу, 1956)

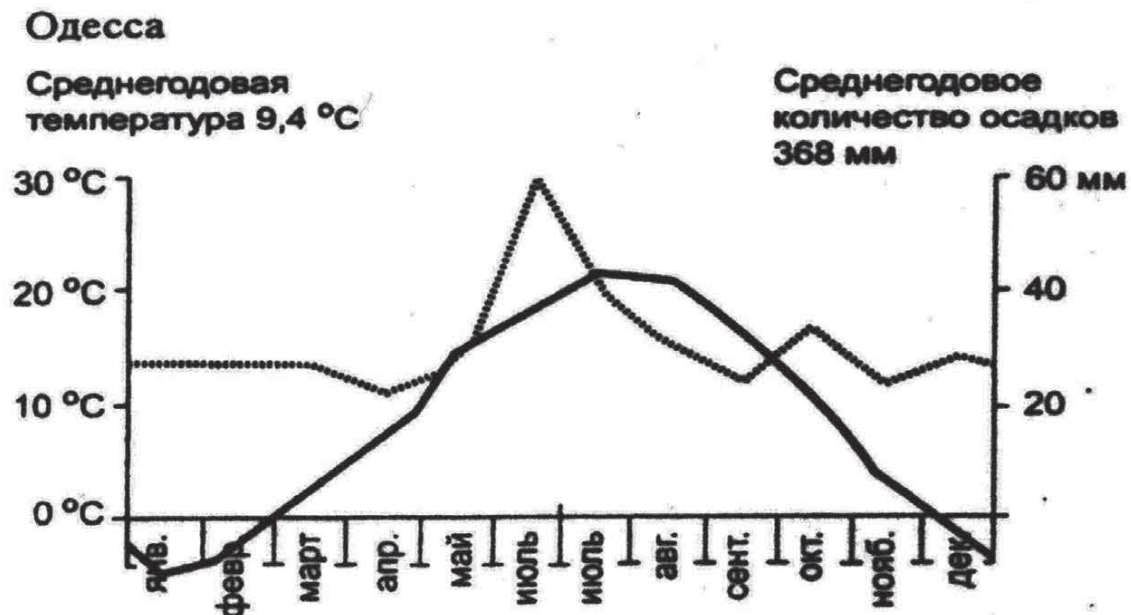
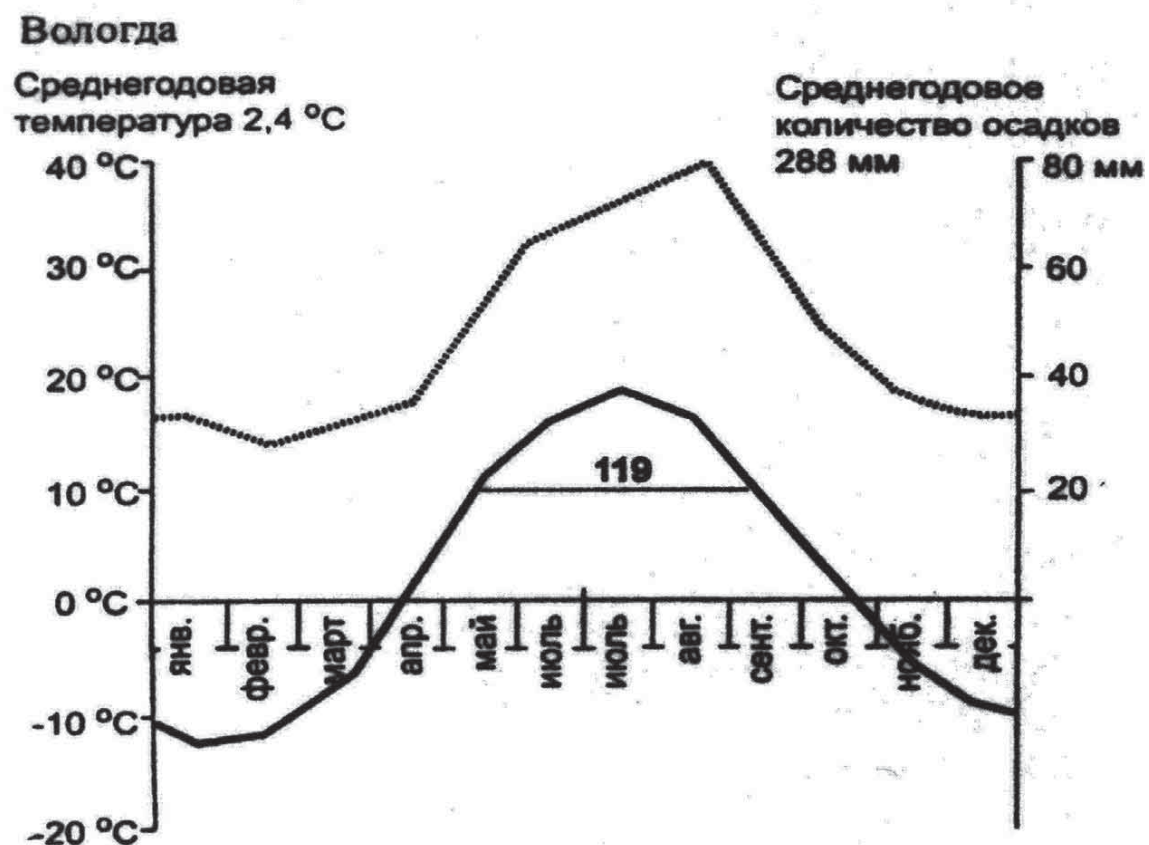


Рис. 22. Климадиаграммы Вологды и Одессы
(по Ф. Фукареку и др., 1982):

————— — график годового изменения температуры;
- - - - - — график изменения количества осадков

Не менее значимы в формировании границ ареалов *эдафические* условия, представляющие собой механические и химические свойства субстрата. Эдафические факторы могут действовать непосредственно или опосредованно, внося определенную специфику в проявление свойств климата на соответствующей территории.

В частности, механический состав субстрата определяет его влагоемкость. Низкая относительная влагоемкость субстрата даже во влажном климате может приводить к дефициту доступной растениям воды, что делает такую территорию недоступной для мезофильных и более влаголюбивых растений так, как будто бы она располагалась в зоне более аридного климата. Именно такие условия складываются на скальных обнажениях, щебнистых осыпях, выходах мела и мергелей. Наоборот, высокая относительная влагоемкость почвы дает эффект «гумидизации» почвы. Однако нужно помнить, что механический состав субстрата есть результат проходящего в данном месте процесса выветривания, который зависит как от минерального состава субстрата, так и от климата и жизнедеятельности организмов.

Из химических особенностей субстрата на размещение растений большое влияние оказывают рН, содержание кальция, и в особенности анионов хлора и сульфатов, значительное присутствие которых проявляется в так называемом «засолении» почвы. Высокое содержание данных анионов, кальция и щелочная реакция связаны с устойчивыми восходящими токами воды по капиллярам почвы, которые устанавливаются при очень интенсивном испарении в аридном климате. В гумидном климате устанавливается иная, промывная, режим почвы, приводящий к вымыванию из нее подвижных элементов и веществ и некоторому закислению. Таким образом, и химический состав субстрата во многом зависит от климата соответствующей территории.

Организмы любого вида существуют не изолированно, а в более или менее тесных взаимодействиях с организмами других видов, и такого рода взаимодействия составляют группу *биотических* факторов, влияющих на размещение растений.

Конкретные взаимоотношения между организмами разных видов крайне разнообразны, но все же их можно свести к немногим

основным типам. Так, *топические* отношения возникают вследствие изменения среды в процессе жизнедеятельности организмов. Применительно к растениям эти отношения трудно ограничить от трофических конкурентных отношений. В «чистом» виде такие отношения, вероятно, имеют значение для распространения эпифитов, поскольку известно дифференциальное заселение ими растений разных видов. Однако основное значение для них при этом имеет структура поверхности и особенности (микро)климата, а не специфика межвидовых отношений как таковых.

Иной тип отношений – *форические*, возникают при регулярном использовании организмами одного вида организмов другого вида в качестве средства перемещения в пространстве. К этой группе отношений относятся все варианты зоофилии и зоохории.

Трофические отношения возникают в форме прямого использования организмов одного вида в качестве пищи организмами другого вида (паразитизм одних растений на других растениях, паразитизм грибов, бактерий на растениях, питание растениями животных, симбиотрофия растений и грибов, растений и азотфиксирующих прокариот) либо в форме конкуренции за общий ресурс, но тогда их непросто отделить от топических отношений.

Наиболее ясные примеры ограничения ареалов растений биотическими факторами демонстрируют паразитические и некоторые зоофильные и зоохорные виды. Расселение различных видов происходит в таких случаях сопряженно, и речь идет о *сопряженном расселении* растений, или *сопряженных миграциях*.

В качестве примера зависимости паразитного растения от распространения растения-хозяина А. И. Толмачев (1974) приводит наиболее северного представителя семейства заразиховых – бошнякии русской *Boschniakia rossica*. Обычная для многих районов Сибири и Дальнего Востока, она не может «вырваться» за пределы области сплошного распространения некоторых видов ольхи (*Alnus hirsuta*, *A. fruticosa* и другие близкие к последнему виды), хотя климатические и почвенные условия не помешали бы ее более широкому распространению.

Распространение сосны сибирской *Pinus sibirica* и кедрового стланика *Pinus pumila* тесно связано с деятельностью основно-

го распространителя их семян (кедровых орешков) – птицей кедровкой *Nucifraga caryocatacter*. За счет оброненных ею семян в основном осуществляется расселение этих деревьев. Кедровые сосны поселяются там, куда летает кедровка.

Отсутствие на некоторых островах Северного Ледовитого океана, прилегающих к побережью, арктических видов астрагалов *Astragalus*, остролодочников *Oxytropis* и копеечников *Hedysarum* из бобовых, специализированных на опыление шмелями, связывают с отсутствием на них шмелей.

По мнению А. К. Тимонина и Л. В. Озеровой (2002), данные примеры при детальном рассмотрении не создают идеальную картину трофических связей. Так, ареалы паразитных растений, как правило, значительно меньше ареалов их хозяев: у той же *Boschniakia rossica* северная граница ареала проходит значительно южнее северных пределов распространения *Alnus hirsute*, *A. fruticosa* и близких к ним видов, будучи ограничена областью так называемого сплошного их распространения. Роды бобовых *Astragalus*, *Oxytropis*, *Hedysarum* отсутствуют не только на островах, не заселенных шмелями, но и во многих местах на материке, где шмели обитают. Кедровка широко распространена в тайге от Скандинавии до Камчатки и Китая, но ни в Приморье, ни в Европе *Pinus pumila* не растет.

Есть виды растений, которые тесно связаны с определенными *биоценотическими* условиями, поэтому их расселение возможно лишь там, где складываются совершенно определенные отношения с другими растениями.

Так, многие растения темнохвойных (таежных) и широколиственных (неморальных) лесов могут расселяться только при наличии древесного полога определенного характера, а значит, расширить свой ареал только за счет пространств, заселяемых определенными видами деревьев. Речь идет о видах-спутниках ели и дуба.

Растения умеренного севера как клюквы болотная *Oxycoccus palustre* и мелкоплодная *O. microcarpus*, подбел *Andromeda polifolia*, багульник *Ledum palustre*, росянки круглолистная *Drosera rotundifolia* и английская *D. anglica* настолько тесно связаны с условиями сфагнового болота, что их развитие и последующее

расселение возможно при наличии определенных видов мхов из рода сфагнум *Sphagnum*.

Роль разных факторов, ограничивающих ареал вида, может различаться не только у разных видов, но и в разных частях ареала одного и того же вида. Например, положение северной границы ареала *Picea abies* (*P. excelsa*), вероятнее всего, связано с недостаточной годовой суммой положительных температур или слишком коротким периодом среднесуточных положительных температур, а положение южной границы – с низкой влажностью климата.

Многие преграды не имеют значения непреодолимых препятствий для расселения растений, но наличие их тормозит расселение вида, снижая его жизнеспособность, ограничивая семенную продуктивность и т. д.

При изучении процессов расселения растений и роли ограничивающих их преград необходимо также учитывать, что условия расселения, как и вообще условия существования растений, изменяются с течением времени. Преграды, кажущиеся непреодолимыми сегодня, могут со временем исчезнуть, а там, где сейчас расселение растений осуществляется свободно, могут возникнуть преграды.

Так, незначительное потепление климата на юге лесной зоны без увеличения осадков вызывает расширение безлесных пространств, главным образом на хорошо прогреваемых южных склонах, и известное «остепнение» суходольных безлесных участков, по которым в лесную зону продвигаются элементы степной флоры. Их активное продвижение на север, акклиматизация и натурализация на новой территории облегчаются благодаря транспортным путям (железные и автомобильные дороги), вдоль которых находятся многочисленные сходные по набору экологических факторов местообитания (экотопы).

Изменение соотношений между сушей и морем в течение геологической истории имели первостепенное значение как условия, изменявшие возможности расселения растений. Так, связь между Британскими островами и материком Европы нарушилась лишь недавно, и заселение их растениями при улучшении климата после оледенения значительной части Британии протекало в

основном по суше без всяких препятствий, о чем свидетельствует обилие видов растений, общих для острова и материка.

Другим показательным примером преодоления преград на пути расселения растений является деятельность человека. С развитием культуры земледелия человек начал переносить из областей, где она складывалась первоначально, семена возделываемых растений, а вместе с ними и семена других растений, ставших в новых условиях сорняками.

В течение последних столетий растения европейского происхождения были в большом количестве занесены во внетропические области Северной и Южной Америки, Австралии. Многие североамериканские растения в свою очередь были занесены в Европу и натурализовались в ней. Массовый характер приняло продвижение растений в Европе из одной страны в другую в конце XIX – начале XX в.

Интродукция растений в ботанических садах и зеленое строительство ясно показывают, что толерантность видов к климатическим условиям допускает их существование в значительно более широком диапазоне климатических условий, чем тот, что характерен для их естественных ареалов. Так, в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова в Санкт-Петербурге в открытом грунте без каких-либо ухищрений выращивают дальневосточную магнолию кобус *Magnolia kobus*, дико обитающую в умеренно-теплом и субтропическом муссонном климате. В уличных посадках и ботанических садах многих городов Западной Европы успешно растет реликт третичного периода гинкго двулопастное *Ginkgo biloba*, естественный ареал которого находится на юго-западе Китая. Природный ареал каштана конского *Aesculus hippocastanum* не выходит за пределы очень ограниченной области на юго-западе Балканского полуострова, хотя он успешно растет и возобновляется самосевом в городских насаждениях Москвы и других городах Центра России, в полутора тысячах километрах севернее области произрастания естественного распространения (рис. 23).

По мнению А. К. Тимонина (2002), климатические, эдафические и физико-географические факторы при всей очевидности их влияния на распространенность растений разных видов сами по

себе редко определяют положение границы ареала, но способствуют проявлению действия некоего основного и притом универсального фактора, детерминирующего положение границы ареала. Таким фактором он считает конкурентные отношения между видами за территорию. Вероятно, граница ареала вида располагается там, где все или некоторые абиотические факторы принимают такие значения, которые снижают конкурентную мощь данного вида настолько, что он не выдерживает конкуренцию с другими видами, для которых эти значения абиотических факторов более благоприятны. В то же время сами эти критические значения абиотических факторов еще не выходят за пределы толерантности вида.

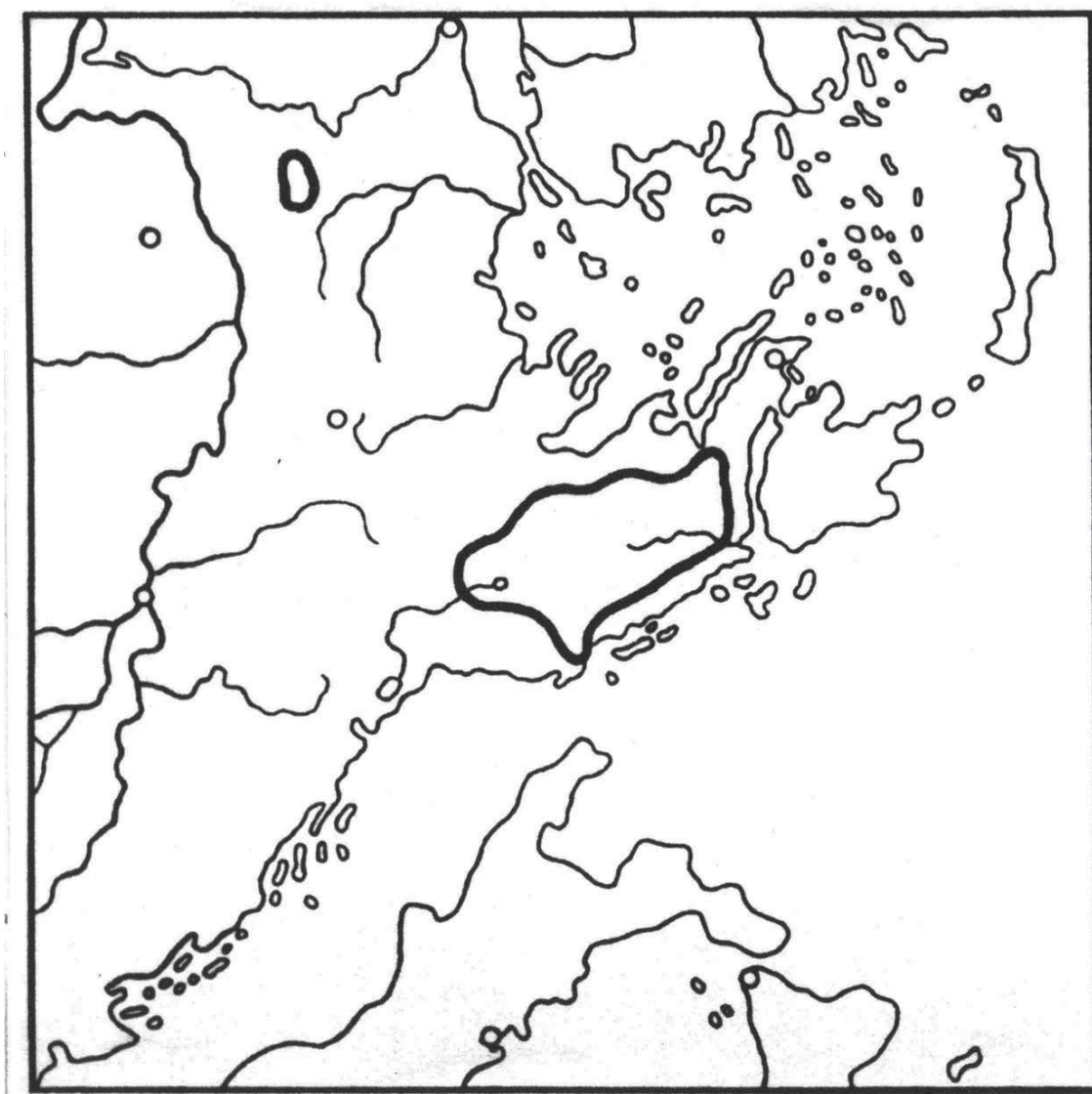


Рис. 23. Естественный ареал *Aesculus hippocastanum* L.
(по В. Шаферу, 1956)

3. ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ

3.1. Понятие о флоре

Виды растений, произрастающие на Земле, распределены по ее поверхности в определенных сочетаниях друг с другом. Одна из форм их совместного существования на определенных и относительно однородных местообитаниях при тесном взаимодействии друг с другом приводит к образованию растительного сообщества, или *фитоценоза*.

Иной формой совместного существования видов растений являются *географические* совокупности, развивающиеся по иным законам, нежели законы, определяющие биоценотические связи. Такие географические совокупности видов растений определенной территории объединяются в понятие «флора».

Флора – это природная совокупность видов, родов и семейств растений, представленных своими ареалами или их частями, связанных единством своей истории и обитающих на какой-либо определенной территории (Алехин и др., 1961).

Современная флористическая география исходя из современного понимания объема вида как совокупностей местных географических популяций («населений») расширила свое представление о флоре.

Флора – это исторически сложившаяся, экологически обособленная совокупность видов растений, делящих между собой жизненное пространство и ресурсы населенной ею территории и образующих на ней подвижно-равновесную, конкурентную систему популяций (Юрцев, 1982, 1987).

Рассматривая флору как систему местных географических популяций всех видов растений, нужно помнить, что она является подсистемой более сложных природных систем – геосистем (природно-территориальных комплексов, ландшафтов, целых природных районов и т. д.). С учетом уровней организации геосистем (планетарный, региональный, топологический, или внутриландшафтный) выделяются следующие уровни естественной флористической системы: планетарные, региональные (от фло-

ристической области до конкретной, или элементарной, флоры) и экотопологические (внутриландшафтные). Флоры экологического подразделения ландшафта предложено называть парциальными флорами (Юрцев, 1982).

Примерами планетарного и регионального уровней дифференциации флоры являются флоры целого материка, страны, административного района, даже поселения. При этом размер территорий, занятых такими флорами, должен быть достаточно велик, чтобы охватить все разнообразие местообитаний, свойственных определенной части земной поверхности, обладающей некоторым единством общеклиматических условий. Флористические системы экотопологического уровня представлены различными ценофлорами.

Итак, любая флора является сложной гетерогенной системой, одновременно непрерывной и дискретной, состоящей из конкретных элементарных флор экологически однородных территорий, которые, в свою очередь, состоят из парциальных (или локальных) флор.

3.2. Объем и признаки флоры

Содержание, вкладываемое в представление о флоре, может быть различно как в отношении естественности той или иной географической совокупности видов, так и в отношении ее объема.

Представление о флоре распространяется на все виды растений, естественно произрастающих на определенной территории. Но на практике за обозначением «флора» часто скрывается более узкое представление о совокупности видов растений, на уровне семенных растений и папоротникообразных в широком смысле слова (так называемых «сосудистых споровых»). Иногда это положение фиксируется с помощью уточняющих эпитетов («флора высших растений», «флора сосудистых растений»). Другие таксономические группы растений обычно рассматриваются флористами отдельно, и соответствующие флористические сводки озаглавливаются как «бриофлора» (флора мхов), «микобиота» (флора грибов), «лихенофлора» (флора лишайников), «альгофлора» (флора водорослей).

Важнейшим признаком флоры является ее *видовой состав*. Количество слагающих флору видов непосредственно отражает ее *богатство*. Наиболее богаты видами флоры тропических регионов. По мере удаления от экваториального пояса богатство флор заметно уменьшается. Например, такой обширный и чисто тропический регион, как острова Индонезии, характеризуется богатством флоры в 45 тыс. видов сосудистых растений. Немногим ей уступает по богатству флора бассейна реки Амазонки (Южная Америка) – она оценивается более 40 тыс. видов. В то же время флора огромной территории бывшего СССР, равная 1/6 части суши, составляет примерно 21 тыс. видов (из них флора России включает более 12 тыс. видов). Флора Ярославской области, например, оценивается величиной в 1042 вида. Наиболее бедными во флористическом отношении являются приполярные территории. Так, на огромной территории Канадского арктического архипелага встречается всего 340 видов сосудистых растений, на Земле Франца-Иосифа – всего 45 видов. В Антарктиде найдено пока лишь два вида цветковых растений.

Флоры горных территорий существенно богаче флор на равнинах. Так, флора Кавказа составляет примерно 6,5 тыс. видов, что примерно в два раза больше, чем на всей Среднерусской равнине. Причинами этого являются состав высотных поясов, экологическая расчлененность горных ландшафтов, широчайший спектр склонов разной крутизны и экспозиции, разного уровня увлажнения и освещения, значительное разнообразие физических и химических свойств горных пород.

Неравноценность флор отдельных регионов по составу и богатству связана с историей их формирования в прошлом и с современными условиями обитания. Объем флоры зависит от площади территории, на которой эта флора существует, и разнообразия типов ландшафта.

Важным признаком любой флоры являются ее *связи с другими флорами*. Они выражаются в разной степени общности видového (и таксонов вышестоящего ранга) состава флоры и позволяют оценить степень сходства и самобытности каждой из сравниваемых флор.

Познание сложных вопросов происхождения видов и родов, входящих в состав флоры (флорогенез), возраста их и времени расселения, установления, развития и разрушения связей с другими флорами, осуществляющихся в результате эволюционных преобразований и т. д., возможно благодаря применению *анализа флоры*.

3.3. Анализ флоры

Первым (начальным) этапом любого флористического исследования является выявление ее видового состава, так называемая *инвентаризация флоры*.

Инвентаризация флоры осуществляется на основе полевых исследований и критического изучения прежних коллекций, таксономической и флористической литературы района изучаемой флоры. Результатом инвентаризации флоры исследованной территории является составление *флористического списка*.

Инвентаризация флоры должна быть выполнена как можно более полно и точно, поскольку она дает информацию по всем разделам географии растений. Здесь большое значение имеет степень флористической изученности территорий, которая не везде одинакова. Это связано с богатством флоры вообще, степенью изученности отдельных таксонов и проработки сложных в систематическом отношении ряда родов растений (манжетка *Alchemilla*, ястребинка *Hieracium*, ястребиночка *Pilosella*, шиповник *Rosa* и др.), со степенью доступности для исследования того или иного региона.

Для сильно нарушенных хозяйственной деятельностью территорий рекомендуется, помимо анализа списка в целом, отдельно анализировать по сходной программе набор аборигенных и заносных (адвентивных) видов.

Необходимо также собирать информацию об эколого-ценотической приуроченности видов, их распределении на территории изучаемой флоры (по возможности с детальным картированием), а также возрастном составе местных популяций каждого вида.

Распределение видов по территории флоры должно оцениваться по их активности с помощью показателей численности, широты экологической амплитуды, встречаемости.

Следующий этап изучения флоры – аналитический. Начинается с анализа *таксономической структуры* флоры, построенного на изучении набора крупных таксонов (родов, семейств и вышестоящих категорий), количества видов в них и соотношения их по количеству видов. При анализе особо выделяются и рассматриваются эндемичные таксоны.

Исследованиями показано, что таксономическая структура флоры является довольно стойким признаком крупных фитохорий. По таксономическому спектру флоры можно безошибочно определить, с флорой какого географического региона исследователь имеет дело. По А. П. Хохрякову (2000), достаточно знать порядок последовательности трех ведущих семейств. Так, в пределах Палеарктики выделяются следующие типы флор: 1. *Cyperaceae*-тип (арктобореально-восточноазиатский); 2. *Fabaceae*-тип («южный», средиземноморско-центральноазиатский); 3. *Rosaceae*-тип (условно-европейский); 4. *Ranunculaceae*-тип (лугово-альпийский); 5. *Chenopodiaceae*-тип (туранский); 6. *Lamiaceae*-тип (среднеазиатский); 7. *Brassicaceae*+*Caryophyllaceae*-тип (экстремальный, арктическо-пустынный).

Стабильным признаком крупных фитохорий является также доля видов, относящихся к нескольким (обычно десяти) самым представительным таксонам (родам, семействам). В странах с умеренным климатом преобладают, как правило, семейства астровые *Asteraceae*, бобовые *Fabaceae*, розоцветные *Rosaceae*, злаки *Poaceae*, осоковые *Cyperaceae* и крестоцветные *Brassicaceae*. Тропические регионы богаты представителями семейств: орхидных *Orchidaceae*, бобовых *Fabaceae*, молочайных *Euphorbiaceae*, мареновых *Rubiaceae*, злаков *Poaceae* и осоковых *Cyperaceae*.

При особо детальных исследованиях таксономический анализ может быть дополнен *расовым (эйдологическим)* анализом. Расовый анализ предполагает вычленение в составе флоры различных типов рас – амфимиكتических видов и подвидов, резко изолированных, многочисленных локальных популяций, обитающих в отрыве от основного ареала вида, агамных комплексов, клонов и различных гибридогенных образований.

Ботанико-географический анализ флоры состоит из собственно географического и флорогенетического анализов. Предметом *собственно географического анализа* является установление сходств и различий в распространении отдельных видов, слагающих флору. В задачи *флорогенетического* (исторический, историко-типологический) анализа входит выяснение, откуда вид происходит, как попал в состав изучаемой флоры и как его происхождение отражается на сегодняшнем распространении.

Происхождение каждого вида (или таксона вышестоящего ранга) может оцениваться по ряду типологических признаков (месту происхождения, ландшафтно-климатической обстановке, экологическим условиям, ценотическому окружению, исходному ценотипу, биоморфе) с привязкой к геологическому отрезку времени. Для флор с повышенной долей аллохтонных (миграционных) элементов особенно важно выяснить время и обстановку вхождения вида в данную флору и его местную историю. Однако нужно помнить, что все суждения о происхождении таксона в той или иной мере гипотетичны и требуют подключения данных смежных наук (палеоботаники, палеогеографии, геологии, филогенетической систематики и др.).

Полезную информацию об истории изученной флоры может дать *эколого-географический (типологический)* анализ, построенный на выявлении корреляций в распределении видов по географическим и экологическим элементам, и палеогеографическая интерпретация выявленных соотношений.

Каждая флора объединяет группы видов, различные не только по своему географическому распространению и происхождению, но и возрасту, поскольку слагающие ее виды возникли в различные эпохи истории Земли и в разных местах земной поверхности, а также в разное время появлялись на территории исследуемой флоры. Определение возраста флоры и слагающих ее видов – предмет *возрастного (стадийного)* анализа.

Для подавляющего большинства современных видов определить абсолютный возраст проблематично по причине недостатка прямых палеоботанических данных. Во многих случаях вероятный возраст видов и вероятное время их появления в той или иной

фитохории определяют по косвенным (ботанико-географическим) данным. Критерием для определения относительного возраста видов может служить степень их филогенетического примитивизма или продвинутости. Так, установив минимальный возраст более продвинутых видов, можно косвенно установить вероятность более значительного возраста архаичных видов из ближайшего родства. Критерием относительной древности вида может служить и степень его систематической обособленности.

Данные молекулярной филогенетики позволяют в ряде случаев оценить относительный возраст близкородственных видов.

Относительно точно определить возраст возможно в отношении тех видов, образование и развитие которых проходило в условиях антропогенеза, например, при заносе исходного (предкового) вида из одной страны в другую.

Поскольку развитие флоры протекает в неразрывной связи с развитием растительного покрова, важным является *формационный* анализ ее состава, при котором флора анализируется с позиций ее отношения к тому или иному типу растительности.

В основу формационного анализа кладется представление о более или менее крупных комплексах (таких типах растительности, как арктический, аркто-альпийский, бореальный, неморальный и др.), способных охватить значительное количество конкретных растительных сообществ и формаций в более узкой трактовке. Он позволяет выяснить, представители каких географических (и генетических) элементов флоры характерны для растительных формаций определенного типа.

Определенное соотношение таких элементов флоры помогает разобраться в прошлом растительности изучаемой территории. Так, в некоторых таежных районах в составе флоры обнаруживается довольно значительное количество неморальных видов (копытень европейский *Asarum europaeum*, печеночница благородная *Hepatica nobilis*, пролесник многолетний *Mercurialis perennis* и др.), генетически и географически связанных с широколиственными лесами. Присутствие их на данной территории свидетельствует о более широком распространении в прошлом широколиственных лесных формаций. Сами территории, где со-

средоточивается значительное количество видов данного типа, с наибольшей вероятностью следует считать местами относительно недавнего развития широколиственных лесов.

Тщательный анализ видового состава конкретных растительных формаций может служить основой для выяснения генезиса различных типов растительности в более широком плане. Так, исследованиями П. Н. Крылова (Толмачев, 1974) было показано, что широко распространенные в Сибири лиственничные и березовые леса не имеют своей специфической флоры. Под их пологом произрастают растения, свойственные другим растительным формациям, не обнаруживающие в своем составе каких-либо признаков связи с данными типами лесной растительности. Отсюда следует, что сибирские лиственничники и березняки – формации относительно более молодые, не успевшие сформировать собственные флористические комплексы. К подобному типу формаций относятся сосняки и мелколиственные леса в южнотаежной подзоне.

Все формы анализа являются основой для флористического районирования, выделения фитохорий, проведения границ между ними и их флористико-ценотической характеристики.

3.4. Элементы флоры

Термин «элемент флоры», или «флористический элемент», – собирательный: включает в себя географические, флорогенетические, экологические и другие категории флоры, которые выявляются по результатам ее дальнейшего анализа.

Анализ сходств и различий современных ареалов видов, входящих в состав флоры, позволяет установить типы их распространения и выделить так называемые *географические элементы* (геоэлементы) флоры. Они объединяют в себе группы видов со сходным распространением. При классификации географических элементов применяют различную степень детализации в зависимости от размера территории флоры и целей конкретного исследования.

В некоторых классификациях выделение географических элементов увязано с конкретными (локальными) участками суши, где располагаются ареалы определенных видов. Так, во

флорах европейской части России выделяются следующие географические элементы:

- арктический – группа видов, основная часть ареалов которых находится в зоне материковых тундр и на арктических островах;

- аркто-альпийский – виды с дизъюнктивными ареалами, приуроченными к арктической зоне и высокогорьям Европы;

- бореальный – виды, основные части ареалов которых лежат в таежной (бореальной) области;

- среднеевропейский, или неморальный, – виды, основная часть ареалов которых располагается в среднеевропейской неморальной зоне с заходом на восточных окраинах в Европейскую Россию;

- западноевропейский, или атлантический – группа видов, приуроченных к областям с приморским умеренным климатом и лишь восточными окраинами ареалов достигающая европейской части России;

- понтический – группа видов, обитающих главным образом в степях Центральной и Восточной Европы, хотя их изолированные местонахождения могут располагаться южнее степной зоны;

- южно-сибирский – преимущественно азиатские степные виды, не выходящие на западе за пределы Восточной Европы;

- средиземноморский – виды, тяготеющие к засушливым областям Средиземноморья и лишь северо-восточными окраинами ареалов достигающие Черноморского побережья Кавказа (и Крыма на Украине);

- евросибирский – виды, достаточно широко распространенные в Восточной Европе и восточнее Урала;

- западно-сибирские – группа азиатских видов, сплошные ареалы которых незначительно проникают западнее Урала или представлены в Восточной Европе отдельными изолированными фрагментами;

- убиквисты – широко распространенные виды, для которых трудно установить тяготение к какой-либо достаточно узко локализованной географической области;

- эндемический – виды, обитающие только на территории Восточной Европы.

Выделение географических элементов в северных широтах строится по методу «географических координат» – отдельной классификации видов по секторальному (долготному) и зональному (широтному) распространению и по соотношению видов с такими типами распространения.

Среди «долготных» элементов («тип ареала») флоры выделяются космополиты, гларктические, евразийские, евросибирские, евросибирско-североамериканские, евросибирско-среднеазиатские, евросибирско-малоазиатские, европейские, европейско-североамериканские и другие группы. В соответствии с «зонально-широтным» положением вида выделяются «классы ареала»: арктобореальные, лесной, арктолесные, бореальные, неморальные, лесостепные, степной, неморальностепной, пустынные и др.

Например, ареал ели европейской *Picea abies* будет европейский лесной, майника двулистного *Majanthemum bifolium* – евроазиатский бореальный, щитовника шартского *Dryopteris carthusiana* – европейско-западноазиатско-североамериканский лесной и т. д.

Иной вариант выделения «координатных» географических элементов флор строится на их распространенности в зависимости от трех параметров: зональности, «океаничности» и высотной поясности. Зональность отражает распространенность таксонов в зависимости от термического режима климата территории, занятой таксоном. Вся территория суши в соответствии с этим представлена следующими зонами: арктической, бореальной, северной умеренной, северной субтропической, тропической, южной субтропической, южной умеренной, нотальной, антарктической и меридианальной (европейской, азиатской и др.). «Океаничность» характеризует влажностный режим климата территории, на которой обитает таксон. По этому признаку различают сильно-океанические, океанические, условно-океанические, условно-континентальные, континентальные и резко-континентальные географические элементы. В зависимости от высотной поясности выделяют альпийские (высокогорные), горные и равнинные элементы.

В соответствии с данной классификацией ареал бука европейского *Fagus sylvatica*, например, будет следующим: европей-

ский, южный умеренный, океанический и условно континентальный горный.

Географические элементы могут выделяться также по набору крупных фитохорий (иногда континентов и субконтинентов), в которых встречается вид. При анализе горных флор с развитой высотной поясностью выделяются также высотные (или поясно-высотные) группы. Для флор холодных областей и горных поясов учитываются арктические, гипоарктические, арктоальпийские и альпийские группы видов. Для видов северных внетропических флор дополнительно практикуется деление на группы по присутствию или отсутствию во внетропических районах южного полушария (биполярные, циркумбореальные и т. д.).

Результаты флорогенетического анализа (истории появления на территории флоры составляющих ее таксонов) позволяют выделить группы видов, обнаруживающие общие черты в отношении происхождения и истории заселения территории изучаемой флоры. Эти группы видов рассматриваются как *генетический элемент флоры*.

Выделение генетических элементов требует хорошего знания истории ареала каждого таксона флоры, что, как было отмечено раньше, представляет очень сложную задачу, решение которой требует наличия прямых палеоботанических данных, данных палеоклиматологии, исторической географии и др. На сегодняшний день это по большей части гипотетично.

В решении вопроса о генетических элементах флоры ботанико-географы руководствуются идеями А. Н. Краснова (1888) о том, что любая естественная флора состоит из видов, относящихся к трем элементам:

автохтонному – виды, изначально возникшие и сформировавшиеся на данной территории,

аллохтонному – виды, сформировавшиеся на других территориях и проникшие на данную территорию в процессе расселения или миграции, и

реликтовому – виды, входящие в состав ныне существующей флоры, но являющиеся остатками флор минувших геологических эпох.

По названию этих элементов флоры А. Н. Краснов выделил трансформационный, миграционный и реликтовый типы флоры. Такие типы флор редко встречаются в чистом виде, и в природе мы имеем дело с флорами, представленными различными сочетаниями всех трех элементов.

Группы видов в составе флоры, характеризующиеся сходством по ведущим экологическим факторам, составляют *экологические элементы* флоры. Особое место занимает классификация видов по отношению к термической зональности – поясности и к континентальности – океаничности климата, в основе которой лежит *климатологический* анализ ареалов.

Группы видов, характеризующиеся сходством типов местообитаний и сообществ в пределах данной фитохории, экотопологической активности (преуспевание в данном ландшафте), сходным фитоценоотипом рассматриваются как *эколого-ценотические*, или *синэкологические*, *элементы* флоры.

Элементы флоры можно выделить и по биологическим признакам: например, по жизненной форме как комплексной характеристике вида, по способам опыления, способам распространения семян, «жизненной стратегии», по отношению генеративного и вегетативного размножения, вегетативной подвижности и другим.

3.5. Конкретная, или элементарная, флора

Конкретная, или элементарная, флора (КФ) – это совокупность видов экологически однородного (один тип климата, один тип геоморфологического строения поверхности, один тип преобладающей растительности) физико-географического района.

КФ характеризуется единством своего видового состава на определенной, большей частью ограниченной («минимальной») территории и достаточно четко выделяется среди других конкретных флор. На территории одной и той же конкретной флоры, в местах, одинаковых по почвенным и климатическим условиям, в одинаковых сообществах растений их флористический состав остается неизменным. Все флористические различия между отдельными участками территории конкретной флоры обусловле-

ны исключительно различиями местообитаний и случайными причинами.

В районах, занятых различными флорами, в экологически сходных (по почвам и микроклимату) местообитаниях находятся сообщества с разным флористическим составом (например, варианты растительных ассоциаций). Различия конкретных флор, расположенных в исходных, экологически однородных местообитаниях, объясняются историческими причинами.

Какой должна быть площадь территории, флору которой следует рассматривать как конкретную (элементарную)? Для стран с несложным рельефом и умеренной дифференциацией эдафических факторов достаточно площади радиусом порядка 10 км от центральной точки, позволяющей достаточно полно выявить состав конкретной флоры. Площади выявления конкретной флоры могут быть и больше и зависят главным образом от ландшафтной расчлененности территории (Толмачев, 1974).

Площадь территории под конкретной флорой можно получить экспериментальным путем в ходе постепенного расширения территории детально обследуемого флористического участка. Вначале такое расширение приводит к значительному увеличению списка выявляемых видов, затем пополнение списка новыми видами замедляется, и, наконец, дальнейшее расширение исследуемой территории не приводит к обнаружению новых видов. Критерием полноты выявления конкретной флоры и определения ее площади является практически полное прекращение пополнения списка новыми видами при продолжающем расширении площади обследуемой территории.

Изучение конкретной флоры проводится с помощью тех же методов анализа, что и для естественных флор более обширного пространства. Однако изучение и описание отдельно взятой конкретной флоры само по себе представляет ограниченный интерес; более актуально сравнительное изучение флор. При этом основным преимуществом изучения конкретных флор как базы сравнительно-флористических исследований является принципиальная равноценность, высокая степень изученности (полнота

выявления состава) конкретных флор, позволяющая их сравнивать друг с другом.

Для инвентаризации видового состава и для сравнения КФ, как отмечал А. И. Толмачев (1974), необходимо и достаточно изучить их в границах ареала-минимума. Конкретную флору ареала-минимума предложено называть *локальной флорой* (ЛФ) (Шеляг-Сосонко, 1980).

Сравнительное изучение конкретных флор проводится преимущественно на видовом уровне с использованием для объективности оценки ряда количественных показателей (сходство видового, родового составов, общее число видов, спектр десяти ведущих семейств в сравниваемых флорах и др.).

3.6. Парциальная флора, или ценофлора

Под *парциальной флорой* (ПФ) понимается естественная флора любого экологически своеобразного подразделения ландшафта (Юрцев, 1982, 1987). В определенном смысле парциальные флоры – это флоры экотопов (того или иного уровня).

В биологической и экологической литературе под экотопом принято понимать однородный участок с определенным сочетанием экологических условий, отличным от таковых на соседних участках. Во флористических исследованиях экотоп рассматривается как тип местоположения вместе со своеобразным, отличным от окружающего, растительным населением.

В границах ландшафта с учетом экологического своеобразия и экологической цельности территории выделяются экотопы различного иерархического уровня: фации (микроэкотопы), урочища (мезоэкотопы), местности (макроэкотопы). Соответственно иерархическому принципу систематизации экотопов выделяются следующие типы парциальных флор: ПФ фации (или фитоценоза), ПФ урочища и ПФ местности. Парциальные флоры урочища являются флорами более крупного подразделения ландшафта, включающие каждая несколько или много типов экотопов, а ПФ местности – несколько классов экотопов. Объединение всех парциальных флор данного ландшафта составляет конкретную флору (элементарную естественную флору регионального уровня).

Флоры экотопов не имеют каких-либо существенных отличий в целом от собственно флор (равно флорам регионального уровня).

Все парциальные флоры представляют флористические системы – системы популяций и сравнительно автономны по своему генезису, отличаются друг от друга по всем категориям флористических признаков (таксономическому, географическому составу и др.). Но парциальным флорам, в отличие от региональных флор, свойственно меньшее своеобразие видового состава, большая экологическая обусловленность флоры, меньшая устойчивость против длительных флуктуаций климата и т. д. При этом все отличия носят количественный характер и изменяются очень постепенно в иерархическом ряду флористических систем.

3.7. Эндемизм флоры и флористическое районирование Земли

Как отмечалось ранее, флора любого региона характеризуется сочетанием видов, относящихся к различным географическим элементам (геоэлементам) различного происхождения.

Другой важной характеристикой флоры является оценка *эндемизма*, то есть абсолютного количества эндемических видов и других таксонов от общего числа составляющих ее таксонов того же ранга, их роли в сложении флоры того или иного региона. Именно эндемизм характеризует степень ее своеобразия. Он в целом отражает длительность самобытного развития флоры и степень ее изолированности от остальных флор. Так, наличие во флоре эндемических родов или высокий процент эндемических видов указывает на ее оригинальное развитие в течение более длительного времени, чем развитие флоры, содержащей только низкий процент эндемических видов, но менее продолжительного, чем развитие флоры, в составе которой есть эндемическое семейство. При этом не имеет большого значения принадлежность эндемиков к палео- или неоэндемикам, так как считается, что формирование большого числа неоэндемических видов или нового рода, не говоря уже о новом семействе, требует значительного времени.

Эндемизм флор является основой для выделения *фитохорий* (участков суши Земли со своеобразными флорами). Эндемизму таксонов разного ранга соответствуют и разного ранга фитохории. Иерархическая система соподчиненных фитохорий составляет *флористическое районирование* суши Земли.

Фитохориям, содержащим эндемические семейства, подсемейства, трибы и, конечно, значительную долю эндемических родов и видов, придают высший ранг *царства*. Царства характеризуются таксонами высшей категории и максимальным своеобразием флоры в целом. Многие виды и некоторые роды могут встречаться не по всей территории царства, а быть характерными только для отдельных ее частей. Царства подразделяются на *области*, характеризующиеся наличием высокого родового и видового эндемизма и иногда даже эндемических таксонов более высокого ранга (до семейств и порядков включительно). Наиболее характерные таксоны области, как правило, распространены по всей ее территории. Области, в свою очередь, делятся на *провинции* – фитохории, которым свойственно содержание немногих олиготипных или монотипных эндемических родов. А вот видовой эндемизм в них более высокий, чем в областях. Фитохории, в которых есть единичные эндемические виды или весь эндемизм представлен таксонами подвидового ранга, считают *округами*, низшими единицами хорологического деления Земли. Кроме основных фитохорологических единиц, при необходимости используют и промежуточные категории – подцарство, подобласть.

При проведении флористического районирования не следует забывать, что степень эндемизма флоры зависит от субъективного представления исследователей о таксонах и их рангах. Сторонники так называемого «узкого» понимания вида, или монотипической концепции, заметят несколько видов, как правило узко эндемических, там, где сторонники «широкого понимания» политипического вида в лучшем случае отметят лишь внутривидовой полиморфизм широко распространенного вида. Поэтому сторонники первой концепции и все те, кто будут пользоваться их данными, скорее всего, установят такие фитохории, для выделения которых, по мнению сторонников второй концепции,

нет никаких оснований. Таким образом, ясно, что разная оценка ранга одного и того же таксона не может не отразиться на оценке степени эндемизма флоры населенного им региона, а значит, и на ранге соответствующей фитохории.

Флористическое районирование является научной основой охраны генетических ресурсов мира с акцентом на регионы, где сосредоточено наибольшее число эндемических таксонов разного ранга.

3.8. Основные фитохории Земли

Несмотря на отмеченную выше неопределенность в установлении фитохорий и их рангов, ботанико-географы все же смогли выработать конвенционную схему флористического деления Земли на фитохории самого высокого ранга – царства. Большинство современных ботаников признает 6 царств (рис. 24).

Голарктическое царство (*Holarctis*) – самое крупное флористическое царство – занимает более половины всей суши Земли: всю Европу, внетропическую Азию, внетропическую северную Африку от Сахеля до Средиземного моря, почти всю Северную Америку и Гренландию. Территория России полностью попадает под это царство.

На этой огромной территории встречается более 30 эндемических семейств, многие из которых монотипные (имеют по одному роду), в том числе семейства гинкговые *Ginkgoaceae*, головчатотиссовые *Cephalotaxaceae*, троходендроновые *Trochodendraceae*, багрянниковые *Cercidiphyllaceae*, пионовые *Paeonaceae*. В голарктическом царстве находятся «мощные» центры разнообразия семейств лавровые *Lauraceae*, магнолиевые *Magnoliaceae*, лютиковые *Ranunculaceae*, буковые *Fagaceae*, березовые *Betulaceae*, гвоздичные *Caryophyllaceae*, розоцветные *Rosaceae*, бобовые *Fabaceae*, зонтичные *Apiaceae*, губоцветные *Lamiaceae*, осоковые *Cyperaceae*, злаки *Poaceae*, ирисовые *Iridaceae*, орхидные *Orchidaceae*, сосновые *Pinaceae*, кипарисовые *Cupressaceae*, из папоротников – костенцовые *Aspleniaceae* и многоножковые *Polypodiaceae* и другие, многие роды и виды которых эндемичны

для этой флоры. Ни один из эндемичных таксонов голарктического царства не распространен на всей его территории.

Голарктическое царство делится на три подцарства: Бореальное, Древнесредиземноморское и Мадреанское, или Сонорское. *Бореальное* подцарство самое обширное. Включает флоры гумидных районов от полярных пустынь на севере до тепло-умеренной и даже влажной субтропической (в Китае) зон на юге. Характеризуется наиболее богатой флорой, в составе которой гораздо больше эндемичных семейств и родов, чем в двух других подцарствах. Для некоторых областей этого подцарства характерно значительное число древних и примитивных семейств и родов.

Древнесредиземноморское подцарство охватывает флоры засушливых областей умеренного и субтропического климатов средиземноморского типа. Американскую часть этого подцарства обычно, но не всегда рассматривают как самостоятельное *Мадреанское*, или *Сонорское* подцарство.

Палеотропическое царство (*Paleotropis*) располагается в субтропиках и тропиках Старого Света, то есть занимает почти всю Африку, Переднюю Азию, Индию, юго-восточную Азию, острова Тихого океана. По занимаемой площади это царство стоит на втором после Голарктического царства месте, но по числу эндемичных видов оно самое богатое. Исключительно благоприятные природные условия: сочетание большого количества осадков (2 000–14 000 мм в год), постоянно высокие температуры (25–27° С) – способствуют произрастанию в этой области колоссального разнообразия не только видов и родов, но и семейств растений. Из всех родов растений, живущих в тропиках, около 47% родов встречается только в палеотропическом царстве. Только этому царству свойственно около 40, как правило, небольших семейств: дегенериевые *Degeneriaceae*, пандановые *Pandanaceae*, пальмы *Palmae*, имбирные *Zingiberaceae*, банановые *Musaceae*, ластовневые *Asclepiadaceae*, непентовые *Nepentaceae*, матониевые *Matoniaceae*, из папоротников и другие и много эндемичных родов из семейств пальмы (*Arecaceae*), орхидные *Orchidaceae*, бобовые *Fabaceae*, группа стеблевых суккулентов рода молочай *Euphorbia*, многие тутовые *Moraceae*, из них осо-

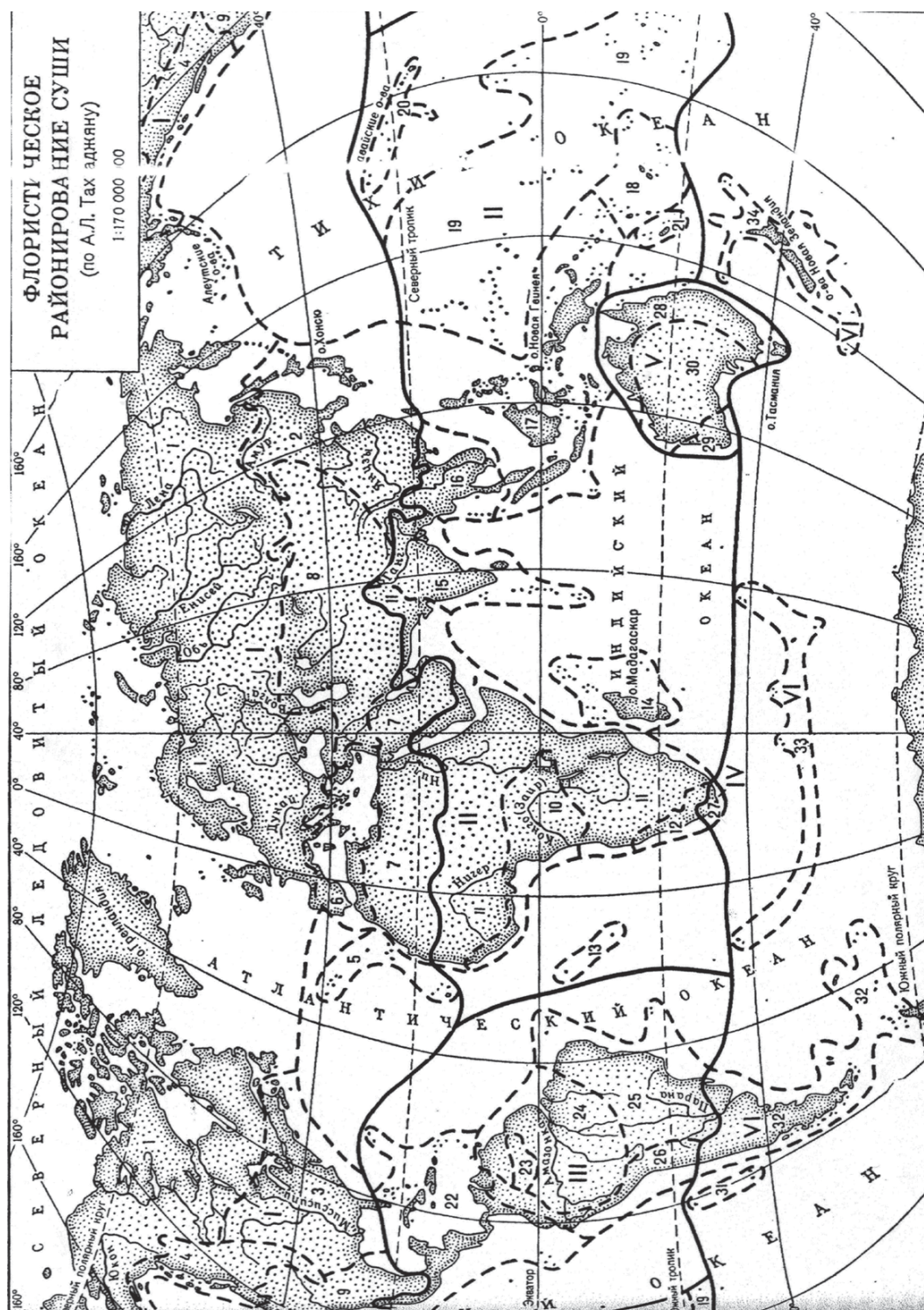


Рис. 24. Флористическое районирование суши Земли (по А. Л. Таксиджану, 1970)

Условные обозначения к рис. 24:

_____ границы царств, _ _ _ границы областей.

I. Голарктическое царство.

Области:

1. Циркумбореальная;
2. Восточноазиатская;
3. Атлантическо-Североамериканская;
4. Область Скалистых гор;
5. Макаронезийская;
6. Средиземноморская;
7. Сахаро-Аравийская;
8. Ирано-Туранская;
9. Мадреанская;

II. Палеотропическое царство

Области:

10. Гвинео-Конголезская;
11. Судано-Замбезийская;
12. Область Кару-Намиба;
13. Острова Св. Елены и Вознесения;
14. Мадагаскарская;
15. Индийская;
16. Индокитайская;
17. Малазийская;
18. Фиджийская;
19. Полинезийская;
20. Гавайская;
21. Новокаледонская;

III. Неотропическое царство.

Области:

22. Карибская;
23. Область Гвианского нагорья;
24. Амазонская;
25. Бразильская;
26. Андийская;

IV. Капское царство.

27. Капская область;

V. Австралийское царство.

Области:

28. Северо-восточноавстралийская;
29. Юго-западноавстралийская;
30. Центральноавстралийская;

VI. Голантарктическое царство.

Области:

31. Хуан-Фернандесская;
32. Чилийско-Патагонская;
33. Область субантарктических островов;
34. Новозеландская.

бенно род фикус *Ficus*, роды семейства лилейных *Liliaceae* – алоэ *Aloe* и драконовое дерево *Dracaena* и другие.

Территории, занятые этим царством, сильно изолированы друг от друга, вследствие этого флора царства настолько неоднородна, что в нем правомерно выделяют 5 подцарств. Это *Африканское*, *Мадагаскарское* (включая Маскаренские, Коморские, Амирантские и Сейшельские острова), *Индо-малазийское* (включая острова к востоку от Новой Гвинеи вплоть до Самоа), *Полинезийское* (Гавайские острова, острова Полинезии и Микронезии от Марианских и Каролинских на западе до Туамоту, Пасхи и Сала-Гомес на востоке) и *Новокаледонийское* подцарства.

Неотропическое царство (*Neotropis*) занимает тропики Нового Света: южную оконечность Флориды, Центральную Америку южнее оконечности полуострова Калифорния, Антильские и Галапагосские острова, и большую часть Южной Америки к северу от 30 ю. ш. Оно характеризуется 25 эндемичными семействами, среди которых канновые *Cannaceae*, циклантовые *Cyclanthaceae*, калицеровые *Calyceraceae*, биковые *Bixaceae*, настурциевые *Tropaeolaceae* и другие, и сотнями эндемичных родов. Из всех родов растений, живущих в тропиках, 40% встречается только в этом царстве. Разнообразие таких крупных семейств, как бромелиевые *Bromeliaceae* и кактусовые *Cactaceae*, почти целиком приходится на это царство. В нем обитают очень разнообразные эндемические представители семейств перцевые *Piperaceae*, лавровые *Lauraceae*, баобабовые *Bombacaceae*, пальмы *Arecaceae*, орхидные *Orchidaceae*, бобовые *Fabaceae*, диллениевые *Delliniaceae* и др.

Видовой состав растений здесь очень богат – флора Бразилии, например, насчитывает 45 тыс. видов, из них $\frac{1}{4}$ – эндемичные для Бразилии. Неотропическое царство делится на три подцарства: Центральноамериканское, Тропическое и Андийское.

Капское царство (*Capensis*) – самое маленькое по площади, ограниченное южной оконечностью Африканского материка примерно от 35° ю. ш. Состоит из одной области – Капской. Несмотря на небольшие размеры области, ее флора необыкновенно богата – до 7 тыс. видов, ее видовой эндемизм составляет около

90%. В составе его флоры 7 небольших эндемичных семейств: груббиевые *Grubbiaceae*, роридуловые *Roridulaceae*, бруниевые *Bruniaceae*, пензевые *Penaeaceae*, греевые *Greyiaceae*, гейсоломовые *Geissolomataceae* и рециевые *Retziaceae* и множество очень своеобразных эндемических представителей семейств аизооновые *Aizoaceae*, протейные *Proteaceae*, амариллисовые *Amaryllidaceae*, ирисовые *Iridaceae*, сложноцветные *Asteraceae*, вересковые *Erycaceae* и некоторых других. Один из видов рода леукандендрон – серебристое дерево, со сверкающими, серебристыми листьями – характерное растение Капской области.

Южные африканские пустыни препятствуют смешению флоры Капского флористического царства с палеотропической флорой Африки. Оно бедно пищевыми растениями, но богато декоративной флорой. Здесь родина около 100 видов садовых и комнатных декоративных растений из семейств лилейные *Liliaceae*, гераневые *Geraniaceae*, маковые *Papaveraceae* и др.

Австралийское царство (*Australis*) располагается на территории Австралии, Тасмании и ближайших к побережью Австралии мелких островов. В результате очень давнего отделения от других континентов названные острова долгое время развивались самостоятельно. Это привело к тому, что Австралийское царство оказалось очень своеобразным среди всех флористических царств и занимает особое положение. Для него характерно около полутора десятков эндемичных семейств, в том числе филлоглоссовые *Phylloglossaceae* из плаунообразных, австробэйлиевые *Austrobayleaceae*, цефалотовые *Cephalotaceae*, брунониевые *Brunoniaceae*. Здесь находятся центры разнообразия семейства казуариновые *Casuarinaceae*, питтоспоровые *Pittosporaceae*, ксантореевые *Xanthorrhoeaceae*, эпакрисовые *Epacridaceae* и некоторых других, а также семейства миртовые *Myrtaceae*, орхидные *Orchidaceae*, сложноцветные *Asteraceae*, маревые *Chenopodiaceae*, протейные *Proteaceae*, ногоплодниковые *Podocarpaceae*, которые богаты эндемичными родами и видами.

Из 12 тыс. своеобразных видов растений около 9 тыс. видов являются эндемичными. По количеству эндемиков это флористическое царство занимает первое место. Такие эндемичные рас-

тения, как эвкалипты *Eucalyptus* (600 видов), акации *Acacia* (до 500 видов из 800 морфологически разнообразных видов), так называемые «травяные деревья» *Xanthorrhoea* и другие, не встречаются за пределами Австралии.

По мнению специалистов, первоначальное ядро флоры Австралии возникло в результате преобразования элементов древней гюларктической флоры, эволюция которых в результате длительной изоляции Австралии и сложившихся в ней своеобразных физико-географических условий шла в сторону ксерофитизации. Ксерофильная флора Австралии сформировалась по мере вступления ее в зону низких осадков южной окраины тропиков. По мере движения Австралии к северу она все более входила в сферу влияния палеотропической флоры, некоторые представители которой дают начало таким характерным элементам австралийской флоры, как акации и эвкалипты.

Гюлантарктическое царство (*Holantarctis*) охватывает южную часть Южной Америки, Новую Зеландию, острова южнее 40° ю. ш. (кроме Тасмании) и отдельные участки побережья Антарктики. Флора этого царства, несмотря на фрагментарный характер территории, проявляет единство, поэтому в пределах этого царства подцарств не выделяют. Это царство относится к самому флористически бедному. Тем не менее оно содержит 11 моно- и олиготипных эндемических семейств: лакторисовые *Lactoridaceae*, гекторелловые *Hectorellaceae*, франкюевые *Francoaceae*, галофитовые *Halophytaceae* и другие, 1600 видов, из них 75% эндемичные, например виды древовидных папоротников рода блехнум *Blechnum*, трава туссок, виды антарктического бука *Nothofagus*, а также значительное число эндемических видов и родов из широко распространенных семейств осоковые *Cyperaceae*, колокольчиковые *Campanulaceae*, сложноцветные *Asteraceae* и др. Для северных районов этого царства типичны разнообразные араукарии *Araucaria*, лютики *Ranunculus*, ситники *Juncus* и др.

Расцвет Гюлантарктической флоры восходит к тем временам, когда ныне разорванные части территории этого царства были

соединены в единую сушу, составляющие часть южного материка Гондваны.

В пределах всех флористических царств за исключением самого маленького – Капского, различают несколько областей. Мнения ботаников об их общем числе расходятся значительно сильнее, чем суждения о числе царств. В результате разные ботанико-географы перечисляют от 29 до 43 флористических областей, многие из которых они подразделяют на провинции. Число провинций колеблется в пределах от 100 до 150.

Если сравнивать положение и размеры флористических царств, то необходимо обратить внимание на то, что к югу их территории оказываются менее крупными и сильно расчлененными (внетропическая часть суши северного полушария занята одним царством, тропические и субтропические районы – двумя, а районы южнее – тремя). Это связано с историей развития самой суши (расхождение континентов началось с юга). Вместе с тем, несмотря на различия царств, элементы флоры свидетельствуют о том, что мир растений одних флористических царств не изолирован от растительного мира других.

3.9. Основные фитохории России

Территория России почти целиком лежит в границах Бореального подцарства Голарктического царства. И только небольшая ее часть в Прикаспийской низменности (Нижняя Волга, восточная Калмыкия и восточный Дагестан) и часть Черноморского побережья Кавказа находится в пределах Древнесредиземноморского подцарства Голарктики. Почти вся российская территория приходится на самую крупную голарктическую область – Циркумбореальную. И лишь Приморье, Южный Сахалин, южные Курильские острова и небольшие площади Приамурья и Восточного Забайкалья располагаются в зоне Восточноазиатской области. Древнесредиземноморское подцарство представлено на территории России северо-восточной окраиной Средиземноморской области и северо-западной оконечностью Ирано-Туранской области.

Циркумбореальная, или ***Евросибирско-Канадская***, область – самая крупная флористическая область суши. Она охва-

тывает территории Европы, Урала, Сибири, Дальнего Востока, Камчатки, Северного Сахалина, Курильские и Алеутские острова, Аляску, большую часть Канады и небольшую часть США. Для этой области характерны хвойные и широколиственные леса, а также тундра и степи. Из хвойных пород распространены сосны, ели, пихты, лиственницы, а из лиственных – дубы, буки, береза, ольха, клен, тополь, ива, вяз, ясень, липа, грецкий орех, кизил, слива, вишня, боярышник, ежевика, спирея, рододендрон, бузина, калина, брусника, черника. Во флоре данной области нет эндемических семейств, но зато много эндемических родов (около 50) из семейств гвоздичные *Caryophyllaceae* – 1 род, крестоцветные *Brassicaceae* – 7–9 родов, зонтичные *Apiaceae* – 11 родов, бурачниковые *Boraginaceae* – 5 родов, валериановые *Valerianaceae* – 1 род, орхидные *Orchidaceae* – 3 рода, злаки *Poaceae* – 1 род и другие и свыше 100 эндемических видов, из которых далеко не все обитают на территории России. Эта область в пределах России представлена рядом провинций:

- **Арктическая циркумполярная** провинция охватывает всю северную безлесную часть нашей страны. Она ограничена с севера Северным Ледовитым океаном, а с юга – северной границей лесов. Для этой провинции характерна бедность флоры: суммарное число видов не превышает 1 500 (конкретные флоры представлены обычно 30–150 видами). В то же время здесь имеется около 100 эндемических видов и подвидов из родов крупка *Draba*, камнеломка *Saxifraga*, ясколка *Cerastium*, лютик *Ranunculus*, мак *Papaver*, осока *Carex*, мытник *Pedicularis*, остролодочник *Oxytropis*, астрагал *Astragalus* и др.

- **Североевропейская** провинция примыкает с юга к арктической и ограничена с юга северной границей хвойно-широколиственных лесов; в широтном направлении она простирается от западной границы России в Мурманской области и Карелии до Тиманского кряжа и Верхнекамской возвышенности. Флора ее значительно богаче, чем в предыдущей провинции, но содержит всего 10 эндемических видов из родов василистник *Thalictrum*, арника *Arnica*, верблюдка *Cirsium*, солнцезвезд *Helianthemum*, кизильник *Cotoneaster* и др.

- **Восточноевропейская** провинция занимает большую часть Европейской России. Простираясь от северной границы хвойно-широколиственных лесов на юг до побережья Азовского моря и линии Кубань-Волгоград, выклиниваясь на востоке в районе Южного Урала. Эта провинция характеризуется 60–70 эндемическими видами из родов василек (*Centaurea*), гвоздика (*Dianthus*), ракитник (*Cytisus*), льнянка (*Linaria*), астрагал (*Astragalus*) и другие.

- **Эвксинская** провинция представлена в России крошечным участком Черноморского побережья Кавказа к юго-востоку от Туапсе. Для нее характерны 3 эндемических монотипных рода: лепидотрихум *Lepidotrichum*, химсидия *Chimsidia* и мегакарион *Megacaryion* и более 200 эндемических видов из родов ель *Picea*, пихта *Abies*, береза *Betula*, лещина *Corylus*, колокольчик *Campanula* и др. Большинство эндемиков обитает за пределами России.

- **Кавказская** провинция примыкает к Эвксинской провинции с северо-востока. Она охватывает Предкавказье и Северный Кавказ, будучи ограниченной с севера Восточноевропейской провинцией и простираясь на юг за границу России. На территории провинции обитает 5 эндемических родов: ложносмолка *Pseudovesicaria*, симфиолома *Symphyoloma*, псевдобеткея *Pseudobetckia*, тригонокариум *Trigocarium* и кладохета *Cladodochaeta* и менее 200 эндемических видов из рода ясколка *Cerastium*, крупка *Draba*, горечавка *Gentiana*, астрагал *Astragalus*, гусиный лук *Gagea* и др.

- **Западносибирская** провинция располагается, в основном, в пределах Западносибирской низменности от зоны тундр на севере до южной границы России и далее – в северный степной Казахстан. Эта провинция представляет собой типичную фитохорию, выделенную в переходной зоне между европейскими и североазиатскими флорами, характеризующуюся отсутствием эндемических таксонов, так свойственных более западным провинциям видов дуба *Quercus*, ясеня *Fraxinus*, клена *Acer*, лещины *Corylus*, ольхи *Alnus*, а также эндемических таксонов, присущих более восточным провинциям.

- **Алтае-Саянская** провинция простирается от верхнего течения Оби и Кузбасса до междуречья Селенги и Чикоя. Включая предгорья Алтая и Саян, Хамар-Дабан и с юга примыкает к Байкалу. Ее южные пределы находятся в Монголии. Эту провинцию

характеризуют 2 эндемических монотипных рода: микростигма *Microstigma* и тридактилина *Tridactilina* и 120–130 эндемических видов из семейств лютиковые *Ranunculaceae*, гвоздичные *Caryophyllaceae*, бобовые *Fabaceae*, злаки *Poaceae* и др.

- **Среднесибирская** провинция располагается южнее Арктической, между Енисеем и Верхоянским холмом и р. Алдан, достигая на юге устья р. Баргузин, где она смыкается с Алтае-Саянской провинцией. В состав флоры этой провинции входит единственный эндемический монотипный род редовския *Redowskia* и несколько эндемических видов из разных семейств, широко распространенных в Бореальном подцарстве. Главная особенность этой провинции в том, что в ее западной части находится восточный предел многих западносибирских и евросибирских видов.

- **Северо-восточносибирская** провинция располагается от Верхоянского хребта до побережья Охотского и Берингова морей, исключая Камчатку и северные безлесные территории, входящие в состав Арктической провинции. Выделение Северо-восточносибирской провинции оправдано наличием в ее флоре эндемического монотипного рода городковия *Gorodkovia* и нескольких десятков эндемических видов из родов лапчатка *Potentilla*, камнеломка *Saxifraga*, ива *Salix* и др.

- **Охотско-Камчатская** провинция занимает территорию Камчатки южнее зоны лесотундры, южную часть западного побережья Охотского моря, низовья Амура и бассейн Амгуни, Сахалин севернее 51° 30' с. ш., Курильские острова к северу от Урупы, Командорские острова и – за пределами России, западные и средние Алеутские острова. В этой провинции нет эндемических родов, но многочисленны эндемические виды из родов борец *Aconitum*, лапчатка *Potentilla*, остролодочник *Oxytropis*, полынь *Artemisia*, одуванчик *Taraxacum* и другие, в северо-восточной ее части немало видов, общих с Северной Америкой.

- **Забайкальская** провинция включает северную часть Прибайкалья, большую часть Забайкалья от междуречья селенги и Чикоя до Приамурья и выходит на юге за пределы России. Для нее характерны эндемический монотипный род бородиния *Boro-*

dinia и немногочисленные эндемические виды лапчатки *Potentilla*, остролодочника *Oxytropis*, крупки *Draba* и других родов.

Восточноазиатская область обладает очень богатой флорой, в составе которой 14 эндемических семейств: гинкговые *Ginkgoaceae*, головчатотиссовые *Cephalotaxaceae*, троходендроновые *Trochodendraceae*, тетрацентровые *Tetracentraceae*, багрянниковые *Cercidiphyllaceae*, эвкоммиевые *Eucommiaceae* и другие и свыше 300 эндемических родов. На территории России эта область представлена северными участками 2 своих северных провинций, флора которых значительно беднее:

- **Маньчжурская** провинция в России занимает Приамурье и Приморье. В ней обитает 6 эндемических родов: микробиота *Microbiota*, мукденция *Mukdenia*, астильбоидес *Astilboides*, орезитрофе *Oresitrophe*, омфалотрикс *Omphalotrix* и анемаррена *Anemarrhena* и множество эндемических видов из семейств лютиковые *Ranunculaceae*, березовые *Betulaceae*, дымянковые *Fumaraceae*, камнеломковые *Saxifragaceae*, розоцветные *Rosaceae*, бобовые *Fabaceae*, жимолостные *Caprifoliaceae* и др.

- **Сахалино-Хоккайдская** провинция охватывает южную часть Сахалина, южные Курильские острова и острова Малой Курильской гряды и характеризуется эндемическим монотипным родом миякия *Miyakea* и более чем 50 эндемическими видами пихты *Abies*, борца *Aconitum*, березы *Betula*, ивы *Salix*, астрагала *Astragalus*, остролодочника *Oxytropis* и др.

Средиземноморская область Древнесредиземноморского подцарства, которая выделена по наличию в ее флоре одного эндемического монотипного семейства афиллантовых *Aphyllanthaceae* и примерно 150 эндемических родов, на территории России представлена фрагментом Крымско-Новороссийской провинции:

- **Крымско-Новороссийская** провинция располагается в России на Черноморском побережье Кавказа между Анапой и Туапсе. В ней нет эндемических родов, но есть эндемические виды.

Ирано-Туранская область Древнесредиземноморского подцарства характеризуется примерно 300 эндемическими родами; более 25% обитающих в ней видов являются эндемиами. На рос-

сийскую территорию заходит только северо-западная окраина Туранской провинции этой области:

- **Туранская** провинция в пределах России ограничена Прикаспийской низменностью примерно от широты Волгограда на юг до Терека. Специфику ее составляют эндемические роды александра *Alexandra*, рафидофитон *Rhaphidophyton*, пиптоптера *Piptoptera*, смирновия *Smirnovia* и многие эндемические виды из родов парнолистник *Zygophyllum*, полынь *Artemisia*, джужгун *Caligonum* и др.

4. ГЕОГРАФИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

4.1. Географические закономерности подразделения растительного покрова Земли

В закономерном изменении растительного покрова планеты на широте (от экватора к полюсам) действует закон географической зональности, который четко выражен на равнинах.

Зональность – это закономерное изменение всех природно-географических компонентов по широте. Она выражается в наличии термических (климатических) поясов, сменяющих друг друга к полюсам; ее результатом являются природные зоны. В соответствии с природными зонами различают следующие типы растительности: зональные, интразональные (азональные) и экстразональные.

Зональной называют растительность, приуроченную к определенной климатической зоне. Зональная растительность особенно выражена на водораздельных равнинах, плоских междуречьях, то есть на плакорах, где экологические условия (прежде всего количество тепла и влаги) типичны для зоны. Каждая зона растительности, кроме присущих ей физико-географических условий, характеризуется своим определенным зональным типом растительности: тундровая зона – типом тундры, лесная – типом леса, степная – типом степной растительности и т. д.

Растительность, развивающаяся вне плакоров (на склонах, в долинах и балках, на водоразделах, покрытых песчаными или

глинистыми почвами) и в особых, не типичных для данной зоны условиях среды, не образующая своей отдельной зоны, называется *интразональной*, или *азональной*. К такой растительности относят болота, заливные и суходольные луга. Они встречаются в разных зонах, причем, как правило, в виде вкраплений, и их развитие определяется общей гидротермической ситуацией. Примерами сообществ, формирующихся в связи с особенностями субстрата, являются растительность песчаных почв (например, сосновые леса умеренного пояса северного полушария), растительность меловых и известняковых обнажений, каменистых выходов, сообщества засоленных морских побережий (мангрова).

В границах природной зоны встречаются участки с особыми условиями среды, которые могут быть модифицированы макро- и микрорельефом. Например, долины крупных рек, песчаные дюны, скалы отличаются по режимам температуры и влажности от прилегающих к ним плакоров. В таких местах растительность может быть представлена формациями соседней климатической зоны, которые применительно к данным местам называют *экстразональной*. Примерами экстразональной растительности являются островные участки еловых лесов в тундре; липняки в подзонах южной и средней тайги; островные участки луговых степей в подзоне широколиственных лесов, развивающиеся на склонах южной экспозиции; байрачные дубовые леса в степной зоне, развитые по склонам и днищам степных балок.

В растительном покрове гор обнаруживается другая закономерность территориального размещения растительных сообществ – *высотная поясность*.

Высотным поясом считается сравнительно широкая полоса растительности в горах, расположенная более или менее параллельно горизонту и составленная каким-либо господствующим на данной высоте типом растительности. В направлении от подножий гор к их вершинам последовательно сменяются различные высотные пояса растительности. Их смена в горах объясняется теми же причинами, что и смена растительных зон на равнинах – изменением климатических условий.

4.2. Основные подходы к выделению географических единиц растительности

Растения разных видов распределены на территории флоры не хаотично, а в определенных сочетаниях друг с другом, специфичных для конкретных биотопов. Такие устойчивые сочетания представляют собой растительный компонент биоценозов, или *фитоценозы* (растительные сообщества), собрание которых составляет растительный покров данной территории. Неоднородность растительного покрова делает необходимость подразделения (классификации) его на составные элементы и выяснение особенностей размещения последних на поверхности Земли.

Независимо от принципов, положенных в основу, все многообразие классификаций растительности можно свести к двум категориям: классификации индуктивные, выполняемые «снизу вверх», и классификации дедуктивные, выполняемые «сверху вниз».

Индуктивные классификации как классификация лугов Европы, лесов восточной части Северной Америки носят преимущественно частный характер и не могут быть использованы при фитогеографической характеристике планеты.

Наиболее известна *флористическая* классификация, в основу которой положен учет видового состава сообществ и выявление дифференциальных, характерных и верных видов. Она содержит хорошо разработанную систему таксономических единиц: от ассоциации до высшей единицы – крейса (или круга) сообществ. Крейсы объединяют классы сообществ, сходные по викарирующим видам, родам, семействам. В качестве крейсов рассматривается тундровая растительность Скандинавии, Северной Сибири, хвойные леса Северного полушария. Флористическая классификация в настоящее время завоевывает большое признание отечественных исследователей, но ограниченный объем материала пока не позволяет выделить таксоны высокого ранга для территории России.

Согласно В. Д. Александровой (1969), в настоящее время невозможно дать обобщимую классификацию сообществ суши Земли в виде системы таксонов высшего ранга на основе флористической классификации. При составлении карт растительности Земли и вы-

явлении закономерностей размещения сообществ, в планетарном масштабе, флористическая классификация не применяется.

В *дедуктивных* классификациях, как правило, выделяются единицы самого высокого ранга. Дедуктивные классификации в соответствии с принципами, положенными в их основу, можно подразделить на эколого-физиономические и географо-генетические.

В *эколого-физиономических* классификациях учитывается внешний облик сообществ, который обуславливают преобладающие жизненные формы и условия их произрастания. Выделенные по этим признакам сообщества имеют и определенную ландшафтно-зональную приуроченность.

Так, И. Шмитхюзен (1966) в качестве единицы высокого классификационного ранга использует *растительную формацию*, придавая ей определенное ландшафтно-физиономическое значение, что сближает этот таксон с понятием «зональная растительность». Каждая растительная формация характеризуется свойственной ее структурой, набором жизненных форм, ритмикой. Так, для формации летнезеленых лиственных лесов умеренного пояса, в каких бы областях земного шара они не произрастали, характерны кронообразующие деревья и кустарники, крупное разнотравье, рано цветущие травянистые геофиты. Сходны особенности ярусного сложения, зимний период покоя, позднее, чем у травянистых растений, распускание листьев на деревьях и т. д. В таком объеме растительные формации близки к обобщенным типам растительности или их группам.

Географо-генетическая классификация В. Б. Сочавы (1964) основана на учете связи растительности с географической средой и «на принципе генетического критерия оценки экологических и структурных особенностей сообществ». Наиболее крупными таксонами этой классификации являются *системы типов растительности*, границы которых находятся в известном соответствии с принципами природных поясов и флористических областей.

Следующим основным таксоном классификации является *тип растительности*, характеризующийся определенным набором биоморф, часть которых определяет структуру зональных сообществ типа. Так, биоморфы арктических кустарничков и трав

определяют тундровый тип растительности, хвойные таежные деревья – бореальный тип, вечнозеленые мегатермы – влажный тропический лес и т. д.

Кроме зональных сообществ, тип растительности включает также интра- и экстрazonальные сообщества, а также различные вторичные сообщества, возникшие в процессе антропогенного воздействия. Так, например, бореальный тип растительности объединяет сообщества таежных лесов, болот, лугов и их антропогенных производных.

Тип растительности имеет широкий ареал, в разных частях которого формирование растительности происходило за счет генетически различных элементов флоры и в разное время. Этим объясняются структурные и экологические различия сообществ, своеобразие экологических и динамических рядов в разных частях ареала типа растительности.

Территория, занятая определенным типом растительности, получила название «ботанико-географической зоны». Ботанико-географические зоны подразделяются на подзоны, на территории которых встречаются специфические группы формаций. Еще более мелкую ботанико-географическую единицу представляют районы, характеризующиеся специфическим набором ассоциаций.

В качестве наиболее широкой категории биоценотического подразделения суши используется *тип биома*, объединяющий сходные по набору биоморф, структуре, ритмике и динамическим тенденциям сообщества, развивающиеся в близких климатических условиях (Шмитхюзен, 1966; Вальтер, 1974; Воронов и др., 1985; Тимонин, 2007 и др.). Выделяемые типы биомов в некоторых случаях совпадают с типами растительности. Так, например, тип биома бореальные хвойные леса соответствует аналогичному типу растительности. Многие типы биомов объединяют несколько типов растительности. Так, тип биома субтропических лесов и кустарников объединяет сообщества, развивающиеся как в северном, так и в южном полушарии; тип биома степей и прерий включает и их аналоги в южном полушарии – сообщества пампы и туссоки Новой Зеландии; тип биомов пустынь объединяет сообщества умеренного, субтропического и тропического поясов и

т. д. Объединение типов растительности различных континентов в один тип биома основано на их физиономическом сходстве, высоком сходстве структуры и ритмики развития, но они имеют большие таксономические различия, т. е. разный состав биоты.

Большинство биомов составляют зональную растительность и приурочены к определенной природно-климатической зоне. Выделяют следующие типы биомов: *тропические* – дождевые тропические леса; тропические сезонные леса, редколесье и колючие кустарники; саванны; *субтропические* – субтропические жестколистные леса и кустарники; *умеренные* – степи, прерии и их аналоги в Южном полушарии; широколиственные леса; бореальные хвойные леса; *субполярные* – тундры и их аналоги в Южном полушарии; тип биомов пустынь (рис. 25).

4.3. Основные биомы суши равнин

4.3.1. Влажные, или дождевые, тропические леса

Влажные, или дождевые, тропические леса почти целиком находятся в зоне экваториального климата и только небольшие их участки на наветренных склонах гор Антильских островов и Восточной Африки, а также по восточным побережьям Мексики, Бразилии, Мадагаскара и Австралии оказываются в зоне тропического климата, которая располагается примерно между 10° с. ш. и 10° ю. ш.

Климатические условия дождевых тропических лесов характеризуются ровным годовым ходом температур: средние месячные температуры колеблются в пределах 1–2° С, редко более. Среднесуточные температуры находятся в пределах 24–28° С при ночных минимумах около 20° С и абсолютных дневных максимумах в 33–36° С. Годовое количество осадков в среднем составляет 2000–4000 мм, а в некоторых районах – до 8000–10000 (12000) мм осадков в виде ежедневных мощных, но кратковременных послеполуденных ливней с двумя пиками, каждый в течение одного – двух месяцев после стояния солнца в зените. В некоторых периферийных районах экваториальной зоны выражен сухой сезон, продолжающийся не более двух месяцев.

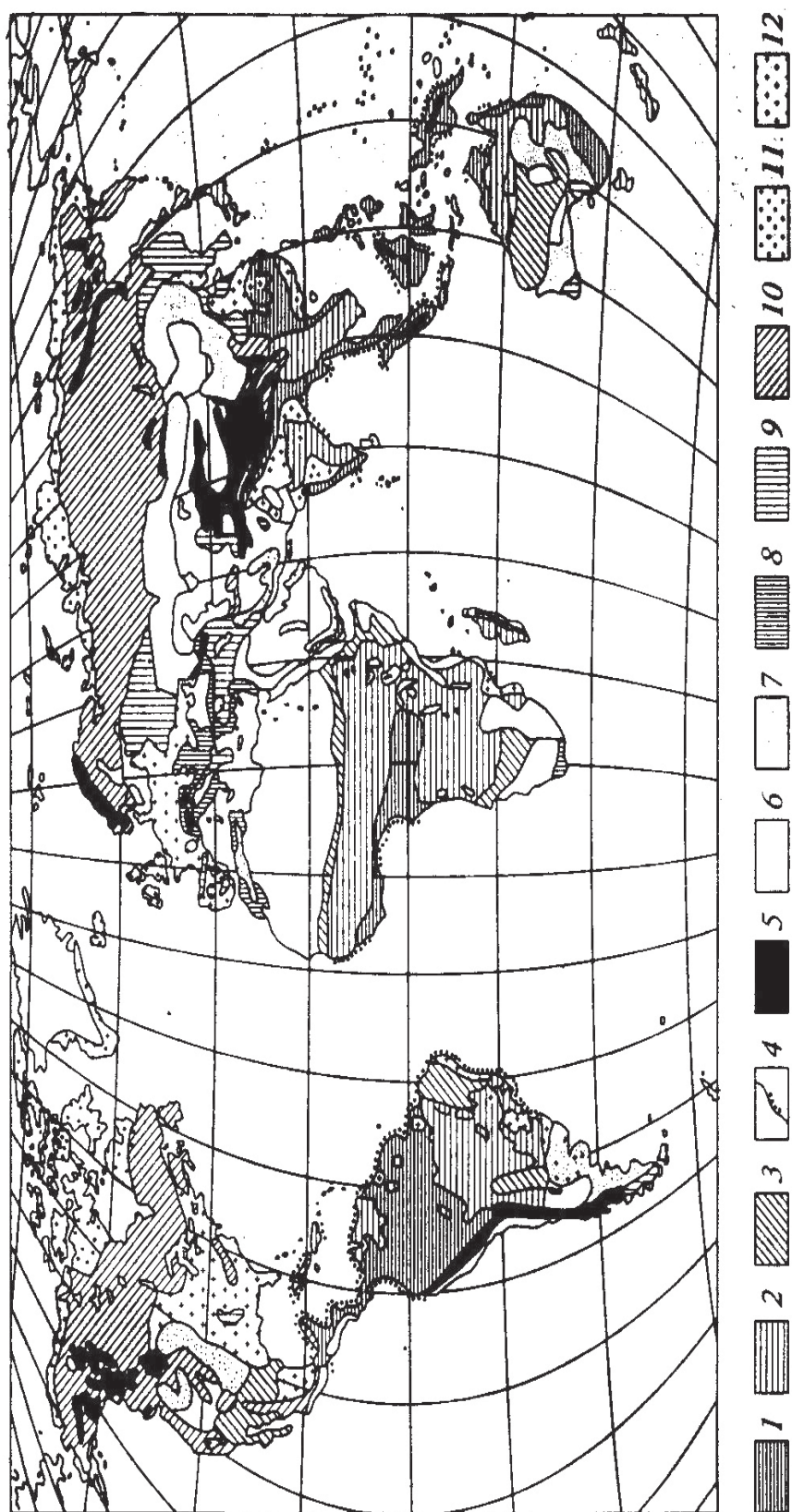


Рис. 25. Основные биомы Земли (по И. Шмитхюзену, 1966):

1 – дождевые тропические леса; 2 – листопадные тропические леса и саванны; 3 – колючее редколесье и колючекустарниковые саванны; 4 – мангрова; 5 – высокогорные формации; 6 – полупустыни и пустыни; 7 – степи; 8 – склерофилльные леса; 9 – леса теплого умеренного пояса; 10 – бореальные хвойные леса; 11 – тундры; 12 – территории с практически полностью антропогенно измененной растительностью

В разных регионах дождевые тропические леса сильно различаются флористически, но достаточно однообразны по структуре. Всем им свойственно видовое разнообразие и доминирование древесных растений, причем число видов древесных растений существенно превышает число видов трав. Размер площади выявления видового состава для этого типа растительности определяется минимумом в 2500 м². На 1 га леса можно встретить до 100 деревьев разных видов, среди которых невозможно выделить доминирующую древесную породу. Поэтому дождевые тропические леса описывают как *полидоминантные*.

Кроны деревьев дождевого тропического леса располагаются на разной высоте в интервале высот от 6 до 40 м с вырывающимися за полог древостоя гигантскими деревьями.

Выделение ярусов при полидоминантной структуре леса носит условный характер. Причин слабой выраженности ярусов древостоя две – это древность сообщества, благодаря которой приспособленность одних видов к другим достигла максимально возможной степени, и оптимальность условий существования деревьев, позволяющая значительному числу видов наиболее полно использовать пространство леса.

Мощный густой полог крон деревьев создает столь густое затенение, что в ненарушенном лесу практически отсутствуют ярусы кустарников и трав. Растения этих жизненных форм обильно представлены на опушках, где они вместе с многочисленными лианами создают труднопроходимые участки. Лианы произрастают и в глубине леса. Постоянно высокие температуры и влажность позволяют развиваться множеству эпифитов из мохообразных и сосудистых растений, в том числе своеобразных мхов, поселяющихся на листьях деревьев.

Деревья влажного тропического леса имеют ряд своеобразных морфологических особенностей: они вечнозеленые, в большинстве случаев с крупными лопастными рассеченными или сложными листьями. У деревьев верхних ярусов листья толстые, кожистые, т. е. с признаками *ксероморфной* организации, кроме того, трудно отдающие воду при их высушивании. Все эти особенности позволяют растениям переживать резкие суточные де-

фициты воды, обусловленные сильным разогревом листьев почти отвесно падающими солнечными лучами. Деревья этих ярусов характеризуются слабо ветвящейся кроной (до 3–4 порядков), расположением большей части сосущих (питательных) корней в поверхностном почвенном горизонте. Вегетация у растений наблюдается круглый год с периодичностью (2–3 периода активного роста в год роста), между которыми рост останавливается, но растения не впадают в анабиоз и не формируют защитные почечные чешуи. Периоды цветения сильно растянуты и не совпадают у разных видов. Среди низких деревьев обычна *каулифлория* (развитие цветков и соцветий прямо на стволах). Характерной чертой дождевого тропического леса является преобладание зоофилии с доминированием орнитофилии.

Наряду с типичными влажными лесами плакоров встречаются их особые варианты, развивающиеся на специфических местообитаниях, – периодически затопляемые и заболоченные леса в долинах рек. В этих лесах тоньше полог древесных крон, меньше лиан, двудольные деревья формируют досковидные корни, поддерживающие ствол. В сообществах доминируют виды пальм и гигантские бамбуки. В мелководных морских лагунах и бухтах развивается *мангрова* – низкорослый лес из солеустойчивых видов, выдерживающих регулярное затопление морской водой во время приливов. Такой лес одноярусный, олиго- или монодоминантный. Деревья мангровы имеют мелкие ксероморфные листья с железками, выделяющими соль, а многие их виды – ходульные корни, обеспечивающие надводное положение ветвей и листьев во время приливов.

Дождевой тропический лес – очень тонко сбалансированная экологическая система, обеспечивающая самую высокую продуктивность (до 200 т/га в год органического вещества). Избыток влаги при постоянно высоких температурах обуславливает интенсивное химическое выветривание коренных пород, местами на глубину до 20 см, и развитие очень мощных латеритовых почв. Такие почвы формируются при промывном гидрологическом режиме, исключая накопление в них легкорастворимых веществ. Поэтому для них характерно почти полное отсут-

ствие биогенных элементов и гумуса. Стремительная утилизация мертвой органики в лесу осуществляется многочисленными термитами, растительноядными муравьями и грибами. Вследствие этого в дождевом тропическом лесу не только не развиты почвенные горизонты, но и отсутствует подстилка.

Вместе с тем данный тип растительности является высоко уязвимым. Сведение лесов под сельскохозяйственные плантации, сплошные рубки или выжигания полностью нарушают механизм круговорота биогенов. В результате почва стремительно истощается, и нарушенный участок в лучшем случае зарастает джунглями, либо остается своеобразной пустыней, полностью лишенной высшей растительности и покрытой спекшейся почвенной коркой.

4.3.2. Тропические сезонные леса, редколесья и колючие кустарники

Появление сухого периода и увеличение его продолжительности приводит к изменению характера леса: влажные вечнозеленые тропические леса плакоров и низменностей сменяются *сезонными вечнозелеными тропическими* лесами. При выраженности засушливого периода 1–2,5 месяца сезонный вечнозеленый тропический лес может существовать при сумме годовых осадков не менее 2500–3000 мм. Однако и здесь наиболее высокие деревья сбрасывают листья одновременно, а эпифиты прекращают проявление жизнедеятельности на сухое время.

При возрастании продолжительности засушливого периода или сокращении годовой суммы осадков меняется структура леса. Наиболее высокорослыми оказываются листопадные породы, а под их пологом сохраняются вечнозеленые деревья. Такие леса называются *полувечнозелеными*.

Тропические полувечнозеленые леса особенно хорошо развиты в муссонной области Индостана, Бирмы, Таиланда, п-ова Малакка, где непосредственно контактируют с дождевыми тропическими лесами, к которым они близки по структуре, отличаясь в то же время меньшим числом видов. В целом сохраняется тот же набор жизненных форм, разнообразие лиан и эпифитов.

Различия проявляются именно в сезонной ритмике, в первую очередь на уровне верхнего яруса древостоя (до 30% деревьев верхнего яруса относятся к листопадным видам). В то же время нижние ярусы включают большое число вечнозеленых видов. Травяной покров представлен главным образом папоротниками и двудольными. В конце сухого периода многие деревья и лианы цветут, в то время как на земле лежат сухие листья. В целом это переходные типы сообществ, местами в значительной степени сведенные человеком и замененные саваннами или плантациями.

При дальнейшем ухудшении условий влажности воздуха и уменьшении количества осадков они сменяются *листопадными тропическими* лесами, среди которых различают *тропические влажные листопадные* леса (влажные муссонные леса) и *тропические сухие листопадные* леса (сухие муссонные, саванновые леса). Поскольку развитие этих лесов не зависит от того, являются ли дожди зенитальными или муссонными, термин «муссонные» не совсем точен, если применять его ко всем листопадным тропическим лесам мира, хотя в Южной и Юго-Западной Азии эти леса связаны непосредственно с муссонным климатом. Одни и те же группы лесов развиваются при большом количестве годовых осадков и большей продолжительности засушливого периода и при меньшей продолжительности сухого периода и меньшем годовом количестве осадков.

Тропические влажные листопадные леса (влажные муссонные леса) развиваются в таких гидротермических условиях, когда продолжительный сухой период (3–5 месяцев) сменяется очень влажным и дождливым. В этих лесах деревья верхнего яруса сбрасывают листья в сухой летний сезон, а более низкие деревья и кустарники сохраняют листву в течение всего года. Сообщества олиго- или монодоминантные, с 3–4 древесными ярусами на высоте от 8 до 35 м, но без гигантских деревьев (доминируют виды диптерокарпуса *Dipterocarpus*, тиковое дерево *Tectona grandis*), с хорошо развитым ярусом кустарников и травяным покровом преимущественно из двудольных, папоротников с примесью геофитов (амариллисовые *Amaryllidaceae*), а иногда злаков. Во влажных муссонных лесах много лиан и эпифитов, но

флористически они менее разнообразны, чем дождевые тропические леса.

Четкая периодичность влажных и сухих сезонов обуславливает синхронность периодов вегетации растений разных видов, наличие закрытых почек, предохраняющих меристемы побегов от повреждения во время сухого сезона, приурочивание цветения у большинства видов к началу периода дождей, хотя есть виды, цветущие именно в разгар сухого сезона (например, дерево бутея *Butea monosperma*). Большинство видов зоофильны.

Из-за длительных засушливых периодов влажные муссонные леса менее продуктивны (всего 30 т/га в год органического вещества), чем влажные тропические, однако почвы под ними более плодородны вследствие того, что в период засухи в них преобладают восходящие токи почвенных растворов, поднимающие к поверхности растворимые вещества, в том числе и биогенные. Благодаря этому в почвах накапливается небольшое количество гумуса, придающего им серый или желтоватый цвет.

Если в самом общем виде смена от вечнозеленых тропических лесов к полулистопадным и влажным листопадным лесам носит постепенный характер, то *сухие листопадные* леса, развивающиеся в районах с сухим сезоном, продолжающимся 5–8 месяцев, при годовой сумме осадков 800–1000 мм, имеют ярко выраженный ксероморфный облик. Они хорошо различаются по упрощенной структуре, изменению набора жизненных форм и видового состава.

Это низкорослые (5–20 м), как правило, монодоминантные леса с единственным древесным ярусом. Характерны пирамидальные или упрощенные кроны, корявые, извилистые стволы; ветвление начинается невысоко над землей. Подлесок состоит из листопадных и вечнозеленых колючих склерофильных и суккулентных кустарников, травяной ярус – из злаков, среди которых растут крупнорозеточные растения. Распускание листьев и цветение у большинства деревьев и кустарников происходит в конце сухого периода, до наступления периода дождей. В сухие сезоны и во время пожаров древесным растениям помогают выживать толстая пробка ствола, клубнеобразующие побеги-тубероиды с

подземными почками возобновления; у трав – почки возобновления находятся в почве (геофиты).

Один из важнейших факторов в жизни этих лесов – пирогенный: пожары оказывают на них воздействие в течение многих тысяч лет. Один из результатов этого – формирование сложных сочетаний сухих лесов с облесенными саваннами и зарослями колючих кустарников.

К сухим листопадным лесам при дальнейшем возрастании сухости климата примыкают *тропические редколесья и сообщества колючих кустарников*. Они встречаются в тех областях тропиков, где продолжительность засушливого периода составляет 8–9 месяцев, а сумма осадков 350–800 мм. Это светлые труднопроходимые леса с высотой древесного полога 5–12 м и сравнительно небольшим числом видов. Господствуют преимущественно колючие деревья, часто жестколистные, вечнозеленые, а также с листвой, опадающей на сухой период. Деревья обычно коренастые, с неправильным ветвлением, с кривыми ветвями; значительно реже встречаются деревья с прямыми стволами. Характерны деревья с суккулентными стволами, иногда покрытыми толстой корой, иногда гладкими, бутылкообразными или бочковидными. Сомкнутость крон очень невысокая. Здесь же растут и безлистные стеблевые суккуленты, определяющие облик редколесий. Хорошо развит кустарниковый ярус, часто из колючих и безлистных прутьевидных растений. Много вьющихся деревянистых и травянистых растений. Травяной ярус, как правило, выражен слабо. Такие формации представляют собой пирогенные сообщества, длительно существующие благодаря частым пожарам.

4.3.3. Саванны

Саванны – это травянистые сообщества тропического пояса, характеризующиеся наличием сомкнутого злакового покрова различной высоты, среди которого выделяются отдельно стоящие деревья, обычно с зонтиковидной кроной.

Саванны существуют в различных климатических условиях. Они характерны для регионов с продолжительным сухим сезоном (Суданские саванны в Африке и серрадос Центральной Бра-

зилии) и для регионов с достаточно влажным тропическим климатом (саванны Гвинеи). С этим связаны различия в структуре, продуктивности. Огромные площади они занимают в Африке – классической стране саванн, а также распространены в Южной Америке, Азии и Австралии.

Злакам саванн свойствен более или менее выраженный ксероморфизм, плотное укоренение, обилие семян. Высота травостоя в зависимости от увлажнения и почвенных условий варьирует весьма существенно. Особенно большой высоты достигают генеративные побеги злаков. Кроме обилия видов злаков, в травостое саванн участвуют некоторые осоковые, различные виды двудольных.

Деревьям и кустарникам свойственна мощная корневая система, проникающая на значительную глубину даже при относительно небольших размерах надземной части. Деревья часто низкорослые с извилистыми стволами и раскидистыми кронами. Среди деревьев и кустарников преобладают листопадные формы, но встречаются и вечнозеленые с жесткими склерофилльными листьями, например эвкалипты в саваннах Австралии.

В связи с различиями в высоте и сомкнутости травостоя, зависящими от суммы осадков и продолжительности сухого периода. Различают ряд основных формаций саванн.

Наиболее *влажные* типы саванн развиваются в зоне дождевых тропических лесов, главным образом в регулярно затопляемых местах и в зоне муссонного климата. Для них характерны высокие (от 1,5 до 3 м и более) широколиственные злаки, составляющие сомкнутый верхний ярус травостоя. В нижнем, достаточно разреженном ярусе развиты некоторые многолетние травянистые двудольные. Деревья представлены видами тех же пород, что свойственны муссоновым и саванновым лесам. Исключение составляют влажные саванны Кубы, в которых древесный компонент представлен тропическими соснами и дубами. Вегетация растений определяется влажностью. Причем начало развития приходится на период наступления дождей.

Сухие саванны располагаются среди сухих листопадных тропических лесов. Сформированы жестколистными и узколист-

ными злаками высотой 1,5–2 м, растущими разреженно, не формирующими сомкнутой дернины. В областях их развития сухой период длится примерно 5–7 месяцев. Сумма осадков – от 500 до 1200 мм в год. Довольно обычно участие деревьев, но древостой более разреженный, иногда и отсутствует. Деревья низкорослые (5–10 м), стволы с толстой коркой и твердой древесиной. Характерны как листопадные, так и вечнозеленые особи, а также деревья с суккулентными стволами.

Самые сухие *колючие* саванны значительно более ксероморфны, чем вышеописанные; развиваются при длительном засушливом периоде (8–10 месяцев) и варьирующемся количестве годовых осадков (250–750 мм). Высота травостоя чаще всего 30–50 см (крайне редко до 1 м). Господствуют засухоустойчивые жестколистные и узколистные злаки, среди которых встречается достаточно богатая флора колючих склерофитов и суккулентов, формирующих густые заросли высотой 1,5–4 м.

Большинство саванн рассматриваются как антропогенно стабилизированные сообщества, возникшие в результате деградации тропических лесов.

4.3.4. Субтропические жестколистные леса и кустарники

Важнейшее влияние в субтропических широтах на структуру и функционирование биоценозов оказывают условия увлажнения, существенные и тем более продолжительные понижения температуры – явление редкое и далеко не повсеместное. В западных секторах материков выражен так называемый средиземноморский тип климата (зона этезиев) с зимними дождями и жарким сухим летом, с ним связано распространение жестколистных лесов и кустарников, называемых формациями средиземноморского типа. Для восточных секторов материков характерно относительно равномерное распределение осадков в течение года и отсутствие ярко выраженного периода летней засухи, здесь развиты лавролистные леса.

Области распространения *жестколистных лесов и кустарников* имеются на всех континентах, но наиболее широко они представлены в Средиземноморье и Австралии.

Наиболее яркая особенность гидротермического режима заключается в несовпадении теплого и влажного периодов во времени. Зима влажная и прохладная, лето сухое при высоких температурах воздуха. Это благоприятствует господству вечнозеленых деревьев и кустарников, относящихся к группе склерофитов, для которых характерно наличие корки или пробки на стволах, начало ветвления на незначительной высоте, широкие кроны. Типичнейший их признак – жесткость листьев, сохраняющихся в течение нескольких лет. Часто листья опушены снизу и имеют матовый серо-зеленый цвет, нередко покрыты блестящим восковым налетом и содержат эфирные масла. У ряда растений листья сильно редуцированы или отсутствуют, заменены колючками или на листьях имеются колючие зубцы. Для многих деревьев и кустарников характерна глубоко расположенная корневая система. Так, корни дуба камерного *Quercus ilex* проникают по трещинам в породах на глубину 10–20 м.

Жестколистные леса монодоминантные и, как правило, низкорослые (10–15 м высотой). Исключение составляют австралийские леса карри из эвкалипта разноцветного *Eucalyptus diversicolor*, достигающего 85-метровой высоты. Леса светлые с одноярусным древостоем, с хорошо развитым подлеском из разнообразных вечнозеленых склероморфных кустарников. Травяной покров также хорошо развит, представлен разнообразными луковичными и клубневыми геофитами. Лианы редки, эпифитные сосудистые растения отсутствуют. Для деревьев и кустарников таких лесов характерен летний покой, вызванный острым дефицитом воды в сухие летние месяцы, однако листву растения не сбрасывают. Многие травы в сухой сезон отмирают до уровня почвы или сдвигают ритмы развития до осени и начинают вегетацию и цветение в сезон дождей (группа «безвременников»).

Коренными сообществами Средиземноморья были вечнозеленые жестколистные леса с доминированием видов дуба – каменного *Quercus ilex* и пробкового *Q. suber* (в западной части). Последний особенно был распространен в Португалии, Испании, Марокко и Алжире, поселяясь на основных породах, в то время как каменный дуб характерен для известковых почв. Исчезнове-

ние лесов Средиземноморья – многовековой процесс, результат воздействия человека, которому сопутствовала эрозия, разрушение и смыв почвенного покрова, что привело к широкому распространению бесплодных каменистых поверхностей.

Там, где нет посевов или плантаций, развиты кустарниковые типы сообществ. *Вечнозеленые жестколистные кустарники* известны под разными названиями: маквис в Средиземноморье, чапараль в Америке, финбош в Южной Африке, скрэб в Австралии. Большинство кустарников этой формации те же, что составляют подлесок жестколистных лесов или представлены близкородственными видами. Особенно характерны для маквиса различные виды вереска (в том числе и древовидный вереск *Erica arborea*), ладанник *Cistus*, земляничное дерево *Arbutus unedo*, в восточном Средиземноморье – дикая маслина *Olea europaea*, мирт *Myrtus communis*, фисташка *Pistacia*. Кустарники часто переплетены выющимися растениями, нередко колючими. Кустарники образуют очень густые заросли, вследствие чего травяной покров в них не развит.

Разреженные кустарниковые заросли (*гарига*) развиваются на месте сведенного маквиса. В них господствует кермесовый дуб; он хорошо возобновляется после пожаров, образуя своеобразные кусты высотой до 1,5 м. Сообщества этого типа поражают обилием представителей семейства губоцветные (чабрец *Thymus*, розмарин *Rosmarinus*, лаванда *Lavandula*), бобовые (дрок *Genista scoparia* и др.), выделяющие эфирные масла. На самых каменистых и скудных почвах гарига состоит из низкорослых колючих растений. Сообщества гарига сменяются сообществами трав и низких подушечных кустарников и полукустарников (*фригана*), многие из которых сильно колючие.

Сообщества жестколистных формаций часто выгорают, поэтому некоторые их типы относят к пирогенным сообществам. Естественными климаксовыми сообществами этого типа биомов являются жестколистные леса, а все варианты кустарниковых формаций и фриганы представляют собой результат деградации растительного покрова под антропогенным влиянием.

Лавролистные леса встречаются в юго-восточной Азии, во Флориде и прилегающих территориях северного побережья Мек-

сиканского залива, в Южной Америке (Уругвае, Аргентине), в юго-западной части Австралии; на Северном острове Новой Зеландии, небольшими участками на южных склонах Капских гор, на северном подножье Понтийских гор.

Лавролистным лесам свойственна олигодоминантность при богатстве видами деревьев и кустарников и хорошо развитая структура с 2 древесными и 1–2 кустарниковыми ярусами. В напочвенном покрове разнообразны мхи и папоротники, многие из которых заселяют нижние части стволов и ветвей деревьев, но типичных эпифитных сосудистых растений здесь практически нет. Деревья и кустарники относятся к вечнозеленым растениям с кожистыми, блестящими листьями средних размеров, внешне сходными с листьями лавра благородного *Laurus nobilis*. У деревьев почки закрыты почечными чешуями. У кустарников подлеска они бывают как закрытыми, так и открытыми.

В зоне лавролистных лесов обитает много достаточно примитивных таксонов голосеменных (виды семейств араукариевые *Aracariaceae*, болотнокипарисовые *Taxodiaceae*) и цветковых (виды семейств магнолиевые *Magnoliaceae*, аралиевые *Araliaceae* и др.) растений, которые часто играют важную роль в фитоценозах.

Своеобразные варианты лавролистных лесов сформировались в нижнем течении Миссисипи и в прилегающих районах побережья Мексиканского залива, представленные сосняками из длиннохвойных сосен *Pinus* на хорошо дренированных возвышенных элементах рельефа и заболоченные леса из болотного кипариса *Taxodium*, занимающие низменности.

Некоторые виды подлеска лавролистных лесов и даже сам *Laurus nobilis* встречаются и в жестколистных лесах как элементы нижнего яруса, что позволяет относить формации обоих типов к одной и той же сукцессионной системе.

Палеоклиматическими данными было показано, что именно лавролистные, а не влажные тропические леса являются наиболее древним из современных типов наземной растительности, максимально полно сохранившим флористический состав и структуру фитоценозов, распространенных на большей части суши в верхнем мелу и третичном периоде.

4.3.5. Степи и прерии

Степи и прерии представляют ксерофильные травянистые формации, формирующиеся на обширных просторах внутриконтинентальных регионов Евразии и Северной Америки.

Степи замещают умеренные летнезеленые леса в глубине северных материков, где климат континентален и засушлив (менее 100 мм осадков в год). В Евразии степь простирается в широтном направлении от устья Дуная до Даурии в среднем течении Амура. В Северной Америке зона степи (прерия) ориентирована меридионально между Скалистыми горами на западе и зоной летнезеленых лесов на востоке; ее северные пределы лежат в южных провинциях Канады, достигая 60° с. ш., а южные находятся в Техасе, около 30° с. ш.

Для этих регионов характерны континентальные типы климата, часто с суровой зимой и устойчивым снежным покровом. Осадки распределены относительно равномерно в течение года, лето, особенно во второй половине, засушливое. Степная растительность связана с черноземными и каштановыми почвами, характеризующимися высоким плодородием.

В составе растительных сообществ наиболее типичны многолетние ксерофильные дерновинные злаки из родов ковыль *Stipa*, овсяница *Festuca* и тонконог *Koeleria*, являющиеся в сообществах доминантами и эдификаторами. Характерны и корневищные злаки с единичными побегами на ползучих подземных корневищах, в целом менее засухоустойчивые и поэтому широко распространенные в более влажных частях степных областей (виды коостра *Bromus*, пырея *Agropyron* и др.).

В более мягких условиях развивается *высокотравная* степь (прерия), в которой густой травостой до 80–120 см высотой сложен крупными корневищными или рыхлокустовыми злаками из видов рода бородач *Andropogon* и другими видами злаков, не имеющими широкого распространения в Евразии. В более суровых условиях формируется *низкотравная* степь с преобладанием низких (30–40 см) плотнокустовых злаков и многолетних травянистых полукустарниковых полыней *Artemisia*.

Кроме злаков, большую роль в сложении покрова степей играют многочисленные ксерофильные представители двудольных растений, так называемое степное разнотравье. В составе степных сообществ, особенно в более засушливых районах, представлены и коротковегетирующие растения – однолетние (эфемеры) и многолетние (эфемероиды), формирующие весенний и ранне-летний аспекты и особенно обильно развивающиеся во влажные годы.

В составе степной растительности местами значительное участие принимают кустарники, иногда произрастающие группами. Это виды спиреи *Spiraea crenifolia* и *S. hypericifolia*, степной вишни *Cerasus fruticosa*; в степях Монголии велика роль видов караганы *Caragana flutex*, образующих своеобразные кустарниковые степи.

Характерная особенность степных растений – наличие у многих из них глубоко проникающих и сильно разветвленных корневых систем, эффективно поглощающих влагу из почвы. В степных фитоценозах запасы подземной фитомассы достигают больших величин.

Яркая особенность структуры – хорошо выраженная смена аспектов от ранней весны до глубокой осени. Так, для Стрелецкой степи под Курском насчитывается до 12 аспектов, связанных с поочередным массовым цветением таких растений, как прострел *Pulsatilla patens*, адонис *Adonis vernais*, гиацинт *Hyacinthella leucophaea*, ирис *Iris aphylla*, ветреница *Anemone silvestris*, ковыль *Stipa*, шалфей *Salvia pratensis* и др.

Для степной растительности характерны флуктуации: в более сухие годы лучше развиваются ксерофильные виды растений, уменьшается доля эфемеров и эфемероидов; в более влажные годы преобладают виды менее засухоустойчивые.

Для нормального развития дерновинных злаков и многих видов разнотравья необходимо их очищение от отмерших побегов, сохраняющих механическую связь с живыми растениями, и отсутствие на поверхности почвы так называемого «степного войлока», покрова из отмерших растений. Благодаря выпасу травоядных млекопитающих происходит разрыхление скоплений ветоши на поверхности

почвы, что обеспечивает развитие степных злаков. В отсутствие выпаса в течение 4–5 лет степные растения постепенно отмирают. Не меньшую роль играет деятельность грызунов, потребляющих значительную часть травостоя и разрыхляющих почву.

Условия увлажнения в пределах обширных ареалов степных биомов неоднородны, происходит изменение характера травостоя, его высоты, фитомассы, соотношения различных жизненных форм и т. д. По градиенту увлажнения с севера на юг степи Евразии подразделяются на следующие широтные полосы: луговых степей и остепненных лугов, настоящих и опустыненных степей. Основные проявления изменений в облике степей при движении с севера на юг: снижается видовое разнообразие, уменьшается число видов разнотравья, в южной части настоящих и особенно опустыненных степей возрастает доля ксерофитов – полукустарничков, в том числе видов полыни, уменьшается число аспектов, снижается высота травостоя и запасы биомассы.

В североамериканских прериях уменьшение количества осадков происходит с востока на запад, что и определяет субмеридианальное простираие следующих подзон: лесостепь, где чередуются фрагменты лесов (преимущественно из гикори *Carya peran* и некоторых видов дуба); высокотравная прерия с обилием разнотравья и высоких злаков (преимущественно видов *Andropogon*, *Festuca*, *Stipa*); смешанная прерия; низкотравная прерия с господством двух низкорослых видов злаков: травы грамма *Bouteloua gracilis* и бизоновой травы *Buchloe dactyloides*. Разнотравья здесь много. Характерно участие полыни.

В настоящее время степи и прерии по большей части распаханы и заняты сельскохозяйственными культурами (особенно это относится к луговым, разнотравно-типчаково-ковыльным степям Евразии, лесостепи, высокозлаковой и смешанной прерии Северной Америки). В более засушливых полосах развито пастбищное животноводство.

В Южном полушарии пампа, а также сухие злаково-полукустарничковые формации Патагонии, находящиеся в ветровой тени Анд, чаще всего рассматриваются только как, в известной степени, подобные степям, своеобразные их аналоги. Важнейшее отли-

чие гидротермического режима областей их развития – отсутствие выраженного периода с отрицательными температурами и снегового покрова. Это оказывает существенное влияние на состав и структуру сообществ, особенно их ритмику. Здесь характерны круглосуточная вегетация, своеобразная кустовая форма роста злаков.

4.3.6. Широколиственные леса умеренного пояса

Широколиственные, или летнезеленые лиственные, леса лучше всего развиты в Северном полушарии, занимая обширные территории с океаническим и океанически-континентальным климатом. Они занимают большую часть Европы до южного Урала, узкой полосой тянутся по югу Западной Сибири и широкой меридиональной полосой вдоль побережья Восточной Азии. Изолированные участки летнезеленых лесов есть на Кавказе и Южной Камчатке. В Северной Америке летнезеленые леса развиты на восточном побережье и тянутся широкой полосой от северной Флориды, в Южном полушарии – в южной части среднего Чили и на Огненной Земле.

Климат в ареале лесов этого типа умеренно прохладный, осадки распределены в течение года относительно равномерно. Их количество варьируется в довольно широких пределах. Характерен перерыв в вегетации, обусловленный зимними холодами. В зависимости от степени континентальности климата зимы могут быть почти безморозными (приатлантические районы Европы) или же с устойчивыми морозами при мощном снежном покрове.

Северные границы распространения широколиственных лесов определяются продолжительностью холодного периода и (или) недостатком летнего тепла. В продвижении отдельных пород существенную роль играют поздневесенние и раннелетние заморозки, особенно губительные для подроста. На южных границах основным лимитирующим фактором является влажность, чем определяется переход к степям. Смена широколиственных лесов хвойными происходит очень постепенно. Через полосу смешанных хвойно-широколиственных лесов.

Флористическое богатство и структура летнезеленых лесов различаются в зависимости от широты и удаленности от океана.

Леса этого типа характеризуются хорошо развитой вертикальной структурой с 2 древесными ярусами, ярусом кустарников и травяным покровом, в котором можно выделить 2–3 подъяруса по высоте трав. Деревья первого яруса высокие (25–40 м) с хорошо развитой кроной (ветвление до 6–8 порядков), мезоморфной структурой листьев, опадающей осенью. Многие широколиственные породы дают корневую и пневую поросль, порослевые древостои более низкорослые и сомкнутые.

Флористическое богатство сообществ определяет обилие многолетних травянистых растений, различных в экологическом отношении. Выделяются группы ранневесенних растений (эфмероиды), цветущих ранней весной, когда под полог леса поступает много света, и заканчивающие свое надземное существование вскоре после распускания листьев на деревьях и мезофильных тенелюбивых трав с длительным периодом вегетации. Во влажном климате приморских районов в состав травяного яруса входят некоторые вечнозеленые виды, доля участия которых понижается в континентальных районах.

Лиан, как правило, мало, но в некоторых районах (Восточная Азия, южная часть приатлантических лесов Северной Америки) они весьма обильны и представлены листопадными видами из семейств *Caprifoliaceae*, *Papilionaceae*, *Vitaceae*. Леса Северной Америки, Чили и Восточной Азии полидоминантные, а в Европе, Сибири, на Камчатке и Огненной Земле они монодоминантные.

Европейские широколиственные леса флористически самые бедные и относительно просты в структурном отношении. Коренных лесов практически не сохранилось. Основными лесообразующими породами являются виды бука *Fagus*, дуба *Quercus*; роль граба *Caprinus*, ясеня *Fraxinus* и липы *Tilia*, ограничена. На восточных границах в более континентальных районах и на границе со степными формациями распространяются только леса из дуба черешчатого *Q. robur*.

Специфика лесов Азии определяется в первую очередь поразительным видовым богатством деревьев, кустарников и трав. Кроме видов дуба *Quercus*, ореха *Juglans*, кленов *Acer*, здесь встречаются отсутствующие в Европе софора *Sophora japonica*,

гледичия *Gleditschia sinensis*, павловния *Pawlownia imperialis*, айлант *Ailanthus glandulosa*, магнолия *Magnolia kobus*, камелия *Camelia japonica* и др. По сравнению с европейскими лесами в них повышена роль лиан и папоротников-эпифитов.

В Северной Америке широколиственные леса также характеризуются флористическим богатством древесных и травянистых растений. Между лесами Восточной Азии и Северной Америки обнаруживается известное сходство, усиливающееся благодаря сохранению в них большого разнообразия видов древней листопадной флоры.

В Южном полушарии в условиях очень влажного климата с ровным годовым ходом температур преобладают вечнозеленые лиственные леса, слабо ограниченные структурно и флористически от субтропических лесов. Основной лесобразующей породой в этих лесах является бук южный *Nothofagus*.

В настоящее время в Западной и Центральной Европе, Китае и Северной Америке леса зоны умеренного теплого климата почти повсеместно уничтожены и заменены искусственными насаждениями и вторичными сообществами (луга, вересковые пустоши).

К этой зоне относят *мелколиственные* (березовые, осиновые) леса, образованные различными видами березы *Betula*, осины *Populus tremula*. В большинстве случаев они являются вторичными, возникшими в результате рубок широколиственных и хвойных лесов. Однако в ряде случаев березовые леса могут быть первичными, как, например, своеобразные леса из каменной березы *Betula ertmani* в периферических частях Камчатки, березовые леса и колки в западносибирских степях, березняки из березы извилистой *Betula tortuosa* на Кольском полуострове. Среди первичных насаждений осины, встречающихся значительно реже, можно назвать осиновые колки, разбросанные по северным степям (в понижениях, западинах) в области Донского ледникового языка.

4.3.7. Бореальные хвойные леса, или тайга

Бореальные хвойные леса, известные под названием тайга, протянулись непрерывной полосой через Евразию и Северную

Америку и образуют единую циркумбореальную зону. Ширина пояса хвойных лесов в Евразии достигает максимума в междуречье Енисея и Лены, в Северной Америке – на Тихоокеанском побережье.

Гидротермические условия характеризуются сравнительно коротким вегетационным периодом, холодной зимой, относительно прохладным летом при существенных региональных отличиях в тепло- и влагообеспеченности. Значительные площади хвойных лесов находятся в области распространения многолетнемерзлых пород. Это определяет специфику почвообразования и увлажнения почв. Как правило, количество осадков превышает расходы на испарение, с чем связано широкое распространение процессов заболачивания.

Бореальные хвойные леса образованы голосеменными растениями семейства сосновые *Pinaceae*. В зависимости от плотности листвы (хвои) различают *темнохвойную* и *светлохвойную* тайгу. Темнохвойные леса сложены теневыносливыми видами ели *Picea* и пихт *Abies* с густыми кронами, создающими затенение под пологом леса, вследствие чего нижестоящие ярусы бедны видами, а в некоторых лесах и вообще отсутствуют. В североамериканских лесах к пихте и ели добавляется еще тсуга *Tsuga*. Светлохвойные леса образованы сосной обыкновенной *Pinus sylvestris* и видами лиственниц *Larix* (лиственничники). Все виды лиственниц листопадные, остальные лесотаежные породы вечнозеленые.

В зависимости от экологии и биологии лесообразующей породы, наблюдаются различия в структуре и составе сообществ темно- и светлохвойных лесов. Темнохвойные леса довольно просты по структуре: число ярусов обычно равно 2–3 (древостой, травяно-кустарничковый, моховой). Сильное затенение, недостаток света, кислая реакция почвы, повышенная влажность воздуха, значительное промерзание почвы из-за маломощного снежного покрова, создаваемые темнохвойной породой, позволяют существовать здесь сравнительно немногим видам растений. Лесная подстилка разлагается медленно, поэтому ряд травянистых растений переходят на сапротрофное питание или микоризообразование.

Светлохвойные же леса характеризуются более изреженным древостоем. Здесь в напочвенном покрове приобретают значительную роль лишайники, а местами значительно развит кустарниковый ярус.

В Евразии бореальные хвойные леса, как правило, монодоминантные, представлены одним древесным ярусом из высоких (40–60 м) деревьев. Подлесок выражен слабо, чаще отсутствует. Травяно-кустарничковый ярус состоит из растений немногих видов, среди которых есть как листопадные, так и вечнозеленые растения. Напочвенное покрытие создают зеленые или сфагновые мхи (в зависимости от положения сообщества в рельефе).

В связи с изменением теплообеспеченности по широтному градиенту тайга с севера на юг подразделяется на северную, среднюю и южную. С севера на юг возрастает сомкнутость крон. Увеличивается полнота насаждений. Для южной тайги характерно значительное участие в травяном покрове видов, свойственных широколиственным лесам, а местами примесь широколиственных древесных пород.

Североамериканские леса более богаты видами и имеют более развитую ярусную структуру. Первый ярус нередко сложен 3–4 породами (ель белая, или канадская *Picea alba*, ель черная *Picea nigra*, лиственница американская *Larix americana*); наряду с ним имеется второй древесный ярус из 2–4 пород, относящихся также к семейству *Pinaceae*. В отличие от Евразии, род сосна представлен большим числом видов (*Pinus Banksiana*, *P. rigida*, *P. taeda* и др.), приуроченных к сухим песчаным почвам. В более южных частях таежной зоны в качестве лесообразующих пород появляются тсуга разнолистная *Tsuga heterophylla* и туя восточная *Thuja occidentalis*. В лесах развивается обильный подлесок из вечнозеленых лиственных кустарников и папоротников. К северу видовой состав леса обедняется и ярусная структура упрощается.

Притихоокеанские (западные) леса расположены между 42 и 62° с. ш. и развиваются в чрезмерно благоприятных климатических условиях. Высокая влажность воздуха, большое количество осадков (до 1000 мм и более), часть которых выпадает в виде снега. Небольшие амплитуды годовых температур обеспечива-

ют максимальный прирост темнохвойных пород, формирование сложных высокоствольных насаждений. В этих лесах велико разнообразие хвойных пород, что обусловлено историческими причинами. Наряду с елью и пихтой в этих лесах растут виды *Tsuga*, псевдотсуги, или дугласовой пихты *Pseudotsuga Douglasii*, *Thuja*, *Chamaecyparis nutkatensis*.

Своеобразные по красоте вечнозеленые леса находятся на калифорнийском побережье США. Верхний ярус образован вечнозеленой секвойей *Sequoia sempervirens* или секвойядендром гигантским *Sequoiadendron giganteum* с красивыми горизонтальными ветвями, напоминающие сложные листья, и блестящими, как листья лавров. В других областях в первом ярусе обычно представлено несколько видов двудольных растений с участием широколистных хвойных из порядков многоплодниковые *Podocarpaceales* и араукариевые *Araucariales*. Второй ярус сложен видами цветковых растений (земляничное дерево *Arbutus*, магония *Mahonia nervosa* и др.), и только в секвойядендроновых лесах он состоит из хвойных пород: сосны Ламберта *Pinus lambertiana* и пихты одноцветной *Abies concolor*.

Огромное воздействие на состав и структуру растительности тайги оказывают пожары и вырубki, в этой связи на больших площадях развиваются мелколиственные леса.

4.3.8. Тундра

В Евразии и Северной Америке к северу от границы древесной растительности располагается тундра, образующая единую циркумполярную зону и занимающая небольшие площади в Сибири и Канаде. Сообщества тундры развиваются в условиях короткого и прохладного вегетационного периода и низкой температуры почв. Характерна высокая относительная влажность воздуха, преобладание осадков над испарением. Существенное значение для живых организмов имеют колебания температуры. Во все месяцы вегетационного периода минимальные температуры могут быть ниже нуля.

Важнейшим экологическим фактором в условиях тундры является снежный покров, защищающий зимой от низких темпера-

тур и сильных ветров. Высота растений часто определяется мощностью снежного покрова. Повсеместное распространение вечной мерзлоты обуславливает формирование криогенных нано-, микро- и мезоформ рельефа, а также широкое распространение процессов заболачивания в термокарстовых понижениях.

Тундровые растения – криофиты – приспособлены к короткому и прохладному вегетационному периоду и низкой температуре почв. Растения низкорослые (15–20 см высоты), приземистые (стелющиеся или подушковидные), медленно растущие, многие вечнозеленые, травы с почками возобновления располагаются в ветоши над уровнем сильно промерзающей почвы.

В тундре велико фитоценотическое значение лишайников и мхов, зачастую являющихся эдификаторами сообществ. Сплошной моховой покров в условиях тундры существенно влияет на температурный режим почв и глубину сезонного протаивания и, следовательно, на условия обитания других растений. Лишайники оказывают на почвенные условия меньшее воздействие, но при их высоком обилии число видов трав и кустарничков снижается. В тундре нет трав-геофитов, однолетних растений.

Низкие температуры в тундре ограничивают распространение и активность насекомых-опылителей, а низкорослость растений при сильных ветрах затрудняют опыление растений ветром, поэтому многие тундровые растения, сохранив признаки зоофилии, перешли к самоопылению или живорождению. Другой адаптацией в условиях сурового климата является способность тундровых растений впадать в состояние покоя с недозрелыми семенами и возобновлять их развитие в следующем вегетационном сезоне.

Одним из основных признаков сообществ тундры является их полидоминантность. Выделяют тундры лишайниковые, моховые, кустарничковые, пушице-осоковые и др. Как правило, все эти типы характеризуются содоминированием нескольких групп растений, таких как мхи, лишайники, кустарнички, многолетние травянистые растения. Яркая черта структуры – слабо выраженная вертикальная дифференциация фитоцено-

за, так как мхи и кустарнички часто располагаются в одном высотном горизонте. В горизонтальном строении выражена мозаичность, выделяются микроценозы, образованные различными жизненными формами.

Для растительного покрова тундры характерна также комплексность, обусловленная разнообразием форм микро- и мезорельефа, различиями в глубине залегания многолетнемерзлых пород и мощности снегового покрова на разных формах рельефа.

В пределах данного биома выделяют *лесотундру*, в которой на фоне сомкнутого растительного покрова тундровых растений растут невысокие и сильно угнетенные отдельные далеко стоящие друг от друга деревья. При движении на север их сменяют сообщества карликовой березы *Betula nana* (кустарниковые тундры). Севернее их формируется *мохово-лишайниковая* тундра, представляющая сплошной ковер мхов и лишайников. В самой севере располагается *арктическая* тундра из редких растений (дриада, различные виды маков), образующих лишь отдельные пятна на фоне обнаженной поверхности почвы (полигональные грунты), и постепенно тундра переходит в *полярную пустыню*.

В Южном полушарии на небольших островах Южного океана и свободных от покровного оледенения участках побережья Антарктиды развивается *субполярная растительность*. Растительность этой зоны существует в условиях сурового океанического климата (постоянные низкие температуры с частыми переходами через 0°C, сырость, сильные непрерывные ветры). Растительные сообщества представлены на наветренных участках жесткими подушковидными кустарниками до полуметра высотой, на подветренных участках – полукустарниковыми пустошами; в понижениях рельефа развиваются подушковидные злаки с разнотравьем из густо опушенных двудольных растений и папоротников. Участие мхов и лишайников в сложении фитоценозов слабое.

4.3.9. Пустыни

Важнейшая особенность гидротермического режима областей развития пустынных биомов – резкое преобладание испарения над осадками. Дефицит влаги в сочетании с высокой испаряемостью, сухостью воздуха и интенсивностью солнечной радиации определяет главные условия обитания.

Типы биоценозов, относящиеся к пустыням, формируются в условиях тропического, субтропического и умеренного природных поясов, что обусловлено существенными различиями в их тепловом режиме. Однако облик, структура, динамика пустынных сообществ, уровень продукционных процессов контролируются в первую очередь увлажнением, количеством осадков, их распределением в течение года. Количество осадков в разных пустынных регионах и внутри них варьирует от 200–150 до 50–40 мм в год, вплоть до полного их отсутствия.

Тропические и субтропические пустыни наиболее обширны в Северном полушарии Старого Света: протянулись от Восточных Канарских островов через всю Северную Африку (Сахара), Южную Эритрию, Сомали, Аравийский полуостров, Южный Иран и Пакистан до Северо-Западной Индии. В Новом Свете представлены в Северной и Центральной Мексике, Аризоне и Калифорнии. В Южном полушарии они ограничены западными побережьями Южной Америки между 4° и 24° ю. ш. и Южной Африки между 18° и 28° ю. ш., а также Центральной Австралией, где они на северо-западе и юге местами выходят к побережью.

Растительность пустынь тропиков и субтропиков варьирует от относительно густых зарослей низкорослых склероморфных кустарников до территорий, совершенно лишенных высших растений (север Чили, отдельные участки Ливийской пустыни). На флору и структуру пустынных сообществ большое влияние оказывает не только количество осадков, но и особенности субстрата. Именно свойства геологических пород и характер их физического выветривания определяют тип пустыни (каменистые и гравийные, песчаные, глинистые).

Наиболее богаты растительностью *неподвижные песчаные* пустыни. Здесь обитают растения с мощной корневой системой, спо-

способные добывать воду из глубоких горизонтов грунта, а также суккуленты с поверхностными корнями, способные быстро поглощать воду в период редких дождей и удерживать ее в своем теле. В таких типах песчаных пустынь разнообразны эфемероиды и эфемеры.

Непригодными для жизни высших растений являются *каменистые* и *гравийные* пустыни, в которых интенсивная ветровая эрозия привела к удалению тонкозернистого компонента субстрата. Поверхность камней не удерживает влагу, по крупным трещинам она легко просачивается, становясь недоступной для использования растений. Поэтому такие пустыни либо вообще лишены высшей растительности, либо очень редкие высшие растения обитают в трещинах и расселинах скал.

Глинистые пустыни образуются в пониженных элементах рельефа. При хорошем дренаже в глинистой пустыни особенно хорошо развиваются эфемеры, использующие короткие периоды повышенной влажности грунта после редких дождей. В условиях оттока влаги наблюдается засоление грунта и, как следствие, галофильных растений, внешне похожих на суккуленты. В оазисах и по долинам пересекающих пустыни рек развиваются формации более мезофильной азональной растительности.

Тропические и субтропические пустыни флористически различны, так как расположены на территории разных флористических царств, но типы их формаций сходны. Кустарниковые и кустарничковые формации состоят из группировок склероморфных и обычно колючих растений, впадающих на период засухи в анабиоз, а после дождя в течение нескольких дней восстанавливают вегетацию, цветут и за несколько недель формируют зрелые семена. Травяной ярус состоит из разных эфемероидов и эфемеров. Для некоторых пустынь характерны формации многолетних трав с доминированием узко- и жестколистных злаков.

В американских и африканских пустынях встречаются особые формации суккулентов. В Новом Свете все это разнообразие создают стеблевые (семейство кактусы *Cactaceae*) и розеточные листовые формы (род агава *Agave*), в Африке – кактусовидные молочаи *Euphorbia*, разнообразные представители семейства ластовневые *Asclepiadaceae*, розеточные алоэ *Aloë* и аизооновые *Aizoaceae*.

Зона *пустынь* умеренного климата выражена только в глубине Евразии, в Средней и Центральной Азии. В пустынях умеренного климата, как и в пустынях тропиков и субтропиков, на структуру растительного сообщества большое влияние оказывают особенности субстрата. Преобладающим типом формаций являются низкорослые моно- и олигодоминантные заросли полукустарничков и кустарничков. Травостой образован немногочисленными длительно вегетирующими травами с участием эфемероидов и эфемеров. Суккулентов, столь характерных для тропических и субтропических пустынь, здесь нет.

Наибольшую эвритопность проявляет полынь белоземельная *Artemisia terrae-albae* и близкие к ней виды, входя в качестве эдификатора в пустынные сообщества разных типов. В каменистых пустынях она формирует однообразные сообщества совместно с солянками древовидной *Salsola arbuscula* и кустарниковой *S. laricina*. В северных глинистых пустынях она растет с другими кустарничками: биюргуном *Anabasis salsa* или кокпеком *Atriplex cana* или в нижнем ярусе редколесья, образованного саксаулом черным *Huloxylon aphyllum*.

В южных глинистых пустынях растительность представлена сообществами эфемеров и эфемероидов, в которых главную роль играют осока толстостолбиковая *Carex pachystylis* и мятлик луковичный *Poa bulbosa*. Травяной покров эфемерной глинистой пустыни развивается в короткий период весеннего максимума увлажнения; с наступлением лета эфемеры отмирают и выгорают, оставляя практически голый грунт.

Растительность солянковой пустыни представлена невысокими кустарниками-галосуккулентами (сарсазан *Halocnemum*, галомахис *Halostachys*, поташник *Kalidium* и др.) и галосуккулентными травами (солерос *Salicornia*, петросимония *Petrosimonia* и др.). В более влажных местах к ним присоединяются кустарники из порядка тамариковые *Tamaricales*.

В наименее нарушенных местах песчаных пустынь развиваются редкостойные монодоминантные леса из саксаула белого *Huloxylon persicum*, травяной покров в которых сложен осокой вздутой *Carex physodes* и плотным ковром мха тортулы пустынь-

ной *Tortula desertorum*. В более нарушенных местах в разреженных кустарниковых зарослях из саксаула добавляются разные виды песчаной акации *Ammodendron*, джугун *Calligonum*.

4.4. Растительный покров территории России

Растительный покров России чрезвычайно разнообразен – от арктической тундры на севере до пустынь и субтропиков на юге.

С изменением климата с севера на юг и с запада на восток на равнинной территории России отчетливо прослеживается зональность растительности (рис. 26). Зоны имеют вид более или менее широких полос, вытянутых в долготном направлении.

В широтном направлении на крайнем севере располагаются *арктические пустыни*, занимающие Землю Франса-Иосифа, Северный остров Новой Земли, Северную Землю, Острова Аджу и Де-Лонга, часть острова Врангеля и полуостров Таймыр. По горам Восточной Сибири они опускаются далеко на юг в виде гольцового пояса. На всей территории, занятой этим биомом, развита вечная мерзлота. В широтном направлении в нем выделяются: скально-ледниковая растительность и арктическая пустынная растительность.

Скально-ледниковая растительность характеризуется круглогодичным сохранением снегового покрова, на котором развиваются водорослевые сообщества. На свободных от снега скалах формируются накипные лишайники (роды ризокарпон *Rhizocarpon*, пармелия *Parmelia*, лецидия *Lecidia* и др.). *Арктическая пустынная растительность* отличается разнообразием сообществ: лишайниковые (доминируют бриопогон *Bryopogon divergens*, алектория *Alectoria ochroleuca*), моховые (гипновые мхи из родов дрепанокладус *Drepanocladus*, авлакомниум *Aulacomnium*, бриум *Brium*), травяные (виды камнеломок *Saxifraga*, звездчаток *Stellaria*, лисохвост альпийский *Alopecurus alpinus*, мятлик альпийский *Poa alpigena* и др.) пустыни.

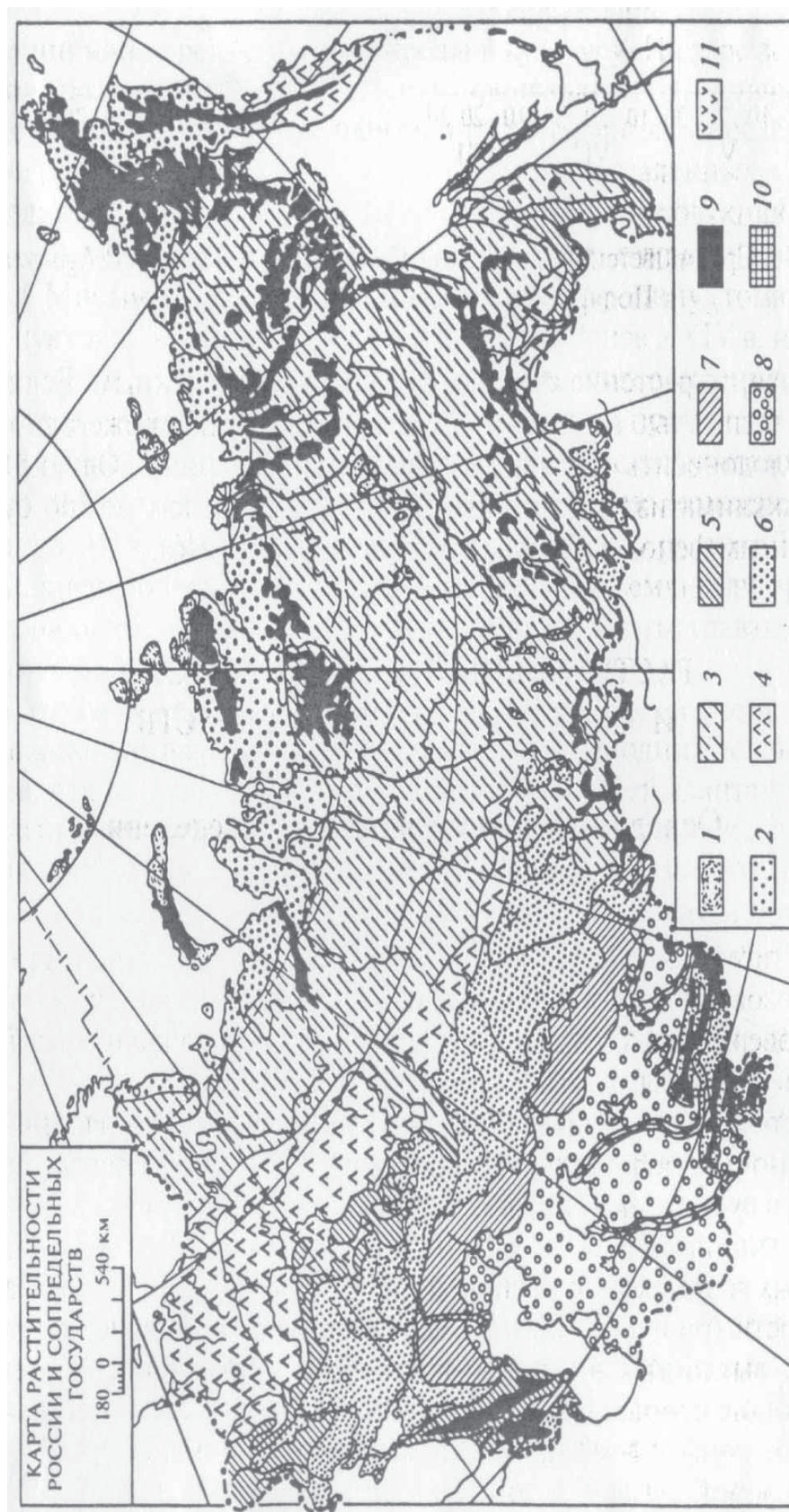


Рис. 26. Карта растительности России и сопредельных государств (по Г. П. Яковлеву, В. А. Челомбитко, 1990): 1 – ледники и полярные пустыни; 2 – тундры и лесотундры; 3 – леса хвойные (в том числе горные); 4 – леса хвойные с широколиственными элементами, хвойно-широколиственные (смешанные); 5 – леса широко- и мелколиственные, включая широколиственные леса Крыма и Кавказа, переходящие в хвойные, в верхних поясах гор; 6 – степи, включая горные цепи Кавказа и Средней Азии; 7 – полупустыни; 8 – пустыни различных типов; 9 – луга субальпийские, альпийские и нагорные тундры; 10 – леса широколиственные кавказских субтропиков; 11 – растительность речных долин

Арктические пустыни сменяет *тундровая растительность*, тянущаяся непрерывной полосой по побережью Северного Ледовитого океана от Кольского полуострова на западе до Беренгова пролива на востоке; занимает около 20% территории России. В пределах тундр выделяются *арктические полигональные* тундры, образованные дриадовыми и лишайниковыми сообществами. *Типичная мохово-лишайниковая* тундра сухих мест представлена сообществами гипновых мхов из дикрана удленного *Dicranum elongatum*, дрепаноклада крючковатого *Drepanocladus uncinatus* и видов политриха (*Polytricum alpinum*, *P. hyperboreum*, *P. piliferum*) и лишайниковыми тундрами из кустистых лишайников (кладоний *Cladonia*, цетрарий *Cetraria* и др.). Во влажных местах развиваются сырые моховые тундры из дикрана Бонжанова *Dicranum bonjeanii*, полуделли оттопыренной *Paludella squarrosa* и др. *Южная кустарниковая* тундра состоит из ерника (кустарниковых видов берез *Betula*), кустарниковых ив *Salix*, ольх *Alnus* и вересковых *Ericaceae*.

Растительный покров неодинаков и в долготном направлении. Так, в *европейско-западносибирской* тундре, расположенной от Мурманска до Енисея, облик кустарниковых тундр определяется березой карликовой *Betula nana* и кустарниковыми ивами (ивой сизой *Salix glauca*, шерстистой *S. lanata*, лапландской *S. lapponum*, копьелистной *S. hastata*). В лишайниковых тундрах господствует ягель (*ягельные тундры*), из кустистых видов кладонии – кладонии оленьей *Cladonia rangiferina*, лесной *C. sylvatica*, мелкой *C. uncialis*.

В области *центрально-сибирских* тундр в подзоне кустарниковой тундры карликовая береза замещается березой железистой *Betula exilis*. В типичной тундре сухие моховые тундры развиваются сильнее, чем сырые моховые, а лишайниковые тундры представлены сообществами цетрарии колпачковой *Cetraria cucullata* (*цетрариевые тундры*) и алектории бледно-желтой *Alectoria ochroleuca* (*алекториевые тундры*).

В *восточно-азиатских* тундрах, простирающихся на восток от Лены до самых окраин материка, видовой состав кустарниковой тундры резко меняется: представлен березой Мидденфор-

фа *Betula middendorffii*, в ивняках доминируют ива красная *Salix purchra*, байкальская *S. baicalensis* и параллельножилковая *S. parallelinervis*. На востоке в кустарниковых тундрах обилен кедровый стланик *Pinus pumila*. В подзоне типичных тундр наряду с цетрариевыми широко распространены ягельные тундры из различных видов кустистых кладоний.

Лесная растительность занимает самые большие площади территории России. В зональных лесных сообществах вкраплениями встречается интразональная растительность (луга, болота, сосняки и экстразональные сообщества). Среди лесов выделяются хвойные (тайга), хвойно-широколиственные или смешанные и широколиственные леса.

Тайга представляет наиболее типичный зональный тип растительности России (на нее приходится около 60% площади нашей страны). В тайге господствуют лиственничные, сосновые и еловые хвойные леса. Светлохвойные лиственничные леса (лиственничники) образованы лиственнице сибирской *Larix sibirica*, Гмелина или даурской *L. gmelinii*. Сосновые светлые леса образованы сосной обыкновенной *Pinus sylvestris* и темные – сосной сибирской, или кедровой *Pinus sibirica*. Темнохвойные леса сложены также теневыносливыми видами елей европейской *Picea abies* и сибирской *P. sibirica* и пихты сибирской *Abies sibirica*. Темнохвойные леса развиваются на довольно богатых, хорошо дренированных почвах. Кроме хвойных лесов, в этой подзоне распространены и летнезеленые мелколиственные леса из разных видов берез *Betula*, ольх *Alnus*, осины *Populus tremula*, чозении *Chosenia populifolia*, тополей *Populus*, которые представляют собой вторичные леса или сообщества промежуточной стадии гидросерии.

Огромная по протяженности зона тайги неоднородна, что позволяет выделить в ней подзоны: редколесье, северная, средняя и южная тайга. *Редколесные* таежные леса представлены западнее Печеры ельниками и сосняками, между Печерой и Уралом – елово-лиственничными лесами и за Уралом – лиственничниками. Подзону *северной тайги* составляют долгомошные леса, в напочвенном покрове которых доминируют мхи рода политрихум *Polytrichum* с участием сфагнов *Sphagnum*, кустарничковый

ярус образован преимущественно багульником болотным *Ledum palustre* и голубикой *Vaccinium uliginosum*. В подзоне средней тайги европейской части России наибольшее развитие получают ельники черничные, а в южно-таежных лесах — ельники-кисличники.

Изменение растительности в таежной подзоне изменяется и при продвижении с запада на восток. На европейской территории выделяются *западные хвойные* леса из *Picea abies*, в среднем течении Камы находится *двинско-тиманская* тайга из сибирского подвида ели европейской *Picea abies* supsp. *obovata* и *Abies sibirica*; также встречаются *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica*. Далее на восток до Урала расположена *печерско-верхнекамская* тайга, где к лесообразующим породам *двинско-тиманской* тайги присоединяется *Pinus sibirica*. В Западной Сибири на огромных пространствах Западносибирской низменности формируется *западносибирская* тайга, которую сменяет у Енисея *среднесибирская* тайга. *Якутская* тайга простирается от среднесибирской на восток до Верхоянского хребта и Алдана и на юг до Патомского нагорья. Это преимущественно светлохвойная лиственничная и лиственнично-сосновая тайга. *Верхне-колымская* тайга распространена от Верхоянского хребта до восточных пределов таежной зоны и образована исключительно *Larix gmellinii*. *Забайкальская тайга* образована *Larix gmellinii* *Picea abies* supsp. *obovata* и *Pinus sibirica*. *Зейско-североохотская* тайга занимает северное побережье Охотского моря между Джугджуром и Магаданом. Она представлена светлохвойными борами из *Pinus sylvestris* и лиственничниками из *Larix gmellinii* и темнохвойные леса из ели янской *Picea jezoensis*.

Хвойно-широколиственные леса хорошо выражены в европейской части России и представлены в основном елово-широколиственными лесами. Из широколиственных деревьев распространены дуб черешчатый *Quercus robur*, клен платано-видный *Acer platanoides*, липа сердцелистная *Tilia cordata*, вяз гладкий *Ulmus laevis* и ильм *U. glabra*, в подлеске кустарник лещина обыкновенный *Corylus avellana*. Наряду с ними в сложении лесов участвуют и другие виды, в связи с распростране-

нием которых выделяют несколько ботанико-географических районов. Так, в западных хвойно-широколиственных лесах (Калининградская область) вместе с *Picea abies* произрастают граб обыкновенный *Carpinus betulus* и ясень обыкновенный *Fraxinus excelsior*. В центральных хвойно-широколиственных лесах также содержится немало центрально-европейских флористических элементов, но *Carpinus betulus* здесь нет. В заволжских хвойно-широколиственных лесах к *Picea abies* присоединяется *Abies sibirica*, но не растет *Fraxinus excelsior*.

Подзона *широколиственных лесов* проходит на самом юге лесной зоны (в треугольнике Санкт-Петербург – Киев – Нижний Новгород) и снова появляется на Дальнем Востоке. В европейской части она представлена дубравами из *Quercus robur*, иногда ему сопутствует *Tilia cordata*. Обычными являются *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, реже встречаются *Ulmus glabra* и *U. laevis*, клен полевой *Acer campestre* и др. Травяной покров изобилует широколиственными летнезелеными растениями и эфемероидами. В дальневосточных широколиственных лесах лесообразующими породами являются также дуб монгольский *Quercus mongolica*, орех маньчжурский *Juglans mandshurica* и др. Здесь можно встретить бархатное дерево *Phellodendron amurense*, айлант *Ailanthus glandulosa*, софору японскую *Sophora japonica*, из лиан – кирказон маньчжурский *Aristolochia mandshuriensis* и много других видов. В кустарниковом ярусе доминируют виды родов жимолость *Lonicera*, рододендрон *Rhododendron*, бирючина *Ligustrum* и др.

Степная растительность, представленная сообществами травянистых ксерофитов, располагается южнее лесной зоны и занимает свыше 10% территории России. Непрерывная полоса степей простирается от юго-западной границы России с Украиной до Оби в Сибири. Зона степи практически полностью уничтожена хозяйственной деятельностью человека, и в настоящее время степная растительность сохранилась очень небольшими участками. Переходная *лесостепь* представлена сочетанием безлесных участков с многочисленными анклавами лесной растительности. В северной подзоне степей развиваются *разнотравные* степные сообщества, образованные многочисленными видами трав с до-

минированием двудольных растений («группа разнотравье»). Среди однодольных растений характерны широколистные злаки: костер береговой *Bromopsis riparium*, овсец пушистый *Helictotrichon pubescens*, тимофеевка степная *Phleum phleoides*, типчак *Festuca sulcata*, ковыль перистый *Stipa pennata* и др. Различаются западные, приволжские, заволжские, зауральские разнотравные степи.

Южная подзона представлена ковыльными и ковыльно-типчаковыми фитоценозами с безраздельным господством узколистных дерновинных злаков *Stipa*, *Festuca sulcata*, келерии изящной *Koeleria gracilis*, пырея гребенчатого *Agropyron cristatum* при участии эфемеров и эфемероидов. В волжско-донских степях главную роль играют Лессонгов ковыль *Stipa lessingiana* и тырса *S. capillata*. Заволжским ковыльным степям свойственно господство ковылей узколистного *S. stenophylla* и краснеющего *S. rubens*. Ареал ковыля краснеющего распространяется и на зауральские степи. На обширных понижениях Сибири большую роль среди степей играют «займища» – травяные болота на солонцах и солонцеватых почвах, где степные виды сочетаются с растениями более влажных местообитаний. Во флористическом отношении сибирские беднее европейских степей, а на крайнем востоке степной зоны можно встретить виды монгольского происхождения. Для даурских степей характерно доминирование ковыля Крыловского *S. krylovii* при участии ряда узколистных злаков и видов разнотравья: полыни холодной *Artemisia frigida*, лилии тонколистной *Lilium tenuifolium*, стеллеры карликовой *Stellera chamaejasme*. В предкавказской Сальской степи, занимающей Кумо-Манычскую впадину, основное покрытие создает ковыль украинский *S. ucrainica*.

Пустыни занимают незначительную часть территории России к югу от Волго-Донского канала, охватывая Ергени и Прикаспийскую низменность от дельты Терека до Волги; по левобережью Волги она простирается от Каспийского моря до широты Камышина.

На территории России выделяются две подзоны пустынь: северо-западная, переходная (подзона полупустыни), представ-

ленная злаковыми и полынными формациями, и юго-восточная подзона (собственно пустыня). Основными компонентами злаковых формаций являются *Festuca sulcata* и ромашечник тысячелистниковый *Pyrethrum achilleifolium*. Характерный облик полынной формации придает полынь черная *Artemisia pauciflora*, совместно с которой произрастают камфоросма монпельйская *Camphorosma monspeliensis*, кохия простертая *Kochia prostrata*, солонечник татарский *Linosyris tatarica*, пырей пшеницевидный *Agropyron triticeum*. В юго-восточной подзоне на глинистых почвах располагаются полынно-солянковые пустыни из *Artemisia pauciflora*, *Anabasis salsa*, *Atriplex cana* с участием солянок из рода солянка *Salsola*, климакоптера *Climacoptera*, сведа *Suaeda*, сарсазан *Halocnemum* и др. На песчаных почвах встречаются виды джужгуна *Calligonum*, песчаной акации *Ammodendron*, селина *Aristida*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Основная литература

1. Алехин, В. В. География растений с основами ботаники / В. В. Алехин, Л. В. Кудряшов, В. С. Говорухин. 2-е изд. – М., 1961. – 532 с.
2. Воронов, А. Г. Биogeография с основами экологии: учебник / А. Г. Воронов, Н. Н. Дроздов, Д. А. Криволуцкий, Е. Г. Мяло. 4-е изд. – М.: Изд-во МГУ: Высш. школа, 2002. – 292 с.
3. Воронов, А. Г. Биogeография мира: учебник для студ. географ. спец. ун-тов / А. Г. Воронов, Н. Н. Дроздов, Е. Г. Мяло. – М.: Высш. школа, 1985. – 272 с.
4. Тимонин, А. К. Ботаника: в 4 т. Т. 3: Высшие растения: учебник для студентов высш. учеб. заведений / А. К. Тимонин. – М.: Изд. центр «Академия», 2007. – 352 с.
5. Толмачев, А. И. Введение в географию растений / А. И. Толмачев. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 244 с.
6. Шафер, Р. Основы общей географии растений / Р. Шафер. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1956. – 380 с.

Дополнительная литература

1. Александрова, В. Д. Классификация растительности / В. Д. Александрова. – Л.: Наука, 1969. – 271 с.
2. Баландин, С. А. Общая ботаника с основами геоботаники: Учебное пособие для вузов / С. А. Баландин, Л. И. Абрамова, Н. А. Березина. – 2-е изд., испр. и доп. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. – 293 с.
3. Вальтер, Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика / Г. Вальтер. – М.: Прогресс, 1968. – Т. 1. – 551 с.; 1974. – Т. 2. – 423 с.
4. Виноградова, Ю. К. Процессы микроэволюции у адвентивных и интродуцированных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Ю. К. Виноградова. – М., 1992. – 40 с.
5. Воронов, А. Г. Биogeография: метод. указания / А. Г. Воронов. – М.: Изд-во МГУ, 1981. – 100 с.
6. Вульф, Е. В. Введение в историческую географию растений / Е. В. Вульф. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1932. – 356 с.
7. Гордеева, Т. Н. Практический курс географии растений / Т. Н. Гордеева, О. С. Стрелкова. – М.: Высш. школа, 1968. – 335 с.
8. Мейен, С. В. Основы палеоботаники: справочное руководство / С. В. Мейен. – М.: Недра, 1987. – 403 с.
9. Папченков, В. Г. Растения-вселенцы и их воздействие на мелководные экосистемы бассейна Волги / В. Г. Папченков // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: материалы науч. конф. – М.; Тула, 2003. – С. 79–81.
10. Сочава, В. Б. Введение в учение о геосистемах / В. Б. Сочава. – Новосибирск: Наука, 1978. – 319 с.
11. Сочава, В. Б. Растительный покров на тематических картах / В. Б. Сочава. – Новосибирск, 1979. – 259 с.
12. Тахтаджян, А. Л. Флористические области Земли / А. Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, 1978. – 248 с.
13. Тахтаджян, А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, Ленингр. отд., 1970. – 147 с.

14. Тимонин, А. К. Основы географии растений: учеб. пособие / А. К. Тимонин, Л. В. Озерова. – М.: МГОПУ, 2002. – 136 с.
15. Фукарек, Ф. Растительный мир Земли: В 2 т. / Ф. Фукарек и др. – М.: Мир, 1982. Т. 1. – 136 с.; Т. 2. – 184 с.
16. Хохряков, А. П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике / А. П. Хохряков // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85, № 5. – С. 1–11.
17. Шеляг-Сосонко, Ю. Р. О конкретной флоре и методе конкретных флор / Ю. Р. Шеляг-Сосонко // Ботанический журнал. – 1980. – Т. 65, № 6. – С. 761–774.
18. Шмитхюзен, И. Общая география растительности / И. Шмитхюзен. – М.: Прогресс, 1966. – 307 с.
19. Юрцев Б. А. Флора как природная система / Б. А. Юрцев // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – Т. 87, вып. 4. – 1982. – С. 3–22.
20. Юрцев, Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятий, подходы к изучению / Б. А. Юрцев // Теоретические и методологические проблемы сравнительной флористики: материалы II рабочего совещания по сравнительной флористике; Неренга, 1983. – Л.: Наука, Ленингр. отд., 1987. – С. 13–28.
21. Юрцев, Б. А. О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики / Б. А. Юрцев // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: материалы III рабочего совещания по сравнительной флористике; Кунгур, 1988. – СПб.: Наука, 1988. – С. 15–33.
22. Яковлев, Г. П. Ботаника: учебник для вузов / Г. П. Яковлев, В. А. Челомбитко; под ред. Р. В. Камелина. – СПб.: СпецЛит, Изд-во СПХФА, 2003. – 647 с.

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	3
1. ОСНОВЫ АРЕАЛОГИИ.....	5
1.1. Понятие об ареале вида. Структура ареала.	5
1.2. Возникновение и развитие ареала. Понятие о первичном ареале. Расселение видов. Регрессивные изменения ареалов	10
1.3. Ареалы викарных, или замещающихся, видов	13
1.4. Размеры ареалов. Эндемики. Реликты.....	15
1.5. Типы ареалов. Дизъюнкции и их причины	22
1.6. Ареал высших, чем вид, систематических категорий	28
1.7. Методы исследования развития ареала	31
1.8. Методы изображения (картирования) ареалов.....	36
2. ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИТОГЕОГРАФИИ	40
3. ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ	54
3.1. Понятие о флоре	54
3.2. Объем и признаки флоры	55
3.3. Анализ флоры	57
3.4. Элементы флоры	61
3.5. Конкретная, или элементарная, флора.....	65
3.6. Парциальная флора, или ценофлора	67
3.7. Эндемизм флоры и флористическое районирование Земли.....	68
3.8. Основные фитохории Земли	70
3.9. Основные фитохории России.....	77

4. ГЕОГРАФИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ.....	82
4.1. Географические закономерности подразделения растительного покрова Земли	82
4.2. Основные подходы к выделению географических единиц растительности	84
4.3. Основные биомы суши равнин	87
4.3.1. Влажные, или дождевые, тропические леса.....	87
4.3.2. Тропические сезонные леса, редколесья и колючие кустарники	91
4.3.3. Саванны	94
4.3.4. Субтропические жестколистные леса и кустарники	96
4.3.5. Степи и прерии.....	100
4.3.6. Широколиственные леса умеренного пояса	103
4.3.7. Бореальные хвойные леса, или тайга.....	106
4.3.8. Тундра	108
4.3.9. Пустыни	111
4.4. Растительный покров территории России.....	114
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	121
Основная литература	121
Дополнительная литература	122

Учебное издание

Борисова Марина Анатольевна

Богачев Владимир Васильевич

Биогеография

География растений

Учебное пособие

Редактор, корректор М. В. Никулина

Верстка И. Н. Иванова

Подписано в печать 29.09.10. Формат 60×84 1/16.

Бум. офсетная. Гарнитура «Times New Roman».

Усл. печ. л. 7,44. Уч.-изд. л. 6,44.

Тираж 100 экз. Заказ .

Оригинал-макет подготовлен в редакционно-издательском отделе
Ярославского государственного университета им. П. Г. Демидова.

Отпечатано на ризографе

Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова.
150000, Ярославль, ул. Советская, 14.

