

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ОРЕНБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ДЛЯ ОБУЧАЮЩИХСЯ
ПО ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ**

Б1.В.07 Биogeография

**Направление подготовки (специальность) 050306 Экология и
природопользование**

Профиль образовательной программы *экология*

Форма обучения *очная*

СОДЕРЖАНИЕ

1. Конспект лекций.....	3
1.1 Лекция № 1 Биogeография как наука, ее связь с другими науками.....	3
1.2 Лекция № 2 Экологические основы биогеографии.....	6
1.3 Лекция №3 Ареалогия.....	12
1.4 Лекция №4 Закономерности дифференциации живого покрова суши.....	18
1.5 Лекция №5-Биофилотические царства (часть-1).....	22
1.6 Лекция №6 Биофилотические царства (часть-2).....	27
1.7 Лекция №7 Биogeография водных мест обитания. Морские биоценозы.....	30
1.8 Лекция №8 Биogeография водных мест обитания. Пресноводные биоценозы.....	40
2. Методические указания по выполнению лабораторных работ	59
2.1 Лабораторная работа № ЛР-1 Экологические факторы	59
3. Методические указания по проведению практических занятий.....	62
3.1 Практическое занятие № ПЗ-1 Основные термины и понятия биогеографии.....	62
3.2 Практическое занятие № ПЗ-2 Экологическая классификация живых организмов.....	62
3.3 Практическое занятие № ПЗ- 3 Жизненные формы растений и животных.....	62
3.4 Практическое занятие № ПЗ-4 Понятие о биоценозе. Классификация биоценозов...	63
3.5 Практическое занятие № ПЗ-5 Космополиты, эндемики и реликты.....	64
3.6 Практическое занятие № ПЗ-6 Роль дрейфа континентов и колебаний уровня моря в формировании ареалов современных видов.....	64
3.7 Практическое занятие № ПЗ-7 Система широтной зональности.....	65
3.8 Практическое занятие № ПЗ-8 Высотная поясность.....	65
3.9 Практическое занятие № ПЗ-9 Биомы суши: Влажные тропические и экваториальные леса.....	67
3.10 Практическое занятие № ПЗ-10 Биомы суши: Саванны и субтропические леса..	67
3.11 Практическое занятие № ПЗ-11 Биомы суши: Степи и пустыни.....	68
3.12 Практическое занятие № ПЗ-12 Биомы суши: Хвойные и широколиственные леса.....	69
3.13 Практическое занятие № ПЗ-13 Биомы суши: тундры.....	70
3.14 Практическое занятие № ПЗ-14 Биogeография островов.....	71
3.15 Практическое занятие № ПЗ-15 Центры происхождения культурных растений..	71
3.16 Практическое занятие № ПЗ-16 Очаги одомашнивания животных.....	72

1.1 Лекция №1 (2 ч.)

Тема: «Биогеография как наука, ее связь с другими науками».

1.1.1 Вопросы лекции:

1. Биогеография как наука.
2. Структура биогеографии
3. Связь биогеографии с другими науками.
4. Терминология, принятая в биогеографии.

1.1.2 Краткое содержание вопросов:

1. Биогеография как наука.

Биогеография – это наука о географическом распространении и размещении на Земле организмов и их сообществ.

Она изучает, на какой территории распространены и как размещены объекты ее исследования: растения, животные, грибы и микроорганизмы, которые в совокупности образуют органический мир Земли. Следовательно, биогеография – это наука о распространении жизни на Земле.

Биогеография - наука находящаяся на стыке биологии и географии

Предмет – причины, механизмы и законы географического распространения микроорганизмов, грибов, растений и животных.

Существует **три подхода** к изучению проблем биогеографии:

- инвентаризационный, исследующий состав и структуру органического мира различных территорий земного шара;
- сравнительно-региональный, позволяющий сравнивать органический мир конкретных регионов и осуществлять биогеографическое районирование;
- казуальный, выявляющий причины пространственного распространения организмов и их сообществ, а также состав и структуру органического мира конкретных регионов и земного шара в целом.

Цели биогеографии:

1. Выявление закономерностей географического распределения организмов и их сообществ, его причин, причин структурно-функциональных и исторических особенностей живого покрова нашей планеты.

2. Решение проблем охраны и рационального использования ресурсов биосферы.

Задачи биогеографии:

1. изучение флоры и фауны различных участков земного шара;

2. районирование земного шара на основе изучения особенностей флоры и фауны;
3. составление биогеографических карт растительности и животного населения;
4. изучение распространения отдельных таксонов животных и растений;
5. анализ причин возникновения современных сообществ и истории развития Земли для объяснения распространения организмов
6. . Прогнозирование изменений растительного и животного мира в обозримом будущем для предотвращения обеднения его видового состава или сдвига последнего в нежелательную для человека сторону.

2. Структура биогеографии

По территориальному признаку:

- Биогеография материков,
- Биогеография океанов,
- Биогеография регионов (больших по площади) – флор и фаун.

По изучаемым сообществам:

- География растительного покрова,
- География животного населения,
- Общая география сообществ (синтетическая биогеография).

3. Связь биогеографии с другими науками.

Биогеография представляет собой науку, пограничную между географией и биологией, поэтому она **тесно связана с другими науками.**

Как **географическая наука** она стремится установить связь между растительным покровом, животным миром с одной стороны и географическими условиями (климатом, рельефом, почвами) – с другой, чтобы получить обобщенную картину органического мира на Земле. Биогеография определяет также географические ареалы видов, родов и других таксономических категорий организмов, изучает законы их размещения в пределах ареала, разрабатывает методы картирования ареалов и изучения их структуры. Особое значение для биогеографии имеет **ландшафтоведение** – наука о природно-территориальных комплексах (ПТК). При отыскании причин современной организации жизни на Земле и распространении организмов биогеография черпает сведения и из исторической **геологии и палеонтологи.** Одновременно биогеография является **биологической** наукой, так как именно живые организмы составляют ее предмет. От **ботаники и зоологии** она заимствует флористическое и фаунистическое направление

исследований, связанное с изучением флоры и фауны различных территорий, районированием суши и Мирового океана. Она определяет мировые биологические ресурсы, имеющие важнейшее значение для человечества. С **биоценологией**, изучающей сообщества и их распределение, биогеографию роднит комплексный подход к исследуемым объектам. В биоценологии, которая развивается на стыке биологических и географических отраслей знания, также используется комплексный подход к изучению живой природы. Таким образом, биогеография становится наукой о географическом распространении биогеоценозов и ее родство с биогеоценологией очевидно. На географическое распространение организмов непосредственное влияние оказывает среда обитания, поэтому биогеография тесно связана с **экологией**.

Флора—исторически сложившаяся совокупность видов растений, распространённых на конкретной территории («флора России») или на территории с определёнными условиями («флора болот») в настоящее время или в прошедшие геологические эпохи.

4. Терминология, принятая в биогеографии.

Растительность (растительный покров)— совокупность растительных сообществ (фитоценозов), населяющих Землю или отдельные ее территории. В отличие от флоры растительность характеризуется не видовым составом, а определенным сочетанием растений (сообществами), их численностью и взаимоотношениями.

Фауна – совокупность видов животных, обитающих на определенной территории или акватории и входящих во все их зооценозы. Огромное видовое разнообразие животных даже на ограниченной территории не позволяет привести их полный перечень. Поэтому зоогеографы ограничиваются описанием фауны млекопитающих, орнитофауны и т.д.

Животное население— исторически сложившаяся совокупность особей одного или многих видов животных в пределах какой-либо территории или акватории. Как и растительность, животное население характеризуется численностью особей, их сочетанием и взаимоотношениями.

Биота – совокупность флоры и фауны, исторически сложившаяся совокупность растений и животных, объединенных общей областью распространения. Виды, входящие в состав биоты могут не иметь экологических связей, например медведь и лягушка.

Экологическая система - совокупность совместно обитающих организмов разных видов и условий их существования, находящихся в закономерной взаимосвязи друг с другом.

Биогеоценоз - термин, близкий по содержанию к экосистеме. Обозначает, участок земной поверхности, на котором совокупность живых организмов и их среды обитания остаются однородными на протяжении длительного времени. В состав биогеоценоза входят два структурных компонента:

- *биоценоз* - совокупность растений, животных и микроорганизмов, населяющих относительно однородное жизненное пространство;
- *биотоп* - территория и условия среды, в которых существует биоценоз.

Ареал-часть земной поверхности или акватории, в пределах которой достаточно длительное время постоянно встречаются популяции определенного вида или другого систематического таксона живых организмов.

Биом — совокупность экосистемодной природно-климатической зоны. Для каждого биома характерна определенная форма растительности: для биома листопадного леса — широколиственные листопадные деревья, для степного биома — злаки.

Биосфера — уникальная оболочка Земли, содержащая всю совокупность живых организмов и ту часть вещества планеты, которая находится с ними в непрерывном обмене.

1.2 Лекция №2 (2 -ч)

Тема: «Экологические основы биогеографии».

1.2.1 Вопросы лекции:

1. Понятие биоценоз, биогеоценоз, экосистема.
2. Структура биоценоза
3. Классификация биоценозов
4. Представление о дискретности и континуальности: континуум, понятие экотона. Границы биоценозов

1.2.2 Краткое содержание вопросов

1. Понятия биоценоз, биогеоценоз, экосистема.

Биоценоз (греч. *bios* — жизнь, *koínos* — общий) — исторически сложившаяся устойчивая совокупность популяций растений, животных, грибов и микроорганизмов, приспособленных к совместному обитанию на однородном участке территории или акватории.

Составные части биоценоза.

Составными частями биоценоза являются фитоценоз (устойчивое сообщество растений), зооценоз (совокупность взаимосвязанных видов животных), микоценоз (сообщество грибов) и микробоценоз (сообщество микроорганизмов).

Понятия «экотоп» и «биотоп».

биотопом - участок земной поверхности (суши или водоема) с однородными условиями обитания, занимаемый тем или иным биоценозом(греч. bios — жизнь, topos — место).

экотоп — первичный комплекс факторов физико-географической среды без участия живых существ. Составные части экотопа климатоп (комплекс климатических факторов) и эдафотоп (почвенно-грунтовые условия).

Различия между этими понятиями в том, что биотоп — это условия среды, видоизмененные живыми организмами, а в пространственном отношении биотоп соответствует биоценозу.

Границы биоценоза устанавливают по фитоценозу, имеющему легко распознаваемые черты. Например, сосновые леса легко отличимы от еловых, верховое болото — от низинного и т. д. Кроме того, фитоценоз является главным структурным компонентом любого биоценоза, поскольку определяет видовой состав зоо-, мико- и микробоценозов.

Биогеоценоз

биоценоз и окружающая его неорганическая среда (экотоп) представляют собой сложную систему, получившую название экосистема или биогеоценоз.

Таким образом, биогеоценоз — это однородный участок земной поверхности с определенным составом живых организмов (биоценоз) и определенными условиями среды обитания (биотоп), которые объединены обменом веществ и энергии в единый природный комплекс

Биогеоценоз и экосистема — понятия сходные, но не тождественные. Понятие «экосистема» не имеет ранга и размерности, поэтому оно применимо как к простым (муравейник, гниющий пень) и искусственным (аквариум, водохранилище, парк), так и к сложным естественным комплексам организмов с их средой обитания. Биогеоценоз, согласно российскому ученому В. Н. Сукачеву, отличается от экосистемы определенностью объема. Если экосистема может охватывать пространство любой протяженности. — от капли прудовой воды с содержащимися в ней микроорганизмами до биосферы в целом, то биогеоценоз — это экосистема, границы которой обусловлены характером растительного покрова, т. е. определенным фитоценозом. Следовательно, любой биогеоценоз является экосистемой, но не всякая экосистема есть биогеоценоз.

2. Структура биоценоза

Видовая структура биоценоза — это совокупность составляющих его видов. В одних биоценозах могут преобладать животные виды (например, биоценоз кораллового рифа), в других биоценозах главную роль играют растения: биоценоз пойменного луга, ковыльной степи, елового, березового, дубового леса. Количество видов (видовое разнообразие) в различных биоценозах разное и зависит от их географического положения. Самая известная закономерность изменения видового разнообразия — его уменьшение от тропиков в сторону высоких широт. Чем ближе к экватору, тем богаче и разнообразнее флора и фауна.

Простым показателем разнообразия биоценоза является общее число видов, или видовое богатство. Если какой-либо вид растения (или животного) количественно преобладает в сообществе (имеет большую биомассу, продуктивность, численность или обилие), то такой вид называется доминантом, или эдификатором (от лат. *dominans* — господствующий). *Доминантные виды есть в любом биоценозе. Например, в ельнике ели, используя основную долю солнечной энергии, наращивают наибольшую биомассу, затеняют почву, ослабляют движение воздуха и создают массу неудобств для жизни других обитателей леса.*

Пространственная структура.

Пространственная структура биоценоза

Пространственная структура биоценоза определяется прежде всего сложением его растительной части — фитоценоза, распределением наземной и подземной массы растений. Заселение организмами того или иного биотопа определяется его экологическими факторами, и в первую очередь особенностями атмосферы, горной породы, почвы и ее вод. В ходе длительного эволюционного развития, приспосабливаясь к определенным абиотическим и биотическим условиям, живые организмы так разместились в биоценозе, что практически не мешают друг другу, их распределение носит ярусный характер.

Ярусность—это вертикальное расслоение биоценозов на равновысокие структурные части. Особенно четко она выражена в растительных сообществах (фитоценозах). Фитоценоз приобретает ярусный характер при наличии в нем растений, которые различаются по высоте. Растения, особенно их органы питания (листья, окончания корней), располагаясь на разной высоте или глубине, легко уживаются в сообществе, что—способствует увеличению числа организмов на единицу площади,

ослаблению конкуренции между ними, более полному и разностороннему использованию условий среды. В лесу обычно выделяется пять—шесть ярусов (рис. 11.4).

Ярусность выражена и в травянистых сообществах, но менее отчетливо и здесь меньше ярусов, чем в лесах.

Подземные части растений также располагаются ярусно. Как правило, корни у деревьев проникают на большую глубину, чем у кустарников. Ближе к поверхности располагаются корни мелких травянистых растений, а непосредственно на ней — ризоиды мхов. В поверхностных слоях корней значительно больше, чем в глубинных. Ярусы определяют структуру и сложение фитоценоза. При малой ярусности растительное сообщество называют простым, большой — сложным. Растения каждого яруса и обусловленный ими микроклимат создают определенную среду для специфических животных, что приводит к возникновению группировок растений и животных — популяций, тесно связанных между собой организмов.

Отсюда ярусы в биоценозе различаются не только высотой, но и составом организмов, их экологией и той ролью, которую они играют в жизни всего сообщества. В одном сообществе одни и те же виды в силу возрастных различий особей или частичного угнетения могут находиться в определенный период в разных ярусах. Например, всходы сосны, березы, пока они маленькие, располагаются в нижних ярусах леса. По мере роста при благоприятных условиях они займут свое место в верхнем ярусе.

В растительных сообществах животные также приурочены преимущественно к определенному ярусу. Среди насекомых, например, выделяются следующие группы: обитатели почвы — *геобий*, наземного поверхностного слоя — *герпетобий*, мохового яруса — *бриобий*, травостоя — *филлобий*, более высоких ярусов — *аэробий*. Среди птиц есть виды, гнездящиеся только на земле (куриные, тетеревиные, коньки, овсянки и т. д.), другие — в кустарниковом ярусе (певчие дрозды, снегири, славки) или в кронах деревьев (зяблики, королики, щеглы, крупные хищники и т. п.). Однако следует отметить, что некоторые животные могут перемещаться из одного яруса в другой. Так, серая белка кормится на земле, а спит и выводит потомство на деревьях. Птицы могут отдыхать на одном ярусе, а питаться на других. Неясыть обыкновенная охотится на млекопитающих в травянистом и приземном ярусах, а гнездится в древесном пологе.

Горизонтальная структура биоценоза

В биоценозе вертикальное распределение организмов обуславливает и определенную структуру в горизонтальном направлении. Расчлененность в горизонтальном направлении получила название *мозаичности* и свойственна практически всем фитоценозам. Обусловлена мозаичность такими причинами, как неоднородность

микрорельефа почв, средообразующее влияние растений и их биологические особенности. Мозаичность может возникнуть как результат деятельности человека (выборочная рубка, кострища и др.) или животных (выбросы почвы и их последующее зарастание, образование муравейников, вытаптывание, стравливание травостоя копытными и т. д.), вывалов древостоя во время ураганов и т. д.

В горизонтальной структуре биоценоза выделяют следующие структурные единицы: микрогруппировки, микроценозы, парацеллы, синузии и консорции.

Синузия (.synusia — совместное пребывание, сообщество) — часть фитоценоза (биоценоза), совокупность (объединение, группа) особей одного вида (синузия первого порядка) или сходных видов (синузии второго и третьего порядков)¹ Она характеризуется определенным видовым составом и эколого-биологическим единством входящих в нее видов. Например, синузия сосны, синузия брусники, синузия зеленых мхов и другие синузии лесной зоны. В полынно-солянковой пустыне выделяют синузии летне-осенних кустарников (полыни, солянки), ранне-весенних эфемеров и эфемероидов.

Парацеллы — это структурные части горизонтального расчленения биоценоза, отличающиеся составом, структурой, свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена.

Консорция — ценотическая популяция свободноживущего зелёного растения вместе со всеми связанными с ним популяциями других организмов (животные, бактерии, грибы и т. д.).

Трофическая структура.

Взаимодействие организмов, занимающих определенное место в биологическом круговороте, называется трофической структурой биоценоза.

В биоценозе различают три группы организмов. Продуценты, консументы, редуценты.

3. Классификация биоценозов

Растительный покров разнообразен, и поэтому, чтобы правильно учитывать и использовать растительные ресурсы, необходимо все это многообразие привести в определенную систему, т.е. классифицировать. Следует различать классификацию флоры и растительного покрова.

В России принято выделять следующие таксономические категории растительности: ассоциация, группа ассоциаций, формация, группа формаций, класс формаций, тип растительности. **К ассоциациям относят фитоценозы с однородным видовым составом, одинаковой структурой, приуроченностью к сходным условиям**

местообитания. Ассоциации выделяют по однородности видового состава, общими должны быть доминанты и содоминанты.

К группе ассоциаций относят все ассоциации, различающиеся по составу одного из ярусов при тождестве основных особенностей остальных ярусов, в том числе главного яруса: Так, группа ассоциаций ельники зеленомошные объединяет ассоциации ельников, в мохово-лишайниковом покрове которых преобладают зеленые мхи. В ее состав входят ассоциации ельник бруснично-зеленомошный, чернично-зеленомошный, кисличный зеленомошный и зеленомошный чистый (без кустарничков).

В формацию входят группы ассоциаций, характеризующиеся общими эдификаторами. Так, в таежных лесах различают формации: ели европейской и сибирской, сосны обыкновенной, березы повислой.

К группе формаций относят такие формации, эдификаторы которых принадлежат к одной жизненной форме. Так, формации ели сибирской и европейской, пихты сибирской и других теневыносливых хвойных деревьев образуют группу формаций темнохвойные леса. А формации светлюбивых хвойных деревьев (сосны обыкновенной, лиственницы сибирской др.) составляют группу формаций светлохвойные леса.

Группы формаций с эдификаторами, сходными по жизненной форме, объединяют в классы формаций. Так, группы формаций темнохвойных и светлохвойных лесов объединяют в класс формаций хвойные леса. Группы формаций мелколиственных и широколиственных лесов умеренной зоны образуют класс формаций лиственные леса с опадающей на зиму листвой.

Классы формаций объединяют в тип растительности. Тип растительности выделяют по морфолого-экологическим признакам. Классы формаций хвойные и лиственные леса с опадающей на зиму листвой относят к лесному типу растительности (леса). **Выделяют следующие основные типы растительности: лесная, луговая, степная, болотная.**

4. Представление о дискретности и континуальности: континуум, понятие экотона. Границы биоценозов

Растительный покров покрывает поверхность земного шара сплошным зеленым ковром (за исключением пустынных и ледниковых зон). Если бы не деятельность человека, то зеленый покров планеты так и оставался бы сплошным и ненарушенным. Растения покрывающие сушу, создают непрерывную ткань взаимовлияний. Это касается не только сухопутной, но также и водной растительности.

Непрерывность, как свойство растительного покрова, носит название **континуума**.

Однако растительный покров любой местности, складывается из различных растительных сообществ. Можно выделить обособленные участки елового или соснового леса, болота, луга и т.п. Такие обособленные участки можно назвать **дискретными единицами**.

Континуальность - это свойство растительного покрова, выражающееся в том, что любых два произвольно выбранных примыкающих друг к другу участка, независимо от их размеров и способа определения их границы, всегда имеют общие признаки..

Растительному покрову присущи свойства как **континуальности, непрерывности, так и относительной дискретности**, которые выражены одновременно и всюду.

С проблемой континуальности связана проблема определения границ биоценозов. Хотя различные биоценозы и представляют собой естественные экосистемы с определенной степенью целостности и очерченными границами, провести четкие границы между биоценозами не всегда представляется возможным. Сухой лес постепенно переходит в увлажненный луг, который сменяется совсем влажным болотом. Визуально мы отграничим лес от луга и болота, но провести линию границы существует переходная полоса различной ширины и длины, потому что жесткие, резкие границы в природе редкое исключение. Они характерны главным образом для сообществ, подверженных интенсивному антропогенному воздействию. **Такая переходная полоса (или зона) между смежными физиономически различными сообществами называется экотон**, где присутствуют организмы как из одного, так и из другого биоценоза. Поэтому часто количество видов в экотоне превышает количество их в каждом из граничащих биоценозов. **Такое явление- тенденция к увеличению разнообразия и плотности организмов на границах биоценозов носит название краевой эффект**. Наиболее отчетливо краевой эффект проявляется в зонах, отделяющих лес от луга (зона кустарников), лес от болота и т.д.

1.3 Лекция № 3 (2 ч)

Тема: «Ареалогия».

1.3.1. Вопросы лекции:

1. Космополиты и эндемики
2. Структура ареала
3. Границы ареалов

1.3.2 Краткое содержание вопросов:

1. Космополиты, эндемики, реликты.

Ареал - часть земной поверхности или акватории, в пределах которой достаточно длительное время постоянно встречаются популяции определенного вида или другого систематического таксона живых организмов.

Задачей ареалогии является анализ закономерностей географического распространения организмов.

В биогеографии главным объектом изучения является ареал вида, поскольку вид - основная и исходная таксономическая категория живых организмов.

Ареал - важнейшая географическая характеристика биологического вида. Формирование ареалов осуществляется в результате взаимодействия процессов эволюции живых организмов и условий среды их обитания, под контролем которых в значительной степени находятся возможности расселения вновь возникающих таксонов.

Космополиты – виды, роды и более крупные таксономические категории растений и животных, обитающие не менее чем на 3-х материках.

Для отнесения наземных организмов к космополитам должно выполняться условие, заключающееся в распространении их по всей суше, а морских – по всему Мировому океану. Космополиты имеют не только весьма обширный ареал, но и широкий диапазон экологической толерантности: они способны существовать в различных местообитаниях. *К космополитам* относятся **растения водной среды и влажных местообитаний**, что объясняется большой однородностью среды и расселением их текучими водами и перелетными птицами (тростник, рдест, ряска, рогоз, папоротник-орляк). К этой группе, благодаря широкой экологической адаптации, относятся также **сорные и мусорные** (рудеральные) растения: одуванчик, лебеда белая, подорожник большой, пастушья сумка. Среди **животных** космополитами оказались те виды, которые соседствуют с человеком: муха, постельный клоп, домовая мышь, серая и черная крысы, рыжий таракан. Сам человек также близок к полному космополитизму. Видов растений, подлинных космополитов, то есть распространенных на все континентах (Кроме Антарктиды) и во всех природных зонах не существует.

Эндемики (редкие) – это виды, имеющие ограниченный ареал распространения, не выходящий за пределы той или иной природной области, имеющие географические границы. Понятие «эндемики» применяется в том случае, когда вид или род встречается только на одном материке или его части. *Ареалы эндемиков иногда очень малы по площади, так сосна Эльдарская в Восточном Закавказье имеет площадь 50 га. Уникальную эндемичную флору имеет озеро Байкал; из 600 видов растений и 1200 видов животных $\frac{3}{4}$ –эндемики.*

а) **Палеоэндемики** (древние эндемики) – это эндемичные виды (роды) растений и животных, возникшие очень давно и существующие длительное время. Они обычно не связаны родственными отношениями с представителями местной флоры и фауны (фауна Австралии и Мадагаскара).

б) **Неоэндемики** (молодые эндемики) – это виды (роды) растений и животных, ограниченность ареала которых связана с их молодым происхождением, находятся в родственных отношениях с другими представителями местной флоры и фауны. Так в Средней Азии появились виды полыней, а на Британских островах среди неоэндемиков белка, имеющая более светлый мех. В целом палеоэндемизм – признак угасания вида, а неоэндемизм – развития.

Реликты (древние) – виды растений и животных, входящие в состав биоты конкретной географической области как пережитки флор и фаун минувших геологических эпох и находящиеся в несоответствии с современными условиями существования. О реликтовых ареалах целесообразно говорить лишь в том случае, если вид за пределами своего основного ареала имеет **ограниченное местоположение**. *Если же он широко распространен в области, значительно удаленной от главного ареала, то это островные находения – эксклавы.* Реликтовые ареалы и эксклавы образуются в результате сокращения площади ареала под влиянием климатических и других экологических факторов. Решающие условия, когда вид относят к реликтам – **это редкость и изолированность.**

Классификация реликтов:

Реликты классифицируются по их возрасту (климатические), отражению определенных эдафических условий (эдафические или геоморфологические), принадлежности к растительным формациям (формационные).

а) **Климатические** реликты свидетельствуют о климатических условиях тех геологических периодов, в течение которых они имели обширные ареалы. В умеренных широтах Северного полушария реликты теплого периода (палеоген, неоген) сохранились в наиболее подходящих для них климатических условиях, образовав убежища (Западное Закавказье – каштан; Поозерье – водный папоротник сальвиния), много реликтов встречается в горах. Особую группу составляют климатические **реликты ледникового периода**. При наступлении ледника флора и фауна северных широт были оттеснены на более южные территории, а при отступлении часть видов там и осталась. Места обитания реликтов ледникового периода находятся южнее их основного современного ареала и понятие «реликт» в данном случае относительно.

б) **Эдафические или геоморфологические** реликты свидетельствуют о смене песков грунтами более тяжелого механического состава, изменении береговой линии моря, солености водной среды.

в) **Формационные реликты** отражают смену растительных формаций на определенной местности. Например, при наступлении дубрав на темнохвойные леса в древесном ярусе в одиночных экземплярах остается ель. Возраст формационных реликтов, в отличие от климатических, может измеряться сотнями лет.

Часто очень трудно различать климатические, эдафические и формационные реликты, поскольку ни один их абиотических факторов не является единственной причиной реликтовости. Как правило, с изменением климата связаны трансформации почвенного и растительного состава.

Сказанное о растительных реликтах, во многом справедливо и для **животных**. Реликтами в животном мире считаются роды и виды уже прошедшие эпоху расцвета и сократившие или сокращающие свой ареал, так как изменились экологические условия. Для реликтов в мире животных характерны уменьшение численности их популяций и сокращение ареала. Они могут быть древними (гаттерия) и сравнительно молодыми (белая куропатка в Альпах, заяц беляк в Европе).

Как правило, реликт является палеоэндемиком, но в отличие от него имеет значительно большую площадь распространения. Вид может быть реликтовым не во всем своем ареале, тогда как палеоэндемик занимает всю площадь своего ограниченного ареала.

2. Структура ареала

Многообразие мест происхождения, возраста и факторов, лимитирующих существование таксонов, является причиной необычайного разнообразия протяженности и конфигурации их ареалов. Можно, однако, выделить ряд типов ареалов, различающихся по своим характеристикам.

Типы ареалов:

1. Простой ареал имеет сплошную территорию. Установление границ простых ареалов не составляет особых трудностей, если организмы лишены возможности активно перемещаться (растения), либо ведут оседлый образ жизни (некоторые животные).

2. Сложный ареал имеет разорванную территорию. Для птиц это может быть область размножения, зимовок, вместе с миграционным путем. Среди животных много видов, которые в различные периоды жизненного цикла или сезоны меняют область распространения (птицы, млекопитающие).

3. Сплошной— это ареал, все участки которого доступны для особей вида, занимающего его. Перемещение особей с одного участка на другой в пределах сплошного ареала осуществляется при помощи естественных факторов расселения и не носит случайный характер. Внутри сплошного ареала нет непреодолимых географических барьеров, разделяющих его на отдельные участки. Все простые ареалы являются сплошными. Следует отметить, что ареалы также бывают **первичные и вторичные**, причем **первичный** ареал, в котором происходит становление вида, является сплошным.

4. Разорванный ареал (дизъюнктивный)

– возникает при изменении условий существования вида: появляются горные системы, изменяется климат.

а) **Гомогенная** (однородная) дизъюнкция, когда не граничащие друг с другом участки заселены одной и той же формой вида (русская выхухоль).

б) **Гетерогенная** (разнородная) дизъюнкция, когда разорванные участки заселены разными подвидами одного вида, разными видами одного рода (дуб скальный, дуб монгольский) или разными родами одного семейства. Гомогенные разрывы ареала в возрастном отношении моложе гетерогенных.

5. В зависимости от занимаемой площади.

Площадь ареала может быть сопоставима с площадью почти всей суши или ограничиваться небольшим участком. В зависимости от размеров занимаемой территории выделяют различные ареалы узколокальные, локальные, субрегиональные, региональные, полирегиональные, космополитические.

а) **Узколокальные** – характерны для видов, имеющих крайне ограниченную площадь распространения (нелетающие насекомые: жуки-бомбардиры на 1-2 горных хребтах Кавказа; обитатели пещер: летучие мыши).

б) **Локальные** – по площади несколько больше узколокальных.

в) **Субрегиональные** – больше локальных.

г) **Региональные** – больше субрегиональных. Если вид распространен по всей территории региона, его считают трансрегиональным. Под регионом в данном случае понимают определенную крупную территориальную единицу, как правило на одном материке.

д) **Полирегиональные** – более широкие ареалы, включающие регионы, расположенные на нескольких, но не более чем на трех материках (белая куропатка). К полирегиональным относятся ареалы следующих представителей флоры Евразии: евразийские виды в пределах умеренной зоны Евразии; евроазиатские виды, встречающиеся по всей Европе, в западной и Восточной Сибири до Дальнего Востока.

Для наименования полирегионального ареала используют названия регионов, в которых обитает вид, род и т.д.

е) **Космополитические** ареалы – характерны для таксономических категорий, обитающих не менее чем на трех материках. Они свойственны обычно водным и болотным растениям, нередко распространяемым перелетными птицами (тростник, ряска), сорным травам, многим морским животным, некоторым насекомым. Космополитические ареалы часто ограничиваются широтными пределами и присущи организмам, распространяющимся в определенных физико-географических поясах или природных зонах.

Дополнительно космополитические ареалы делят на несколько типов. Циркумконтинентальные ареалы встречаются на суше (циркумумеренные, циркумбореальные). Циркумокеанические ареалы встречаются на океанических и морских акваториях (планктон). Циркумполярные ареалы на суше охватывают зоны арктических пустынь, тундр, лесотундр (песец). Биполярные ареалы характерны для организмов циркумполярных областей в Северных и Южных полушариях. Некоторым организмам свойственны биполярные разрывы ареалов, когда они присутствуют в умеренных холодных широтах обоих полушарий, но отсутствуют в приполярных областях (виды сфагнумов, мхов, буков). Биполярное распространение растений возможно **связано** с переносом семян и **спор перелетными птицами** на большие расстояния. Не исключена **миграция** в Южное полушарие представителей бореальной флоры по горным системам во время четвертичного оледенения, когда снеговая линия в тропических широтах была ниже современной.

3. Границы ареала.

Границы ареала могут быть постоянными (стативными) и подвижными (транзитивными), которые в свою очередь делятся на расширяющиеся (прогрессивные), сужающиеся (регрессивные) и пульсирующие.

а) **Постоянные** или стативные границы ареала имеют место, когда вид или род достиг естественных границ своего распространения и его дальнейшее расселение невозможно. Они могут быть климатическими, эдафическими, конкурентными. За пределами постоянных границ климатические и эдафические условия неблагоприятны для существования организмов какой либо таксономической принадлежности, тогда как конкурентные границы связаны с присутствием конкурентных видов. Среди постоянных границ ареала выделяют также **непроходимые**, через которые невозможно механическое проникновение видов (разные среды).

б) **Подвижные** или транзитивные границы делятся на три типа расширяющиеся, сужающиеся и пульсирующие.

– **Расширение** ареала имеет место, если вид не достиг естественных границ.

– **Сужающиеся** ареалы существуют лишь в пределах территорий, на которых организмы определенной таксономической категории не обеспечены ресурсами для жизнедеятельности.

– **Пульсация** ареала связана с изменением климатических и других природных условий на его границах.

1.4 Лекция №4 (2 ч.)

Тема: «Закономерности дифференциации живого покрова суши».

1.4.1. Вопросы лекции:

1. Градиенты экологических факторов
2. Система широтной зональности
3. Азональность и интрозональность.
4. Высотная поясность.

1.4.2. Краткое содержание вопросов

1. Градиенты экологических факторов

Можно выделить четыре основных типа градиентов экологических факторов среды:

- **широтно-зональный градиент** формируется под воздействием различий в количестве солнечного тепла, поступающего на разные участки планеты;
- **высотно-поясной градиент** формируется под влиянием изменения температуры, влажности, атмосферного давления и других факторов по мере подъема от поверхности земли;
- **градиент континентальности** возникает вследствие изменения атмосферного давления и характера циркуляции атмосферных масс по мере удаленности территории от центра континента к океанам;
- **катенный градиент** является результатом перераспределения влаги и химических веществ почв по мезорельефу в рамках конкретной местности.

2. Система широтной зональности

Широтная зональность — закономерное изменение физико-географических процессов, компонентов и комплексов геосистем от экватора к полюсам.

Первичная причина зональности — неравномерное распределение солнечной энергии по широте вследствие шарообразной формы Земли и изменения угла падения солнечных лучей на земную поверхность. Кроме того, широтная зональность зависит и от расстояния до Солнца, а масса Земли влияет на способность удерживать атмосферу, которая служит трансформатором и перераспределением энергии

Самые крупные зональные подразделения географической оболочки — **географические пояса**, их выделяют по радиационному балансу (приходу-расходу солнечной радиации) и характеру общей циркуляции атмосферы.

На Земле существуют следующие географические пояса: экваториальный, субэкваториальные (северный и южный), тропические (северный и южный), субтропические (северный и южный), умеренные (северный и южный), субполярные (субарктический и субантарктический), полярные (арктический и антарктический).

Под влиянием океанов на материках внутри географических поясов образуются **долготные секторы** (в поясах умеренных, субтропических и тропических), приокеанические и континентальные. Совокупное действие поясных и секторных закономерностей и определяет обособление зон и их распространение

На равнинах в пределах географических поясов выделяют **природные зоны**. **Природная зона** (gzone — «пояс»), *физико-географическая зона* — часть географической оболочки Земли и географического пояса, имеющая характерные составляющие её природные компоненты и процессы. Это — климат, рельеф, гидрологические и геохимические условия, а также почвы, растительность и животный мир. Климатические условия (температура, увлажнение, цикличность их изменений) являются определяющими факторами.

Природные зоны названы по присущему им типу растительности — их наиболее яркой географической особенности. Зоны закономерно сменяются от экватора к полюсам и от океанов вглубь континентов.

3. Азональность и интрозональность.

В структуре биоценотического покрова зон различают *зональные, экстразональные и интразональные* биоценозы. Зональные биоценозы развиваются на плакорах (термин *плакор* введен в науку известным русским лесоводом и биогеографом Г. Н. Высоцким) - хорошо дренированных водораздельных равнинах с почвами среднего механического состава - легкосуглинистыми или супесчаными. Иными словами, радиационный режим и условия увлажнения на плакорах типичны для зоны.

Зональные биоценозы развиваются на плакорах - хорошо дренированных водораздельных равнинах.

Экстразональные - участки зональных биоценозов включенные в другие природные зоны во внеплакорных условиях. Пример: фрагменты широколиственных лесов в степной зоне развивающиеся в склонах балок и речных долин.

К **интразональным** биоценозам относятся такие, которые не образуют собственной зоны и существуют во внеплакорных условиях одной или нескольких природных зон. Пример: пойменные (периодически заливаемые) луга, биоценозы болот.

Экстразональные - это те биоценозы, которые в специфических условиях местообитания "выходят" за пределы своей зоны, чаще всего проникая в смежные. Так, фрагменты широколиственных лесов европейской части России в степной зоне тяготеют к склонам балок и речных долин, где условия увлажнения более благоприятны для них, чем на плакорах, и где комплекс экологических условий в известной степени воссоздает условия смежной зоны. Здесь они являются экстразональными.

К **интразональным** биоценозам относятся такие, которые нигде не выходят на плакоры и не образуют собственной зоны. Интразональные биоценозы связаны в своем распространении с местообитаниями, где условия увлажнения по тем или иным причинам существенно отличаются от таковых на плакорах. Яркий пример таких биоценозов - пойменные (периодически заливаемые) луга, растительность и животное население которых существенно отличаются от зональных. Интразональными являются и биоценозы литоралей: засоленные приморские луга в умеренных широтах, мангровые формации в тропическом поясе. Развитие интразональных биоценозов подчиняется важнейшим географическим закономерностям и, например, между пойменными лугами, расположенными в степной и таежной зонах, существуют известные различия. Еще заметнее различия между биоценозами болот, расположенных в разных зонах.

4. Высотная поясность.

Высотная поясность - закономерная смена природных условий и ландшафтов в горах по мере возрастания абсолютной высоты (высоты над уровнем моря). Смену природных зон в горах часто сравнивают с движением по равнине в направлении с юга на север. Но в горах смена природных зон происходит более резко и контрастно и ощущается на сравнительно небольших расстояниях. **Горная страна** — обширный участок земной поверхности большой протяжённости (до нескольких тысяч км) и сложной конфигурации со складчатой и складчато-глыбовой структурой земной коры, поднятый до высоты нескольких тысяч м над уровнем моря и окружающих равнин, характеризующийся в своих пределах резкими колебаниями высот^[1].

Почти каждая горная страна на Земле имеет свои особенности вертикальной поясности. Характер высотной поясности меняется в зависимости от экспозиции склона, а также по мере удаления гор от океана.

Совокупность высотных поясов горной системы или конкретного склона обычно называется **спектром поясов**. В каждом спектре **базисным** является ландшафт подножия гор, близкий к условиям горизонтальной природной зоны, в которой находится данная горная система.

Наибольшее число высотных поясов можно наблюдать в горах, расположенных в тропиках, наименьшее — в горах такой же высоты, как в районе Полярного круга.

Тип высотной ландшафтной поясности — это закономерное для данной природной зоны сочетание высотных поясов, последовательно сменяющих один другого от подножий гор к вершинам. Если каждой природной зоне на равнине присущ свой особый тип ландшафта, то для каждой горной территории, расположенной в пределах одной природной зоны, характерен свой особый тип ландшафтной поясности.

Высотные пояса:

Пустынно-степной пояс — зоны с сухим климатом, преимущественно пустынной и степной растительностью. Характерен для подножий и низкогорий континентальных горных массивов. По мере набора высоты в пустынно-степных поясах ландшафты сменяются с горно-пустынных на горно-полупустынные, а затем на горно-степные

Горно-лесной пояс наиболее влажный из всех горных поясов. Растительность горно-лесного пояса наиболее близка к средним широтам: хвойные, лиственные и смешанные леса, кустарники и травы. Фауна представлена широким разнообразием травоядных, хищников, насекомых и птиц.

Горно-луговой пояс — пояс объединяющий субальпийский или альпийский пояса.

Субальпийский пояс — зона, в которой субальпийские луга перемежаются с редколесьями. Сочетает в себе открытые ландшафты и криволесья.

Альпийский пояс — покрытая травами и стелющимися кустарниками, перемежающихся с каменными осыпями, высокогорная область выше границы леса и криволесий. В Альпах и Андах граница альпийского пояса находится на высоте 2 200 м, на Восточном Кавказе — 2 800 м, на Тянь-Шане — 3 000 м, а в Гималаях — выше 3 600 м.

Горно-тундровый пояс характеризуется продолжительной суровой зимой и коротким холодным летом. Среднемесячные температуры в этом поясе составляют менее +8°. Для всех верхних горных поясов характерны сильные ветры, перевевающие снежный покров зимой и иссушающие поверхность почвы летом. Растительность мохово-лишайниковая и аркто-альпийская кустарничковая.

Нивальный пояс (nivalis — снежный, холодный) — пояс вечных снегов и ледников, самая верхняя высотная зона гор. Высота нивального полюса понижается от 6 500 м в Андах и центральной Азии к северу и югу опуская до уровня моря на 80-х широтах (см. схему Карла Тролля). Свободные от снега небольшие пространства испытывают усиленное морозное выветривание, что обуславливает наличие грубообломочной коры выветривания (камни, щебень). На ней селятся лишайники и единичные цветковые травы. В нивальный пояс иногда заходят некоторые насекомые, птицы, единичные виды грызунов и хищников.

1.5 Лекция №5 (2 ч)

Тема: «Принципы биогеографического районирования, характеристика биофилотических царств».

1.5.1. Вопросы лекции:

1. Принципы биогеографического районирования.
2. Характеристика Ориентального царства
3. Характеристика Эфиопского царства
4. Характеристика Мадагаскарского царства

1.5.2. Краткое содержание вопросов

1. Принципы биогеографического районирования.

Хорошо известно, что распределение живых организмов по земному шару очень неравномерное. Разные материки и разные их части заселены различными видами, родами, семействами и представителями таксонов растений и животных даже более высокого ранга. На разных континентах и в их частях формируются различные типы экосистем. В целом живой природе присуща дифференциация как неотъемлемое ее свойство. Дифференциация живой природы, в частности на суше, проявляется на различном уровне и зависит от разных причин. Прежде всего, это материковая дифференциация, зависящая от удаленности материков и их постоянного смещения относительно друг друга (дрейфа континентов). Кроме того, в распространении живых организмов на каждом из континентов, как и в других явлениях природы, находят свое проявление общие закономерности территориальной физико-географической дифференциации – физико-географическая поясность, секторность и азональность (провинциальность, или региональность).

В системах флористического и фаунистического районирования выделяются единицы различного ранга: *царства, области, провинции, округа, районы*.

рассмотрение царств проводится от наиболее древних к более молодым. Помимо древности учитываются преобладающие исторические связи, «родственность» между биофилотами. «Генеалогический ряд» биофилотических царств выглядит так: **Ориентальное – Эфиопское – Мадагаскарское – Капское – Австралийское – Антарктическое – Неотропическое – Неарктическое – Палеарктическое**.

2. Характеристика ориентального царства

Ориентальное царство включает в себя полуострова Индостан и Индокитай, Малакку, восточную оконечность Аравии и ряд островов – Суматру, Яву, Калимантан, Филиппины, Шри Ланку и острова Пацифики: от Каролинских и Маршаловых до Туамоту и Гавайских. Царство включает 4 области: Индийскую, Индокитайскую, Малайскую и Тихоокеанскую.

Флора Ориентальная флора представляет собой наиболее насыщенную как древними, так и более современными видами, биоту земного шара. На полуострове Малакка расположен центр разнообразия папоротникообразных, которые представлены жизненными формами деревьев, лиан, эпифитов. В этом же регионе наиболее разнообразны представители семейств *Непентасов*. Ориентальное царство отличается обилие пальм - только на Малаккском полуострове их более 100 видов. Разнообразна и богата эндемичными формами флора Больших Зондских островов.

Многочисленны на Калимантане и представители семейства Орхидей. Среди них немало эндемичных родов и видов особого упоминания заслуживает гигантская эпифитная тигровая орхидея.

Фауна. Фауна насекомых отличается исключительным разнообразием. Здесь обитает более 4 тыс. различных родов, среди них около 40% эндемики. Эндемичны также *листовидные бабочки* из семейства нимфалид. В Индии распространена знаменитая бабочка *калима* обладающая сложной мимикрией.

Отряд приматов представлен богато, и три семейства (тупайи, лоризиды и гиббоновые) обитают лишь здесь. На Суматре и Калимантане обитает орангутан. Индийский слон распространен от Индии до Суматры (он более близок к мамонту, чем к африканскому слону). Среди непарнокопытных эндемичны три вида носорогов – индийский, суматранский и яванский, имеющие родичей в Эфиопском царстве, а также чепрачный тапир.

На островах Суматра и Калимантан обитает *орангутанг* из семейства человекообразных обезьян

Среди *кошек* (около 10 видов) типичны наиболее крупные: *тигр*, *леопард*, *гепард*, а также более мелкие виды, например, *рыбья кошка*-эндемик области. Однако многие крупные кошки стали редкими во всех областях.

3. Характеристика Эфиопского царства

Занимает большую часть Африки (от южной окраины Сахары и до бассейна р. Оранжевой); южную Аравию и о. Сокотра, ряд островов в Атлантике (Св. Елены и Вознесения).

Включает в себя 4 области: Суданскую, Конголезскую, Калахари-Намибскую и Атлантическую.

Эфиопского царства имеет несколько очагов глубокого эндемизма (всего насчитывается около 40 эндемичных семейств).

В саванновых сообществах Африки она произрастает вместе с баобабом, акациями.

Акации широко распространены в саваннах. Невысокие деревца, возвышаясь поодиночке над ярусом трав, придают весьма характерный облик формациям, именуемым «акациевые саванны». Для африканских саванн обычны акация сенегальская, акация спиралеплодная, акация жирафа, акация беловатая. Почти все акации - деревья, не достигающие больших размеров. Для африканских акаций характерны кроны сплюснутой формы, отчего эти растения получили название зонтичных.

Африка является родиной кофе. Открытие кофе относится приблизительно к 850г.н.э. Кофейное дерево-это вечнозеленые деревья или кустарники высотой до 12 м высотой. Их белые цветки напоминают жимолость, а плоды, похожие на крупные вишни, содержат по два зерна. Кофейные растения плодоносят до 50 лет. Одно дерево дает в среднем до 3 кг кофе в год.

Драконово дерево.

Фауна Примерно из 2000 видов термитов мировой фауны около 700 видов встречается в этом царстве. Из обычных африканских родов можно отметить *Macrotermes*, строящих башневидные надземные сооружения высотой до 6м.

Среди семейств жесткокрылых наиболее разнообразны чернотелки и скарабеи. Из них поражают своими размерами (длиной до 10см) жуки-голиафы из подсемейства бронзовок.

Из перепончатокрылых отметим один вид муравья-портного. Особи этого вида строят свои гнезда, склеивая листья паутиной, выделяемой личинками. Характерны также виды из группы бродячих муравьев.

В фауне двукрылых интересен род мухи-цеце, 20 видов этого рода населяют Конголезскую и Суданскую области.

Пресноводные рыбы Эфиопского царства представлены большим числом эндемичных семейств. Прежде всего, здесь эндемичен отряд клюворылых, или мормирусообразных (150 видов). Семейство харациновых рыб представлено в царстве более чем 100 видами. Эндемичен отряд многоперых, распространено 3 вида двоякодышащих рыб: протоптерус, родственные южноамериканскому лепидосирену и австралийскому неоцератоду. Интересен электрический сом. Почти все метровое тело, словно в толстую свиную кожу одето: это аккумулятор - электрический орган. Разрядный его ток - 360 вольт. Тиляпия. Самка тиляпии вынашивает оплодотворенную икру, а затем и личинок первые дни живут во рту.

Травяной покров саванн обеспечивает процветание богатому миру копытных. Общее число видов копытных, обитающих в саваннах, превышает 70, большую часть их составляет антилопы. Самые характерные группировки копытных в саванне - это большие стада антилоп гну, совершающие ежегодные миграции на десятки и сотни км. Вместе с гну мигрирует и зебра, мелкие антилопы-газели Томсона и Гранта.

Наиболее крупные из антилоп - канны, обладатели прямых, длинных (до 120 см) рогов, самая мелкая антилопа - дик-дик, обитает в зарослях.

Даманы.

Белый носорог в настоящее время очень редок и, как многие другие животные Африки, занесен в Красную книгу Международного Союза охраны природы.

Бегемоты.

Африканский слон.

Жирафы являются эндемичным семейством, включающим всего 2 вида, относящиеся к 2 родам: окапи, обитающий в Конго (высотой до 2 м) и жираф - обитатель саванн и редколесий (до 7 м в высоту).

Характерны для африканских саванн крупные быки - африканские буйволы и свиньи бородавочники.

Хищные млекопитающие кочуют за стадами копытных, совершая вместе с ними сезонные миграции. Львы. Гиены.

Панголин

Трубказуб

Птицы

Птица - носорог.

Африканский страус.

Медоуказчик

Множество птиц семейства фазановых: франколины, цесарки.

4. Мадагаскарского царства.

Остров Мадагаскар и прилегающие архипелаги – Маскаренские о-ва, Сейшельские, Амирантские и Коморские. До конца мелового периода (около 70 млн лет) еще была сухопутная связь между Мадагаскаром (тогда – частью Африки) и Индией. Остатки этого расхождения – Сейшельские острова.

В связи с этим можно понять взаимное влияние мадагаскарской, эфиопской и индо-малайской биофлоры через наиболее транспортабельные группы организмов вплоть до четвертичного периода. Специфика Мадагаскарского царства заключается и в сокращении ареалов ряда групп, обитавших в Палеарктике и Эфиопском царстве, но вытесненных более активными видами. Сохранение их в Мадагаскарском царстве можно трактовать благоприятностью рефугиума.

Область одна – Мадагаскарская. Архипелаги идут в ранге подобластей.

1.6 Лекция №6 (2 ч)

Тема: «Характеристика биофлористических царств»

1.6.1 Вопросы лекции:

Характеристика Капского царства

Характеристика Австралийского царства

Характеристика Неотропического царства

Характеристика Неоарктического царства

Характеристика Палеоарктического царства

1.6.2 . Краткое содержание вопросов

1. Капское царство.

Крайний юг Африки (на севере по уступу Роджерса – цепь хребтов, водораздел между бассейном Оранжевой и реками, текущими на юг).

В пределы Капского царства входят складчатые хребты пермско-риасового возраста (285–240–195 млн лет – самая древняя складчатая структура в Африке).

Для региона характерен климат средиземноморского типа (жаркое сухое лето и прохладная дождливая зима), что резко отличает Капское царство от расположенных севернее уступа тропических областей.

Согласно геологии, юг Африки сохранял континентальную связь с Южной Америкой до мелового периода, а с Антарктидой – до третичного периода. Для царства характерно наличие одного из видов папоротников из семейства осмундовых, который произрастает и в Восточной Австралии, и в Новой Зеландии.

Флора цветковых Капского царства отличается высоким эндемизмом (210 родов и 80% видов из общего числа 7,5 тыс. флоры царства).

Целый ряд семейств имеет здесь центр разнообразия, что указывает на древность флоры. Максимум видового разнообразия достигают роды вереск, лилейные, различные суккуленты.

В целом флора Капского царства представляет собой древний очаг, сохранившийся в субтропическом рефугиуме. Наиболее примечательны связи флоры царства с флорами Антарктики и Австралии и со средиземноморской флорой Палеарктики.

Фауну Капского царства считают менее своеобразной по сравнению с флорой (по наземным позвоночным). Но среди беспозвоночных (насекомых) имеется большое число эндемичных форм и групп. Среди млекопитающих имеется ряд видов и родов, четко связанных с биофилотой самого Капского царства, копытные же – это пришельцы с севера. Наиболее широкие современные связи прослеживаются с Эфиопским царством.

2. Австралийское царство.

Австралия с прилежащими островами, острова Сулавеси, Новая Гвинея, Соломоновы, Новая Каледония, Новые Гебриды и о-ва Фиджи.

Формирование биофилоты этого царства восходит к времени разъединения Гондваны (240–70 млн лет назад). Была длительная связь Австралии с Антарктидой, а через нее и с Южной Америкой. Эта связь сохранялась до эоцена, и лишь 60–50 млн лет назад в результате дрейфа произошло отделение Австралии. Но этот разрыв сопровождался таким резким изменением климатических условий (оледенение Антарктиды), что полностью исключило связь неотропической и австралийской биофилот после миоцена (30 и менее млн лет назад).

Продвижение Австралии на север (15° по широте за 50 млн лет) привело ее в квазиконтинентальный контакт с Юго-Восточной Азией. Островные мосты обеспечили широкое взаимопроникновение элементов ориентальной и австралийской биофилот (линия Уоллеса: для рептилий по одним островам, для птиц – по другим; выделяют «зону Уоллеса» между Калимантаном и Новой Гвинеей).

В пределах Австралийского царства четыре области: Материковая, Новогвинейская, Фиджийская и Новокаледонская. Материковая – наиболее крупная и сложная. Новогвинейская по флоре тяготеет к Ориентальному царству, а по фауне – к Австралийскому. Фиджийская и Новокаледонская ввиду значительной изоляции имеют сравнительно слабо выраженные связи с другими областями Австралийского царства.

Процесс внутренней дифференциации Материковой области протекал под влиянием длительного разделения западной и восточной части материка в результате обширной морской трансгрессии в меловом периоде (137–66 млн лет назад).

Флора Австралийского царства имеет высокую степень и глубину эндемизма. Для островных областей это естественно. Но и для Материковой области видовой эндемизм очень высок (75%; 9000 видов из 12000). В Новогвинейской области – 85% (5800 из 6870). Новокаледонская – 80% и Фиджийская – 50%. На уровне родов (глубина эндемизма) в Материковой области более 500 эндемичных родов, в Новогвинейской – около 100, Новокаледонской – более 100 и Фиджийской – всего 15.

В Материковой области весьма разнообразны папоротникообразные, цветковые (бобовые, миртовые), орхидные.

Пресмыкающиеся демонстрируют эндемизм уже на уровне семейств, а на уровне родов – 80–85%. Эндемизм у птиц еще больше. Млекопитающие Австралийского царства уникальны (подкласс яйцекладущих, семейство утконосов и ехидн). Отряд сумчатых представлен 7 эндемичными семействами. Хищные (динго) проникли вместе с первобытным человеком.

3. Неотропическое царство.

Основная часть Южной Америки, Центральная Америка с Карибским архипелагом на север до Флориды и Калифорнии. Территория Неотропического царства в мезозое входила в состав Гондваны. Вплоть до эоцена сохранялась квазиконтинентальная связь с Эфиопским царством, а контакт с Антарктическим существует и ныне.

В пределах царства выделяют 5 областей: Карибская, Гвианская, Амазонская, Южно-Бразильская и Андийская (сюда входят и Галапагосские о-ва).

Богатейшая флора Неотропического царства содержит около 30 эндемичных семейств. Фауна содержит громадное число эндемиков на всех уровнях, вплоть до отрядов.

В биофилоте царства, древней и богатой, можно выделить ряд слоев и периодов влияний. Наиболее древние гондванские влияния и связи выявляются в двух направлениях – с Эфиопской и Австралийской биофилотами (последняя – через Антарктиду). Далее – поздне меловые и раннетретичные связи с Неарктикой. Уже в палеоцене (60 млн лет назад и позднее) они были прерваны и затем возобновлены в виде новейшего этапа обмена между биофилотами Неотропиков и Неарктики.

4. Неарктическое царство.

Вся Северная Америка с островами (кроме юга Мексики и Карибских о-вов). Царство включает области: Канадская, Миссисипская, Кордильерская и Сонорская.

Флора Неарктического царства содержит 8 эндемичных семейств. В Сонорской области – 5 эндемичных семейств. В Канадской эндемизм доходит лишь до родового ранга. Флора трех южных областей имеет много общих родов и семейств с Неотропиками. Напротив, в Канадской значительна доля участия родов общих с Палеарктикой.

5. Палеарктическое царство.

Почти вся Евразия (исключая юг Аравии, Индостан и Индокитай) и Северная Африка. На юге Палеарктическое царство имеет широкий континентальный контакт с Эфиопией и Ориентальным царством, а на севере – островной контакт с Неарктикой.

На территории Палеарктики выделяют 7 биофилотических областей: Европейская, Ангарская, Средиземноморская, Сахаро-Синдская, Ирано-Туранская, Центральноазиатская и Восточно-Азиатская.

Флора характеризуется наличием около 20 эндемичных семейств (в Восточно-Азиатской области – реликтовое семейство «гингковых»). В остальных областях хорошо выражен видовой эндемизм, достигающий в южных горных районах до 50%.

Во флоре Средиземноморья прослеживаются древние связи с капской флорой (через горные системы Великого Африканского разлома). В целом флора голосеменных и цветковых Палеарктики имеет большое сходство с флорой Неарктики. Поэтому большинство флористов объединяют Палеарктику и Неарктику в единое Голарктическое царство. Однако, с другой стороны, имеется общность флоры Палеарктики с ориентальной и эфиопской, а Неарктики с неотропической на уровне семейств и родов.

В фауне Палеарктического царства также хорошо прослеживается эфиопско-ориентальное влияние. В целом различия фаун Палеарктики и Неарктики выступают гораздо отчетливее, чем их сходство. Сходство более выражено для приполярных районов.

1.7. Лекция № 7 (2 ч)

Тема: «Биогеография водных мест обитания. Морские биоценозы».

1.7.1 Вопросы лекции:

1. Биогеография морских вод.
2. Основные экотопы мирового океана - пелагиаль и бенталь, населяющие их биоценозы.
3. Биогеографическое районирование мирового океана, региональные особенности северных морей.

1.7.2. Краткое содержание вопросов

1. Биогеография морских вод.

Мировой океан - единая непрерывная водная оболочка Земли, окружающая материки и острова. На долю Мирового океана приходится 98,8 % всей гидросферы. Океан расчленен массивами материков с очень извилистой береговой линией, а рельеф дна по сложности ни в чем не уступает рельефу суши.

На полярные области - арктическую, субарктическую, субантарктическую и антарктическую зоны - приходится 15 % акватории Мирового океана, на экваториально-тропическую - 56 %, остальная часть относится к умеренной и субтропической зонам. Объем вод Мирового океана оценивается в 1370 млн км³, с речным стоком ежегодно вносится примерно 30 000 км³, или 2,2 %. Важнейшими процессами, происходящими в Мировом океане, являются следующие:

- излучение тепла;

- обмен с сушей теплом, влагой и твердым веществом;

- обмен с атмосферой влагой, солью, теплом и растворенными газами;

- биологические процессы (фотосинтез, дыхание, разложение);

- процессы перемешивания.

К числу важнейших физических характеристик Мирового океана относятся: величина гидростатического давления, температура, плотность и соленость воды. Гидростатическое давление с увеличением глубины на 10 м возрастает на 1 атм. Почти на 80 % площади Мирового океана давление превышает 300 атм, а на максимальных глубинах оно достигает почти 1100 атм.

Средняя годовая температура вод Мирового океана составляет 3,5°C, средняя соленость - 34,7‰.

Плотность морской воды зависит от температуры, солености и глубины и определяется в значительной степени структурой течений. В низких и средних широтах влияние высокой температуры более значимо, чем влияние высокой солености.

Огромные пространства океана - от полярных областей до экваториальных широт, от ярко освещенных солнцем поверхностных слоев воды до фиолетово-черных глубин - населены массой живых существ.

Экосистемы Мирового океана являются средой наибольшего биологического разнообразия Земли на уровне высших таксонов - царств, типов и классов живой природы. В современном океане обитает более 160 тыс. видов животных и примерно 10 тыс. растений. Постоянно открываются и описываются новые виды из ныне живущих типов животных и растений. Только во время английской экспедиции на корабле "Челленджер" (XIX в.) было обнаружено 4417 новых для науки видов морских организмов, что увеличило число обитателей моря, известных в то время, в несколько раз. В январе-апреле

1973 г. при проведении судном "Академик Курчатов" сравнительных комплексных исследований в Карибском регионе найдено 10 ранее неизвестных видов животных, а в желобе Кайман обнаружено новое семейство морских звезд. Есть находки и более высоких таксонов. Так, отряд кистеперых рыб - целаканты - считался вымершим в конце мела, т.е. 100 млн лет назад. В 1938 г. в районе Коморских островов один живой целакант попал в сети южноафриканского траулера, что явилось биологической сенсацией.

Считалось, что моллюски класса моноплакофора существовали лишь с кембрия по девон, однако в 1952 г. датское судно "Галатея" подняло с глубины 4 км живых моллюсков из этой группы, которых называли неопилинами. Выдающееся открытие было сделано академиком А.В.Ивановым, который в 1949-1969 гг. детально описал новый тип животных - погонофор, единственный новый тип, открытый в XX в. Погонофоры - крупные, похожие на червей, но не родственные им организмы, являются глубоководными обитателями. Они были обнаружены в северо-западной части Охотского моря, а затем во время экспедиций на "Витязе", в тропических частях Тихого и Индийского океанов. Позднее их обнаружили в Целебесском и Северном морях, а также в Атлантическом океане. По сборам донных животных с ультраабиссальных глубин Мирового океана (более 6000 м) в течение 17-летних исследований "Витязя" описано 286 видов животных.

Еще одно крупнейшее открытие в биологии океана - обнаружение экосистем "гидротермального вента" с хемотрофным источником питания животных за счет серных бактерий. Впервые такой феномен обилия жизни в абиссальных оазисах обнаружен американскими океанологами с подводных обитаемых аппаратов (1977).

Экологию и биогеографию океана активно изучали в последние десятилетия, что было связано с поиском новых источников промысловых рыб, беспозвоночных, водорослей, с переходом от свободного промысла к методам рационального природопользования.

2. Основные экотопы мирового океана - пелагиаль и бенталь, населяющие их биоценозы.

Биота морской среды распределена по зонам в зависимости от глубины вод и от дна. Неглубокие районы образуют **неритическую зону** (континентальная платформа до обрыва на глубине 200 м). Здесь приток вод с материка, волнения; характер дна различный, а население обильно и разнообразно.

Области открытого моря образуют **океаническую зону**. Эти воды постоянны по физико-химическому составу, прозрачны и бедны организмами.

Каждая из этих зон (провинций) состоит из **бентической** и **пелагической области**.

Вертикальная зональность бентической области, выделенная на основе экологических признаков, выглядит следующим образом:

- 1) **супралитораль** – заливается только в исключительных случаях, чаще увлажняется брызгами, накатами;
- 2) **медиолитораль** – организмы этой зоны довольно длительное время оказываются в надводном положении. Это приливно-отливная зона;
- 3) **инфралитораль** – выступает из-под воды лишь в исключительных случаях (глубины 15–80 м);
- 4) **окололиторальная зона** – зона слабой освещенности, совместимая с существованием водорослей и простирающаяся до края континентальной платформы (шельфа);
- 5) **батиальная зона** – это континентальный склон (основание выше 2000–3000 м, изотерма 4°C, резкая смена фауны);
- 6) **абиссаль** – организмы глубинных равнин;
- 7) **ультраабиссаль** – очень бедна организмами (впадины, 6000–7000 м).

Первые четыре часто объединяют в литоральный комплекс, а три последние – в глубинный.

Пелагическая область обладает вертикальной ярусностью биоценозов, параллельной ярусности населения бентоса:

- 1) **эпипелагиаль** – зона, нижняя граница которой соответствует минимальной освещенности, обеспечивающей фотосинтез;
- 2) **мезопелагиаль** – зона, в которую не проникает свет (нижняя граница в среднем на 200 м глубины);
- 3) **инфрпелагиаль** – зона от 200 до 500–600 м, затрагиваемая суточными вертикальными миграциями поверхностного планктона;
- 4) **батипелагиаль** – зона от 500–600 м до 2000–2500 м, нижняя граница которой в средних широтах соответствует изотерме 4°C;
- 5) **абиссо-пелагиаль** – от 2000–2500 до 6000–7000 м.
- 6) **хадопелагиаль** – зона больших глубин.

3. Биогеографическое районирование мирового океана, региональные особенности северных морей.

При биогеографическом районировании океана, основанном на изучении распространения и распределения организмов, проводится деление океана на регионы (акватории) различного ранга: области, подобласти, провинции. Районирование проводят

или по таксономическому разнообразию биот, или по разнообразию структуры образуемых ими сообществ. При установлении границ используются индикаторные виды.

А. Ортман (1896) впервые произвел районирование для литоральной (литораль + сублитораль + часть батиаля), абиссальной и пелагической фаун отдельно, так как проведение единых зоогеографических границ для всей толщи океана невозможно. Условия расселения организмов в абиссали, в сублиторали и в пелагиали совсем иные, и поэтому не могут быть общими и зоогеографические границы. Эти подходы не утратили своей значимости и поныне.

Литораль весьма насыщена жизнью. В настоящее время здесь выделяются две области: Бореальная и Тропическая. Одной из ярких особенностей Тропической области является распространение коралловых рифов и богатейшей сопутствующей им фауны, в том числе множества своеобразных коралловых рыб, моллюсков, иглокожих, актиний. Насколько богата эта фауна, можно судить по разнообразию рыбок коралловых рифов: у Филиппин их 2177 видов, у Новой Гвинеи - 1700, на Большом Барьерном рифе - 1500, причем среди них масса эндемиков. Известняк, образованный кораллами, легко разрушается волнами в песок, который заполняет собой все углубления и полости в рифе и дает приют обильной фауне обитателей грунта. С литоралью тропических морей связаны мангровые формации, которым сопутствует богатая фауна донных беспозвоночных, особенно ракообразных и моллюсков.

Значительно более разнообразна в биогеографическом отношении биотасублиторали. Для нее выделяют семь биогеографических областей: Арктическую, Бореально-Тихоокеанскую, Бореально-Атлантическую, Тропико-Атлантическую, Тропико-Тихоокеанскую, Нотально-Антарктическую (Субантарктическую) и Антарктическую.

Арктическая область характеризуется постоянно низкой температурой воды, часто ниже 0 °С, как на поверхности, так и на глубинах. В течение продолжительной зимы и значительную часть короткого лета почти вся акватория покрыта ледовым панцирем, имеются лишь полыньи и разводья. Летом многочисленные льдины плавают по водной поверхности. Соленость ниже средней для Мирового океана.

Две бореальные области - *Бореально-Тихоокеанская* и *Бореально-Атлантическая* - имеют значительные черты сходства. Здесь сплошной ледовый покров образуется лишь местами и на значительно менее продолжительное время, чем в Арктической области. Температура воды более высокая, характерны сильные сезонные колебания. Летом велики различия в температуре воды на глубинах и близ поверхности. Численность животного

населения велика, поэтому здесь находятся районы массовой добычи ластоногих и промыслового рыболовства.

Виды, обитающие в обеих бореальных областях и отсутствующие в Арктической области, называются *амфибореальными*. Это водоросли: некоторые виды рода фукус и порядка ламинариевых, рыбы - многие палтусы и тресковые, беспозвоночные - некоторые асцидии, крабы и многие другие. Л.С.Берг (1933) объяснял такое распространение тем, что в доледниковое время, когда климат был более теплым, чем в настоящее время, таксоны, имеющие сейчас амфибореальное распространение, встречались не только в бореальных, но и в арктических водах. При последующем охлаждении арктических вод в ледниковый период они сократили свои ареалы за счет арктических частей и до настоящего времени не смогли их восстановить.

Области, занимающие тропические и экваториальные воды, - *Тропико-Атлантическая* и *Тропико-Тихоокеанская* - также имеют черты сходства. Для них характерны постоянно высокая температура поверхностных слоев воды, значительные различия между температурой поверхностных и глубоких слоев. Стенотермные теплолюбивые виды обитают в поверхностных водах, а стенотерм-ные холодолюбивые виды - в глубинных. Границы этого региона примерно совпадают в северном полушарии с годовой изотермой 15 °С, а в южном - с изотермой 17 °С. Фауна тропических морей издавна поражала исключительным разнообразием, что понятно, если принять во внимание большую древность тропической фауны, отсутствие в прошлом резких климатических и гидрологических смен, которые могли бы обусловить вымирание фауны, громадность морских просторов. Тропическая фауна обладает большим генетическим единством, целостностью и круготропическим (циркумэкваториальным) распространением, т.е. сохранением единого фаунистического облика во всех частях тропического пояса. В нынешнее время тропическая прибрежная фауна разбита материками и океанами на четыре основные группы: индоевстпацифическую, западно-американскую (восточно-тихоокеанскую), западно-африканскую (восточно-атлантическую) и восточно-американскую (западно-атлантическую) (рис. 89).

Четыре сублиторальные тропические фауны ныне изолированы друг от друга в широтном направлении материками и необъятными просторами океанов (столь же непреходимыми для них, как и материки). В меридиональном направлении обмену между ними препятствуют климатические барьеры (акватории с низкой температурой воды в зимнее время).

Антарктическая область, как и Арктическая, характеризуется постоянно низкой температурой воды и развитием ледового покрова. В обеих областях преобладают

стенотермные холодолюбивые виды. В Антарктике наблюдаются скопления криля, значительное количество видов птиц, обитающих на берегах и питающихся в пелагиали, - пингвины, не летающие, но прекрасно плавающие птицы.

Нотально-Антарктическая область сходна по условиям жизни с бореальными областями. Здесь также наблюдаются резкие сезонные различия в температуре воды. Примечательны подъем глубинных вод, богатых биогенными веществами, и связанное с ним обилие жизни. В этой области широко представлено семейство нототениевых из отряда колючеперых рыб. Из млекопитающих - гривистый сивуч и южные котики, представители ушастых тюленей, подобно своим бореальным родичам - котикам и сивучам - значительную часть года проводят в морях, а к периоду размножения образуют обширные лежбища на подходящих участках побережий.

Многим водным животным и растениям свойственно биполярное распространение: они встречаются в бореальных областях северного полушария и в нотальной области южного. К ним относятся порядок ламинариевых и семейство фукусов из бурых водорослей, не менее 12 видов китов, котики, обыкновенные тюлени, разнообразные рыбы - кильки, сардины, некоторые акулы и многочисленные беспозвоночные. Л. С. Берг рассматривает биполярность как следствие охлаждения вод Мирового океана, отмечавшееся не только в четвертичном периоде, но и ранее. В такие периоды могла осуществляться миграция северных форм на юг, а южных форм - на север, через тропические и экваториальные воды, бывшие более холодными, чем в настоящее время.

Пелагиаль. По мнению К.В.Беклемишева (1969), особенность пелагиали как среды обитания состоит в подвижности биотопов. В пелагиали в отличие от неподвижных субстратов границы не имеют строго фиксированного положения, а непрерывно и весьма быстро меняют свое положение по сезонам и от года к году. Вместе с перемещающимися биотопами пассивно переносятся и живущие в них планктонные организмы; горизонтальные миграции nekтона также определяются изменчивостью среды.

Для распространения планктонных организмов решающее значение имеет пассивный перенос течениями. Нектонные животные активно перемещаются в продолжение всего жизненного цикла, мигрируя в пределах районов, обладающих условиями существования, необходимыми для вида в тот или иной период.

Ареалы организмов пелагиали отличаются высокой подвижностью их границ, "пульсацией" во времени и пространстве, на что обратили внимание Н.В.Парин и К.В.Беклемишев (1966). Первые представления об особенностях ареалов пелагических животных были сформулированы С.Экманом (1935), который отметил существование областей размножения и откорма и связал их с течениями. Районирование пелагиали

несколько различно для нектона и планктона. Океанический нектон относительно беден видами и включает представителей немногих групп, из беспозвоночных только некоторых кальмаров, а из позвоночных - хрящевых и костных рыб, немногих морских пресмыкающихся, а также китообразных. Все нектонные животные способны к целенаправленным миграциям и могут выбирать такие условия среды, которые оптимальны для них в тот или иной период жизненного цикла. Географическое распространение морских птиц, распределение которых во внегнездовой период также определяется активным расселением, очень сходно с распространением нектонных животных. Основные закономерности географического распространения нектона рассмотрены Н.В.Париным (1968) на примере пелагических рыб.

Районирование по планктону имеет длительную историю; последнее деление принадлежит К.В.Беклемишеву (1969).

Бенталь. В морях и океанах шельфы и склоны простираются на всех широтах и охватывают акватории, где имеется значительный перепад глубин, на них проявляются особенности смены флор и фаун, вызванные как климатической зональностью, так и изменениями условий жизни с глубиной.

Как и в пелагиали, в бентали распространение видов связано с водными массами. Поэтому биогеографическая структура этой области основывается на гидрологической структуре океана. В бентали удастся выделить больше регионов, чем в пелагиали, и эндемики имеют более высокий таксономический ранг. Это связано, по-видимому, с различием в количестве биогеографических преград на дне и в толще воды, а также с неодинаковой способностью планктона и бентоса к их преодолению.

У видов с пелагическим развитием контакт между экологически разобщенными донными популяциями взрослых животных осуществляется за счет переноса течениями их молоди, молодь одних популяций вида может осесть в местах, занятых другими его популяциями. Такое явление "местного переноса" личинок донных беспозвоночных течениями в пределах шельфовых вод, особенно в прибрежьях, обычно для морского шельфового бентоса в целом.

Распределение вида в ареале может меняться из-за миграций - сезонных, репродуктивных, кормовых (нагульных) и др., широко распространенных и хорошо изученных у морских донных беспозвоночных. Так, у камчатского краба есть сложная система нагульных и репродуктивных сезонных миграций в пределах Берингова моря и прилежащих районов северо-западной части Тихого океана.

Особо остановимся на случаях, когда пелагические личинки каких-либо донных видов в результате переноса течениями попадают за пределы "зоны размножения" вида в

"стерильные области выселения", по терминологии В.В.Экмана (1953), где встречаются взрослые особи, способные жить, но не способные размножаться. Такие псевдопопуляции морских донных беспозвоночных с пелагическим развитием - широко распространенное в океане явление. Хорошо известны и псевдопопуляции, возникающие в чуждых для вида глубинных зонах.

Батталь Мирового океана как специфическая среда обитания представлена довольно узкой зоной вдоль берегов материков и отдельными изолированными участками океанического дна. Обмен видами при таком распределении среды обитания затруднен.

Абиссаль. Жизнь в абиссали существует за счет органического вещества, поступающего сверху из "фотического" слоя. Глубоководные животные весьма необычны по своей экологии и адаптациям, среди них много полупрозрачных, бесцветных, а также светящихся форм, которые постоянно живут в условиях абсолютной темноты.

В начале глубоководных исследований, когда была обнаружена большая монотонность в распределении абиотических факторов среды на ложе океана (солёности, осадков и температуры), сложилось представление об абиссали, как о единой зоогеографической области (Ortmann, 1896). Впоследствии более углубленные исследования позволили опровергнуть это утверждение. Так, Я. А. Бирштейн (1963) нашел много эндемичных абиссальных видов среди глубоководных равноногих ракообразных. Позднее оказалось, что очень высокая степень эндемизма фауны ракообразных в целом характерна для каждого океанического бассейна. Такие же закономерности распространения были выявлены для двустворчатых моллюсков абиссали, среди 193 видов которых только три оказались глубоководными космополитами.

Анализ богатейших научных материалов, собранных по фауне абиссали советскими морскими экспедициями по всей акватории Мирового океана, позволил Л.А.Зенкевичу и Я.А.Бирштейну (1954) выявить общие принципы дифференциации абиссальной фауны и выделить зону со специфической фауной на глубинах свыше 6000 м - ультраабиссаль, а Н. Г. Виноградовой (1956) предложить принимаемую ныне схему биогеографического районирования абиссали. В работах Н.Г. Виноградовой неоднократно подчеркивалась роль срединно-океанических хребтов в качестве зоогеографических преград, поскольку направление основных зоогеографических границ хорошо соответствует их простираю. Об ультраабиссали следует сказать особо. Глубины более 6000 м отмечаются преимущественно в глубоководных желобах, хотя отдельные понижения до 6 - 7, редко до 7,5 км, встречаются в глубоководных котловинах всех

океанов, кроме Северного Ледовитого. Суммарная площадь районов с глубинами более 6 км очень мала по сравнению с площадью, занятой абиссальными глубинами (3 - 6 км).

Известно 37 глубоководных желобов, 28 из них находятся в Тихом океане, образуя его периферическое обрамление, 5 - в Атлантическом и 4 - Индийском океанах. Согласно общепринятой в настоящее время гипотезе тектоники плит, возникновение краевых желобов, расположенных вдоль побережий континентов или островных дуг, объясняется субдукцией океанических литосферных плит на границах их столкновения с соседними плитами (обычно несущими на себе континенты). В процессе погружения края одной плиты под другую и образуется глубоководный желоб. Все девять самых глубоких желобов со сходными глубинами порядка 9-11 км находятся в западной половине Тихого океана.

Сравнительно немногие желоба другого типа, желоба-разломы, образуются также на границах литосферных плит, но обычно на большем удалении от континентов в районах рифтовых зон, т.е. зон, связанных с образованием подводных горных хребтов и спрединга - раздвижения в стороны соседних литосферных плит в результате подъема и излияния на поверхность дна океана вещества верхнего слоя мантии Земли.

Значительные успехи в изучении фауны глубоководных желобов были достигнуты экспедициями, в первую очередь на судне "Витязь", проводившем более четверти века начиная с 1949 г. регулярные исследования в желобах Тихого и Индийского океанов. Создателем и организатором этого направления в нашей стране был академик Л.А.Зенкевич. Очень большой вклад в изучение жизни в желобах был сделан также датской кругосветной экспедицией, которая впервые провела биологические исследования в пяти глубоководных желобах. Изучением фауны глубоководных желобов и ее зоогеографическим районированием занимался Г. М. Беляев, в книге которого "Глубоководные океанические желоба и их фауна" (1989) подведены итоги всех мировых исследований этой необычной биоты.

Географическое распространение глубоководной донной фауны океана прежде всего теснейшим образом связано с историей океана, формированием его рельефа и с циркуляцией водных масс на большой глубине. В пределах указанных выше зоогеографических подобластей и провинций различные желоба или группы близких желобов выделяются в самостоятельные зоогеографические единицы в ранге провинций. Это обусловлено значительной обособленностью фауны разных желобов, степень эндемизма которой на видовом уровне очень высока: от половины до двух третей всех обитающих в каждом желобе видов оказались эндемичными для соответствующего желоба.

Для глубоководной фауны отмечено существование биполярного, амфиокеанического и циркумтропического типов ареалов.

По мнению Л.А.Зенкевича (1951), исходным материалом для создания и литоральной, и глубоководной фаун служила фауна сублиторали. Морские биогеографы отметили два процесса в формировании абиссальной фауны: ее постепенное образование из местной сублиторальной фауны, а также миграционные потоки с течениями из других глубоководных областей. В каждой акватории соотношение этих двух процессов различно. Например, геологически сравнительно молодое Средиземное море, отделенное от Атлантического океана барьером с глубиной 320 м, и Красное море, отделенное от Индийского океана барьером с глубиной всего 185 м, лишены настоящей глубоководной фауны. На большой глубине эти моря заселены спускающимися из сублиторали формами, здесь формируется своя еще очень бедная видами и малотипичная абиссальная фауна. Океаническая абиссальная фауна в этих морях отсутствует. Историческое прошлое этих водоемов уничтожило исходную глубоководную фауну, новому же проникновению в эти моря океанической абиссальной фауны препятствуют мелководные барьеры проливов, а может быть, и высокая температура и соленость глубинных вод этих морей.

1.8 Лекция №8 (2 ч)

Тема: «Биогеография водных мест обитания. Пресноводные биоценозы».

1.8.1 Вопросы лекции:

1. Пресные воды как среда жизни
2. Географические факторы разнообразия пресноводных биот
3. Биогеографические и экологические барьеры
4. Экосистемы проточных вод
5. Биогеография озер

1.8.2 Краткое содержание вопросов

1. Пресные воды как среда жизни

Экосистемы внутренних водоемов весьма своеобразны по составу и существенно отличаются от морских сообществ. Организмы, способные жить как в пресной, так и в морской воде, составляют редкое исключение.

Внутренние водоемы сыграли особую роль на ранних этапах развития экологии. Они и в первую очередь озера наиболее пригодны для экологических исследований. Озеро - замкнутая, резко ограниченная экосистема, многие процессы круговорота веществ в которой протекают почти независимо от ближайшего окружения и, таким образом,

доступны для наблюдения и измерений. Не слишком сложно создать искусственный биоценоз - "микрокосм" - в лаборатории и с помощью экспериментов вмешиваться в ход протекающих в нем биологических процессов. Самый простой аквариум представляет собой экосистему, в которой с небольшими затратами можно поддерживать экологическое равновесие, исследовать взаимодействие биотических и абиотических факторов, количественно измерять потоки веществ и энергии, искусственно менять параметры биоценоза. Вот почему фундаментальные экологические закономерности, особенно касающиеся структуры и функционирования экосистем, впервые изучены именно лимнологами. Наиболее актуальная ныне проблема загрязнения окружающей среды также впервые стала обсуждаться в лимнологии в связи с загрязнением водоемов и необходимостью обеспечить население городов чистой питьевой водой.

Основоположником научной лимнологии заслуженно считают швейцарского ученого Ф.А.Фогеля, выполнившего классические исследования на Женевском озере по созданным им методикам, а в 1885 г. обосновавшего цели и задачи лимнологии как самостоятельной области географии на Международном географическом конгрессе в Лондоне. Создателями эколого-биологического направления в лимнологии считают А.Тинемана и Е. Наумана. Ими предложена биологическая (трофическая) классификация озер, основанная на связи экологических процессов в водоемах с особенностями их водной массы. Заслугой этого направления является разработка теории биологической продуктивности водоемов, ставшей основой рыбоводства и рыбного промысла. Для изучения жизни пресных вод исключительное значение имела деятельность гидробиологических станций, первая из которых в России была организована Г.А.Кожевниковым в 1888 г. на Косинских озерах, расположенных на окраине Москвы. Исследования на этих станциях дали представление об озере как экологическом "микрокосме", которое было сформулировано в 1887 г. в США и послужило основой для первых работ по математическому моделированию в экологии.

Для биогеографии важно время заселения животными пресных вод, поскольку пресноводную фауну следует считать производной от морской и наземной фаун. Соответственно этому различают первичноводных ее представителей, не имеющих даже дальних родственников среди наземных животных и не проявляющих в той или иной части жизненного цикла каких-либо приспособлений к наземному образу жизни, и вторичноводных, непосредственных родственников представителей наземной фауны; в их морфологии или поведении проявляется происхождение от наземных предков. К первичноводным относятся простейшие, кишечнополостные, реснитчатые черви, коловратки, гастротрихи, пиявки, мшанки, ракообразные, пластинчатожаберные и

переднежаберные моллюски и рыбы. Из них только простейшие, коловратки, ракообразные и рыбы представлены значительным количеством видов. Вторичноводными являются насекомые, водяные клещи и легочные моллюски и, возможно, круглые и малощетинковые черви. Все эти группы включают большое количество видов. Для вторичноводных животных характерны некоторые приспособления, унаследованные ими от сухопутных предков и прежде всего органы дыхания. Они дышат атмосферным воздухом и, за исключением некоторых личинок насекомых, не могут использовать растворенный в воде кислород.

Характерной особенностью фауны материковых водоемов является преобладание вторичноводных животных над первичноводными. Так, например, в гидрофауне нескольких рек европейской части России обнаружены 362 вида первичноводных и 448 видов вторичноводных животных. Следует отметить, что эта особенность свойственна бентосу, а не планктону. В состав планктона входит лишь несколько вторичноводных животных, а подавляющее большинство его представителей - первичноводные (Я.О.Бирштейн, 1946). Относительно крупные сухопутные животные при переходе к водному образу жизни не выработали приспособлений для существования в толще воды и заняли дно водоемов, более близкое по экологическим условиям к их исходной среде. Впрочем, и в бентосе некоторых материковых водоемов резко преобладают первичноводные животные, однако такие водоемы составляют исключение. Это водоемы, заселенные древней реликтовой фауной: озера Байкал и Охридское (Балканский полуостров), подземные воды.

Фауна внутренних водоемов значительно беднее группами и видами, чем фауна Мирового океана. Число групп, обитающих преимущественно во внутренних водоемах, чрезвычайно ограничено: амфибии и двоякодышащие, рыбы - исключительно пресноводные животные; пребывание основной массы коловраток, гастротрих, малощетинковых червей и пиявок связано с пресной водой. Из более мелких систематических категорий преимущественно или исключительно пресноводными являются отряды солнечников, покрыторотых мшанок и листоногих раков, из рыб - семейства карповых, сомовых, харациновых и др.; наконец, почти все водные насекомые и паукообразные представляют собой обитателей внутренних водоемов.

По числу видов и особей первое место в фауне внутренних водоемов занимают насекомые. Например, в р. Дону встречены 234 вида водных насекомых, что составляет примерно 20 % всей фауны.

Известно несколько попыток биогеографического районирования пресных вод, преимущественно по распространению рыб. Существуют и иные схемы районирования,

например, разработанная Я.И.Скоробогатовым (1972) на основе изучения распространения моллюсков. Автор обосновал деление пресноводной фауны мира на девять биогеографических областей: Палеарктическую, Понто-Каспийскую, Байкальскую, Сино-Индийскую, Эфиопскую, Танганьикскую, Неарктическую, Неотропическую и Австралийскую.

Выделяют два основных типа континентальных водоемов: стоячие (озера, болота, водохранилища) и проточные (источники, ручьи, реки). Эти типы связаны переходными формами (речные старицы, проточные озера, временные водотоки). Среди обитателей водоемов различают реофильных (обитающих в быстротекущих реках и ручьях) и лимнофильных (связанных со стоячими водами). Реофильные виды обладают приспособлениями, позволяющими им удерживаться на быстрине или преодолевать быстрое течение: сильной мускулатурой, способностью прикрепляться к субстрату и противостоять быстрому течению (многие беспозвоночные и их личинки) и обтекаемой формой тела (овальной или округлой в поперечном сечении у рыб). Лимнофильные виды рыб характеризуются телом, сильно уплощенным с боков.

Многие виды растений и животных сочетают водную среду обитания с наземной, ведут водно-наземный образ жизни. К ним относятся растения, лишь частично погруженные в воду (тростник, рогозы, камыши, частуха, стрелолист и др.), а также животные, связанные и с сушей, и с водой (бобр, выдра, норка, водяная полевка, водоплавающие птицы). Значительно и число видов, ведущих водный образ жизни только на ранних стадиях развития (личинка, нимфа), а в имагинальной фазе пребывающих на суше (комары, мошки, стрекозы и др.). Некоторые виды, обитая в воде, сохранили способность передвигаться по воздуху (многие жуки, водяные клопы и др.).

2. Географические факторы разнообразия пресноводных биот.

Условия существования организмов в проточных водоемах на всем протяжении неодинаковы. Реки и ручьи имеют, как правило, быстрое течение в горах и предгорьях. При выходе рек на равнины течение их замедляется, а затем более глубокие участки с относительно спокойным течением (плесы) чередуются с мелководными перекатами, где скорость вод довольно высока. Зачастую реки образуют старицы, отчленившиеся от них в сухие периоды года. Все это увеличивает разнообразие обитателей проточных водоемов.

По условиям существования для растений и животных стоячие водоемы могут быть поделены на три типа:

олиготрофные, бедные кормовыми ресурсами;

мезотрофные, со "средними" запасами кормов;

эвтрофные, имеющие богатые кормовые ресурсы.

Олиготрофные, малокормные озера характеризуются обычно значительной глубиной, скудной литоральной растительностью, малочисленностью планктона, невысокой первичной продукцией. В их глубинных областях обитают stenothermные холодолюбивые рыбы, в том числе озерная форель, сиги. К этому типу помимо менее крупных и более молодых озер следует отнести глубокие древние озера, например Байкал, Танганьика, Охридское.

Среди внутренних водоемов большое значение приобрели водохранилища. Их строительство резко меняет весь режим реки и условия существования в ней животных и растений. На дне водохранилищ при затоплении остается много наземных растений, в том числе и деревьев, постепенно перегнивающих и обогащающих воды органическими веществами. Замедление течения реки в результате устройства плотины приводит к отложению на дне значительной толщи ила. Возникает препятствие для доступа на икрометание проходных рыб. Подтапливаются и зачастую заболачиваются берега. Все негативные последствия должны быть тщательно взвешены при решении вопроса о целесообразности создания водохранилищ.

Температурный режим внутренних водоемов связан в первую очередь с общими климатическими условиями. В озерах умеренного пояса летом поверхностные воды прогреваются сильнее придонных, поэтому циркуляция воды происходит только в более теплом поверхностном слое. Между поверхностным слоем воды (*эпилимнион*) и глубинным (*гиполимнион*) образуется слой температурного скачка - *термоклин*. С наступлением холодной погоды, когда температуры вод в эпилимнионе и гиполимнионе сравниваются, происходит их осеннее перемешивание. Когда вода верхних слоев озера охлаждается ниже 4 °C, она уже не опускается и при дальнейшем понижении температуры может даже замерзнуть на поверхности. Весной после таяния льда при 4 °C происходит весеннее перемешивание воды.

Зимой запасы кислорода обычно уменьшаются незначительно, так как активность бактерий и дыхание животных низки. Если лед покрывается мощным слоем снега, фотосинтез в озере прекращается, запасы кислорода истощаются и наступает зимний замор рыбы. Летом недостаток кислорода в гиполимнионе зависит от количества разлагающихся веществ и глубины термоклина. В высокопродуктивных озерах органическое вещество проникает из верхних слоев в гиполимнион в значительных количествах, чем в малопродуктивных, поэтому расход кислорода также выше. Если термоклин располагается ближе к поверхности и свет проникает в верхнюю часть гиполимниона, то фотосинтез происходит и в гиполимнионе, и недостатка кислорода в этом слое воды может и не быть. В озерах тех регионов, где температура не поднимается

выше 4 °С, имеет место лишь одно (летнее) ее перемешивание. Они покрываются льдом на продолжительное время - 5 месяцев и более. В субтропических озерах, в которых температура воды не падает ниже 4 °С, имеется также лишь одно (зимнее) ее перемешивание.

Весьма своеобразны термальные (горячие и теплые) источники, температура воды в которых может достигать точки кипения. В горячих источниках с температурой, превышающей температуру свертывания живого белка и составляющей от 55 до 81 °С, могут существовать синезеленые водоросли, бактерии, некоторые водные беспозвоночные.

В любом стоячем водоеме можно выделить три основных местообитания: хорошо освещенную, богатую растениями прибрежную зону - *литораль*; доступный для света верхний слой открытой воды - *пелагиаль* и лишенную света глубоководную зону - *профундаль*. Четвертым типом местообитания можно считать пленку поверхностного натяжения воды, населенную не многими, но своеобразными живыми существами как сверху, так и снизу.

По образу жизни все живое население водоемов подразделяется на бентос, перифитон, планктон, нектон и нейстон. Каждый вид растений и животных занимает определенное местообитание, отличающееся набором признаков среды, наиболее полно отвечающим потребностям развития, питания, роста и размножения организмов данного вида. К факторам среды, лимитирующим жизнедеятельность, относятся проточность, температура, прозрачность воды, концентрация в ней углекислоты и кислорода, биогенных солей и побочных химических веществ, растительной и животной пищи.

Водные животные в целом составляют лишь 7 % общего числа видов животных биосферы, а водные растения - 8 % общего числа видов растений. Соотношение их по группам можно иллюстрировать данными последней ревизии населения бассейна Волги (табл. 11).

Наибольшим видовым разнообразием в водоемах с замедленным водообменом отличается литоральная зона - мелководные участки, в которых свет проникает до дна. В этой зоне в основном обитают все высшие растения и наиболее обилен перифитон (обрастатели). Больше всего придонных обитателей, многие из которых зарываются в грунт, питаются корнями водных растений, целиком или наполовину погруженных в воду. В воде между растениями проходит жизнь бесчисленных мелких рачков (листоногих, веслоногих, ракушковых, равноногих и бокоплавов), коловраток и различных одноклеточных. Встречаются также моллюски, особенно на растениях: прудовики с их заостренными раковинами и плоские катушки. На дне обитают пресноводные моллюски:

беззубки и перловицы, дрейссены, маленькие шаровки и крошечные горошинки. Еще мельче, но все же хорошо заметны ярко окрашенные водяные клещи, единственные из паукообразных, полностью приспособившиеся к жизни в воде. Вблизи берега можно поймать и большинство рыб, живущих в озере. Здесь в густых зарослях водных растений кормятся и мечут икру плотва и красноперка, линь и сазан, горчак и колюшка, а также хищные рыбы: щука, окунь и судак. В прибрежной зоне обитают сиги, ряпушки и другие лососевые рыбы. Здесь же встречаются тритоны, лягушки и жерлянки, а также многие птицы, кормящиеся у берегов или устраивающие тут гнезда. К сообществу литорали принадлежат и

разнообразные насекомые: водяные клопы, жуки-плавунцы и водяные жуки, личинки поденок, стрекоз, ручейников и комаров.

Наименьшее видовое разнообразие отмечается в профундальной зоне - на дне и в толще воды над ним, куда почти не проникает солнечный свет и нет волн. Между литоралью и профундалью часто можно выделить сублитораль - переходную зону с динамической средой и значительным видовым разнообразием обитателей, отличающихся составом видов и от литорали, и от профундали. В глубоких слоях воды, где свет уже недоступен для усвоения растениями, прежде всего меняются кормовые условия. Обитающие здесь животные помимо остатков отмерших растений питаются животными из верхних слоев воды. Речь идет о всеядных формах, безоговорочно хищных форм в глубине немного. Существенное влияние на состав сообщества оказывает и уровень снабжения кислородом, тесно связанный с температурой воды в озере и характером протекающих в нем биологических процессов. В толще воды - пелагиали - иногда выделяется лимническая зона эффективной освещенности, идущая до глубины, на которую проникает приблизительно 1 % солнечного света. Это зона активной жизнедеятельности фито- и зоопланктона и питающихся ими животных, где видовое разнообразие достаточно велико.

В качестве примера трофоэнергетических связей сообщества растений и животных можно привести анализ потоков энергии в Рыбинском водохранилище, где суммарная продукция всех рыб, находящихся на третьем - пятом трофических уровнях, составляет всего 5 % продукции первого трофического уровня, а человеку, птицам и рыбацким животным (шестой трофический уровень) достается примерно 0,1 % первичной продукции водоема. Несмотря на кажущееся видовое однообразие водоема, в нем существует множество биотопов с различными местными экологическими условиями, которые и обеспечивают все биоразнообразие организмов водоема. Основными биотопами здесь являются: в литорали - защищенное побережье с растительностью и без

нее, характеризующееся слабой проточностью, и открытое побережье с песками и галечно-валунным грунтом, где проточность относительно высока; в сублиторали - участки песка и размываемых почв с высокой проточностью и неразмываемые почвы со слабой проточностью; в профундали - пески с высокой гидродинамической активностью пелагиали над ними и серые илы с повышенным или слабым илонакоплением. Не все биотопы одинаково пригодны для жизни растений и животных. Среди них выделяют участки литорали - биоценозы защищенного побережья с растительностью и зон активного илонакопления профундали. Занимают они, как правило, небольшую площадь (примерно 8 % акватории), но производят большую часть биомассы и определяют продуктивность водоема в целом.

Местообитания речных организмов характеризуются обычно двумя основными факторами. Поступающая в родник грунтовая вода имеет относительно постоянную температуру, зависящую от температуры данной местности. Уже в некотором отдалении от источника начинает сказываться летнее потепление или зимнее охлаждение, так что по мере удаления от истока реки сезонная амплитуда колебаний температуры воды возрастает. Не менее важна скорость течения воды. Она также закономерно изменяется по мере удаления от истока, но имеет непосредственное значение только для nekтона, например для рыб, которые держатся в толще потока, а для бентоса важен лишь ток воды непосредственно у поверхности камней или дна, где скорость течения значительно меньше. Бентосные животные здесь обладают многими приспособлениями, которые позволяют им прикрепляться к субстрату. Правда, им не всегда удастся противостоять напору воды, особенно там, где возле камней образуются водовороты.

Однако течение не только осложняет жизнь обитателей ручьев. Если им удастся удержаться в определенном месте, они могут использовать постоянно поступающую пищу, которую вода несет с собой: попавших в воду насекомых, полуразрушенные кусочки листьев, сносимые течением водоросли, мелких животных. К экологической группе фильтраторов принадлежат, к примеру, пресноводные губки, пищей которым служат микроскопически малые составные части "дрейфующего планктона".

Для биоценозов быстрых ручьев и рек характерно всегда хорошее снабжение свежей водой с более чем достаточным количеством кислорода, так как в холодной воде растворяется больше кислорода, чем в теплой. В родниках обитает сообщество организмов, приспособленных к химическим особенностям поступающих грунтовых вод и предпочитающих постоянную температуру. В умеренных широтах эта температура колеблется от 6 до 10°C. Здесь нашли последнее прибежище многие теплолюбивые формы, широко распространенные в Центральной Европе в теплое межледниковое время.

Например, некоторые моллюски выжили лишь в холодных родниках гор Средней Европы, не замерзающих даже в суровые зимы. Поскольку и в самое жаркое лето температура родников поднимается лишь незначительно, то здесь встречаются и холодолюбивые реликтовые формы, широко распространенные на севере.

При удалении от истока ручья быстро уменьшается скорость течения, в воде падает содержание кислорода, увеличивается количество взвесей и растворенных солей, поднимается температура. Такие изменения происходят неодинаково в разных природных зонах: на севере и на большом удалении от места зарождения ручья качество воды и состав населяющих его живых организмов остаются практически постоянными. В умеренных зонах протяженность ручьев на равнинах невелика, они доминируют в горах, а в тропиках - на высотах более 2500 - 3000 м над уровнем моря. В предустьевой зоне рек, впадающих в моря, начинает сказываться влияние приливов и периодического повышения солености воды. Здесь образуется зона солоноватой воды, в которой рядом уживаются некоторые морские и пресноводные обитатели.

Внутренние водоемы, как правило, отделены один от другого участками суши и в какой-то степени представляют собой аналогию островов, разбросанных среди океана. Как указывал Ч.Дарвин, обитатели водоемов должны были выработать способность переселяться из одного водоема в соседний, расположенный близко к первому, а затем и в отдаленные водоемы. Однако большинство пресноводных видов не способны преодолевать участки суши и расселяются только в воде, поэтому свойства самого водоема и его история определяют состав биоты. По мнению Я. А. Бирштейна (1946), наибольшее значение в распространении животных внутренних водоемов имеют химизм и газовый режим воды, скорость ее движения, рельеф дна, температурный режим, характер грунта и растительность.

Следует также иметь в виду недолговечность подавляющего большинства внутренних водоемов. Даже такое большое озеро, как Боденское, будет засыпано наносами Рейна через 12500 лет, а Женевское озеро прекратит свое существование из-за наносов Роны через 45 тыс. лет. На картах 1676 и 1685 гг. в окрестностях Санкт-Петербурга у р. Тосно обозначены два озера, которые уже в 1834 г. превратились в болота. Озера обычно существуют всего несколько тысячелетий, а мелкие водоемы - значительно более короткий срок. Что касается рек, то, будучи долговечней замкнутых водоемов, они также не могут считаться постоянными. Русло их меняется, что во многих случаях приводит к изменению грунтов, скорости течения, химического состава вод и т.п.

Во многих стоячих водоемах, особенно глубоких, придонный слой воды периодически или постоянно теряет кислород, который расходуется на окисление

органического вещества грунта. Некоторые животные приспособлены к условиям дефицита кислорода: личинки перистоусых комаров (мотыль) и малощетинковые черви могут долгое время обходиться без кислорода внешней среды, создавая его запас в крови. С другой стороны, известно немало организмов, существование которых возможно только при высоком содержании кислорода в воде.

Какую бы группу пресноводных животных мы ни рассматривали, наиболее бросающаяся в глаза особенность - общее обеднение фауны по направлению к полюсам. Наиболее резко это обеднение сказывается на северных окраинах материков северного полушария и на юге Южной Америки и Тасмании.

Среди моллюсков, обитателей континентальных водоемов, имеется ряд систематических групп, приуроченных только к одному климатическому поясу.

3. Биogeографические и экологические барьеры.

Барьером, препятствующим свободному расселению пресноводных обитателей континентальных водоемов, прежде всего является суша.

Сухопутные барьеры для фауны континентальных водоемов и связанные с ними границы весьма многочисленны и в силу изменчивости речных систем - непостоянны. Именно в этом кроется причина того, что барьеры, одинаковые в физико-географическом отношении, могут в одном случае разделять близкие фауны (например, фауны по обе стороны горной системы Аппалачи или северной половины Уральского хребта), в другом - быть границей между двумя резко различными по составу и богатству фаунами, например, водоразделы, ограничивающие с севера и запада бассейн Амура (Я.И. Старобогатов, 1972).

Иную группу составляют барьеры морские. Неспособность большинства пресноводных животных выживать сколько-нибудь длительное время в морской воде делает даже небольшие морские проливы для них непреодолимой преградой. Естественно, что чем долговечнее тот или иной пролив, тем более значительную фаунистическую границу он собой представляет. Отсюда наиболее резкими границами служат моря и проливы, разделяющие континенты, менее значительными - мелководные проливы внутри больших островных систем (например, в Малайском архипелаге). К категории барьеров относятся и порожистые участки рек, крупные водопады. Так, фауна р. Замбези выше водопада Виктория резко отличается от фауны нижнего участка той же реки. Еще более резки различия в фауне средней и нижней частей бассейна Конго.

4. Экосистемы проточных вод

В тропиках пресные воды отличаются большим многообразием экосистем и обилием видов, что во многом объясняется следующим обстоятельством:

катастрофические для континентальных водоемов севера и умеренных зон процессы оледенения и аридизации в кайнозое не коснулись приэкваториальных районов. Число видов рыб в Амазонке более чем вдвое превышает число видов рыб, известных для водоемов бывшего СССР, т. е. 1/6 всей суши (соответственно 748 и 322). Такие же соотношения свойственны и другим группам пресноводных животных.

Значительное количество пресноводных обитателей высокого таксономического ранга встречается только в тропиках. Из них в первую очередь следует упомянуть крокодилов, дельфинов (Ганг, Амазонка, Ла-Плата), бегемота и ламантина. Из рыб весьма характерны двоякодышащие (австралийский неоцератод, бразильский лепидосирен и африканский протоптер), семейства хромид и харацинид, замещающие в Южной Америке, Австралии и Полинезии отсутствующих там карповых, и богато представленные также в Африке, где имеются и карповые рыбы. Среди ракообразных обращает на себя внимание обилие пресноводных крабов и креветок, но нет речных раков. Вместе с тем в тропических материковых водах обитает множество космополитов, прежде всего среди простейших.

Особенность тропических внутренних водоемов помимо богатства их фауны - значительное количество обитающих форм морского происхождения. Это ярко выражено в водоемах Юго-Восточной Азии. Только в пресных водах этого района встречаются такие типично морские животные, как акулы и скаты, причем пресноводный скат обитает в Ганге в 1800 км от устья. Из того же района известно несколько десятков видов близкородственных морским формам полихет, моллюсков, мизид, бокоплавов, крабов и креветок. Внедрение морских животных в пресные воды именно на юго-востоке Азии некоторые исследователи связывают с тем, что на этот район приходится мировой максимум осадков, благодаря чему прибрежные участки моря претерпевают сильное опреснение. Приспособившиеся к пониженной солености морские животные легче заселяют пресные воды.

Фауна рыб и моллюсков всех рек тропической Африки, от Оранжевой и Лимпопо до Голубого Нила, едина. Нил соединялся с оз. Рудольфа, на что указывает сходство фаун населяющих их рыб, которое больше, чем между фаунами сообщающихся сейчас Нила и оз. Виктория-Ньяза. В Сахаре также существовали крупные водоемы, из фауны которых сохранились отдельные виды. В одном из ключей Сахары, отдаленном более чем на 1000 км от ближайшей реки, живет пресноводная креветка, известная из Нигерии и Конго. На примере самой полноводной реки на Земле - Амазонки - лучше всего описать экологическую ситуацию в тропической реке. Эту гигантскую речную систему по праву

называют иногда Риу-Мар (Речное Море). Площадь ее водосборного бассейна составляет свыше 5,5 млн км², т.е. треть всего южноамериканского континента.

Температура воды в тропических реках изменяется, как правило, в пределах от 27,5 до 30,5°C, и колебания между дневной и ночной составляют менее 1 °C. Столь высокая и постоянная температура ускоряет все химические и биологические процессы круговорота веществ, а соответственно и жизненные процессы всех водных организмов от планктонных водорослей до рыб. Скорость обмена веществ у живых существ здесь в 4 - 5 раз выше, чем в реках Центральной Европы. Например, развитие икры у тропических харациновых рыб продолжается примерно 48 ч, тогда как у родственных им европейских карповых рыб оно длится в среднем от 6 до 8 сут. Высокая температура в тропиках приводит к тому, что питательные вещества, попадающие в воду с суши или высвобождающиеся в результате процессов разложения, тотчас же используются живыми существами.

Ширина русла реки в среднем и нижнем течениях часто достигает нескольких километров. В зависимости от скорости течения и размеров взвешенных в воде частиц мути, последние оседают в краевых зонах. Они образуют прирусловые валы, отделяющие от основного русла порой огромные прибрежные озера (некоторые из них достигают в длину 100 и в ширину 40 км), соединяющиеся с рекой в период очередного паводка. Эти временные окраинные озера заливаемой зоны в Амазонии представляют собой важнейшие местообитания для растений и животных, велико также их значение для сельского хозяйства, поскольку из-за регулярных наносов почва там содержит достаточное количество органических и минеральных веществ.

В окраинных озерах муть оседает, и солнечный свет проникает в воду на глубину нескольких метров. Поэтому здесь развиваются растения и создается основа для образования пищевых цепей от растительного планктона до рыб. Важнейшая промысловая рыба в Амазонии - это арапаима, самая крупная из пресноводных рыб, достигающая в длину более 2 м. В бедный дождями сезон прирусловые валы обнажаются. Свежая илистая почва пригодна для возделывания риса, кукурузы и джута даже без внесения удобрений, в противоположность чрезвычайно бедным почвам вышележащих, незаливаемых участков "терра фирма".

В озерах с богатыми отложениями ила разрастается гигантская кувшинка, плавающие листья которой в диаметре составляют более метра. Там, где белые воды Амазонки текут очень медленно, на многие километры в длину и более чем на сотню метров от берега раскинулись удивительные "плавающие луга". Они состоят из растений родов гречиха, просо, паспалум, ежевник; им обычно предшествует полоса настоящих

плавающих растений, например распространенных почти повсеместно в тропиках водяного гиацинта и водяного латука. Во время паводка волны часто отрывают от плавающих лугов большие пласты и сносят их вниз по течению. Такую же картину можно наблюдать в низовьях Конго, Меконга и многих других рек тропиков.

На плавающих лугах кипит жизнь. Луга характеризуются самой высокой продуктивностью и здесь лучшая кормовая база: на 1 м² было учтено до 130 тыс. мелких беспозвоночных, которыми кормятся рыбы. Подводные растения служат пищей ставшему весьма редким из-за усиленной охоты ламантину из отряда сирен. В Бразилии амазонскую форму американского ламантина называют "рыба-корова". В русло реки и в окраинные озера заходят в погоне за рыбой амазонские речные дельфины инии. В тропической зоне Земли живут и три других вида пресноводных дельфинов: лаплатский дельфин на юго-востоке Южной Америки, гангский дельфин в нижнем течении Ганга и китайский, или озерный, дельфин, встречающийся в оз. Дунтинху (в пойме р. Янцзы).

При разложении отмерших частей растений в условиях изобилия влаги и плохой аэрации почвы образуются растворимые или желеобразные (коллоидные) гуминовые вещества, придающие воде характерную коричневую окраску, что привело к названию "черная вода" и "черные реки" тропиков, применяемому по отношению к Рио-Негро, Конго и др. На схеме поперечного сечения самой большой реки планеты - Рио-Негро - видно, что по обе стороны от основного ее русла на многие километры раскинулась обширная долина, заливаемая во время паводка, причем уровень воды повышается почти на 10 м (рис. 95). Здесь находится своеобразное растительное сообщество - болотный, или почти круглый год затопляемый лес. Его деревья и кустарники приспособились к столь необычному местообитанию: почва здесь очень бедная, к тому же корни растений почти полностью находятся под водой. В период дождей не только стволы, но и кроны деревьев погружены в воду, а растения даже не сбрасывают под водой листьев.

Условия жизни в черных реках и для животных, и для растений, пожалуй, самые необычные. Здесь крайне мало солей кальция и других электролитов; настоящими микроэлементами оказываются кальций и магний. Высокое содержание темноокрашенных гуминовых веществ приводит к сильному поглощению света: на глубину 50 см проникает лишь 15 % падающего света, метровой глубины достигает лишь 3 %, а с полутора метров в реке уже царит темнота. В низовьях, где глубина достигает 45 м, освещен, таким образом, лишь самый поверхностный слой. В черной воде настолько мало света, солнечной энергии и минеральных веществ, что здесь не могут существовать ни высшие водные растения, ни многоклеточные водоросли, ни растительный планктон.

В связи с высоким содержанием гуминовых кислот, которые нечем нейтрализовать, черная вода тропических рек характеризуется кислой реакцией: рН воды в Рио-Негро составляет от 5,0 до 3,9. Еще выше кислотность в притоках Конго и в реках Малайзии: здесь рН снижается до 3,6, что соответствует кислотности слабого уксуса.

Из-за бедности минеральными веществами, высокой кислотности и малой освещенности в тропических черных реках практически отсутствуют фитопланктон и донные водоросли. Поэтому по сравнению с другими типами рек животный мир здесь весьма беден. В Рио-Негро промысловых рыб, например, практически нет.

5. Биogeография озер.

Разнообразие населения озер зависит от истории водоема и степени благоприятности для гидробионтов экологических условий. Основу фауны закрытых арктических водоемов составляют низшие ракообразные и коловратки. На Новой Земле найдено 38 видов низших ракообразных, на Шпицбергене - один, на Земле Франца-Иосифа - два. Все обитатели этих водоемов приспособлены к переживанию суровых условий арктической зимы. Не только покоящиеся яйца, но и особи некоторых видов (коловраток, моллюсков), находящиеся на взрослых стадиях развития, могут переносить длительное замерзание окружающей их воды.

Весьма интересны различия в биологии широко распространенных форм в зависимости от места их обитания. Многие виды (например, щитень), появляющиеся в умеренной полосе во временных водоемах на очень короткий срок (ранней весной), в арктических водоемах живут круглый год. Другие виды, населяющие в умеренной полосе наиболее глубокие холодные части озер, в Арктике обитают в мелководных зонах. Некоторые формы, размножающиеся на юге половым путем, переходят на севере к партеногенетическому размножению.

Бедность фауны арктических водоемов, несомненно, связана с суровыми и неблагоприятными температурными условиями,

позволяющими существовать лишь ограниченному количеству приспособленных к ним видов. Однако немалое значение следует придавать и геологическому прошлому Арктики. Значительная часть ее территории сравнительно недавно освободилась от ледникового покрова, который, вероятно, уничтожил всю дочетвертичную фауну материковых водоемов. Таким образом, арктические водоемы начали заселяться вновь только после отступления ледника. В этом отношении весьма показательна фауна озер арктических островов, состоящая исключительно из видов с покоящимися стадиями развития, причем число подобных видов уменьшается пропорционально отдаленности того или иного острова от материка. Очевидно, покоящиеся формы переносились птицами

с материка. На недавнее заселение арктических островов указывает также отсутствие в их водоемах эндемичных видов и форм, не успевших обособиться за короткий срок обитания на островах.

Своеобразным арктическим водоемом является оз. Могильное на о. Кильдин, вблизи Кольского залива. Оно было обстоятельно изучено К.М.Дерюгиным (1914). Наличие маленького озера на острове (длина его 560 м, ширина - 275, максимальная глубина 16,3 м) - настоящий природный феномен. Вода в озере пресная, но только сверху. Ученые установили, что в Могильном пять различных слоев воды. Нижний слой, расположенный над вязким илистым дном, отличается большой концентрацией сероводорода, метана и углекислого газа, жизни здесь нет. Второй - слой бактериальной жизни. Вода летом благодаря обитающим здесь пурпурным бактериям окрашена в розовый цвет. Бактерии создают своего рода щит. Восстанавливая в процессе фотосинтеза сероводород, они не пропускают его в верхние слои. Третий слой, заключенный в глубине озера, - "кусочек" моря, соленость воды там примерно 30 ‰. В четвертом - смешана морская и пресная вода, т.е. она солоноватая. И наконец, в поверхностном 4-5-метровом слое содержится прозрачная пресная, более легкая вода.

Когда-то оз. Могильное было морским заливом; в послеледниковый период образовалась перемычка из валунов, песка и гальки, полностью отделившая озеро от моря. За сотни лет в озере установилось уникальное равновесие между пресной водой, поступающей с суши и из атмосферы, и соленой, проникающей через перемычку.

И еще два интересных явления отличают Могильное от других озер. Во-первых, оно реагирует на приливы и отливы Баренцева моря только с 3-часовым опозданием. Во-вторых, Могильное гораздо теплее, чем окружающие водоемы. Зимой и весной температура воды в нем почти 7 °С. Озеро привлекает к себе внимание уже почти 400 лет. Впервые очертания озер Кильдин и Могильного были нанесены на карту знаменитым В. Баренцем в конце XVI

в. Два столетия спустя, в 1804 г., на Кильдине побывал известный русский естествоиспытатель академик Н. Озерецковский. Он обследовал озеро и отметил, что в водоеме "примечены морские рыбы".

Уникален животный и растительный мир Могильного. В каждом слое воды, кроме нижнего, свои обитатели, которых не встретишь в другом. В озере мирно соседствуют морские и пресноводные животные и водоросли. Морские - в основном те же, что и в соседнем море: губки, мшанки, бурые и красные водоросли, различные моллюски, черви, асцидии, актинии и морские звезды. Неплохо чувствует себя здесь типично морская рыба треска, которая представлена особым подвидом: длина до 80 см, пятнистее, голова больше

и усы длиннее. В море треска - хищник, в озере ей приходится довольствоваться беспозвоночными, поэтому рот и зубы у нее меньше, чем у морской трески, слабее развита мускулатура, проталкивающая добычу в глотку. И еще: обычная треска ведет придонный образ жизни, а кильдинская живет лишь в среднем слое озера и вынуждена метать икру не у дна, а прямо в толщу воды.

Как по физико-географическим условиям, так и по составу фауны много общего с материковыми водоемами Арктики имеют высокогорные озера. Их сближает прежде всего температурный режим и отчасти особенности химизма воды. Фауна этих водоемов небогата.

Фауна водоемов умеренного пояса значительно богаче видами и разнообразнее таковой арктических и высокогорных водоемов. Это связано отчасти с большими вариациями физико-географических условий в умеренных широтах, отчасти вызвано историко-геологическими факторами. В разных районах к общей массе широко распространенных или даже космополитных форм в той или иной степени примешиваются формы тропического или арктического происхождения, а также остатки более древних фаун. Довольно богата фауна водоемов умеренной зоны почти не представленными в арктических водоемах моллюсками, низшими ракообразными, ручейниками и др. На формирование этой пестрой по составу и происхождению фауны чрезвычайно большое влияние оказал ледниковый период. Как и по отношению к арктическим водоемам, следует полагать, что и в умеренной зоне третичная фауна была уничтожена на территории, покрытой ледником. Третичная же пресноводная фауна сохранилась только в районах, не затронутых оледенением, в первую очередь в бассейне Средиземного моря, в Средней Азии и на Дальнем Востоке, а также в южной части Северной Америки. Вся остальная громадная территория умеренной зоны была заселена вновь после отступления ледника и установления менее сурового климата на севере Азии, причем в первую очередь сюда проникли космополитные и весьма распространенные виды. Процесс завоевания утерянной при оледенении территории для многих групп еще не закончился.

В отличие от наиболее представительной группы видов, обладающих, как правило, сплошными и обширными ареалами, виды древней третичной фауны характеризуются разорванными ареалами, поскольку они сохранились только в районах, не затронутых оледенением.

Исключительный интерес представляет чрезвычайно богатая и самобытная фауна оз. Байкал. Температура воды (в открытом озере) не поднимается выше 9 °С, а на больших глубинах она постоянна, приблизительно 3 °С. Для Байкала известно 710 видов

многоклеточных животных. Особенно многочисленны ракообразные, в частности бокоплавы, представленные 35 родами и 291 видом. Необычайно велико также многообразие брюхоногих моллюсков (91 вид), реснитчатых червей (86 видов), малощетинковых червей (53 вида), эндемичны бычки-подкаменщики. Здесь живет 210 простейших и 773 вида растений. Из их числа 64 % - эндемики. Байкал можно назвать "зоопалеонтологическим музеем" (Л.С.Берг, 1916). Однако, попав в него, многие древние виды дали начало новым формам.

По богатству фауны Байкал занимает первое место среди всех материковых водоемов земного шара. Замечательной особенностью байкальской фауны помимо ее богатства видами и значительного процента эндемичных форм (для многоклеточных животных 93 %) является отсутствие ряда групп, широко распространенных в других пресноводных водоемах. Так, в этом озере не встречаются корненожки, солнечники, личинки стрекоз, жуки, клопы, ветвистоусые ракообразные и водяные клещи. Единичные представители двух последних групп попадаются исключительно редко.

Есть некоторые основания полагать, что известная часть байкальских животных происходит от морских предков, попавших в предшествовавшие Байкалу пресноводные водоемы в конце мезозоя. Такие формы близкородственны, а иногда и тождественны современным морским обитателям. В Байкале живет, например, семь видов инфузорий из подотряда *Tintinnoidea*, широко распространенного в морях, один вид полихет, веслоногий рачок, принадлежащий к морскому семейству. Более отдаленное родство с морскими формами обнаруживают эндемичные губки и брюхоногие моллюски, рачки бокоплавы и рыбы бычки, голомянки и др. Несколько видов морского происхождения - байкальская нерпа с паразитирующей на ней вошью, сиги (омуль) и гольцы (даватчан) - проникли в Байкал уже в четвертичное время в связи с бореальной трансгрессией Ледовитого океана.

В других крупных озерах, существующих в течение длительного в геологическом смысле времени, как и в Байкале, сохраняются древние формы. Сравнительно богато они представлены в оз. Охридском, расположенном в бассейне р. Дрины на Балканском полуострове. Здесь обитает один вид губок, а также несколько видов малощетинковых червей и брюхоногих моллюсков, чрезвычайно близких к байкальским, много эндемиков, за что озеро нередко называют "Балканским Байкалом". Некоторое количество древних элементов гидрофауны сохранилось в глубоком солоновато-водном (5,8 ‰) оз. Иссык-Куль, в озерах Чархал (бассейн р. Урал) и Абрау (под Новороссийском).

К древним принадлежат также некоторые крупные африканские озера, в первую очередь, оз. Танганьика, одно из самых глубоководных в мире (максимальная глубина

1435 м). Оно населено богатой фауной, включающей 402 вида, из которых 293, т.е. почти 73 %, являются эндемиками. Особенно разнообразны рыбы (146 видов), относящиеся главным образом к семейству цихлид. Все 84 вида брюхоногих моллюсков эндемичны для Танганьики. Кроме того, в этом озере обитают 17 видов двустворчатых моллюсков, 12 видов креветок, 5 видов крабов, 31 вид веслоногих и 22 вида ракушковых рачков, причем около 75 % этих видов также являются эндемиками.

По богатству фауны, высокому проценту эндемиков и морскому облику некоторых групп (переднежаберных брюхоногих моллюсков, мшанок) оз. Танганьика может считаться аналогом Байкала. Интенсивное видообразование, происходившее в обоих озерах в течение их длительного существования (Танганьика возникла в олигоцене), затронуло разные группы животных: в Танганьике отсутствуют многочисленные в Байкале бокоплав, очень мало ресничных и малощетинковых червей, но гораздо больше рыб.

Основу классификации отечественных озер, построенной по составу ихтиофауны, положил М. П. Сомов (1920). Озера могут быть подразделены на следующие основные типы.

Карасевые озера - мелководные, часто очень малые, прогреваемые летом в северных районах по меньшей мере до 14°C, а в южных - до 18 °C. Зимой постоянно отмечается резкий дефицит кислорода. Заросли макрофитов распространяются обычно по всему водоему. Кроме господствующих золотого и серебряного карасей встречается вьюн, а при наличии притоков и участков, где содержание кислорода в конце подледного периода более благоприятно, присоединяются и обитатели озер: линь, плотва, окунь, щука. К карасевым озерам принадлежат многочисленные мелкие водоемы среди торфяных массивов европейской части России, в лесостепи и степи Западной Сибири.

Окунево-плотвичные озера, как правило, не обладают профундалью и типичны для равнин. За зиму содержание кислорода в воде может опускаться до 1-3 мг/л. Заращение значительное.

Летнее цветение сильно выражено, за исключением северных районов. В обширных зарослях этих озер часто, кроме основных рыб, травяного окуня и плотвы, встречаются щука и линь, а при более благоприятном кислородном режиме - лещ и язь. Большинство неглубоких озер принадлежит именно к этой группе; из типичных более крупных озер здесь можно назвать озера Бологое и Чаны. Лещевые озера имеют умеренную глубину, илистую профундаль с богатым бентосом. Как и в окунево-плотвичных озерах, зимой и летом здесь может быть дефицит кислорода, но он не достигает уровня 1 - 3 мг/л, при котором может происходить замор основных рыб. Летнее

цветение значительное. Прибрежные заросли развиты. В озерах этого типа встречаются обитатели озер предыдущих типов, но характерны для них ерш и густера, для пелагиали - уклейка, а при более благоприятном газообменном режиме - снеток и судак. Перечисленными особенностями обладают многие озера, например Ильмень.

Судаковые озера близки клещевым, имеют обширную пелагиаль, но заросли у берегов очень слабо развиты. Кислородный режим в этих водоемах несколько лучше, чем в клещевых. В водной толще обильно развит планктон и рыбы-планктофаги - уклейка и снеток. Наиболее характерное озеро этого типа - Балатон в Венгрии.

Сиговые озера довольно глубокие. В гипolimнионе до самого дна не наблюдается значительного дефицита кислорода, к которому сиги очень чувствительны. Летнее цветение незначительное. Склоны котловины имеют нерестовые участки с песчаным и каменистым грунтом, а профундаль выстлана илами, богатыми донной фауной. Для сигов, входящих для икрометания в реки, очень важны в них чистота воды, обилие кислорода и наличие участков с песчаным и каменистым дном. В прибрежье и особенно в прогреваемых заливах обитают рыбы озер предыдущих типов. В эпилимнионе держатся теплолюбивые рыбы пелагиали (уклейка и судак). К этому типу озер, многочисленных на северо-западе России и Урале, относятся Чудское и Тургояк.

В гольцовых озерах кроме гольца (палии) - холодолюбивой лососевой рыбы, приуроченной к большим глубинам, встречаются озерный лосось, кумжа (озерная форель), сиг, корюшка. Для водоемов этого типа характерны каменистые грунты, всегда высокое содержание кислорода в обширной холодной профундали, слабо развитый фитопланктон. Заросли макрофитов и свойственная им теплолюбивая фауна отодвинуты в заливы. Для многих рыб этих озер необходимы нерестилища во впадающих порожистых речках с чистой водой. К озерам этого типа относится Онежское озеро.

Озера ручьевого форели - небольшие горные водоемы, частично пополняемые при таянии ледников. Проточность может быть очень значительной. Склоны ложа крутые, преобладают жесткие грунты. Всегда прозрачная вода холодная, насыщена кислородом, бедна солями и планктоном. Заросли почти не развиты. Рыбное население может состоять из одной мелкой форели. Эти озера многочисленны в Альпах, Карпатах, на Балканах, Урале, Кавказе и в Фенноскандии.

2. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ

2.1 Лабораторная работа №1 (2 часа).

Тема: «ОСНОВНЫЕ ГРУППЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ»

2.1.1 Цель работы: ознакомиться с современными классификациями экологических факторов; охарактеризовать важнейшие группы факторов среды и их влияние на организмы.

2.1.2 Задачи работы:

1. Изучить современные классификации экологических факторов.
2. Дать характеристику разным группам факторов среды.
3. Разобрать влияние отдельных экологических факторов на живые организмы.
4. Выполнить предложенные задания в работах №1 и №2.

2.1.3 Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:

1. лабораторный журнал, линейка карандаши.

2.1.4 Описание (ход) работы:

Классификация 1. Критерий — происхождение факторов среды

1. *Абиотические* факторы — любые условия внешней среды, не связанные своим происхождением с деятельностью живых организмов. В группу входят:

- *климатические* факторы (атмосферные) — суммарная солнечная радиация, температура воздуха, давление воздуха, влажность воздуха и др.;
- *эдафические* факторы (почвенно-грунтовые) — свойства почв: плотность, рыхлость, влажность, плодородие и др.;
- *орографические* (геоморфологические) — свойства рельефа: однородность-неоднородность, крутизна склонов, уступы, излучины, отрицательные точки и др.;
- *гидрологические* (водные) — свойства поверхностных и грунтовых вод: скорость и направление течения, напор, разливы и др.;
- *химические* факторы — отдельные химические компоненты среды: газы, минеральные соединения, токсиканты и др.;
- *физические* факторы — отдельные физические явления среды — шум (давление звука), электромагнитные волны, вибрация и др.

2. *Биотические* факторы — любые условия среды, связанные своим происхождением с жизнедеятельностью организмов. В группу входят:

- *фитогенные* факторы (влияние растений) — механическое вытеснение, транспирация, выделение химических продуктов и др.;
- *зоогенные* факторы (влияние животных) — хищничество, форезия, постройка укрытий и др.;
- *антропогенные* факторы (влияние человека) — производственная и сельскохозяйственная деятельность, собирательство, охота и др.

Классификация 2. Критерий — периодичность действия факторов

Классификация разработана известными отечественным биологом А.С.Мончадским. Она включает:

первичные периодические факторы — закономерно периодически изменяющиеся в зависимости от закономерных периодических изменений внешних условий. В группу входят температура воздуха, режим освещенности, приливно-отливные ритмы и др.;

вторичные периодические факторы — изменяющиеся в зависимости от изменения первичных периодических факторов среды. В группу входят атмосферная влажность, газовый и солевой состав среды, скорость и направление ветра и др.;

непериодические факторы — возникающие под действием случайных внезапных причин и не поддающиеся достоверному прогнозированию. В группу входят различные стихийные бедствия — оползни, сели, цунами, торнадо, пирогенный фактор (пожары) и др.

Классификация 3. Критерий — типы взаимодействия между организмами

Классификация предложена известными экологами Ф.Э. Клементсом и В.Э. Шелфордом в 1939 г.

Гомотипические влияния (факторы) — взаимодействия между особями одного вида (в пределах одной популяции). В группу входят:

- групповой эффект — *благоприятные психофизиологические реакции отдельных особей на присутствие других особей своего вида;*
- массовый эффект — *неблагоприятные психофизиологические реакции особей на перенаселенность среды представителями своего вида;*
- внутривидовая конкуренция — различные формы борьбы между представителями одного вида (половая, трофическая, пространственная конкуренция и проч.).

Гетеротипические влияния (факторы) — взаимодействия между особями разных видов (между разными популяциями). В группу входят:

- *межвидовая конкуренция* — различные формы борьбы между представителями разных видов (трофическая, пространственная, за химические ресурсы и проч.);
- *хищничество* — открытая форма уничтожения одним другим с целью питания;
- *паразитизм* — отношение разных видов, при котором один использует другой в качестве источника пищи и (или) среды обитания;
- *мутуализм* — обоюдовыгодное взаимодействие двух видов, проживающих на одной территории;
- *комменсализм* - сотрудничество двух видов, при котором один вид извлекает пользу, не нанося ущерба другому виду;
- *амменсализм* — сотрудничество двух видов, при котором один вид причиняет ущерб другому, не испытывая при этом обратного воздействия;
- *нейтрализм* — независимое друг от друга существование двух видов в единой экосистеме (без отрицательного или положительного влияния друг на друга).

Работа №1. Характеристика важнейших абиотических факторов среды

Самостоятельно выберите и охарактеризуйте любые 5 абиотических факторов внешней среды. Характеристику проводите по плану: *название фактора — экологическая группа — природа фактора (физическая, химическая, геологическая и т.п.) — состав — значение для организмов* (см. пример в табл. 3.1). Полученные данные запишите в итоговую таблицу.

Работа №2. Характеристика важнейших биотических факторов среды (выполняется самостоятельно)

Внимательно изучите классификацию биотических факторов по типам взаимодействия между организмами (классификация 3). Самостоятельно составьте примеры гомотипического и гетеротипического взаимодействия организмов по каждому типу (не менее 3-х примеров). Все примеры запишите в лабораторный журнал.

Таблица 3.1 — Характеристика важнейших абиотических факторов среды

Фактор	Экологическая группа	Природа фактора	Состав	Значение для организмов
1. Суммарная солнечная радиация	Климатический, первичный периодический	Континуум электромагнитного излучения; диапазон длин волн от 0,1 до 30000 нм	Видимые лучи (около 50% суммарной энергии); инфракрасные лучи (тепловые); УФ-лучи длинноволновой части спектра	Для растений - фотосинтетические реакции, биохимические процессы в клетках; Для животных - ориентация, биохимические процессы в клетках, теплота
2.				
...				

Пример: гетеротипическое влияние организмов по типу паразитизма: *малярийные плазмодии группы возбудителей малярии человека (P.vivax, P.malaria et all) - организм человека.*

Вопросы и задания

1. Дайте определение важнейшим понятиям факториальной экологии: *экологический фактор, абиотические и биотические факторы и их разновидности, первичные периодические, вторичные периодические и непериодические факторы, гомотипические воздействия и их формы, гетеротипические воздействия и их формы.*

2. Что называется экологическим фактором? Какие группы факторов существуют? Приведите примеры.

3. Характеристика важнейших групп абиотических факторов среды. Примеры факторов.

4. Характеристика важнейших групп биотических факторов среды. Примеры факторов.

5. Характеристика основных групп экологических факторов по критерию периодичности действия на организмы. Примеры факторов.

6. Характеристика основных форм гомотипического воздействия организмов. Примеры.

7. Характеристика основных форм гетеротипического воздействия организмов. Примеры.

3. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ПРОВЕДЕНИЮ ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАНЯТИЙ

3.1 Практическое занятие № 1 (2 часа).

Тема: «Основные термины и понятия биогеографии»

3.1.1 Задание для работы:

1. Дайте определение биогеографии как науки.
2. Назовите основные задачи биогеографии.
3. Поясните структуру биогеографии.
4. Дайте определение следующим понятиям и терминам: флора, растительность, фауна, животное население, биота, экологическая система, биогеоценоз, биоценоз, биотоп, окружающая среда, среда обитания, среда жизни, биосфера.

3.1.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Устные ответы на задания.

1. Дайте определение биогеографии как науки.
2. Назовите основные задачи биогеографии.
3. Поясните структуру биогеографии.
4. Дайте определение следующим понятиям и терминам: флора, растительность, фауна, животное население, биота, экологическая система, биогеоценоз, биоценоз, биотоп, окружающая среда, среда обитания, среда жизни, биосфера.

3.1.3 Результаты и выводы:

Усвоение изученного материала. Студенты ознакомились и изучили основные термины и понятия биогеографии.

3.2 Практическое занятие № 2 (2 часа).

Тема: «Экологическая классификация живых организмов»

3.2.1 Задание для работы:

1. На какие группы классифицируются живые организмы
 - по отношению к свету;
 - по отношению к температуре;
 - по отношению к влажности?
2. Приведите по три примера каждой экологической группы растений:
 - по отношению к свету;

- по отношению к влажности.

3.2.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Устные ответы на задания.

3.2.3 Результаты и выводы:

Студенты подробно изучили экологические группы живых организмов по отношению к свету, влажности и температуре.

3.3 Практическое занятие № 3 (2 часа).

Тема: «Жизненные формы растений и животных»

3.3.1 Задание для работы:

Задание 1

Изучите описание жизненных форм растений. Выпишите названия жизненных форм растений по классификации К. Раункиера и по классификации И.Г. Серебрякова. Сопоставьте обе классификации.

Задание 2.

Приведите по три примера к каждой группе жизненных форм растений по классификации И.Г. Серебрякова.

Задание 3.

Приведите по три примера к каждой группе форм животных по классификации Д.Н.Кашкарова.

3.3.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическим пособием по биогеографии. Устные и письменные ответы на задания.

3.3.3 Результаты и выводы:

Студенты подробно изучили и описали жизненные формы растений и животных по классификации К. Раункиера и И.Г. Серебрякова.

3.4 Практическое занятие № 4 (2 часа).

Тема: «Понятие о биоценозе. Классификация биоценозов»

3.4.1 Задание для работы:

Задание 1.

По названиям растительных сообществ определите, к какой классификационной единице оно относится (ассоциация, формация).

Названия растительных сообществ: ковыльно-типчаково-разнотравная степь, березняк, березняк луговиково-зеленомошный, ковыльная степь, кленовый лес,

кленовникрябинно–орляковый, кленовникежевично-мужскощитовниковый, дубняк рябинно-мужскощитовниковый.

Задание 2.

Соотнесите растительные ассоциации с формациями, в состав которых они могут входить. Результаты представьте в таблице.

Названия растительных сообществ: елово-сосновый чернично-травяной лес, сосняк лишайниково-каменистый, кленовникрябинно–орляковый, сосняк вересково-брусничный, типчаковая степь, сосняк чернично-зеленомошный, сосняк бруснично-зеленомошный, сосняк, елово-сосновый лес, кленовникежевично-мужскощитовниковый, типчаково-полынно-ковыльная степь, сосняк хвощево-сфагновый, елово-сосновый болотнотравный лес, типчаково-разнотравно-ковыльная степь, кленовый лес.

Таблица.

Формация	Ассоциации
...	...

3.4.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Устные и письменные ответы на задания.

3.4.3 Результаты и выводы:

Усвоение изученного материала.

3.5 Практическое занятие № 5 (2 часа).

Тема: «Космополиты, эндемики и реликты»

3.5.1 Задание для работы:

Задание 1.

По индивидуальным карточкам с изображением ареалов различных видов, определите виды живых организмов относящихся к космополитам или эндемикам. Результаты оформите в виде таблицы.

Виды космополиты	Виды эндемики
...	...

Задание 2.

Опишите географическую приуроченность ареалов видов представленных в задании 1.

Пример:Пищуха степная - ареал обитания охватывает территорию юга России и Северного Казахстана.

3.5.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Устные и письменные ответы на задания.

3.5.3 Результаты и выводы:

Студенты подробно изучили и описали экологические группы живых организмов: космополиты, эндемики и реликты.

3.6 Практическое занятие № 6 (2 часа).

Тема: «Роль дрейфа континентов и колебаний уровня моря в формирование ареалов современных видов»

3.6.1 Задание для работы:

Задание 1.

По схемам и картам укажите временные периоды перемещения континентов друг относительно друга.

3.6.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Устные и письменные ответы на задания.

3.6.3 Результаты и выводы:

Усвоение изученного материала.

3.7 Практическое занятие № 7 (2 часа).

Тема: «Система широтной зональности»

3.7.1 Задание для работы:

Задание 1.

Пользуясь атласами и методическими пособиями, зарисуйте на контурной карте географические пояса и основные природные зоны, обозначьте их названия.

Задание 2.

Приведите примеры (не менее 3) интразональных и экстразональных биоценозов.

3.7.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Подготовка карт. Устные и письменные ответы на задания.

3.7.3 Результаты и выводы:

Оформление карт. Усвоение изученного материала.

3.8 Практическое занятие № 8 (2 часа).

Тема: «Высотная поясность»

3.8.1 Задание для работы:

Задание 1.

По приведенным ниже показателям составьте профили смены биоценозов в горных странах. Для этого на бумагу по вертикали в подобранном масштабе нанесите пояса растительности и высоты их распространения (в метрах). По горизонтали расположите названия различных горных систем.

Показатели вертикальной смены поясов

Западный Кавказ:

до 400 м – леса субтропического типа;
400 – 1100 м – буковые листопадные леса;
1100 – 1800 м – темнохвойные леса из пихт и елей;
1800 – 1900 м – криволесье из листопадных пород;
1900 – 2000 м – субальпийское разнотравье;
2000 – 2300 м – низкотравные альпийские луга;
2300 – 2350 м – скальная растительность.
3000 – нивальный пояс.

Северо-западный Алтай (г. Белуха 4509 м):

до 250 м – степь и полупустыня;
250 – 500 м – низкогорные сосново-лиственничные и березово-осиновые леса;
500 – 1600 м – среднегорные темнохвойные леса;
1600 – 2300 м – высокогорные кедровые леса;
2300 – 2700 м – альпийские луга;
2700 – 3500 м – горная тундра;
3500 м – нивально-гольцовый пояс.

Гималаи (г. Джомолунгма)

До 1000 м – Влажные субэкваториальные леса.
1000 – 2000 м – вечнозеленые субтропические леса.
2000 – 2500 м – листопадные широколиственные леса
2500 – 3500 м – хвойные леса.
3500 – 4500 м – альпийские луга
4500 м – вечные снега.

Альпы (г. Монблан)

0 – 1000 м – жестколистные леса и кустарники.

1000 – 1500 м – смешанные леса.

1500 – 2000 м – хвойные леса

2000 – 2500 м – альпийские луга.

2500 – 3000 м – горные пустоши.

3000 м – вечные снега.

Задание 2.

По атласам перечислите основные горные системы и обозначьте их на контурной карте.

Задание 3.

Проследите, какие биоценозы сменяются на склонах гор тропиков и умеренного пояса; на склонах горных систем, расположенных в приморском и континентальном климате.

3.8.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Подготовка карт. Устные и письменные ответы на задания.

3.8.3 Результаты и выводы:

Оформление карт. Усвоение изученного материала.

3.9 Практическое занятие № 9 (2 часа).

Тема: «Биомы суши: Влажные тропические и экваториальные леса»

3.9.1 Задание для работы:

Задание 1.

Рассмотрите на карте мира распространения тропических лесов. Нанесите ареалы биоценозов тропических лесов на контурную карту.

Задание 2.

По методическим материалам установите, условия обитания биоценозов:

- особенности светового режима (длительность и интенсивность освещения);
- гидротермический режим (температурный режим, обеспеченность влагой);
- геохимические особенности почв.

Задание 3.

По методическим пособиям установите:

- видовой состав биомов (не менее 10 видов (родов) животных и растений).

Выделите виды доминанты, эдификаторы и эндемичные виды.

- к каким экологическим группами и жизненным формам относятся растения и животные, обитающие в рассматриваемых биоценозах (с примерами);

- как растения и животные приспособлены к факторам среды.

3.9.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Подготовка карт. Устные и письменные ответы на задания.

3.9.3 Результаты и выводы:

Усвоение изученного материала. Оформление карт. Усвоение изученного материала.

3.10 Практическое занятие № 10 (2 часа).

Тема: «Биомы суши: Саванны и субтропические леса»

3.10.1 Задание для работы:

Задание 1.

Рассмотрите на карте мира распространения саванн. Нанесите ареалы биоценозов на контурную карту.

Задание 2.

Перечислите виды саванн различных регионов Земного шара, охарактеризуйте специфику их биоценозов.

Задание 3.

Рассмотрите на карте мира распространение субтропических лесов. Нанесите ареалы биоценозов на контурную карту, обозначьте разновидности данного типа биома.

Задание 4.

Используя гербарий и учебные пособия, составьте список видов, обитающих в жестколистных и лавролистных лесах.

Задание 5.

По материалам методических пособий ознакомьтесь с особенностями жестколистных биоценозов Средиземноморья: маквис, гаррига, фригана. Установите их характерные особенности.

3.10.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Подготовка карт. Устные и письменные ответы на задания.

3.10.3 Результаты и выводы:

Усвоение изученного материала. Оформление карт. Усвоение изученного материала.

3.11 Практическое занятие № 11 (2 часа).

Тема: «Биомы суши: Степи и пустыни»

3.11.1 Задание для работы:

Задание 1.

По картам растительности установите расположение степных биоценозов в различных частях Земного шара. Зарисуйте их на контурной карте и подпишите названия разновидностей степных биоценозов.

Задание 2.

По карте растительности установите территориальную приуроченность степей в Евразии. Нанесите на контурную карту подзоны степей. Охарактеризуйте физико-географические условия подзон.

Задание 3.

По атласу изучите типы степей Оренбургской области и их географическую приуроченность. На контурную карту нанесите их расположение и подпишите названия.

Задание 4.

Перечислите виды растений, характерные для того или иного типа степей Оренбургской области, выделите доминантные и содоминантные растения. Результаты запишите в таблицу.

Задание 5.

По атласам перечислите пустыни и обозначьте их на контурной карте. Соотнесите их с экологическими типами пустынь.

Задание 6.

Выберите по одному примеру для каждого экологического типа пустынь, опишите физико-географические условия, особенности светового режима (длительность и интенсивность освещения) и гидротермический режим (температурный режим, обеспеченность влагой).

Задание 7.

Для выбранных пустынь установите:

- видовой состав биоценоза (не менее 10 видов (родов) животных и растений).

Выделите виды доминанты, эдификаторы и эндемичные виды;

- к каким экологическим группам и жизненным формам относятся растения и животные, обитающие в рассматриваемых биоценозах (с примерами);
- выпишите адаптации растений и животных к жизни в условиях пустыни.

3.11.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Подготовка карт. Устные и письменные ответы на задания.

3.11.3 Результаты и выводы:

Усвоение изученного материала. Оформление карт. Усвоение изученного материала.

3.12 Практическое занятие № 12 (2 часа).

Тема: «Биомы суши: Хвойные и широколиственные леса»

3.12.1 Задание для работы:

Задание 1.

По карте растительности установите территориальную приуроченность бореальных и широколиственных лесов. Нанесите на контурную карту: границы распространения тайги и широколиственных лесов

Задание 2.

Установите особенности биоценозов таежных и широколиственных лесов.

- Флористическое и фаунистическое богатство, доминирующие виды, эдификаторы.
- Вертикальное распределение видов – ярусы.
- Региональные различия.

Задание 3.

Рассмотрите по атласам карту ареалов лиственных пород деревьев, нанесите на контурную карту ареалы: дуба черешчатого (*Quercus robur*), дуба монгольского (*Quercus mongolica*), бука европейского (*Fagus sylvatica*), липы мелколистной (*Tilia cordata*), березы повислой (*Betula pendula*), граба обыкновенного (*Carpinus betulis*), березы Эрмана (*Betula Ermani*).

Задание 4.

Рассмотрите ареалы основных лесообразующих пород тайги, нанесите на контурную карту ареалы: сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), сосны сибирской (*Pinus sibirica*), ели

европейской (*Piceaabies*) и сибирской (*Piceasibirica*), пихты (*Abies*), лиственницы Сукачева (*LarixSukaczewii*), даурской (*Larixdahurica*).

3.12.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Подготовка карт. Устные и письменные ответы на задания.

3.12.3 Результаты и выводы:

Усвоение изученного материала. Оформление карт. Усвоение изученного материала.

3.13 Практическое занятие № 13 (2 часа).

Тема: «Биомы суши: тундры»

3.13.1 Задание для работы:

Задание 1.

По картам атласов установите географическую приуроченность биома тундры. Нанесите границы распространения биома на контурную карту.

Задание 2.

По картам атласа установите, условия биоценозов тундр:

- продолжительность освещения, интенсивность освещения (суммарная радиация в декабре, июне; радиационный баланс за год);
- температурный режим (температура января, июля, продолжительность безморозного периода);
- влагообеспеченность (годовая сумма осадков, возможное испарение, коэффициент увлажнения, высота снежного покрова);
- особенности рельефа и почв (мезоформы рельефа, механический состав почв, их влажность и трофность).

Задание 3.

По текстам учебных пособий установите:

- видовой состав биома (не менее 10 видов (родов) животных и растений). Выделите виды доминанты, эдификаторы и эндемичные виды;
- выпишите адаптации растений и животных к жизни в условиях тундры.

3.13.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Подготовка карт. Устные и письменные ответы на задания.

3.13.3 Результаты и выводы:

Усвоение изученного материала. Оформление карт. Усвоение изученного материала.

3.14 Практическое занятие № 14 (2 часа).

Тема: «Биогеография островов»

3.14.1 Задание для работы:

Задание 1.

Пользуясь атласами, рассмотрите и зарисуйте на контурной карте основные острова и архипелаги. Распределите их по генетическим типам.

Задание 2.

Опишите физико-географические условия крупных островов мира (географическое положение; характерные черты рельефа, климат; типичные представители животного и растительного мира, эндемичные виды): Гренландия, Мадагаскар, острова Новой Зеландии, Хонсю.

3.14.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Подготовка карт. Устные и письменные ответы на задания.

3.14.3 Результаты и выводы:

Усвоение изученного материала. Оформление карт. Усвоение изученного материала.

3.15 Практическое занятие № 15 (2 часа).

Тема: «Центры происхождения культурных растений .»

3.15.1 Задание для работы:

Задание 1

Пользуясь атласом мира, ознакомьтесь с центрами происхождения культурных растений и их расположением. Нанесите на контурную карту расположение центров и законспектируйте окультуренные виды растений, относящиеся к тому или иному центру.

3.15.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Подготовка карт. Устные и письменные ответы на задания.

3.15.3 Результаты и выводы:

Усвоение изученного материала. Оформление карт. Усвоение изученного

материала.

3.16 Практическое занятие № 16 (2 часа).

Тема: «Очаги одомашнивания животных»

3.15.1 Задание для работы:

Задание 1.

Пользуясь методическими материалами, обозначьте на контурной карте мира центры одомашнивания животных, укажите географические названия мест одомашнивания и установите примерные временные рамки приручения основных видов животных.

3.16.2 Краткое описание проводимого занятия:

Работа с методическими разработками по биогеографии. Подготовка карт. Устные и письменные ответы на задания.

3.16.3 Результаты и выводы:

Усвоение изученного материала. Оформление карт. Усвоение изученного материала.