



Московский  
педагогический  
государственный  
университет

Д. А. Шитиков, А. В. Шариков, А. А. Мосалов, В. Г. Бабенко

# География животных

Учебное пособие



Москва  
2014

**Министерство образования и науки Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«Московский педагогический государственный университет»**



**Д. А. Шитиков, А. В. Шариков,  
А. А. Мосалов, В. Г. Бабенко**

## **ГЕОГРАФИЯ ЖИВОТНЫХ**

*Учебное пособие*

**МПГУ  
Москва • 2014**

УДК 591.9  
ББК 28.685я73  
Ш648

**Рецензенты:**

**А. Г. Резанов**, профессор Московского городского педагогического университета,

**В. М. Галушин**, профессор Московского педагогического государственного университета

**Шитиков, Дмитрий Александрович.**

Ш648 География животных : Учебное пособие / Д. А. Шитиков, А. В. Шариков, А. А. Мосалов, В. Г. Бабенко. – Москва : МПГУ, 2014. – 256 с.

ISBN 978-5-4263-0138-2

Пособие создано в соответствии с федеральным государственным образовательным стандартом по направлениям подготовки «Биология» и «Педагогическое образование».

В пособии в сжатом виде излагаются теоретические основы современной географии животных: учение об ареале, учение о фауне и населении животных. Центральная глава пособия целиком посвящена подробному описанию фауны позвоночных животных суши. Везде, где это было необходимо, учитывались последние достижения систематики. В заключительной главе приведена характеристика населения животных основных природных зон суши.

Для студентов учреждений высшего профессионального образования.

**УДК 591.9**  
**ББК 28.685я73**

ISBN 978-5-4263-0138-2

© МПГУ, 2014

# СОДЕРЖАНИЕ

<b>ПРЕДИСЛОВИЕ .....</b>	<b>5</b>
<b>ВВЕДЕНИЕ .....</b>	<b>7</b>
Предмет и задачи географии животных .....	7
Краткая история развития зоогеографии .....	8
<b>ГЛАВА 1. УЧЕНИЕ ОБ АРЕАЛЕ .....</b>	<b>16</b>
1.1. Определение понятия «ареал», графическое изображение ареалов .....	16
1.2. Типология ареалов .....	19
1.3. Динамика ареалов .....	29
<b>ГЛАВА 2. УЧЕНИЕ О ФАУНЕ .....</b>	<b>42</b>
2.1. Понятие фауны, структура фауны .....	42
2.2. Островные фауны .....	45
2.3. Принципы фаунистического районирования суши .....	49
<b>ГЛАВА 3. ГЕОГРАФИЯ НАСЕЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ .....</b>	<b>53</b>
3.1. Способы характеристики населения животных .....	54
3.2. Структура населения животных .....	56
3.3. Закономерности зональной изменчивости населения животных .....	58
3.4. Природная зональность и распространение животных .....	63
<b>ГЛАВА 4. ФАУНИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СУШИ .....</b>	<b>65</b>
4.1. Царство Арктогея. Голарктическая область .....	65
4.1.1. Неарктический отдел .....	67
4.1.2. Палеарктический отдел .....	75

4.2. Царство Палеогейя. . . . .	80
4.2.1. Эфиопская (Афротропическая) область. . . . .	82
4.2.2. Мадагаскарская область . . . . .	100
4.2.3. Индо-Малайская (Ориентальная) область. . . . .	107
4.3. Царство Нотогея. . . . .	119
4.3.1. Австралийская область . . . . .	120
4.3.2. Новозеландская область . . . . .	132
4.3.3. Полинезийская область . . . . .	136
4.4. Царство Неогейя. Неотропическая область. . . . .	139
<b>ГЛАВА 5. ЖИВОТНЫЙ МИР ОСНОВНЫХ БИОМОВ СУШИ. . .</b>	<b>154</b>
5.1. Животный мир Арктических пустынь. . . . .	154
5.2. Животный мир тундр. . . . .	158
5.3. Животный мир тайги. . . . .	168
5.4. Животный мир широколиственных лесов Голарктики . . . . .	180
5.5. Животный мир степей, прерий и пампы . . . . .	190
5.6. Животный мир пустынь умеренного и тропического пояса. . . . .	203
5.7. Животный мир саванн. . . . .	223
5.8. Животный мир сезонных тропических и субтропических лесов . . . . .	234
5.9. Животный мир дождевых тропических лесов . . . . .	243

*Посвящается светлой памяти  
профессора В. М. Константинова,  
инициатора и идейного вдохновителя  
создания этого учебника*

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Знание особенностей географического распространения животных абсолютно необходимо как специалисту-биологу, так и учителю биологии. В течение XX в. было издано немало великолепных учебников по зоогеографии (И. И. Пузанов, 1936; В. Г. Гептнер, 1936; Н. А. Гладков, Н. А. Бобринский, 1961; Ф. Дарлингтон, 1966; И. К. Лопатин, 1989). Однако большинство из них давно стало библиографической редкостью. Кроме того, стремительное развитие в последние десятилетия новых подходов к биогеографическому районированию, а также молекулярной систематики сделало многие положения классических учебников безнадежно устаревшими. Издаваемые в последние годы учебники по биогеографии уделяют основное внимание общим закономерностям географической изменчивости природных сообществ в ущерб классической «географии организмов» (т. е. описанию биот различных природных территорий).

Настоящее учебное пособие сохраняет все традиции классических учебников по зоогеографии, учитывая при этом все современные достижения науки. Книга состоит из трех больших разделов. В первой части (главы 1–3) в сжатом виде излагаются теоретические основы современной географии животных: учение об ареале, учение о фауне и населении животных. В этом же разделе описываются два основных подхода к зоогеографическому районированию – фаунистический (исторический) и зонально-климатический. Центральная глава пособия (глава 4) целиком посвящена описанию фауны суши. В основе этой главы лежит традиционная схема фаунистического районирования суши Склэтера – Уоллеса. В отличие от многих других учебных пособий, авторы не ограничивались перечислением эндемичных групп высокого таксономического ранга, а стремились дать возможно более полную характеристику фауны каждого региона. Везде, где это

было необходимо, учитывались последние достижения молекулярной систематики, существенно изменившие представления о составе систематических единиц надвидового ранга. Вместе с тем, учитывая небольшой объем пособия, фаунистическая характеристика была ограничена позвоночными животными. По той же причине авторы ограничились рассмотрением фаунистического районирования суши, сознавая, что зоогеография моря составляет важную и неотъемлемую часть современной географии животных. Наконец, заключительная глава пособия полностью посвящена характеристике населения животных основных природных зон суши.

Содержание пособия полностью соответствует федеральному государственному образовательному стандарту и рабочим программам по дисциплине «Биогеография» для направлений 020400 Биология и 50100 Педагогическое образование. В написании учебника принимали участие преподаватели кафедры зоологии и экологии МПГУ, многие годы читающие курс «Зоогеография» студентам биолого-химического и географического факультетов: доц. Д. А. Шитиков (главы 1–4), доц. А. В. Шариков (глава 5), доц. А. А. Мосалов (главы 2 и 4), проф. В. Г. Бабенко (глава 4). Авторы посвящают эту книгу памяти профессора кафедры зоологии и экологии МПГУ В. М. Константинова, без которого ее выход из печати был бы невозможным.

# ВВЕДЕНИЕ

## ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ ГЕОГРАФИИ ЖИВОТНЫХ

*География животных, или зоогеография*, – наука, изучающая закономерности распределения животных и их комплексов по поверхности Земли. Основной задачей зоогеографии является выявление факторов и закономерностей, определяющих распространение животных и выяснение путей возникновения и развития современных географических группировок фауны и населения животных. Наряду с ботанической географией, или географией растений, зоогеография входит в состав комплексной науки – биогеографии. Как и биогеография в целом, зоогеография представляет собой пограничную область знания, возникшую на стыке биологии (зоологии) и географии.

Главным объектом изучения зоогеографии служит *фауна* – исторически сложившаяся совокупность видов животных, населяющих какую-либо территорию. Зоогеография как самостоятельная область научного познания по сути дела выросла из региональной фауистики – науки, занимающейся изучением фауны отдельных территорий. В последние десятилетия все большее значение приобретают исследования закономерностей географического размещения сообществ животных (*зооценозов*).

Известный российский орнитолог и зоогеограф М. А. Мензбир определил задачи зоогеографии следующим образом: «Понять современное распределение животных по поверхности земного шара значит не что иное, как узнать, что в современном распространении животных может быть объяснено ныне существующими и что – прежде существовавшими условиями, другими словами – не что иное, как нарисовать картину распределения животных во времени и пространстве». Действительно, наблюдаемое нами распространение животных зависит (без учета воздействия человека) от двух главных причин: современных экологических условий на определенной территории и истории развития ее фауны. Как отмечал Ф. Дарлингтон (1966), «млекопитающие одинаково обгладывают кусты в Южной Африке, в Южной Америке и Австралии, но и млекопитающие, и кусты в каждом из этих мест разные, и экология не в силах объяснить этих различий». Соответственно, в современной зоогеографии существует два подхода – *экологический (ландшафтный)* и *исторический*. Например, верблюды в недалеком прошлом были широко распространены в пустынях Азии – Центральной (двугорбый – *Camelus bactrianus*) и Передней (одногорбый – *C. dromedarius*); ландшафтная биогеография



призвана ответить на вопрос о том, почему верблюды живут в зоне пустынь (а не в субтропических лесах или, скажем, в тайге), а историческая – почему верблюды распространены лишь в Азии и отсутствуют в пустынях Австралии и Северной Америки (К. Ю. Еськов, 2001).

Совокупное действие исторических и экологических причин находит свое отражение в современных *ареалах* (областях распространения) как отдельных видов животных, так и их надвидовых таксонов. Исходя из этого, одним из важнейших разделов зоогеографии является наука об ареалах животных (*хорология*), призванная классифицировать ареалы и выявить причины их разнообразия и динамики. Изучение ареалов тесно связано с *зоогеографическим картографированием*, которое также представляет собой одну из существенных задач современной зоогеографии.

Зоогеография – одна из старейших биологических наук – не потеряла своей актуальности и в настоящее время. Один из известнейших мировых научных журналов, “Science”, опубликовавший к своему 125-летию список величайших загадок, которые стоят перед современной наукой, на 13-ю позицию ставит сугубо биогеографический вопрос: почему в одних местах обитают сотни видов животных и растений, а в других – единицы? Кроме этой чисто теоретической задачи биогеография (и зоогеография как ее составная часть) призвана решать и важнейшие практические вопросы природопользования: сохранение биологического разнообразия, рациональное использование биологических ресурсов, создание и оптимизация деятельности охраняемых территорий и акваторий (А. И. Кафанов, 2009). В качестве только одного примера прикладных задач, стоящих перед зоогеографией, можно привести изучение *инвазий* – массовых проникновений животных в новые для них области (часто не без помощи человека). По современным сведениям число инвазионных видов животных на территории только Европейской России уже перевалило за несколько десятков, а ущерб, наносимый ими природным экосистемам, науке только предстоит оценить.

## КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЗООГЕОГРАФИИ

Для зоогеографии так же, как и для других естественных наук, характерен длительный начальный период накопления фактического материала. Так, вначале происходило накопление сведений о встречах животных в разных районах Земли, всплеск которых приходится на античное время. Затем активное накопление сведений по зоогеогра-

фии приходится на времена великих географических открытий. Естественно, сведения о распространении животных тогда базировались на библейских представлениях о сотворении мира.

Наиболее ранние обобщения зоогеографических материалов приходятся на конец XVIII – середину XIX в. с использованием теории катастроф. Бурное развитие зоогеографических и экологических исследований на основе теории Ч. Дарвина о происхождении видов приходится на середину и вторую половину XIX в. Дальнейшее развитие экологического и исторического направлений зоогеографии и попытки создания биогеографии как совокупности ботанической географии и зоогеографии приходятся на начало – середину XX столетия. Работы по истории зоогеографии, как и по истории ботанической географии и биогеографии как самостоятельных научных направлений (Мензбир, 1882; Воронов, 1987), сохраняют свое значение до настоящего времени.

Рассмотрим более подробно последние периоды развития, наиболее важные для понимания становления современной зоогеографии. Как известно, широкий интерес к зоогеографии проявился в период подготовки и издания эпохального труда Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859). Во введении к этому труду Ч. Дарвин писал: «Путешествуя на корабле “Бигль” в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами, касающимися распределения органических существ в Южной Америке, и геологическими отношениями между прежними и нынешними обитателями этого континента». В 12 и 13 главах этого труда Ч. Дарвин рассматривает географическое распространение растений и животных как одну из фундаментальных основ происхождения видов.

Известно, что решающее значение для формирования эволюционных взглядов Ч. Дарвина имело посещение Галапагосских островов, расположенных у экватора, в 900 км к западу от берегов Южной Америки. Затем он сам писал об этом: «Я увидел оригинальные виды птиц, пресмыкающихся и растений, не существующих нигде в другом месте Земли. Вместе с тем все они носили на себе американский отпечаток. В песне пересмешника, в хриплом крике стервятников, в больших, похожих на канделябры, опунциях, я ясно видел соседство Америки, хотя острова эти и разделялись таким огромным количеством миль океана от материка, и отличались от него по своему геологическому строению и климату. Еще удивительно было то обстоятельство, что большинство обитателей каждого отдельного островка этого небольшого архипелага отличалось между собою видовыми признаками, хотя обнаруживало чрезвычайно близкое родство».

В то время происходил необычайно бурный расцвет зоогеографии, как и многих других биологических наук. Так, известный английский зоолог-эволюционист Т. Гексли (1825–1895) предложил ввести в зоогеографическое (фаунистическое) районирование суши эволюционный принцип. Система фаунистического подразделения суши должна, по его мнению, отражать расположение основных центров развития основных групп животных, в частности млекопитающих. На основании этого Р. Лидеккер в 1896 г. предложил выделить три фаунистических царства: Нотогею – центр развития однопроходных и сумчатых, Неогею – центр развития неполнозубых, Арктогею – центр развития большинства групп высших плацентарных млекопитающих. Английский зоолог и зоогеограф Ф. Л. Склэтер (1829–1913) за год до выхода в свет «Происхождения видов» на основе особенностей распространения птиц разработал систему зоогеографических областей, которые с некоторыми изменениями используются и в современной зоогеографии. На основе статистического метода он обосновал существование следующих шести крупных зоогеографических областей: Палеарктической, Неарктической, Эфиопской, Индийской, Неотропической и Австралийской, каждая из которых характеризуется своей фаунистической общностью. Детализированная в 1860–1880 гг. известным английским эволюционистом и зоогеографом А. Р. Уоллесом (1823–1913) эта схема служит основой современного зоогеографического районирования суши, которое используется в том числе и в настоящем учебнике.

Историческая зоогеография получила дальнейшее развитие в трудах К. Рютимейера, опубликовавшего в 1867 г. работу «О происхождении животного мира», в которой на основании палеонтологических сведений и современного распространения животных пытался выделить на Земле фаунистические «слои» разной древности. Наиболее древней он считал фауну Мирового океана – колыбели жизни, подчеркивая, что от нее произошли фауны пресных вод и суши. Из сухопутных фаун Рютимейер считал наиболее древней австралийскую с однопроходными и сумчатыми животными, потомками мезозойской фауны. К более молодым он относил африканскую и индийскую фауны, потомков третичных фаун, а самой молодой – ледниковую фауну Северной Америки и Евразии.

Историческое направление зоогеографии тогда продолжали развивать классические труды А. Р. Уоллеса «Зоологическая география Малайского архипелага» (1860), «Географическое распространение животных» (1876), «Островная жизнь» (1880). Учитывая прошлое и современное распространение животных, Уоллес построил на эво-

люционном принципе систему зоогеографических областей, сходных с системой Ф. Л. Склэтера. Уоллес выделил шесть крупных зоогеографических (фаунистических) областей: Палеарктическую, Неарктическую, Эфиопскую, Индо-Малайскую (Восточную), Неотропическую и Австралийскую, ввел в научный обиход понятие о зоогеографических (фаунистических) подобластях.

Крупным вкладом в экологическую зоогеографию были труды американских зоологов Ч. Мерриам (1894, 1898), выдвинувшего теорию «зон жизни», и Д. Аллена (1838–1921), хорошо известных теперь благодаря «правилу Аллена» о соответствии выраженности внешних признаков животных условиям среды и количественной зависимости распространения организмов в соответствии с соотношениями тепла и влаги в наземных местообитаниях. Ч. Мерриам подразделил территорию Северной Америки на экологические зоны, каждая из которых характеризуется определенными биоценозами, или «биотами» (новый термин, введенный им в науку). Идея «зон жизни», получившая широкое признание у американских географов, была использована при изучении биоценозов одиннадцати западных штатов США, гористый рельеф которых с определенными высотными поясами, облегчил выделение «зон жизни и урожайности».

Таким образом, к началу XX в. были заложены основные направления зоогеографии: историческое, экологическое, региональное. Идеи и методы зоогеографических исследований в XIX в. успешно развивались в России. До сих пор не потерял своей научной значимости труд П. С. Палласа *Zoographia Rosso – Aziatica* (1811), в котором впервые рассмотрена фауна азиатской части России. Из других российских зоологов, внесших заметный вклад в развитие зоогеографии, следует назвать К. М. Бэра, исследовавшего в 1837–1857 гг. животный мир Новой Земли, Русской Лапландии, побережий Балтийского и Каспийского морей. Велика роль в развитии зоогеографии основателя и первого директора Зоологического музея МГУ Г. И. Фишера (Готтгельфа Фишера фон Вальдгейма), опубликовавшего прекрасный труд *Entomographia Imperii Rossiei* (Российская энтомография), каталоги коллекций Зоомузея (1807, 1822) и «Заметки о некоторых редких животных, находящихся в Зоомузее» (1811). Трагична судьба трудов другого отечественного зоолога – Г. С. Карелина, длительное время исследовавшего флору и фауну Южного Урала, Средней Азии и Алтая: они погибли во время пожара дома в Гурьеве. Однако память об этом авторе сохранилась благодаря нескольким ценным для зоогеографии статьям и многочисленным коллекциям.

Успешно накапливались сведения о жизни животных в разных географических условиях. Так, важные факты экологического характера приведены в работах А. Д. Нордмана (1803–1866) об особенностях степной фауны юга России (1833), показавшего причины ее своеобразия в природных условиях и изменения внешних признаков животных под влиянием климата.

Российский академик А. Ф. Миддендорф (1815–1894) совершил исследовательское путешествие по северным и восточным районам Сибири, обследовав в том числе Таймырский полуостров, бывший тогда в полном смысле слова «неведомой землей». Результаты экспедиции были настолько значительными, что для организации дальнейших исследований обширных российских территорий было создано Русское географическое общество. Отчет А. Ф. Миддендорфа «Путешествие на север и восток Сибири», опубликованный в 1848 г. на немецком языке (русское издание появилось в 1861 г.), был лучшей эколого-географической монографией того времени. В 1869 г. был издан труд А. Ф. Миддендорфа «Сибирская фауна». А. Ф. Миддендорф обосновал экологический принцип деления Европы и Азии на зоогеографические зоны, наметил зоогеографическое деление Сибири, подчеркнул важную барьерную роль таких крупных меридиональных преград, как Уральский хребет и реки Енисей и Лена в распространении животных. Он ставил вопрос о связях фаун Восточной Сибири и Северной Америки через существовавший ранее сухопутный мост «Берингию», подчеркивал постоянство ареалов отдельных видов животных. Для огромных просторов Сибири А. Ф. Миддендорф отмечал крайнюю неравномерность распределения животных, общую бедность видового состава, связывая это с суровыми климатическими условиями.

Широкую известность приобрели труды Э. А. Эверсмanna (1794–1860), который одним из первых натуралистов в 1820 г. совершил путешествие в Среднюю Азию, затем исследовал фауну Оренбургского края, Кавказа, Поволжья. В своей важнейшей работе «Естественная история Оренбургского края» Э. А. Эверсманн кроме общего биогеографического описания дал фундаментальную сводку по птицам юго-востока России.

Глубокий след в развитии зоогеографических идей оставили труды Н. А. Северцова и его учеников М. А. Мензбира и П. П. Сушкина. Особенно большое значение имели работы академика М. А. Мензбира (1855–1935), опубликовавшего, в частности, «Орнитологическую географию Европейской России» (1882), в которой он уточнил произведенное Н. А. Северцовым разделение Евразии на зоогеографиче-

ские пояса, показал состояние фауны со времен ледникового периода. Классическая сводка М. А. Мензбира «Птицы России» и исследования фауны Средней Азии на долгие годы определили направления и методы исследований отечественных зоогеографов. М. А. Мензбир считал, что при биогеографическом районировании следует руководствоваться наличием или отсутствием видов, типичных для конкретных областей. Он предложил систему соподчиненных единиц биогеографического деления: область, подобласть, провинция, округ, участок, местоположение. При выделении областей Мензбир принимал во внимание богатство фауны и ее историческое прошлое. При этом различия в составе фауны устанавливались при сравнении центров регионов, а не их окраин и переходных полос.

Академик П. П. Сушкин (1868–1928) гармонично объединил экологическое и историческое направления в биогеографии, разработал общую картину эволюции фаун Сибири и Центральной Азии. Он предложил гипотезу о былом существовании мощного центра формирования сухопутной фауны, находившегося на северо-востоке Азии. Этот центр Сушкин вслед за Миддендорфом называл Берингией. Гипотетическая Берингия, согласно П. П. Сушкину, соединяла сухопутным мостом северо-восток Азии и северо-запад Северной Америки. Этим он объяснял большое сходство фаун северных территорий этих двух материков.

Гипотеза П. П. Сушкина была в дальнейшем разработана и уточнена Б. К. Штегманом, труд которого «Основы орнитологического разделения Палеарктической области» (1938) стал удачной попыткой разрешения трудностей детального зоогеографического районирования Палеарктики. Он уделял большое внимание меняющимся во времени и пространстве различным «типам фаун». Пограничные области (полосы) взаимного проникновения соседних фаун помечал отдельными мазками соответствующего цвета, обозначая при этом линейные границы фаун, подойдя вплотную к пониманию экотона. Почти одновременно с аналогичным предложением выступил В. Рейниг, который под «типом фауны» (или «кругом фауны» по терминологии тогдашних европейских зоогеографов) понимал комплекс видов, принадлежащих одному общему центру распространения. Точка зрения Б. К. Штегмана получила широкое признание, и даже современные специалисты, анализирующие фауну Палеарктики, часто опираются на его фундаментальную работу.

Из важных изданий в области зоогеографии, опубликованных в России, необходимо указать книги В. Г. Гептнера «Общая зоогеография» (1936), Н. А. Бобринского, Л. А. Зенкевича и Я. О. Бирштейна

«География животных» (1946), Н. А. Бобринского «География животных» (1951), работы А. Н. Формозова. Из зарубежных изданий можно отметить «Зоогеографический атлас» И. Г. Бартоломью, В. Е. Кларка и П. Г. Гримшоу (1911), «Основы экологической зоогеографии» Ф. Даля (1921–1923) и «Зоогеографию на экологической основе» Р. Гессе (1924). Выходят в свет такие важные работы, как «Зоогеография» Ф. Дарлингтона (1957; русский перевод, 1966) и «Динамическая зоогеография» Д. Ф. Удварди (1969).

Во многих работах, называемых «биогеографическими» и пытавшимися объединить ботанико-географические и зоогеографические сведения, чаще последовательно излагались проблемы ботанической географии, затем зоогеографии со сравнительно небольшими по объему, обычно вводными, биогеографическими разделами. Так, в частности «Курс биогеографии» П. Дансеро (1957), преподававшего этот предмет в университетах Канады, США и Бразилии, представляет собой учебник ботанической географии с немногочисленными примерами из зоогеографии. Особое направление биогеографии, выделившееся в 1960-х гг., – островная биогеография – было заложено трудами Ф. Престона (1862), Р. Макартура и Е. Уилсона (1963, 1967). Они обратили внимание на связь между площадью острова и числом видов животных, на соотношение процессов колонизации островов животными и вымирания видов. Развитие этого направления произошло в последние десятилетия, главным образом при практической реализации программ по охране природы.

Сравнительно недавно сформировалось в России зоогеографическое картографирование. В работах профессора Московского университета Б. М. Житкова (1932, 1940) было показано большое значение картографического метода в зоогеографических исследованиях. Он же предложил перечень сюжетов для зоогеографических карт. В последнее время подготовлено много крупно- и среднемасштабных зоогеографических карт нескольких регионов нашей страны. Успешно развивается направление, связанное с картографированием размещения отдельных видов животных (Кузнецов, 1950), фаунистических комплексов (Штегман, 1938; Формозов, 1959, и др.) и животного населения (Чельцов-Бебутов, 1963, 1964; Тупикова, 1963). Проблемам картографирования животного населения посвящен учебник Н. В. Тупиковой «Зоогеографическое картографирование» (1969) и учебное пособие Н. В. Тупиковой и Л. В. Комаровой «Принципы и методы зоогеографического картографирования» (1980).

Важным направлением развития зоогеографии была разработка типологии ареалов: введено понятие о реликтовом ареале, получило историческое обоснование существование разных типов разорванных ареалов – биполярного, амфиокеанического и др. Стали уделять большое внимание структуре ареала, его динамике и экологической обусловленности. В целом большое развитие получило экологическое направление в зоогеографии, в частности установление экологических причин распространения конкретных видов животных. На их основе строилась теория акклиматизации полезных видов (Л. А. Зенкевич, 1939), проведена успешная (не всегда полезная) акклиматизация ряда видов, последствия которой становятся понятными в результате многолетних целенаправленных исследований.

На новом уровне получила развитие историческая зоогеография, основу которой составили работы по истории фаун континентов вместе с их гидрографией, история фаун морей и крупных озер. Центральное место в них занимают вопросы генезиса фаун континентов как единых зон жизни и фаун отдельных регионов. В связи с возвращением к идее о континентальном дрейфе, особое внимание, по крайней мере у части зоогеографов, уделяется фаунам ранее бывших единых материков. Дальнейшее развитие получила ландшафтная зоогеография. В связи с сосредоточением внимания исследователей на вопросах продуктивности природных сообществ исследуются географические закономерности размещения на Земле продуктивных зон (Л. А. Зенкевич, 1951). Значительные успехи достигнуты в зоогеографии паразитов (особенно клещей и паразитов рыб) и паразитарных заболеваний.

Таким образом, зоогеография имеет длительную и непростую историю, она успешно развивалась в том числе и в нашей стране. В последние десятилетия были изданы специальные книги по зоогеографии: И. К. Лопатин «Зоогеография» (1989), Г. М. Абдурахманов и др. «Основы зоологии и зоогеографии» (2001), Ю. С. Равкин и С. Г. Ливанов «Факторная зоогеография» (2008).



# Глава 1. УЧЕНИЕ ОБ АРЕАЛЕ

## 1.1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ «АРЕАЛ», ГРАФИЧЕСКОЕ ИЗОБРАЖЕНИЕ АРЕАЛОВ

**Ареал** – часть земной поверхности или акватории океана, длительное время занятая видом или другим таксоном. Изучением ареалов животных, особенностей их формирования и развития занимается особый раздел зоогеографии – *ареалогия*, или *хорология*. С точки зрения хорологии, ареал – важнейшая географическая характеристика любого вида животных. Сравнительный анализ видовых ареалов, изучение их динамики позволяет зоогеографам реконструировать эволюционную историю видов, оценить спектр их экологических требований, выявить особенности популяционной динамики. Вместе с тем правомерно выделение ареалов таксонов различного ранга, кроме видовых, – ареалы родов, семейств, отрядов. В связи с этим в хорологии принята иерархия ареалов: ареал отряда складывается из ареалов входящих в него семейств, ареал семейства – из ареалов родов и т. п. Все зоогеографические построения, выделение крупных зоогеографических регионов (царств, областей) всегда основываются на анализе ареалов таксонов высокого ранга.

**Картографирование ареалов.** Важнейший этап анализа ареала любого животного – нанесение ареала на карту, или *картографирование*. Существует несколько способов отображения ареалов животных на карте. При использовании *точечного* метода картографирования на карту в виде точки наносится каждое место обнаружения особей картируемого вида. Точечный метод оказывается незаменимым при картировании ареалов редких видов, для которых важна информация о каждой встрече животного. Шире всего распространен *контурный* метод картирования, при использовании которого на карту в виде линий наносятся границы ареала – крайние точки встреч вида соединяют сплошной линией, придавая изображению замкнутую форму. Однако с помощью контурного метода границу ареала можно достоверно установить лишь в том случае, если распространение вида хорошо изучено и точки на карте стоят близко одна от другой. Часто на периферии ареала вид становится редким и встречается спорадически (см. *структура ареала*), тогда при соединении крайних точек в пределы ареала попадают территории, где вид вообще не встречается. Самый трудоемкий, но одновременно наиболее точный способ картирования ареалов – *сеточный*, который также

часто называют *растровым* или *методом формальных квадратов*. При использовании этого способа карта разбивается на квадраты (в зависимости от размеров ареала обычно используют квадраты со стороной 10, 50 или 100 км). В том случае, если вид обнаружен внутри квадрата, последний закрашивается или обозначается каким-либо условным знаком, в противном случае квадрат остается без обозначений. Важным преимуществом растрового метода является возможность с помощью условных обозначений отображать информацию не только о самом присутствии вида в каждом квадрате, но и о его численности. Помимо перечисленных традиционных способов картирования, в настоящее время широко используются цифровые карты ареалов животных, созданные с применением ГИС-технологий.

**Границы ареалов.** В зоогеографии принято выделять *потенциальные* и *реализованные* видовые ареалы. *Потенциальным* ареалом называется территория (или акватория), на которой в соответствии с экологическими условиями какой-либо вид может существовать, но в силу исторических причин отсутствует или отсутствовал. *Реализованным* (или *наблюдаемым*) ареалом вида является территория (или акватория) в настоящее время заселенная видом. В подавляющем большинстве случаев реализованный ареал существенно меньше потенциального (у эндемичных и реликтовых видов) или близок к нему по площади (у молодых широкораспространенных видов). Случаи выхода реализованного ареала за пределы потенциального крайне немногочисленны и, как правило, связаны с искусственным завозом видов далеко за пределы их исходного ареала.

Одну из первых классификаций факторов, определяющих границы ареалов животных, предложил известный российский зоолог В. В. Станчинский (1922). Согласно Станчинскому, границы ареалов делятся на *импедитные* (граница ареала определяется наличием физико-географических преград и совпадает с ними), *стационарные* (граница ареала определяется отсутствием биотопов, необходимых виду), *ривалитатные* (граница ареала зависит от конкуренции с близкими видами), *реликтовые* (границы, сложившиеся в давние времена и не объясняемые ни одним из указанных выше условий). Многие авторы (А. Ф. Алимов и др., 2004) упрощают классификацию В. В. Станчинского и выделяют всего два типа границ реализованного (наблюдаемого ареала).

*Границы, определяемые географическими преградами.* В этом случае граница реализованного ареала определяется наличием непреодолимой для вида физико-географической преграды (например, океаническое побережье, горные цепи и т. п.). В случае преодоления

этой границы (самостоятельного или с помощью человека) вид способен быстро расширить свой реализованный ареал и широко расселиться на новых территориях.

*Границы, определяемые факторами окружающей среды.* В этом случае граница ареала определяется действием одного фактора или комплекса факторов окружающей среды. В качестве причин, определяющих границы ареалов такого типа, важно указать климатические условия (прежде всего гидротермический режим), наличие подходящих местообитаний, распространение конкурирующих видов и т. п. Следует отметить, что случаи, когда граница ареала определяется действием какого-то одного конкретного фактора среды, крайне редки. Границы такого типа редко бывают четкими, в большинстве случаев наблюдается постепенный переход от зоны оптимума с наибольшей плотностью населения вида через пессимум с низкой численностью до территорий или акваторий, где особи данного вида не могут оказаться ни при каких условиях, кроме завоза человеком (см. *структура ареалов*).

В ряде случаев границы ареалов животных определяются пределами распространения конкретных типов растительных сообществ, формирующих подходящие местообитания. Так, ареалы многих видов таежных животных (мохноногий сыч *Aegolius funereus*, соболь *Mustela zibellina*) практически не выходят за северные пределы лесной зоны, лишь местами проникая в тундру и лесотундру, с другой стороны далеко не все тундровые виды проникают в северную тайгу и т. п. Границы ареалов видов-монофагов зачастую совпадают с границами распространения кормовых растений или животных. Так, почти полностью совпадают границы ареалов африканского грифового орлана *Gypohierax angolensis* и растений из группы масличных пальм, плодами которых он питается, многих южноамериканских колибри и покрытосеменных растений, цветки которых опыляются этими птицами, и т. п.

Наконец, в качестве отдельного типа часто выделяют реликтовые границы (см. *реликтовый ареал*). В этом случае граница распространения вида определяется, прежде всего, его историей и может не совпадать с какими-либо географическими преградами или экологическими границами. В качестве примера можно привести распространение реликтовой чайки *Larus relictus*, гнездящейся по берегам нескольких соленых озер в Юго-Восточном Забайкалье, Восточном Казахстане и Северном Китае. Впрочем, как справедливо отмечал еще В. Г. Гептнер (1936), во многих случаях «реликтовая» граница ареала может объясняться на самом деле действием какого-либо неизвестного исследователям экологического фактора.

В настоящее время практически все виды животных, обитающие на нашей планете, в той или иной степени испытывают на себе воздействие человека, поэтому границы их современных ареалов определяются действием антропогенных факторов. Во многих случаях граница реализованного ареала лишь совпадает с пределом распространения того или иного абиотического фактора, но реально распространение вида ограничивается именно антропогенным фактором. Например, северную границу области распространения лося *Alces alces* в Евразии традиционно связывали с глубиной снежного покрова зимой: еще в середине XX в. известным российским зоогеографом А. Н. Формозовым (1946) было высказано предположение, что лось не встречается севернее изолинии 85–90 см средней высоты снежного покрова в феврале. Однако, в последующие десятилетия, благодаря принятым мерам по охране вида, лось стал быстро наращивать численность и расширять ареал в северном направлении, занимая в том числе и многоснежные северные районы. Проанализировав вновь появившиеся данные, А. Н. Формозов (1959) пришел к выводу, что северная граница ареала лося определялась не глубиной снежного покрова, а прессом охоты, который в условиях многоснежных зим был гораздо более мощным.

## 1.2. ТИПОЛОГИЯ АРЕАЛОВ

Ареал – уникальная географическая характеристика вида: в природе практически невозможно найти два абсолютно одинаковых по площади, расположению или по форме ареала. Одна из задач хорологии – свести все наблюдаемое в природе разнообразие ареалов к какому-то ограниченному числу типов, т. е. построить *типологию* ареалов. Для классификации ареалов чаще всего используют такие параметры, как *расположение, размеры, конфигурация*.

При классификации ареалов по их положению необходимо учитывать следующие важнейшие составляющие (К. Б. Городков, 1984): широтную (распространение с севера на юг), долготную (с запада на восток) и высотную (вертикальное распространение). Широтная составляющая отражает связь ареала с определенной природной зоной (или несколькими зонами) и является главной географической характеристикой ареала. По этому признаку можно выделить ареалы *арктические* (приуроченные к зонам тундры и арктических пустынь), *бореальные* (таежная зона), *суббореальные*, или *неморальные* (зона широколиственных лесов), *субтропические*, *тропические* и т. п. Если вид распространен в пределах нескольких природных зон, его ареал называется *полизональным*. Тесно

связана с широтной и *высотная* характеристика ареала, отражающая распространение вида в пределах высотных поясов в горах. Здесь выделяют *альпийские* (распространение вида приурочено в основном к верхним поясам гор) и *монтанные* (распространение связано со среднегорем) ареалы. Наконец, долготная составляющая определяется степенью удаленности от океана, обуславливающей характер климата (морской, континентальный, аридный и т. п.). В соответствии с долготной составляющей выделяют ареалы *европейские*, *азиатские*, *сибирские* и т. п. Особо стоит отметить *циркумареалы* – в этом случае вид распространен в соответствующей природной зоне обоих полушарий. Комбинация вышеназванных трех характеристик позволяет отнести ареал к одному из известных типов. Так, *циркумполярный* ареал предполагает сплошное распространение таксона в тундровой зоне Евразии и Северной Америки (*циркумарктический* ареал) или по побережью Антарктиды (*циркумантарктический* ареал). Циркумарктическими ареалами обладают многие тундровые птицы – черная казарка *Branta bernicla*, полярная сова *Nyctea scandiaca*, лапландский подорожник *Calcarius lapponicus* и млекопитающие – песец *Alopex lagopus*, северный олень *Rangifer tarandus*.

Другой способ классификации ареалов основан на их величине. Видовые ареалы животных чрезвычайно разнообразны, их размеры могут изменяться в самых широких пределах. Наряду с весьма узкими ареалами, занимающими площадь лишь в несколько квадратных километров, встречаются очень обширные, охватывающие несколько континентов. На размеры ареала оказывает влияние множество факторов, таких как экологическая валентность и эволюционная история видов, а также наличие географических преград. В зоогеографии многократно предпринимались попытки построения иерархической системы ареалов (*локальные* – *субрегиональные* – *региональные* – *континентальные ареалы*; К. Б. Городков, 1984; И. К. Лопатин, 1989), однако четких границ между вышеназванными категориями ареалов, как правило, выявить не удастся – в реальности зоогеограф имеет дело с непрерывным континуумом ареалов от локальных до космополитных. Не стоит забывать и про способность животных к расширению или, наоборот, сужению ареалов. В настоящее время накоплено множество примеров, когда в течение нескольких десятилетий (т. е. ничтожное с точки зрения истории вида время) ареал становился из субрегионального региональным, а из регионального – континентальным (см. *динамика ареалов*).

Важно рассмотреть возможные пределы изменчивости величины ареалов. Очевидно, что минимальный размер ареала будет определяться площадью, на которой может устойчиво существовать популя-

ция вида. Среди птиц примерами узкоареальных форм может служить сейшельская камышевка *Acrocephalus sechellensis*, ареал которой занимает 4 небольших скалистых островка из группы Сейшельских островов. Крайне узкими ареалами обладают многие виды пресноводных рыб – зачастую их область распространения ограничивается одним-единственным пресным водоемом, особенно много узкоареальных видов в тропической ихтиофауне. Еще меньшую площадь занимают ареалы многих насекомых.

Если ареал таксона охватывает все континенты (или океаны) его называют *космополитным* (всесветным). Больше всего космополитов среди морских животных – космополитными являются ареалы кашалота *Physeter catodon*, касатки *Orca orca*, серого дельфина *Grampus griseus*. Среди наземных животных настоящих космополитов нет, приближается к космополитному ареал некоторых насекомых, например, рыжей навозницы *Scathophaga stercoraria*, которая отсутствует только в Австралии. Среди птиц наиболее обширными ареалами обладают сокол-сапсан *Falco peregrinus* (отсутствует лишь в центральных и северных частях Южной Америки) и скопа *Pandion haliaetus* (не встречается в Южной Америке и на значительной части Африки). Благодаря человеку космополитами стали многие животные-синантропы: серая *Rattus norvegicus* и черная *R. rattus* крысы, домовый воробей *Passer domesticus*, комнатная муха *Musca domestica* и др. Очень широкими ареалами обладают простейшие – совсем недавно было доказано (Т. Fenchel, J. B. Finlay, 2004), что среди инфузорий размерной группы 0,1–1 мм космополитными ареалами обладают 40–50% видов, в то время как для более мелких инфузорий (0,001–0,01 мм) этот показатель приближается к 70%.

Ареал является *эндемичным*, если распространение таксона ограничено каким-либо локальным районом или естественной географической областью. Однако само понятие эндемизма не связано с величиной ареала и отражает лишь характер распространения вида на определенной территории. Так, виды, широко распространенные в Евразии, но не выходящие за ее пределы, будут считаться эндемиками этого материка. Как и в случае локальных ареалов, эндемизм наиболее характерен для животных, заселяющих океанические острова и изолированные горные системы. Высокая доля эндемиков в этих районах обусловлена развитием таксонов в условиях длительной изоляции. Такие эндемики называются *неоэндемиками*, а их ареалы – *неоэндемичными*. Причиной формирования эндемичных ареалов может также служить вымирание вида на значительных территориях, в результате чего его ареал оказывается ограниченным

небольшой географической областью, окруженной пригодными для жизни, но незаселенными территориями. Такие виды называются *палеоэндемиками* (*реликтовыми эндемиками*), а их ареалы – *палеоэндемичными*. К палеоэндемичным относятся ареалы гаттерии *Sphenodon punctatus* – единственного дожившего до наших дней представителя отряда клюво-головых рептилий, двух видов латимерий *Latimeria* – кистеперых рыб, обитающих в Индийском океане.

Один из важнейших параметров ареала – его конфигурация. По этому признаку обычно выделяют *сплошные*, *мозаичные* (*пятнистые*), *дизъюнктивные* и *ленточные* ареалы. *Сплошной* ареал характеризуется относительно равномерным распределением вида по территории, причем на этой территории заселены все или почти все пригодные для жизни вида местообитания. *Пятнистый*, или *мозаичный*, ареал формируется в том случае, когда внутри сплошного ареала возникают участки, незаселенные видом. Промежутки между заселенными видом пятнами могут различаться по размерам, но в любом случае они не могут препятствовать обмену особями (и, следовательно, потоку генов) между разобщенными популяциями. Мозаичность обычно возникает вследствие расчленения сплошного ареала под воздействием каких-либо внешних факторов, в качестве которых могут выступать, например, климатические изменения, фрагментация местообитаний или антропогенный пресс. Так, численность соболя в России к середине XX в. резко сократилась вследствие перепромысла охотниками. Сплошной ареал вида, когда-то простиравшийся от западного склона Уральских гор до Тихоокеанского побережья, распался к 1930-м гг. на большое число изолированных участков разной величины. В результате специально принятых мер по охране и восстановлению численности соболя (запрет охоты, реинтродукция и т. п.) к 1950-м гг. ареал соболя был восстановлен в прежних пределах. Для некоторых животных характерно образование плотных поселений (агрегаций), причем отдельные такие поселения могут быть удалены друг от друга на значительные расстояния, разделенные обширными незаселенными видом пространствами. У таких животных сплошной ареал никогда не формируется, их распространение обычно называют *спорадическим*. Примером ареалов такого типа служат ареалы многих птиц, гнездящихся на степных озерах (пеликаны, фламинго), некоторых грызунов (обыкновенный хомяк *Cricetus cricetus*).

*Ленточный* ареал – это разновидность сплошного ареала. Формируется ленточный ареал в том случае, если фактор, определяющий существование данного вида, распределен по территории суши (или акватории океана) линейно. Например, ленточными ареалами обладают

многие обитатели литорали (зоны приливов и отливов) – моллюски, ракообразные, иглокожие. По понятным причинам ленточные ареалы формируются у многих видов пресноводных рыб, населяющих реки.

*Дизъюнктивный (разорванный)* ареал состоит из двух или нескольких частей, разобщенных друг с другом. От пятнистого этот тип ареала отличается полным отсутствием какой-либо связи (и, следовательно, потока генов) между популяциями вида из разных частей ареала. Вместе с тем некоторые исследователи считают пятнистые ареалы частным случаем дизъюнктивных. В зоогеографии выделяют множество типов дизъюнктивных ареалов, которые обычно классифицируют по расположению их частей.

Если части дизъюнктивного ареала располагаются на одном материке, дизъюнкция называется *материковой*. Рассмотрим материковые дизъюнкции, наиболее характерные для Евразии. Самая распространенная из них – *европейско-восточноазиатская* дизъюнкция – в этом случае одна часть ареала вида (или таксона более высокого ранга) расположена в Европе, другая – в восточной Азии. Среди птиц дизъюнктивными ареалами такого типа обладают серощекая поганка *Podiceps grisegena*, голубая сойка *Cyanopica cyana*, черноголовая гаичка *Parus palustris*, среди рыб – горчак *Rhodeus sericeus*, среди млекопитающих – полевая мышь *Apodemus agrarius*. Различают также арктоальпийские дизъюнкции, в этом случае часть ареала располагается в высоких широтах Евразии, а другая его часть – в горных системах Альп, Кавказа и т. д. Примерами арктоальпийских дизъюнктивных ареалов служат ареалы зайца-беляка *Lepus timidus*, горной чечетки *Acanthis flavirostris*, белозобого дрозда *Turdus torquatus*. В случае *бореомонтанной* дизъюнкции основная часть ареала расположена в таежной зоне северного полушария, другая – в лесном поясе гор более южной зоны. В качестве примера подобного распространения можно привести ареалы многих видов птиц, связанных с темнохвойными лесами – трехпалый дятел *Picoides tridactylus*, синица-московка *Parus ater*, желтоголовый королек *Regulus regulus*. Бореомонтанные ареалы характерны также для многих насекомых и пауков. К одной из наиболее часто встречающихся материковых дизъюнкций относятся также *горные разрывы* ареалов, в этом случае отдельные их части находятся в верхних поясах горных хребтов и отделены друг от друга более или менее широкими долинами и межгорными понижениями.

В том случае, если части дизъюнктивного ареала таксона расположены на разных материках, дизъюнкция называется *океанической*. Такие дизъюнкции характерны в основном для таксонов надвидового ранга – родов, семейств, отрядов, хотя есть примеры и видовых



океанических разрывов. К дизъюнктивным ареалам этого типа можно отнести уже рассмотренные ранее циркумарктические ареалы, так, для большинства наземных животных Берингов пролив, разделяющий Чукотку и Аляску, служит непреодолимой водной преградой. Для многих голарктических таксонов крайне характерны *североатлантические (европейско-североамериканские)* и *северотихоокеанские (азиатско-американские)* дизъюнкции. В таких случаях роль преград между участками ареалов этих таксонов играют северные части Атлантического и Тихого океанов. Примером азиатско-американской дизъюнкции служит ареал рода *аллигаторов* (миссисипский аллигатор *Alligator mississippiensis* на юго-востоке Северной Америки и китайский аллигатор *A. sinensis* в Восточном Китае), семейства ямкоголовых змей *Crotalidae* и многие другие. Для тропических широт характерна *южно-материковая (пантропическая)* дизъюнкция: таксоны, обладающие такими ареалами, встречаются на всех южных материках (кроме Антарктиды), отсутствуя в Северном полушарии. Одним из наиболее известных ареалов такого типа обладают *двоякодышащие рыбы*. Представители этого древнего отряда лопастеперых рыб распространены в Северо-Восточной Австралии (*неоцератод*), Центральной Африке (*протоптерус*) и Южной Америке (*лепидосирен*). Хорошо известен также *южноазиатско-южноамериканский* разрыв ареала – между Южной Америкой и Юго-Восточной Азией. Классический пример такой дизъюнкции – ареал семейства *тапиров* (отряд непарнокопытных) – один представитель семейства – чепрачный тапир *Tapirus indicus* – распространен в Юго-Восточной Азии и три – в Южной Америке. Один из наиболее интересных примеров океанических дизъюнкций – *биполярные* ареалы. Таксоны, обладающие биполярными ареалами, распространены в умеренных и высоких широтах обоих полушарий, отсутствуя при этом в тропиках и субтропиках. Яркие выраженные биполярные ареалы имеют пауки рода *Notiomaso*, комары-звонцы рода *Parachlus*, многие морские животные – ушастые тюлени *Otariidae*, сельдевая акула *Lamna nasus* и др. Среди птиц биполярным ареалом обладают представители семейства поморников *Stercorariidae*. Существующие океанические дизъюнкции ареалов таксонов надвидового ранга далеко не исчерпываются приведенными выше примерами, число таких дизъюнкций очень велико и деление их на типы во многом искусственно.

Особое место в биогеографии всегда занимали вопросы происхождения дизъюнктивных ареалов. Очевидно, что существующее разнообразие дизъюнктивных ареалов нельзя объяснить какой-либо одной

причиной. В настоящее время не вызывает сомнения, что дизъюнктивные ареалы формируются из исходных сплошных ареалов. Можно выделить как минимум два способа трансформации сплошного ареала в дизъюнктивный: путем исчезновения таксона на части ранее заселенной им территории (в этом случае формирование ареала часто идет через стадию пятнистого ареала) и выселения таксона за пределы исходного ареала, часто с преодолением географической преграды.

Возникновение многих рассмотренных выше материковых дизъюнкций в Евразии обычно объясняют плейстоценовой историей материка. В качестве примера рассмотрим формирование арктоальпийской дизъюнкции. Спасаясь от наступающих широким фронтом покровных ледников, многие виды отступали на юг, где нашли себе подходящие условия в высоких поясах гор, условия существования в которых были во многом сходны с условиями северных равнин. Когда ледник отступил обратно к северу, вслед за ним вернулись и многие отступившие виды, сохранив при этом участки ареалов в альпийских системах. Северная часть современного ареала – это новый ареал, возникший в результате активного расселения, а южная (горная) – реликтовая. Сходным образом формировались и бореомонтанные ареалы, и некоторые европейско-азиатские. В последнем случае допускается, что некогда сплошные зональные ареалы Северного полушария были разорваны наступающими льдами или сильно изменившимися климатическими условиями в местах отсутствия сплошного покровного оледенения. В результате теплолюбивые виды сохранились в убежищах (рефугиумах), находившихся в Юго-Западной Европе и на юге Дальнего Востока, климат же Сибири изменился настолько, что расселение через нее стало невозможным.

Гораздо сложнее объяснить происхождение океанических дизъюнкций, требующее привлечения данных и по геологической истории континентов, и по эволюционной истории рассматриваемых таксонов. Так, формирование многих южно-материковых дизъюнкций (например, описанного выше ареала двоякодышащих рыб) можно объяснить распадом единого южного суперконтинента Гондваны в мезозойскую эру. Предполагается, что в этом случае группа обладала сплошным ареалом на территории Гондваны (включавшей в себя все южные материки и современный полуостров Индостан), распад которой и привел к формированию современного дизъюнктивного ареала. Сходным образом можно объяснить и формирование дизъюнктивного ареала инфракласса сумчатых (распространены в Австралии и Южной Америке). Однако привлечение данных палеонтологии показывает, что объяснение

формирования океанических дизъюнкций исключительно с позиции дрейфа континентов было бы серьезным упрощением. Так, сумчатые в меловом периоде были широко распространены в Северной Америке (а по некоторым данным, и сформировались на этом континенте), откуда через Гренландию проникли в Евразию, где просуществовали до неогена. Заселение же Австралии действительно шло из Южной Америки через территорию современной Антарктиды, в те времена еще лишенной сплошного покровного оледенения. Далеко за пределами Гондваны были распространены и мезозойские двоякодышащие рыбы. Происхождение некоторых дизъюнктивных ареалов вообще невозможно объяснить исходя исключительно из современного распространения группы. Так, современный дизъюнктивный ареал мозолоногих млекопитающих (представители рода лам *Lama* обитают в Южной Америке, рода верблюдов *Camelus* – в Азии) формировался путем расселения предковых форм с территории Северной Америки (где эта группа возникла) в Южную Америку и Восточную Азию, т. е. без привлечения палеонтологических материалов (находок верблюдов в Северной Америке) описать пути формирования современного ареала невозможно.

Для объяснения происхождения биполярных ареалов в биогеографии очень часто используют теорию *оттесненных реликтов*, берущую свое начало в трудах знаменитого естествоиспытателя А. Уоллеса. В соответствии с этой теорией считается, что процессы формирования новых таксонов с наибольшей интенсивностью идут в экваториальных и тропических широтах. Формирующиеся молодые и эволюционно прогрессивные таксоны оттесняют более древние и архаичные к северу и югу от экватора либо только в одном направлении – на юг (К. Ю. Еськов, 1984).

Формирование дизъюнктивных ареалов надвидовых таксонов часто приводит к появлению *викарирующих* видовых ареалов. Викарированием в зоогеографии называется замещение таксономической единицы близкой единицей, происходящее в одинаковых местообитаниях двух соседних регионов (*географический викариат*). Так, викарирующими считаются ареалы обыкновенной *Hyla arborea* и дальневосточной *H. japonica* квакш (древесных лягушек, обитающих соответственно в европейских и дальневосточных широколиственных лесах). Вместе с тем викарирующие ареалы вовсе не обязательно должны быть разделены географической преградой. Примером подобного викариата будут служить ареалы черной *Corvus corone* и серой *C. cornix* ворон в Евразии: черная ворона обитает в Западной Европе и в Азии к востоку от Енисея, между двумя разьединенными участками ее ареала расположен ареал серой вороны. В качестве совершенно особого

типа викаривания ареалов необходимо выделять *экологический викариат*, в этом случае близкие виды занимают разные местообитания, расположенные на одной и той же территории.

Деградация ареалов может сводиться к постепенному сокращению их фрагментов, к полному исчезновению их частей или дроблению на еще меньшие части. Наконец, на пути к полному вымиранию некогда широко распространенный вид может сохраниться на каком-то очень небольшом, но целостном участке земной поверхности. Такие ареалы называют *реликтовыми*. Реликты – виды, пережившие свой расцвет в прошлом, сократившие (или продолжающие сокращать) область распространения и сохранившиеся на территориях, где условия оказались благоприятными для их существования. Таким образом, реликтами являются многие палеоэндемики.

**Структура ареала.** В природе практически не существует ареалов, сплошь заселенных тем или иным видом: популяции вида осваивают лишь пригодные для его жизни местообитания. Степень заполнения пространства ареала у разных видов различна; ареал состоит из элементарных, более или менее многочисленных участков, на которых и встречается данный вид. Распределение популяций вида внутри ареала получило название *топографии*, или *кружева*, *ареала*. Карты кружева ареалов позволяют показать мозаичное распределение вида по местообитаниям.

Одно из первых определений понятия «структура ареала» было дано известным отечественным орнитологом и зоогеографом Ю. А. Исаковым (1957). Согласно его представлениям, структура ареала – это «распространение вида в пределах занимаемой территории». По мнению Ю. А. Исакова, структура ареала вида определяется тремя основными биологическими моментами: а) характером пребывания вида на том или ином участке ареала, связанным с сезонными биологическими явлениями его жизни, б) степенью постоянства, с которой вид заселяет ту или иную местность в разные годы, в) плотностью населения вида в разных частях ареала. Несколько позднее толкование обсуждаемого понятия было существенно расширено А. Н. Формозовым (1959), который справедливо отмечал, что в понятие «структура ареала» необходимо включать не только отношение вида к территории, но и «значение особенностей самого пространства ареала».

Под «особенностями пространства» ареала прежде всего понимают весь комплекс факторов, обуславливающих существование вида на данной территории – от абиотических условий до качества местообитаний. В наиболее общем виде внутри ареала животных обычно

выделяют три зоны: оптимума, пессимума и дисперсии (буферная зона). Наиболее благоприятные условия для обитания вида складываются в зоне оптимума. Здесь кружево ареала наиболее плотное (заселены все или практически все пригодные местообитания), популяции животных характеризуются наибольшей плодовитостью, которая, как правило, существенно превышает смертность. В результате в этой зоне обычно наблюдается повышенный уровень дисперсии – т. е. расселения особей, которые мигрируют в периферические зоны. Иногда часть ареала, в которой вид занимает широкий набор местообитаний и характеризуется высокой численностью, выделяют как *ценоареал*. Стоит отметить, что географический центр ареала и его оптимум далеко не всегда совпадают. По мере смещения к периферии ареала выбор пригодных местообитаний сужается, в связи с чем распространение вида из сплошного становится спорадическим. Популяции вида на этой территории характеризуются менее устойчивой численностью, а смертность практически полностью уравнивает рождаемость. Наконец, в буферной зоне формируются лишь временные поселения животных, которые не могут длительное время стабильно существовать без притока особей извне и формируются за счет расселения молодых из оптимальной зоны ареала.

От описанной общей схемы имеется множество отклонений в различных группах животных. В частности, у перелетных видов птицы из периферийных частей ареала не успевают своевременно достигнуть мест зимовок. Из-за увеличения дальности миграций и более поздних сроков их начала за пределами областей постоянного размножения вида серьезно повышается смертность особей. Это приводит к тому, что периферийные зоны ареалов ежегодно заселяются «новыми» птицами, а гнездившиеся здесь раньше или родившиеся на этих территориях особи либо погибают, либо мигрируют в другие части ареала (В. Б. Зимин, 1988). Однако далеко не у всех видов птиц периферические популяции вида отличаются сниженным уровнем воспроизводства и существуют исключительно за счет притока иммигрантов. Так, многолетнее изучение популяционной экологии мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в Карелии показало, что в северной зоне ареала сохраняются стабильно функционирующие популяции вида, а такие важные параметры, как возрастная структура популяций, продолжительность жизни, уровень смертности птиц существенно не меняются в пределах всего ареала (А. В. Артемьев, 2008). Таким образом, у этого вида птиц деление ареала на оптимальную и пессимальную зоны весьма условно, а зона дисперсии вовсе отсутствует.

У насекомых популяции из центральных и периферических частей ареала могут отличаться половой структурой и даже морфологическими особенностями особей. Так, у жужилиц в центре ареала преобладают в числе бескрылые особи, а на периферии жуки с хорошо развитыми крыльями (В. Г. Мордкович, 2005); очень часто популяции центральной и периферической частей ареала различаются по соотношению самцов и самок.

### 1.3. ДИНАМИКА АРЕАЛОВ

Естественное расселение животных. К настоящему времени в зоогеографии накоплена масса сведений по расселению животных, этой проблеме посвящено множество специальных книг (например, Ч. Элтон, 1960; А. Ф. Алимов и др., 2004). Рассмотрим некоторые наиболее известные примеры расселения животных. Самостоятельное (без помощи человека) расселение животных может быть *активным* и *пассивным*. В первом случае животные самостоятельно попадают на незаселенные территории и расширяет ареал, во втором расселение животных или их зачатков (яиц, личинок) осуществляется при помощи разнообразных факторов переноса. Пассивное расселение весьма характерно для пресноводных животных. Многие виды пресноводных рыб расселяются с помощью водоплавающих птиц, переносящих на лапах икру. Подобное пассивное расселение с помощью других животных обычно называют *зоохорией*. Видимо, почти все представители пресноводной фауны имеют приспособления к пассивному расселению, иначе невозможно объяснить поразительное сходство видового состава зооценозов разобщенных водоемов. Способы пассивного расселения весьма разнообразны: передвижение при помощи речных течений, транспортировка на плавающих предметах, разнос ветром, перенос мелких организмов на лапах водоплавающих птиц и т. д. Расселение проточными водами носит название *гидрохории*, а ветром – *анемохории*. Среди сухопутных животных зоохория часто встречается у эктопаразитических беспозвоночных – клещей, блох, пухоедов и т. п. В частности, случаи находок таежного клеща *Ixodes persulcatus* (переносчика опасной болезни человека – клещевого энцефалита) за пределами его ареала обычно связывают с заносом перелетными птицами.

Часто трудно выяснить, каким образом животные расселяются – активно или пассивно. Скорее всего, это происходит комбинированным способом. Примером может служить расширение ареала жужилицы *Carabus cancellatus* в Финляндии, где этот вид считается

представителем южной фауны. Жук активно переплывает водные преграды шириной до 250 м, строго сохраняя взятое направление, и появляется на островах, где ранее не регистрировался. Но одновременно отмечается занос его особей ветром, текучей водой, а также активный полет (И. К. Лопатин, 1980).

Крупные животные, способные самостоятельно пересекать значительные расстояния, обычно расселяются активно. Большая часть примеров такого рода относится к представителям различных классов позвоночных животных. Например, во второй половине XX столетия ихтиологи зафиксировали самостоятельное проникновение некоторых теплолюбивых рыб отряда карпообразных в реки бассейна Северного Ледовитого океана, в частности в Северную Двину. Так, жерех *Aspius aspius* до самого последнего времени отсутствовал в реках бассейна Северного Ледовитого океана, однако в последние годы он попал в Северную Двину и распространился по ней до Архангельска. Красноперка *Scardinius erythrophthalmus* в бассейне Северной Двины впервые была отмечена в 1926 г., затем найдена в нескольких озерах среднего течения этой реки, а по некоторым сведениям, проникла и в крупные притоки Северной Двины – Вычегду и Вашку. В 1970-е гг. в бассейне Северной Двины впервые отмечена чехонь *Pelecus cultratus* (Н. Г. Богуцкая и др., 2004).

За последние 200 лет существенные изменения в распространении произошли почти у 15% видов птиц, населяющих Европу (В. А. Паевский, 2004). Наиболее часто ареалы птиц сдвигались в западном направлении по всей Северной Европе, от северо-запада России к Скандинавии и Британским островам. Среди наиболее известных видов, расширивших и расширяющих до сих пор свой ареал в этом направлении, можно назвать желтоголовую трясогузку *Motacilla citreola*, северную бормотушку *Hippolais caligata*, овсянку-дубровника *Emberiza aureola*, чечевицу *Carpodacus erythrinus*. Так, западная граница ареала желтоголовой трясогузки еще в середине XX в. проходила по долине Волги; начиная с конца 1950-х гг. этот вид стал расселяться в западном направлении, к концу XX в. желтоголовая трясогузка заселила всю европейскую часть России, Северную Украину, Белоруссию, начала гнездиться и в некоторых странах Западной Европы. Вместе с тем существуют примеры расширения ареалов на север и северо-восток (лебедь-шипун *Cygnus olor*, сирийский дятел *Dendrocopos syriacus*, кольчатая горлица *Streptopelia decaocto*) и на юго-запад (хохлатая чернеть *Aythya fuligula*).

**Антропогенные изменения ареалов.** В современную эпоху интенсивных антропогенных преобразований можно констатировать, что в подавляющем большинстве случаев происходит быстрое обеднение

естественных сообществ и антропогенная трансформация естественных экосистем. Аборигенная (исконная, местная) фауна сохраняется лишь на ограниченных территориях, где влияние человеческой деятельности сдерживается, как правило, лишь благодаря особым факторам, например исключительной отдаленности, эффективному заповедному режиму и т. п. Главной составляющей процесса современной эволюции экосистем называют «гомогенизацию» биосферы, т. е. «великое переселение» видов из одного региона в другой, появление в экосистемах видов, ранее там отсутствовавших. При этом считается, что резкое увеличение темпов расселения многих видов в последние десятилетия вызвано, прежде всего, антропогенными факторами (Элтон, 1960; А. Ф. Алимов и др., 2004).

Непосредственный перенос животных человеком за пределы исконного ареала получил название *интродукции*. Интродукция может быть преднамеренной (специальный завоз животных на новые территории и последующий выпуск их в природу) и *непреднамеренной* (случайной). Так, классические примеры наиболее быстрого расселения птиц связаны с интродукцией европейских видов на другие континенты – в Америку и Австралию. Обыкновенный скворец *Sturnus vulgaris* и домовый воробей *Passer domesticus*, завезенные в США в конце XIX в., за 100 лет заселили практически весь североамериканский континент, оказавшись более пластичными, чем местные виды-конкуренты. Столь же успешной оказалась интродукция в Америке фазана *Phasianus colchicus* и серой куропатки *Perdix perdix*.

Значительное количество интродукций в XX в. проводилось на пресноводных рыбах. Только в СССР в 1961–1971 гг. проводилось до 400 перевозок рыб в год, а число водоемов, куда завозили рыбопосадочный материал, доходило до 370. Эти мероприятия преследовали две главные цели: натурализацию – формирование в новых водоемах самовоспроизводящихся популяций рыб и товарное рыбоводство. В состав фауны пресноводных рыб России в настоящее время входит около 380 видов, из них почти 30% относится к категории интродуцированных и инвазионных (Н. Г. Богуцкая и др., 2004). Один из наиболее известных примеров такой интродукции – акклиматизация представителя рода тихоокеанских лососей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в бассейнах Баренцева и Белого морей. Естественный нерестовый ареал этого проходного вида рыб в России расположен в основном в бассейне дальневосточных морей от Берингова до Японского. С 1956 по 1987 г. горбушу периодически интродуцировали в реки Белого и Баренцева морей, в настоящее время горбуша нерестится в реках этих акваторий



от Мурманска до Печоры, отмечена у берегов Британских островов, Норвегии, Швеции и Исландии. Другой пример подобного рода – натурализация небольшой пресноводной рыбки гамбузии *Gambusia affinis*, завезенной для борьбы с малярийным комаром. Естественный ареал гамбузии расположен в Северной Америке, в СССР гамбузия впервые была выпущена в 1925 г. в Абхазии, где быстро расселилась по всем водоемам низменной и предгорной полосы. Из Абхазии гамбузию расселили по всему Кавказу, на Украину и в Среднюю Азию.

Очень часто расширение ареала у рыб происходит после преднамеренного или непреднамеренного выпуска рыб из аквакультуры в естественные водоемы. Именно с этим обычно связывают расселение дальневосточного вида ротана-головешки *Percottus glenii* в европейской части России. Большая часть естественного ареала ротана приходится на бассейн Амура, где ротан населяет преимущественно пойменные водоемы этой реки и ее притоков. В Москву ротана завезли из Амура в 1948 г., через некоторое время эта рыба уже содержалась многими московскими аквариумистами, от которых, по всей видимости, она и попала в подмосковные водоемы. Ротан широко расселился по подмосковным прудам, карьерам, небольшим озерам и другим мелким, непроточным, сильно заросшим водоемам. Сходным образом происходила интродукция ротана и во многих других регионах бывшего СССР. В настоящее время ротан – один из самых многочисленных видов рыб небольших стоячих водоемов не только Подмосковья, но и всей Европейской России (включая бассейны Черного, Балтийского и Белого морей), а также многих районов Сибири, Забайкалья и Средней Азии (Н. Г. Богущкая, А. М. Насека, 2002). В случае с расселением ротана необходимо отличать собственно интродукцию, т. е. искусственный завоз рыбы в водоемы, отстоящие далеко от основного ареала, и последующее *саморасселение*, или *вторичную инвазию*, в результате которой вид уже самостоятельно осваивает обширные территории. Ротан достаточно быстро попадает почти во все подходящие водоемы, расположенные поблизости от уже заселенного. Переносу ротана из одного водоема в другой способствует приклеивание икры к телу водоплавающих птиц (*зоохория*) с помощью клейких нитей, характерных для икринок ротана. В периоды обильных весенних паводков ротан из пойменных прудов и озер попадает в реки, по которым также расселяется на большие расстояния.

Очень часто саморасселение рыб происходит в результате разрушения или преодоления географических барьеров, которые в обычных условиях являются непреодолимыми преградами. Основной вид хо-

зайственной деятельности, способствующий преодолению рыбами таких барьеров – строительство разнообразных каналов. Так, строительство Волго-Донского канала привело к проникновению черноморской пухлошекой рыбы-иглы *Sygnathus nigrolineatus* в бассейн Волги, а каспийской кильки *Clupeonella engrauliformes* – в бассейн Дона (Н. Г. Богуцкая и др., 2004).

В результате преднамеренной интродукции в фауне России появилось 5 новых видов млекопитающих: канадский бобр *Castor canadensis*, ондатра *Ondatra zibethica*, енот-полоскун *Procyon lotor* и американская норка *Mustela vison*, естественные ареалы которых находятся в Северной Америке, а также дикий кролик *Oryctolagus cuniculus*, родиной которого принято считать Южную Европу (Л. А. Хляп и др., 2008).

Больше всего примеров непреднамеренных интродукций можно найти в классе насекомых. Пожалуй, наиболее известный случай расширения ареалов у насекомых после непреднамеренного заноса человеком – это в буквальном смысле этого слова завоевание значительной части территории Евразии колорадским жуком *Leptinotarsa decemlineata*. Родиной колорадского жука считается относительно небольшая территория на северо-востоке Мексики, где кроме него обитает еще около 50 видов рода *Leptinotarsa*. С этой территории колорадский жук относительно недавно естественным путем расселился на север, вплоть до восточных склонов Скалистых гор (заселив в том числе и американский штат Колорадо, давший ему видовое название). И на своей мексиканской родине, и в предгорьях Кордильер колорадский жук питался главным образом дикорастущими растениями из семейства пасленовых и никогда не достигал высокой численности. Ситуация принципиально изменилась в середине XIX в., когда осваивавшие Дикий Запад переселенцы достигли восточных склонов Кордильер и принесли с собой культуру картофеля, принадлежащего, как известно, к тому же самому семейству пасленовых. Колорадский жук переключился на новый кормовой объект и вскоре начал быстро расширять ареал в восточном направлении, поселяясь везде, где возделывали картофель. К 70-м гг. XIX в. он уже был широко распространен на значительной части территории США, в 1874 г. достиг атлантического побережья. В Европу жуков завозили (естественно, случайно!) неоднократно, но особо успешным оказалось проникновение в район Бордо во Франции в 1918 г. К 1935 г. колорадский жук захватил всю территорию Франции, а вскоре – и большинство других европейских стран. На территории бывшего СССР очаг размножения колорадского жука впервые зарегистрирован в 1949 г. в Закарпатье, а массовое

заселение западных областей страны «широким фронтом» от Украины до Прибалтики началось в 1953 г. С этого времени граница ареала колорадского жука на территории России неуклонно отодвигается все дальше на восток. В настоящее время колорадский жук достиг уже Восточной Сибири и продолжает свое победоносное шествие.

Колорадский жук – самое известное, но далеко не единственное растительноядное насекомое, завоевавшее новые территории благодаря человеку. Полный список чужеродных насекомых, в то или иное время проникших на территорию России и закрепившихся здесь, включает несколько десятков видов (Чужеродные виды..., 2008). По оценкам специалистов (С. С. Ижевский, В. Ю. Масляков, 2008), в период с конца XIX в. вплоть до 1990 г. на территории бывшего СССР новый обосновавшийся чужеземный вид растительноядного насекомого выявлялся в среднем каждые 22 месяца. В последние десятилетия интенсивность инвазий значительно выросла: с 1991 г. по настоящее время на территории Европейской России один новый вид выявлялся в среднем каждые 18 месяцев. Так, в 1985 г. в зеленых насаждениях г. Москвы была впервые отмечена липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii*, распространенная в Японии и на юге Дальнего Востока. Современный ареал этой бабочки охватывает значительную часть Европейской России вплоть до Урала, Прибалтику, Финляндию, Польшу, Словакию, Чехию, Германию, Австрию и Венгрию. В 2005–2006 гг. в Москве была впервые обнаружена изумрудная ясеневая златка *Agrilus planipennis*, китайский вид жуков, повреждающий древесину ясеня. Интересно, что к концу XX в. этот жук также не без помощи человека успел заселить огромные территории на североамериканском континенте, и энтомологи до сих пор спорят, откуда он проник в Москву – из Китая или из пределов вторичного ареала в Северной Америке (С. С. Ижевский, В. Ю. Масляков, 2008).

Влияние человека на формирование ареалов не ограничивается заносом видов на отдаленные территории. Громадное значение имеет производимое человеком разрушение (или коренное видоизменение) первичного растительного покрова, создающее новые местообитания, доступные для заселения «пришлыми» видами. В большинстве рассмотренных выше примеров непреднамеренных интродукций насекомых сверхбыстрое расширение вторичного ареала шло именно в сильно трансформированных человеком ландшафтах. Таким же образом могут расселяться и местные виды, получившие какие-либо преимущества благодаря трансформации человеком природной среды. Так, сельскохозяйственное освоение лесной зоны Европейской

России привело к появлению больших площадей полей и искусственных лугов, которые оказались пригодными для жизни многих более южных, степных видов животных. Ареалы этих видов начали расширяться в северном направлении, причем этот процесс начался, по всей видимости, одновременно с сельскохозяйственным освоением лесной зоны человеком и продолжается до сих пор. Среди птиц такие исходно степные виды, как серая куропатка *Perdix perdix*, перепел *Coturnix coturnix*, полевой жаворонок *Alauda arvensis*, к настоящему времени заселили практически всю лесную зону, а некоторые из них (полевой жаворонок) проникли даже в южные тундры. Существенное изменение распространения в течение всей истории земледелия характерно для *грызунов-агрофилов*. К агрофилам в фауне России относятся обыкновенная *Microtus arvalis* и восточноевропейская *M. rossimeridionalis* полевки, полевая *Apodemus agrarius* и домовая *Mus musculus* мыши (Н. В. Тупикова и др., 2000). В естественных сообществах они немногочисленны, но при развитии агроценозов способны быстро заселять новые местообитания, формировать свои сообщества, постоянно или периодически доминируя в них, и также быстро исчезать при изменении ситуации. Для агрофилов посевы зерновых культур – более благоприятный биотоп, чем их исконные коренные местообитания. Освоение полей агрофилами привело к коренным изменениям размещения этих животных. Границы их ареалов заметно расширились, а кружево ареала, которое в доагрикультурное время имело ленточный или мелкопятнистый характер, благодаря распашке стало сплошным. Вследствие этого численность агрофилов увеличилась на 1–2 порядка, а современное распространение грызунов-агрофилов в значительной степени обуславливается размещением пахотных земель (Л. А. Хляп и др., 2008).

Другой пример массового расширения ареалов животных, связанного с преобразованием человеком природной среды, – это расселение на север и восток обитателей европейских широколиственных лесов. Сведение к концу XX в. коренных таежных насаждений на больших площадях и замена их вторичными мелколиственными лесами привело к созданию благоприятных условий для обитателей широколиственных лесов. Во второй половине XX в. у многих видов птиц европейских широколиственных лесов отмечено расширение ареалов в северном и восточном направлении. Среди них зяблик *Fringilla coelebs*, черный дрозд *Turdus merula*, большая синица *Parus major*, славка-черноголовка *Sylvia atricapilla*, дубонос *Coccothraustes coccothraustes* и многие другие.

Естественно, антропогенные преобразования природной среды вызывают не только расширение, но и сужение ареалов животных, вплоть до полного исчезновения некоторых из них. Так, в последние десятилетия на территории Европы сократилась площадь ареалов многих животных, связанных в своем распространении с темнохвойными лесами, что связано со сведением последних и заменой их на вторичные мелколиственные насаждения. Как уже говорилось выше, еще более частое следствие современного антропогенного воздействия на природные сообщества – фрагментация ареалов.

**Причины изменения ареалов животных.** Долгое время в зоогеографии существовала точка зрения, согласно которой ареалы делятся на *стабильные* (неизменные) и *изменяющиеся*. Однако накопление многочисленных фактических сведений по динамике ареалов животных позволило прийти к заключению, что стабильных ареалов в природе не существует. Как уже показано в предыдущем разделе, ареал – неотъемлемая характеристика любого биологического вида. Каждый биологический вид в своем эволюционном развитии проходит через ряд стадий от появления до вымирания, соответственно и видовой ареал будет эволюционировать вместе с видом от стадии экспансии (первичного расширения) до сокращения и формирования реликтовых ареалов. Нестабильны ареалы и в экологическом масштабе времени – на любые изменения окружающей природной среды вид отвечает изменениями границ ареала. Таким образом, ареал вида находится в состоянии динамического равновесия с окружающей природной средой, динамичность границ – неотъемлемое свойство всех видовых ареалов. В целом изменение распространения вида может быть представлено как результат следующих процессов (А. Ф. Алимов и др., 2004):

1. Вид преодолел преграду и реализует потенциальный ареал; при этом географическая среда стабильна и вид сохраняет свою экологическую валентность.
2. Изменилась географическая среда, соответственно, меняется и ареал.
3. Изменилась экологическая валентность вида (или отдельных популяций внутри вида), что приводит к последующим изменениям ареала на фоне неизменной географической среды.
4. Изменились и вид, и среда, соответственно, меняется и ареал: это – наиболее часто встречающийся случай.

Если такие изменения происходят медленно, то в течение некоторого промежутка времени вид имеет сравнительно неизменный ареал. Такое состояние динамического равновесия вида с географической средой часто воспринимается как стабильный ареал.

Большинство рассмотренных выше примеров изменения ареалов (как естественного, так и искусственного), легко укладываются в эти пять пунктов. Так, интродукция новых видов – это преодоление географической преграды с помощью человека. Отличие искусственного завоза от естественного преодоления преград заключается лишь в том, что интродукция может осуществляться (и осуществляется) на неограниченные расстояния, в том числе и с одного континента на другой. Кроме того, при преднамеренной интродукции обычно перевозится сразу значительное количество особей, способное сформировать жизнеспособную популяцию на новом месте. Преобразуя природные ландшафты, человек меняет географическую среду обитания видов (т. е. изменяет их потенциальные ареалы), что приводит к резкому сокращению реализованных ареалов у одних видов и расширению у других. К расширению потенциальных (а вслед за ними и реализованных) ареалов приводит и изменение экологической валентности видов. Так, переход колорадского жука с питания дикорастущими растениями семейства пасленовых на массовое культурное растение картофель привел к быстрому распространению этого вида на североамериканском континенте. Пример с колорадским жуком показывает, что быстрое расширение ареала возможно в случае одновременного действия всех рассмотренных факторов – в данном случае имело место и изменение экологической валентности вида (пищевое переключение), и изменение географической среды (повсеместное распространение нового кормового растения), и преодоление географической преграды (искусственный завоз жуков в Европу).

Примером изменения экологической валентности, приводящего к существенному расширению ареалов, может служить и синантропизация животных. Как уже упоминалось в предыдущем разделе, в настоящее время ареалы многих животных-синантропов приближаются к космополитным. Например, естественный ареал серой крысы охватывал относительно небольшую территорию в Северо-Восточном Китае. Освоение новых местообитаний – поселений человека – у этого грызуна сопровождалось множеством сложных поведенческих перестроек, в том числе переходом от одиночно-территориального к групповому и социальному образу жизни. Это послужило толчком к сверхбыстрому расширению ареала вида: в настоящее время серая крыса освоила все континенты, став настоящим космополитом. Интересно, что во многих частях своего вторичного ареала крыса вторично уходит из поселений человека в природные местообитания и при этом возвращается к одиночно-территориальному образу жизни.

**Роль внутривидовых демографических процессов в динамике ареалов.** Некоторые примеры расширения ареалов у животных невозможно объяснить без рассмотрения динамики популяций. Так, большинство случаев расселения палеарктических птиц в западном и северо-западном направлении (желтоголовая трясогузка, чечевица, овсянка-дубровник и др.) никак не связано с трансформацией природной среды: птицы заселяли местообитания, длительное время существовавшие на новых территориях. Нет поводов предполагать и изменение экологической валентности видов – расселение этих видов идет по тем же самым местообитаниям, что и в исходном ареале. По мнению В. А. Паевского (2004), любое естественное расширение ареала у птиц основывается на внутривидовых демографических процессах – стабильном превышении рождаемости над смертностью и переуплотнением популяций в оптимальной зоне ареала. Для птиц рост численности может определяться повышением продуктивности размножения несколькими путями: повышением успешности каждой попытки гнездования, увеличением количества кладок за каждый сезон размножения и снижением смертности. Первые два процесса определяются, прежде всего, факторами, действующими на местах размножения – например, потепление климата может привести как к уменьшению гибели кладок по причине весенних похолоданий, так и к увеличению количества кладок за счет удлинения сроков периода, пригодного для размножения. А вот на смертность перелетных птиц определяющее воздействие оказывают условия на путях миграций и в областях зимовок, так как давно известно, что значительная часть особей погибает за пределами гнездового ареала. Иными словами, «виновником» увеличения численности и расширения ареалов европейских перелетных птиц может быть, например, изменение климатической обстановки на африканских или индийских зимовках.

Очевидно, что описанные выше популяционные процессы косвенно определяют и уже рассмотренные примеры заселения вновь возникших пригодных местообитаний. Так, если популяции в оптимальной зоне ареала не производят «лишних» особей, способных к быстрому расселению, само по себе появление новых пригодных местообитаний не может вызвать расширения ареалов. У тех же самых птиц значительная часть особей (прежде всего молодые) составляют так называемый «популяционный резерв» – т. е. часть популяции, не принимающую участия в размножении. Для них характерен повышенный уровень дисперсии – стремления к расселению: такие птицы составляют основу населения в краевых зонах ареала, и именно они

первыми проникают на вновь появившиеся пригодные для жизни территории за его пределы.

Известно, что численность природных популяций животных практически никогда не бывает стабильной, а колеблется с определенной амплитудой. Эти естественные колебания численности могут проявляться даже при абсолютно неизменных условиях среды. В зависимости от масштабов таких изменений принято выделять *стабильный*, *лабильный* и *эфемерный* типы динамики численности. Очевидно, что любое повышение численности вида в оптимальной зоне ареала ведет к увеличению эмиграции в периферийные части ареала и даже за его пределы, т. е. вызовет некоторое расширение ареала. Для многих видов животных описаны *пульсации ареалов* – периодические расширения и сужения их границ, обусловленные колебаниями численности в центральных частях ареалов. Масштаб таких пульсаций может быть различным, а полный цикл расширения – сужения пульсирующего ареала охватывать от нескольких лет до нескольких десятилетий. Можно предположить, что многие примеры «необъяснимого» расширения и сужения ареалов животных на самом деле являются всего лишь длительными фазами подобных пульсаций. В других случаях, во время пульсаций в периферийных зонах ареала образуются лишь временные поселения, судя по всему, ежегодно или с перерывом в несколько лет формирующиеся заново, а граница области постоянного распространения сохраняется на прежнем уровне. Таким образом, степень освоенности видом новых территорий определяют не факты его постоянного обитания (размножения), а способность поддерживать стабильную численность (В. Б. Зимин, 1988).

С внутривидовыми процессами тесно связано и такое явление в жизни животных, как инвазии. Инвазией в экологии обычно называется массовое выселение животных за пределы основного ареала (в современной биогеографии термин «инвазия» часто употребляют в несколько ином смысле – им обозначают все случаи проникновения организмов в экосистемы, расположенные за пределами их первоначального ареала; А. Ф. Алимов и др., 2004). Инвазии описаны у насекомых (*перелетная саранча*), млекопитающих (*лемминги*, *белки*) и птиц (*дятлы*, *клесты* и др.). Причиной инвазии обычно служит значительное переуплотнение популяций в центральных частях ареала и следующий за ним подрыв кормовых ресурсов. Популяции отвечают на это массовым выселением значительной части особей. Так, у *леммингов* в тундрах описаны перемещения, захватывавшие десятки тысяч зверьков, стаи *перелетной саранчи* могут достигать нескольких миллионов особей.



Однако подавляющее большинство мигрирующих животных в этом случае погибает, но небольшая часть из них имеет шанс закрепиться на свободных пригодных для жизни территориях. Таким образом, инвазии могут служить и механизмом расселения животных.

Инвазии птиц следует отличать от сезонных кочевок молодых особей. Например, одним из типично инвазионных видов птиц традиционно считалась сибирская кедровка *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos*. Этот вид в своем распространении тесно связан с сибирской кедровой сосной, семена которой составляют значительную часть рациона птицы. В годы неурожая кедра в Сибири кедровка совершает массовые инвазии в европейскую часть России, проникая вплоть до ее западных границ и даже дальше, в Западную Европу. Тысячные стаи сибирских кедровок неоднократно регистрировали в Финляндии и ряде других североευропейских стран. Однако специальное исследование, проведенное на Ладожской орнитологической станции, показало, что у юго-восточного берега Ладожского озера (т. е. далеко за пределами гнездового ареала) молодые кедровки появляются ежегодно, а в годы неурожая кедра просто увеличивается их количество и к ним присоединяются взрослые птицы (Г. А. Носков и др., 2005). По сути дела, кедровка – это кочующий вид птиц, совершающий дальние ежегодные кочевки не в меридиональном (как подавляющее большинство видов), а в широтном направлении.

Потенциальную скорость расширения ареалов традиционно связывали с так называемой *вагильностью* видов, т. е. способностью к расселению (В. Г. Гептнер, 1936). При этом априори считалось, что крупные, подвижные животные (например, птицы) обладают значительно большей вагильностью, чем мелкие малоподвижные (например, нелетающие беспозвоночные). Накопление в XX в. многочисленных примеров быстрого и сверхбыстрого расширения ареалов у представителей разных систематических групп животных позволяет заключить, что способность к расселению мало связана с вагильностью. Действительно, известно множество случаев как быстрого расширения ареалов малоподвижных форм (расселение виноградной улитки *Helix pomatia*, фараонова муравья *Monomorium pharaonis* и т. п.), так и относительной стабильности ареалов у многих «вагильных» видов (тех же самых птиц). В качестве примера постепенного расширения ареала рассмотрим заселение *черным дроздом* Карелии, описанное В. Б. Зиминым (1988). Южная Карелия в 1950-е гг. относилась к области *случайных нерегулярных залетов* единичных особей черного дрозда, которые отмечались в Приладжье и Прионежье. В начале

1970-х гг. в более южных регионах произошло быстрое увеличение численности вида, и Южная Карелия стала областью *регулярных залетов в гнездовое время*. До 1975 г. черного дрозда ежегодно отмечали в периоды расселения молодых птиц до 63° с. ш. Область нерегулярных залетов в эти годы переместилась гораздо севернее и захватила даже острова Баренцева моря. В 1966 г. в окрестностях Петрозаводска были зарегистрированы встречи черных дроздов в летнее время, а в 1967 г. здесь была обнаружена первая молодая птица. С этого времени Южная Карелия становится областью *летних встреч и непериодического гнездования* черных дроздов. В настоящее время черный дрозд регулярно гнездится в Южной Карелии, хотя численность его здесь гораздо ниже, чем в более южных регионах. Очевидно, что «подвижность» («вагильность») черного дрозда гораздо выше, чем у большинства насекомых-фитофагов, при желании эта хорошо летающая птица может преодолеть всю территорию Карелии за 1–2 суток. Тем не менее скорость расширения его ареала ниже, так как меньше скорость размножения птиц по сравнению с насекомыми.

Таким образом, способность к быстрому расширению ареала точно такое же биологическое свойство вида, как и способность к размножению в геометрической прогрессии. При этом возможная скорость расселения вида будет зависеть не от его подвижности (т. е. *вагильности*), а от способности быстро увеличивать численность в оптимальных частях ареала.

## Глава 2. УЧЕНИЕ О ФАУНЕ

### 2.1. ПОНЯТИЕ ФАУНЫ, СТРУКТУРА ФАУНЫ

*Фауна* (от лат. *fauna* – богиня лесов и полей, покровительница стад животных в римской мифологии) – исторически сложившаяся совокупность видов животных, обитающих на определенной территории. Зоогеографическое понятие «фауна» тождественно ботанико-географическому понятию «флора» (совокупность видов растений определенной территории), вместе они образуют биоту. Таким образом, биота (флора плюс фауна) – это биогеографическое понятие, обозначающее исторически сложившуюся совокупность видов растений и животных, объединенных общей областью распространения. Впрочем, в современной литературе этот термин утратил свой исходный строгий смысл и часто употребляется для обозначения совокупности сообществ и даже целиком всего органического мира, в связи с чем П. П. Второв и Н. Н. Дроздов (1978) предложили обозначать совокупность фауны и флоры новым термином – «*биофилота*».

Из определения фауны следует, что в ее состав входят все виды животных, обитающих на определенной территории. Вместе с тем очевидно, что полное описание всей фауны даже для небольшой территории – крайне трудновыполнимая задача, поэтому обычно ограничиваются изучением фауны таксономической группы определенного ранга, например фауна птиц (орнитофауна, или авифауна), фауна млекопитающих (териофауна), фауна насекомых (энтомофауна) и т. д. При изучении животных небольших территорий обычно говорят о *конкретных фаунах*. Видовой состав конкретной фауны определяется, прежде всего, экологическими условиями данной местности, в то время как фауны обширных территорий (субконтинентов и континентов) представляют собой результат исторического развития крупных таксономических групп. Таким образом, фауна является предметом не только географического, но и исторического анализа. При этом необходимо отличать *современную (рецентную)* фауну и фауны прошедших геологических эпох (например, плейстоценовая фауна, меловая фауна, юрская фауна и т. д.). Если рецентная фауна какой-либо территории в значительной мере сохранила черты древних фаун, ее обычно называют *реликтовой* (см. *реликтовые ареалы*). Наконец, важное прикладное значение имеет изучение фаун административных подразделений (например, фауна России).

**Структура фауны.** Важнейшая характеристика любой фауны – ее *видовой состав* (т. е. список видов животных, обитающих на данной территории). Количество видов, входящих в состав фауны, определяет ее *богатство*. Фаунистическое богатство зависит от множества различных факторов: размера территории, занимаемой фауной, зонального положения, разнообразия представленных на территории ландшафтов, древности самой фауны, изолированности территории.

Каждая фауна обладает определенной *таксономической структурой*, под которой понимают распределение видов по таксонам (отряды, семейства, роды). Таксономическая структура наряду с *видовым составом* (количеством видов) определяет богатство фауны. Например, арктическая фауна считается бедной не только по причине небольшого числа входящих в ее состав видов, но и из-за низкого таксономического разнообразия. В случае отсутствия в составе фауны одной или нескольких таксономических групп говорят о *дефектности* фауны, такие фауны характерны для изолированных территорий (см. *Островные фауны*).

*Географо-генетическая* структура фауны характеризует распределение видов по географическим элементам (группам видов со сходными ареалами и происхождением). Еще в 1938 г. известный отечественный орнитолог Б. К. Штегман применил для обоснования предложенной им схемы разделения Палеарктики понятие «типов фауны», которые он характеризовал как совокупность видов, возникших в одной и той же области и обладающих рядом общих приспособлений к экологическим условиям породившей их области. Несмотря на то, что со времени публикации работы Штегмана прошло уже более 70 лет, в большинстве современных исследований локальных орнитофаун используют предложенный им принцип фаунистического деления Палеарктики. Для территории Палеарктики Штегман выделил несколько основных типов фауны (европейский, сибирский, средиземноморский, китайский и др.). Например, орнитофауна Европейской России складывается из представителей европейского, сибирского и даже китайского фаунистических комплексов (типов фауны), значительную долю в ней составляют так называемые транспалеаркты (широкораспространенные в Евразии виды, которые сложно отнести к какому-либо из типов фауны). Позже сходные по смыслу понятия стали применять в исследованиях ихтиофаун (Г. В. Никольский), териофаун (В. В. Кучерук, Н. В. Тупикова и др.) и энтомофаун (О. Л. Крыжановский). Следует отметить, что в трактовке многих из перечисленных исследователей (начиная с Б. К. Штегмана) большое значение уделялось общности приспособлений к «экологическим условиям» или зональным факторам

распространения. Например, В. В. Кучерук (1959) рассматривал степной фаунистический комплекс млекопитающих, в который он объединил степные виды как европейского, так и сибирского происхождения. С современной точки зрения такой подход не считается правильным, так как сходные адаптации (и, соответственно, общий тип распространения) могут независимо друг от друга приобретать виды из разных типов фаун. В последнее время признание получило определение О. Л. Крыжановского и Я. И. Старобогатова (1974), согласно которому каждый фаунистический комплекс представляет собой совокупность видов, сформировавшихся в единый отрезок времени на единой территории (акватории) в условиях единого ландшафта. Для характеристики особенностей распространения элементов фауны Средней Азии О. Л. Крыжановский использовал термины: эндемичные, субэндемичные, средиземноморские, среднеазиатские, нагорноазиатские, палеарктические и т. д.

При анализе географо-генетической структуры фауны важно установить происхождение конкретных таксонов (видов, родов, семейств) – возникли ли они на данной территории или проникли на нее извне в какой-либо период времени. Для этого в составе фауны выделяют *автохтонные* и *аллохтонные* элементы. *Автохтоны* – виды (или таксоны надвидового ранга), возникшие на территории, занимаемой данной фауной, *аллохтоны* – виды (или таксоны надвидового ранга), возникшие на другой территории, но затем расселившиеся на территорию, занимаемую данной фауной. Следует учесть, что аллохтонный таксон высокого ранга может быть представлен автохтонными таксонами более низкого ранга. Так, инфракласс сумчатых млекопитающих в целом аллохтонен для Австралии (первые сумчатые появились в Северной Америке), но все семейства сумчатых, входящие в состав рецентной фауны Австралийской фаунистической области, автохтонны для нее (т. е. сформировались на территории Австралии). От аллохтонных элементов фауны следует отличать *инвазионные*, т. е. проникшие на данную территорию с помощью человека (см. *Динамика ареалов*).

Фауна любой крупной территории отражает не столько разнообразие современных экологических условий, сколько исторические особенности формирования и развития крупных таксонов животных на ее территории. Таким образом, своеобразие фаун определяется прежде всего их обособленностью, изолированностью друг от друга. Хорошим подтверждением этого положения служит современная фауна Южной Америки. С позднего мезозоя и до середины миоцена Южноамериканский континент был полностью изолирован от других материков, что привело к формированию здесь крайне своеобраз-

ной фауны, богатой эндемичными таксонами (см. *Неотропическая область*). Поднятие Панамского перешейка стало причиной так называемого «великого американского обмена», в результате которого многие североамериканские таксоны проникли в Южную Америку и вытеснили значительное число эндемичных южноамериканских групп животных.

## 2.2. ОСТРОВНЫЕ ФАУНЫ

Итак, чем выше степень изолированности локальной фауны, тем сильнее проявляются ее специфические черты, в том числе и отличия от других фаун. Исходя из этого, наибольшей специфичностью обладают островные фауны, изолированные от других фаун непреодолимыми для большинства животных преградами. История изучения островных фаун столь же длинна, как и сама история зоогеографии; фауне островов Юго-Восточной Азии были посвящены труды одного из основателей зоогеографии – А. Уоллеса. Именно Уоллесу биогеография обязана идеей рассматривать не только фауны океанических островов, но и фауны озер, горных вершин, других изолированных территорий в качестве «островных», что было четко высказано им в книге «Островная жизнь» (1880). Во второй половине XX в. Р. Макартур и Е. Уилсон (R. H. MacArthur, E. O. Wilson, 1967) сформулировали теорию островной биогеографии, объясняющую вариабельность видового богатства на островах с помощью равновесной модели. Согласно этой теории, скорость заселения острова иммигрантами зависит от его площади (чем больше площадь острова, тем больше шансов у случайного мигранта попасть на него), формы береговой линии (если остров обращен к матерiku «широкой» стороной, вероятность попадания мигрантов выше) и удаленности от материка. Площадь острова влияет и на интенсивность вымирания (чем меньше площадь, тем больше шанс вымирания вида за счет случайных колебаний численности). В итоге состав рецентной островной фауны определяется равновесием между случайными процессами заселения и вымирания. Многочисленные исследования второй половины XX в. подтвердили справедливость многих положений теории островной биогеографии. Эту теорию стали привлекать для объяснения формирования локальных фаун на территориях, не являющихся островами в прямом смысле этого слова. Например, немецкий ученый Б. Клауснитцер (1990) с помощью равновесной модели иммиграция – вымирание объясняет формирование энтомофауны городских парков, изолированных от природных ландшафтов сильно урбанизированными территориями.

Исследованиями последних десятилетий выявлены и существенные недостатки равновесной теории Макартура – Уилсона. Главный из них – постулирование случайного характера иммиграции и отрицание роли ценологических связей в формировании островных фаун. Как справедливо замечает Ю. И. Чернов (1982), вероятность попадания на острова различных животных безусловно превышает возможность успешного приживания, формирования полноценных популяций. В частности, расселительные способности многих беспозвоночных (например, перенос воздушными потоками) практически безграничны и перекрывают любые преграды и расстояния. Иными словами, в результате случайного расселения на острова попадает значительно больше видов, чем в конечном итоге входит в состав островной фауны, а возможность закрепления вида на острове зависит не от случайных факторов, а от адаптированности вида к местным условиям среды и взаимодействия с уже вселившимися видами.

Обычно выделяют следующие типы островов, отличающихся особенностями формирования фауны (П. П. Второв, Н. Н. Дроздов, 1991): *биогенные* (коралловые), *вулканические*, *геосинклинальные* (крупные элементы островных дуг), *материковые* (лежащие на материковом шельфе). Биогенные острова, формирующиеся на коралловых атоллах, обычно имеют небольшой возраст (3–4 тыс. лет) и малую площадь, в состав их фаун входит небольшое число широкораспространенных видов, легко преодолевающих океанические пространства. Вулканические острова более разнообразны: они имеют горный рельеф, их площадь в среднем больше, возраст обычно составляет несколько миллионов лет, а самых древних – достигает 20 млн лет (например, о. Лорд-Хау, расположенный в Тихом океане в 770 км к востоку от побережья Австралии). Несмотря на существенный возраст многих вулканических островов, для них часто характерны наиболее молодые фауны, так как периодически происходящие извержения вулканов могут полностью уничтожить всю островную биоту, которая после этого формируется вновь. Например, о. Кракатау, расположенный в Индийском океане в 41 км от о. Ява, в 1883 г. пережил сильнейшее вулканическое извержение, в результате которого погибло все живое. Через 9 месяцев после извержения в новой фауне острова появился первый вид (паук), а к 1921 г. на Кракатау обитало по крайней мере 573 вида животных, в том числе 3 вида млекопитающих (2 летучие мыши и черная крыса *Rattus rattus*), 26 гнездящихся птиц и 2 рептилии (сетчатый питон *Python reticulatus* и полосатый варан *Varanus salvator*). К концу XX столетия (т. е. через 100 лет после извержения) в состав фауны Кракатау входило уже около 800 видов. Все эти

животные представляют собой «случайных» переселенцев с соседних островов (ближайший из них расположен на расстоянии 18,5 км).

Геосинклинальные острова обычно крупнее вулканических, обладают сложным генезисом (включают элементы двух первых типов), образуют цепочки в составе островных дуг, в которых представляют собой самые крупные, древние и разнообразные по структуре ландшафтов образования. Важная особенность островов этого типа – постоянное (в геологическом масштабе времени) изменение облика отдельных островов внутри островной дуги, часто в результате появления новых островов и исчезновения старых. Расселяющиеся виды животных могут быстро колонизировать всю островную дугу, «перескакивая» с одного острова на другой: в англоязычной литературе для обозначения таких островов даже существует специальное понятие *stepping stones* («камни для шагания»). Эти процессы способствуют формированию единой фауны островной дуги, сильно отличающейся от ближайших материковых фаун, а фаунистические различия между отдельными островами, как правило, невелики.

Материковый остров представляет собой часть континентальной плиты, отделенной от основного материка морским проливом. Фауна материкового острова обычно обладает значительным сходством с соответствующей материковой фауной, дериватом которой она является. Отличия фауны материкового острова от локальной фауны соответствующей по площади территории материка заключаются, как правило, в обедненности видового состава и незначительном повышении доли эндемиков в составе фауны. Классическим примером материковых островов служат Британские о-ва. Геологически Британские о-ва являются частью Евразии, связь с которой они потеряли лишь в послеледниковое время, не раньше 15 тыс. лет назад. Этим объясняется низкая специфичность их фауны: в авифауне Британских островов практически полностью отсутствуют эндемики видового ранга (лишь в самое последнее время в качестве самостоятельных видов стали выделять шотландскую белую куропатку *Lagopus scotica*, британскую желтую трясогузку *Motacilla flavissima* и шотландского клеста *Loxia scotica*), хотя многие общие виды представлены здесь эндемичными подвидами. В свою очередь, в Великобритании не гнездятся некоторые широкораспространенные европейские птицы, например зеленая пересмешка *Hippolais icterina*. Териофауна островов сильнее отличается от материковой, что, впрочем, во многом объясняется уничтожением на них человеком крупных млекопитающих (бурый медведь *Ursus arctos*, волк *Canis lupus*, кабан *Sus scrofa*, бобр *Castor fiber*).



Степень обособленности фауны материкового острова напрямую зависит от возраста самого острова и его удаленности от материка. Так, о. Мадагаскар, некогда входивший в состав единого суперконтинента Гондваны, потерял связь с Африкой около 160 млн лет назад, а с Индией – около 60 млн лет назад. Длительная изоляция привела к формированию на Мадагаскаре крайне своеобразной островной фауны, степень эндемизма которой достигает 90% (см. *Мадагаскарская область*). В данном случае своеобразие фауны материкового острова достигнуто не только как итог формирования новых таксонов на острове в условиях изоляции. Существенные трансформации претерпели и некогда сходные с Мадагаскарской материковые (африканская и индийская) фауны, прежде всего благодаря фаунистическому обмену с Евразией и вымиранию отдельных групп. Таким образом, в условиях длительной изоляции фауна материкового острова приобретает реликтовый характер.

В целом к наиболее характерным чертам островных фаун относятся следующие: *бедность видового состава, дефектность, высокий уровень эндемизма, наличие большого количества древних и реликтовых таксонов*. Степень проявления этих черт зависит от многих факторов – типа острова (наиболее специфичны в этом отношении вулканические острова), его возраста (т. е. длительности изоляции островной фауны), удаленности от материка. В качестве примера островной фауны, отвечающей всем перечисленным характеристикам, можно привести фауну Новой Зеландии. Острова, составляющие Новозеландский архипелаг, отделились от Австралии в конце мезозоя, и с тех пор новозеландская фауна развивалась в условиях полной изоляции. Фауна Новой Зеландии характеризуется исключительной бедностью: до начала колонизации островов европейцами млекопитающие были представлены всего лишь 3 видами, рептилии – 8, земноводные – 4 видами. Дефектность фауны выражается в полном отсутствии крупных таксономических групп, например змей. Значительная часть населяющих Новую Зеландию животных принадлежит к эндемичным родам, семействам и даже отрядам (например, отряд кивиобразных *Apterygiformes* среди птиц). Много в Новой Зеландии мезозойских реликтов – здесь обитают самые примитивные бесхвостые земноводные из семейства лиопельмовых *Liopelmatidae*, а также единственный сохранившийся представитель отряда клювоголовых рептилий – гаттерия *Sphenodon punctatus* (см. *Новозеландская область*).

Еще А. Уоллес писал об островном характере фаун изолированных водоемов, например крупных озер. Очевидно, что для водных животных озера представляют собой, по сути дела, «острова», отделенные

от других водоемов непреодолимыми массивами суши. Ярким примером такой изолированной фауны служит фауна озера Байкал. Как известно, Байкал существует по крайней мере с миоцена – возраст озера составляет более 20 млн лет. Столь длительная изоляция большого пресного водоема привела к тому, что из 2630 видов животных Байкала более половины эндемичны и нигде более не встречаются. Среди таксонов, содержащих наибольшее количество эндемичных форм, следует назвать прежде всего бокоплавов – в Байкале обитает не менее 350 эндемичных видов и подвидов этих рачков. Эндемичны также 98% байкальских планарий (более 140 видов) и не менее 80% из 205 видов олигохет (малощетинковых кольчатых червей). Только в Байкале обитают представители 3 семейств костных рыб: голомянковые Comephoridae, широколобковые Cottocomephoridae и глубинные широколобки Abyssocottidae. В целом из 54 видов рыб, населяющих Байкал, 27 эндемичны. Обитает в Байкале и эндемичный вид млекопитающих – байкальский тюлень *Phoca sibirica*.

### 2.3. Принципы фаунистического районирования суши

Одна из главнейших задач зоогеографии – фаунистическое районирование, т. е. разделение поверхности земного шара на фаунистические регионы, характеристика регионов суши по составу фаунистических комплексов. Как следствие – создание иерархической системы соподчиненных единиц различного ранга. Единица высшего ранга в зоогеографии – фаунистическое царство, в свою очередь, подразделяется на фаунистические области, отделы, подобласти, провинции.

О. Л. Крыжановским (1987) был предложен термин «зоохорон», обозначающий зоогеографические единицы различного ранга. Раздел зоогеографии, который посвящен изучению фаунистических комплексов, их взаимодействию и разработке классификации зоохоронов, было предложено называть зоохоронией.

При фаунистическом районировании региональные единицы образуются наложением линий границ ареалов систематических групп животных вне зависимости от того, в какой степени они совпадают с другими географическими, климатическими и прочими природными границами. По удачному выражению Ф. Дарлингтона: «...система фаунистических областей отражает осредненный результат распространения, это наиболее удачное среднее всех разнообразных сочетаний распространения различных животных». Такой метод получил название «метод синперат». Многие границы при таком наложении совпадают или оказываются

близко расположенными друг к другу. Полосы совпадения или сближения (так называемые сгущения границ ареалов) именуют синператами. Они и служат границами выделов. Как правило, синператы совпадают с различного рода преградами к расселению видов. Кроме того, при сравнении выделенных фаун происходит сопоставление списков, в которых должны фигурировать таксоны равноценного ранга. Из сравниваемых списков должны быть исключены виды животных, которые были интродуцированы человеком. По мнению И. И. Пузанова (1949), решающим для выделения зоохоронов высокого ранга является именно история фауны, принадлежность ее к тому или иному центру эволюции.

Особую роль при выделении зоохоронов высокого ранга играет выявление эндемичных отрядов и семейств. В некоторых случаях для характеристики фаунистических регионов используют субэндемичные таксоны, имеющие на данной территории наибольшее видовое разнообразие. Например, важной фаунистической характеристикой Австралийской области служит исключительное разнообразие представителей субэндемичного инфракласса сумчатых *Metatheria*. В последние десятилетия развитие молекулярных методов привело к необходимости комплексного пересмотра систематического положения многих таксонов позвоночных, в том числе и на уровне отрядов и семейств. Эти изменения зачастую не совпадают с классической систематикой, основанной на сравнительной морфологии. В свою очередь в настоящее время подвергаются ревизии и списки эндемичных и субэндемичных таксонов для зоохоронов высокого ранга.

Если фаунистические регионы не разделены естественными барьерами, то границы между ними зачастую весьма условны. В результате между крупными зоогеографическими областями возникают широкие полосы «зоогеографической сомнительности», которые называют переходными зонами. Классической переходной зоной является так называемая «линия Уоллеса». Эта область разделяет Индо-Малайскую и Австралийскую область. В ней происходит соприкосновение биот двух крупных зоогеографических регионов, совмещение их фаунистических элементов с постепенным уменьшением плотности вдоль противодействующих градиентов. Еще одной из ключевых составляющих при выделении зоохоронов высокого ранга, таких как царства, области и подобласти, является анализ истории этих фаунистических комплексов, их генезис.

Одна из наиболее удачных схем зоогеографического районирования суши была разработана еще в 1875 г. Ф. Л. Склэтером на основе изучения распространения птиц и в дальнейшем доработана А. Уол-

лесом с учетом данных по ареалогии некоторых других позвоночных животных. По схеме Склэтера – Уоллеса, вся поверхность суши была разделена на 6 крупных зоогеографических областей: Эфиопскую, или Западную палеотропическую (Африка к югу от Сахары, Южная Аравия, Мадагаскар), Восточную (у Склэтера – Индийская), или Среднюю палеотропическую (Индостан, Индокитай, Филиппинские и Зондские острова), Палеарктическую (Северная Африка от гор Атласа, Европа, Северная и Центральная Азия), Неарктическую, или Североамериканскую (Северная Америка на юг до центральной Мексики и Гренландия), Неотропическую, или Южноамериканскую (Южная и Центральная Америка, южная часть Мексики), Австралийскую, или Восточную палеотропическую (Австралия, Новая Гвинея, Новая Зеландия, южная часть Малайского архипелага, Полинезия). В дальнейшем схема районирования Склэтера – Уоллеса неоднократно модифицировалась, в том числе с учетом данных по распространению других групп животных, прежде всего рептилий, пресноводных рыб и насекомых. Нужно учитывать, что схемы зоогеографического районирования, составленные для разных групп животных, могут существенно отличаться. Это определяется древностью возникновения разных таксонов животных.

Несколько позже Ричард Лидеккер (1896) ввел новую зоогеографическую категорию – царство, объединив зоогеографические области Склэтера – Уоллеса в 3 крупных царства – Арктогейское (Палеарктическая, Неарктическая, Эфиопская и Восточная области), Нотогейское (Австрало-Полинезийская область) и Неогейское (Неотропическая область). Вслед за Дарлингтоном (1957) многие источники вместо термина «Арктогея» использовали термин «Мегагея», что указывает на размеры фаунистического царства, избегая неправильных климатических ассоциаций. Дело в том, что царство Арктогея, по Лидеккеру, объединяет не только регионы с холодным и умеренным климатом, но и охватывает основную часть тропиков Старого Света. Затем из Арктогейского царства было выделено четвертое царство – Палеогея, в которое включили Эфиопскую и Индо-Малайскую (Восточную) области, а также Мадагаскарскую область. Палеарктическая и Неарктическая области были объединены в Голарктическую.

Анализ границ классических зоогеографических областей позволяет подразделить их на несколько группировок, которые подчеркивают специфику формирования того или иного фаунистического комплекса высокого ранга. В первую группу входят Палеарктическая и Неарктическая области (Голарктическая область). Это два северных региона,

которые отделены от тропиков не какими-то непреодолимыми преградами, а прежде всего зональными климатическими условиями. Вторая группа объединяет области тропиков Старого Света. Это Индо-Малайская (Восточная) и Эфиопская области. Наконец, специфичность фаун Неотропической и Австралийской области явилась следствием прошлой или настоящей изолированности. Они могут быть выделены в третью группу.

Зоогеографическое деление суши Склэтера – Уоллеса за прошедшие столетия подвергалось модификациям и уточнениям, однако появляющиеся изменения в большинстве своем не получали признания научного сообщества. Последняя ревизия предпринята зоологами университета Копенгагена (B.G. Holt et al.) в 2013 г. Принципиальным отличием этого исследования стало использование данных по филогении позвоночных животных, полученных с помощью методов молекулярной биологии. Всего было проанализировано распространение 21 370 видов амфибий, птиц и млекопитающих. Выделено 20 зоогеографических регионов, которые несколько разнятся с классическим делением. Так, большая часть Северной Америки выделяется в отдельную единицу из Голарктической области, региону Северной Африки, Ближнего Востока и запада Ирана придается самостоятельный ранг Сахаро-Аравийской области. Аналогичный самостоятельный статус получает и Китайско-Японская область, ранее включающаяся в юго-восточную часть Палеарктической области. Острова Новой Гвинеи рассматриваются как составная часть отдельной Океанической области.

Несмотря на появляющиеся альтернативные схемы, большинством специалистов принимается схема зоогеографического районирования суши, представляющая собой модификацию схемы Склэтера – Уоллеса, которой авторы следуют и в настоящем учебнике:

#### **I. Царство Арктогея**

1. Голарктическая область

#### **II. Царство Палеогей**

2. Эфиопская (Афротропическая) область
3. Индо-Малайская (Ориентальная) область
4. Мадагаскарская область

#### **III. Царство Нотогея**

5. Австралийская область
6. Новозеландская область
7. Полинезийская область

#### **IV. Царство Неогей**

8. Неотропическая область

### Глава 3. ГЕОГРАФИЯ НАСЕЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Главным критерием фаунистического районирования суши, рассмотренного в предыдущих главах, служат исторические и региональные связи фаун, а также закономерности их изменений на протяжении значительных отрезков времени, соизмеримых с темпами эволюции. При этом сходство и различия современных природных условий и определяемые ими особенности животного мира практически не учитываются (Ю. И. Чернов, 1975). Еще в первой половине XX в. один из известных отечественных зоогеографов, И. И. Пузанов, указывал, что «при установлении областей и подобластей решающим критерием должен быть не тип современного распределения биоценозов, зависящий от климатических особенностей переживаемого момента, а история фауны, т. е. принадлежность к тому или иному центру эволюции» (И. И. Пузанов, 1938). Иными словами, при сравнении фаун двух регионов определяющее значение имеет не количество общих широко распространенных видов, а наличие эндемичных форм, указывающих на степень автономности и древности данной фауны. Такой подход к зоогеографическому районированию, берущий начало с трудов основателей зоогеографии, принято называть *исторической зоогеографией*.

Вместе с тем не меньшее значение для зоогеографии имеет установление закономерностей влияния факторов среды на географическую (пространственную) изменчивость состава и структуры сообществ животных (зооценозов). Соответствующий раздел зоогеографии, изучающий закономерности географической изменчивости зооценозов, сформировался в первой половине XX в. Следует отметить, что термин «зооценоз» (т. е. сообщество животных) неоднократно подвергался справедливой критике (Д. Н. Кашкаров, 1944; Ю. И. Чернов, 1971), так как он подразумевает наличие биоценологических (прежде всего трофических) связей, которые минимальны между особями одной систематической группы. Поэтому в зоогеографии принято говорить о *населении животных*, которое представляет собой *совокупность всех обитающих на определенной территории особей животных*. Таким образом, зоогеографическое понятие «население животных» во многом аналогично давно сложившемуся в геоботанике понятию «растительность» (точно так же, как аналогами являются понятия «флора» и «фауна»). Характеризуя различия понятий фауны и животного населения, А. Г. Воронцов (1963) отмечает, что, «...говоря о разнообразии фауны, мы имеем в виду количество видов и систематических групп; под разнообразием

животного населения понимается большая или меньшая пестрота количественных соотношений животных и их топических группировок (лесных, болотных, луговых и т. п.)». Следует отметить, что комплексная характеристика всего животного населения того или иного сообщества крайне трудновыполнимая задача, поэтому на практике исследователи обычно ограничиваются описанием населения определенной таксономической группы – *таксоцены* (например, население птиц, население мелких млекопитающих, население коллембол и т. п.).

### 3.1. СПОСОБЫ ХАРАКТЕРИСТИКИ НАСЕЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Основная качественная характеристика населения животных – это его *видовой состав*. Общее число видов, входящих в население животных какого-либо биоценоза более или менее постоянно; наиболее богаты по видовому составу биоценозы влажных тропиков, наиболее бедны – биоценозы аридных и холодных регионов. Количество видов, приходящихся на единицу площади, называется *видовой насыщенностью*.

Среди количественных показателей животного населения прежде всего необходимо назвать *численность*, т. е. общее количество входящих в его состав особей. Вместе с тем измерить абсолютную численность большинства животных в природе невозможно, поэтому для ее оценки обычно используют различные относительные показатели, например, плотность населения. *Плотность населения* – количество особей животных на единице площади (для сухопутных животных) или объема (для водных животных). Для определения плотности населения обычно используют различные методы количественного учета животных, как абсолютные (например, тотальный подсчет всех птичьих гнезд на определенной площади), так и относительные (количество встреченных особей на единицу маршрута, количество пойманных зверьков на ловушко-сутки и т. п.). В некоторых случаях, когда более или менее точная количественная оценка оказывается невозможной, исследователи ограничиваются качественной характеристикой обилия животных. Один из способов такой характеристики был предложен в середине XX в. А. П. Кузякиным (1950). По шкале Кузякина все виды, составляющие население животных данного сообщества, делятся на 3 группы: I – вид многочисленный (господствующий, доминантный), II – обычный (согосподствующий) и III – редкий.

Видовое богатство и общая плотность населения животных нередко связаны отрицательной обратной связью (Ю. И. Чернов, 2005): чем меньшее число видов входит в состав населения какой-либо

группы животных, тем выше суммарная плотность их населения. Такая «компенсация плотностью» чаще всего наблюдается в условиях среды, приближающихся к экстремальным: один или несколько выживших видов монополизируют все ресурсы и достигают высокой численности. Хорошим примером этой закономерности могут служить изменения видового богатства и плотности населения мышевидных грызунов, в частности полевков и леммингов (Ю. И. Чернов, 2005): в таежных лесах основную часть населения полевков отдельных биотопов составляют 5–6 видов, суммарная плотность населения которых может достигать 60–200 особей/га, в южных тундрах население полевков и леммингов состоит из 3–4 видов, а суммарная плотность их населения не уступает таковой в тайге, в подзоне арктических тундр мышевидные грызуны представлены 1–2 видами леммингов, причем плотность населения каждого из них может достигать 200–300 особей/га.

Еще одна важная характеристика населения животных – его биомасса (зоомасса), т. е. суммарная масса всех организмов, входящих в состав зооценоза. Зоомасса обычно выражается в показателях массы (килограммы, тонны) на единицу площади, а ее абсолютная величина отражает мощность энергетических потоков в экосистемах.

Нередко качественные (видовой состав) и количественные (численность) характеристики населения животных объединяют с помощью показателей биологического разнообразия. Биологическое разнообразие – интегральная характеристика, учитывающая количество видов в сообществе, обилие (численность) каждого из них, а также распределение обилия между видами (выравненность). Для оценки биологического разнообразия обычно используются различные индексы разнообразия. Обычно выделяют несколько типов разнообразия, основными являются *альфа*-, *бета*- и *гамма*-разнообразие. *Альфа-разнообразие* характеризует богатство видами отдельных сообществ (Р. Уиттекер, 1980). Основными показателями альфа-разнообразия зооценоза являются два показателя: видовое богатство – общее число видов в сообществе, и видовая насыщенность – среднее число видов на единицу площади. Одновременный учет видового богатства и видовой насыщенности позволяет получать сопоставимые оценки видового разнообразия при анализе различных сообществ. *Бета-разнообразие* характеризует изменчивость показателей альфа-разнообразия в пространстве – по градиентам факторов среды или при переходе от одного типа сообщества к другому. Обычно бета-разнообразие оценивается через



индексы сходства. *Гамма-разнообразие*, общее разнообразие видов в ландшафте или его части, формируется в результате сложного взаимодействия альфа- и бета-разнообразия; в качестве нижнего пространственного уровня, для которого правомочно применять понятие гамма-разнообразия, Ю. И. Чернов (1991) предлагает использовать *ландшафтный профиль*, или *катену*. Оценивается гамма-разнообразие сообщества по общему числу видов, зарегистрированному на исследуемой территории.

### 3.2. СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Под структурой населения животных обычно понимают количественное соотношение группировок, выделенных на основании тех или иных принципов. В приложении к животному населению принято различать *физиономическую* (морфологическую) и *функциональную* (трофодинамическую) структуры. Физиономическая структура представляет собой описание облика (морфологии) населения животных, а функциональная выявляет вертикальные (прежде всего трофические) связи как между отдельными компонентами зооценоза, так и в биоценозе в целом. К основным физиономическим характеристикам населения животных относятся *доминантность* и *ярусность*, функциональная структура чаще всего выражается через количественное соотношение *трофических* группировок.

*Доминантами* называют виды животных, обладающие максимальными показателями плотности населения. Количественные критерии выделения доминантов различаются для разных таксономических групп, например, в исследованиях наземных позвоночных доминантами обычно считают виды, плотность населения которых составляет 10 и более процентов от общей плотности населения. Видовой состав доминантов и их суммарное обилие служат важнейшей характеристикой животного населения; доминирующие виды являются одним из критериев для сравнения населения различных территорий. Например, на большей части территории лесной зоны Восточно-Европейской равнины абсолютным доминантом в населении птиц является зяблик *Fringilla coelebs*, на его долю приходится от 13 до 17% общей плотности населения птиц (Ю. С. и Е. С. Равкины, 2005). В северотаежных лесах доля участия в населении зяблика существенно снижается, а лидируют по обилию юрок *Fringilla montifringilla* и пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus*, что подчеркивает значительные различия в населении птиц двух рассматриваемых территорий.

Помимо доминантов в населении животных выделяют категории *субдоминантов* (содоминантов), обычных и редких видов, каждая из которых также имеет свои количественные критерии. Иногда все население животных делят всего на две категории: *фоновые* виды (все виды с долей участия в населении более 1%) и *редкие* виды (менее 1%). Категорию фоновых видов используют при необходимости описания населения животных крупных природных территорий, например подзон или зон.

*Ярусная структура* населения отражает вертикальную расчлененность растительного сообщества (фитоценоза), формирующего среду для обитания животных. Одним из первых к рассмотрению ярусной структуры населения животных обратился отечественный зоолог В. А. Догель (1924). Он наметил принципы структурного анализа населения беспозвоночных луговых сообществ, подразделив его на «слои» (в зависимости от вертикально-ярусного распределения): *геобий* – обитатели почвы, *герпетобий* – обитатели наземного поверхностного слоя, *бриобий* – обитатели мохового яруса, *филлобий* – обитатели травостоя, *антобий* – обитатели цветков, *аэробий* – обитатели воздуха.

В дальнейшем концепция Догеля развивалась В. Н. Беклемишевым (1951), М. С. Гиляровым (1951), Ю. И. Черновым (1968) и другими учеными. Вместе с тем очевидно, что ярусная структура животного населения не столь стабильна, как ярусная структура растительности, и может меняться в зависимости от зонально-климатических условий, суточных вертикальных миграций и т. п. Так, для населения беспозвоночных М. С. Гиляровым (1951) установлено правило *смены ярусов*: в разных зонах одни и те же виды занимают и разные ярусы; при продвижении на север они закономерно из верхних ярусов перебираются в нижние, более теплые, а некоторые – и в почву. Еще сложнее дать характеристику ярусной структуры населения птиц как наиболее подвижных компонентов зооценоза; у многих представителей этого класса разные формы активности (как суточной, так и сезонной) проходят в разных ярусах сообщества. Например, подавляющее большинство представителей широкораспространенного в Евразии рода пеночек *Phylloscopus* устраивает гнезда на земле, а кормится во всех ярусах лесного сообщества, нередко предпочитая кроны деревьев. Поэтому при анализе ярусной структуры населения птиц необходимо учитывать, о какой форме активности идет речь – выделяют ярусные группировки по месту расположения гнезд (наземногнездящиеся, гнездящиеся в подлеске, кроногнездящиеся и т. п.) и предпочитаемому месту кормежки (кормежка на земле, на стволах, в кронах, в воздухе и т. п.).

Многие исследователи, вслед за А. Г. Вороновым (1968), при характеристике вертикальной структуры населения животных используют термин «ярусно-подвижные компоненты», лишний раз подчеркивая нестабильность ярусной структуры зооценоза.

Под *трофической структурой* населения животных обычно понимают количественное соотношение представителей различных трофических групп – хищников, энтомофагов, фитофагов и т. п. Как и прочие показатели структуры населения, соотношение представителей трофических групп подвержено закономерной географической изменчивости. Так, в населении животных тундр высока доля хищников (как плотоядных, так и энтомофагов), в степях велика роль фитофагов, во влажных тропических лесах большое значение имеют потребители плодов древесных растений.

### 3.3. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗОНАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НАСЕЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Географическая изменчивость населения животных подчиняется закономерностям разного ранга, среди которых основные – *зональность* и *провинциальность* (Ю. И. Чернов, 1975; Ю. И. Чернов, Л. Д. Пенев, 1993). *Географическая зональность* определяется прежде всего соотношением тепла и влаги, поступающих на земную поверхность, соответственно, *географическая зона* – это участок поверхности суши со сходными климатическими условиями. Зональность наиболее четко проявляется на Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинах и на меньших по площади территориях в Африке и Северной Америке. На остальной территории Земли зональность существенно искажается влиянием гор, атмосферной циркуляции и морских течений, а также *провинциальностью* (удаленностью от океана). Зональность оказывает определяющее влияние на состав и структуру биоценозов (и из компонентов – зооценозов), что выражается в формировании природных зон.

*Природной зоной* в биогеографии называют объединение биоценозов, адаптированных к общим климатическим условиям и обладающих сходной структурой растительного покрова. В качестве синонима понятия «природная зона» часто употребляют термин «*биом*» (Р. Уиттекер, 1980). Например, на территории внетропической Евразии обычно выделяют 7 природных зон: арктические пустыни, тундры, тайга (хвойные леса), широколиственные леса, степи, пустыни, жестколистные субтропические леса. Каждая из этих зон отличается

спецификой населения животных, проявляющейся в особенностях видового состава, уровня плотности населения, его физиономической и функциональной структуры. Природные зоны обычно плавно переходят одна в другую, между ними формируются широкие переходные полосы (например, лесотундра, лесостепь). На различных, даже весьма удаленных друг от друга территориях формируются физиономически (по набору жизненных форм) сходные биомы, отличающиеся по систематическому составу входящих в них видов. Такие *типы биомов* характеризуются высоким сходством структуры животного населения и порой весьма значительными таксономическими различиями. Это положение известно в зоогеографии как *типологическое правило*: *сходные комплексы животных формируются в сходных по их экологическим потребностям условиях среды*. В качестве примера, иллюстрирующего данное положение, можно привести биомы широколиственных лесов, распространенные на западе (европейские или неморальные широколиственные леса) и востоке (дальневосточные широколиственные леса) Евразии, а также на востоке североамериканского континента. Животное население этих биомов обладает весьма сходной структурой (т. е. в его составе выделяются одни и те же ярусные, трофические и другие группировки) и существенно различается по таксономическому составу. Так, среди птиц широколиственных лесов Евразии нишу собирателей насекомых в кронах деревьев занимают представители рода пеночек *Phylloscopus*, в то время как в американских широколиственных лесах их роль выполняют различные виды из семейства древесниц, или американских славков *Parulidae*. В свою очередь, европейские и дальневосточные широколиственные леса населяют разные виды пеночек.

Зональные сообщества (биомы) никогда не занимают всю территорию географической зоны. Подходящие для существования зональных сообществ условия, как правило, складываются только на плакорах — широких равнинных пространствах с характерным для данной зоны типом почв. Вне плакоров (горные склоны, долины рек, котловины и т. п.) условия среды нередко оказываются непригодны для существования зональных биоценозов. Например, в пределах таежной зоны собственно тайга (хвойные леса) распространена на плакорах, в то время как вне плакоров широко распространены *азональные* биоценозы (мелколиственные пойменные леса, верховые болота и др.). Естественно, что аazonальным биоценозам соответствуют свои, аazonальные типы животного населения, по составу и структуре серьезно отличающиеся от зональных. Например, животное население мелколиственных пойменных

лесов по сравнению с населением животных тайги характеризуется большим видовым богатством, усложнением доминантной и ярусной структуры, но меньшей стабильностью. Среди азональных биоценозов, в свою очередь, выделяют *экстразональные* и *интразональные* (*интраполизональные*). Экстразональные биоценозы – это участки зональных биоценозов, расположенные за пределами соответствующей природной зоны. Примером экстразональных биоценозов могут служить таежные «острова» в южной части тундровой зоны или опустыненные участки в степях. Животное население экстразональных сообществ, как правило, идентично населению соответствующей природной зоны и отличается от него лишь некоторой обедненностью. Данная закономерность известна в зоогеографии как *правило предварения*: в животном населении на отдельных участках изменения, аналогичные зональным, могут наступать раньше, чем на основной территории зоны и сохраняться при общем зональном изменении.

Другой пример азональных сообществ представляют собой *интразональные биоценозы*, т. е. биоценозы, встречающиеся сразу в нескольких соседних природных зонах, но не образующие своей зоны. Примером такого типа сообществ могут служить пойменные мелколиственные леса, распространенные от южной части тундровой до степной зон, сфагновые болота и т. п. Интразональные биоценозы нередко обладают специфичным животным населением, а известные для зональных сообществ закономерности его географической изменчивости в них выражены гораздо слабее.

Для животного населения в горах характерна изменчивость от подножия горных массивов до их вершин. Под высотным поясом понимают более или менее широкую полосу растительности (и соответствующее ей животное население), представленную одним набором эдификаторов. Очевидно, что в подавляющем большинстве случаев высотная поясность является отражением природной зональности соответствующего континента. Так, в горных системах Европы (Альпы, Карпаты, Кавказ) отчетливо выделяются пояса широколиственных и темнохвойных лесов, животное население которых по своему составу и структуре аналогично населению соответствующих природных зон континента.

Итак, природная зональность оказывает определяющее воздействие на пространственную неоднородность (изменчивость) животного населения суши. Вместе с тем различные параметры населения животных в разной степени подвержены воздействию зональных факторов. На уровне крупных таксонов (классов) прояв-

ляется общая закономерность, подмеченная биогеографами еще во второй половине XIX в.: видовое разнообразие (богатство) уменьшается от тропиков к полюсам с отступлениями от общей тенденции в аридных областях и определяется соотношением количества тепла и влаги, попадающих на земную поверхность (Ю. И. Чернов, 1991; Ю. И. Чернов, Л. Д. Пенев, 1993). В целом локальный максимум биологического разнообразия в северном полушарии достигается в зоне широколиственных лесов, характеризующейся оптимальным сочетанием тепла и влаги. Для этой территории возможность испарения на плакоре примерно равна годовой сумме выпадающих осадков. Группировки животного населения лесостепи и широколиственных лесов характеризуются очень большим фаунистическим богатством, наибольшим разнообразием трофических групп, наибольшей полнотой расчленения на структурные элементы (Ю. И. Чернов, 1975). Далее к югу происходит существенное снижение видового богатства и плотности населения, связанное с аридизацией климата в степях и пустынях. Абсолютный максимум биологического разнообразия наземных экосистем достигается во влажных тропических лесах.

На уровне таксонов более низкого ранга (отряды, семейства) возможны разнообразные отступления от этой схемы, еще чаще показывает отклонения от этой обобщенной схемы характер изменчивости количественных характеристик (прежде всего плотности) населения животных. Так, уже довольно давно было показано, что плотность населения лесных птиц в Европе закономерно увеличивается от северной тайги к зоне широколиственных лесов (Н. А. Гладков, 1958; Г. А. Новиков, 1960), предпринимались даже попытки напрямую связать эти изменения с температурным режимом континента (Ю. Г. Пузаченко, 1967). Однако уже Г. А. Новиков (1960) отметил, что в сосновых лесах (которые по многим признакам могут быть названы интразональными сообществами) «...плотность населения слабо изменяется с широтой местности». Более поздними исследованиями было установлено, что указанная закономерность нередко нарушается в интразональных, а иногда и в зональных сообществах. Так, плотность населения птиц на болотах Финляндии увеличивается по направлению с юга на север (O. Jarvinen, L. Sammalisto, 1976); суммарное обилие гнездящихся птиц на Западно-Сибирской равнине в подзоне северной тайги выше, чем в лежащей южнее подзоне средней тайги (Ю. С. и Е. С. Равкины, 2005). Среди почвенных беспозвоночных также далеко не все группы дают наивысшие показатели

обилия в зоне широколиственных лесов – максимальная численность коллембол отмечена в тундровой зоне, а панцирных клещей – в тайге (Ю. И. Чернов, 1971). Особенно показательны в этом отношении коллемболы: в таежной зоне их видовое разнообразие в конкретных фаунах составляет в среднем около 100 видов, а плотность населения – 300–500 особей/дм<sup>2</sup>, в подзоне арктических тундр – соответственно около 40 видов и 500–700 особей/дм<sup>2</sup>, в то время как в арктических пустынях видовое разнообразие локальных фаун не превышает 10–20 видов, а суммарная плотность населения часто превышает 1000 особей/дм<sup>2</sup>, в ряде случаев достигая величин порядка 3000–5000 особей/дм<sup>2</sup> (Ю. И. Чернов, 2005)! Таким образом, нарушение закономерностей географической изменчивости плотности населения в данном случае происходит за счет уже описанных выше компенсационных явлений: в близких к экстремальным условиям среды при снижении видового богатства резко возрастает плотность населения немногих оставшихся видов.

Очевидно, что в большинстве случаев зонально-климатические факторы (прежде всего соотношение тепла и влаги) воздействуют на население животных не напрямую, а опосредованно, через изменение структуры растительного покрова. Еще в 60-е гг. XX в. известный американский эколог Р. Макартур показал (R. MacArthur, J. MacArthur, 1961), что видовое разнообразие и плотность населения птиц в североамериканских лесах напрямую зависят от степени расчлененности растительности; позже аналогичные сведения были получены и для других групп животных. Таким образом, пространственная неоднородность животного населения во многом определяется неоднородностью растительности.

В настоящее время широкое распространение получила концепция *континуальности*, согласно которой растительный покров – непрерывно меняющееся в пространстве сочетание популяций видов, при этом разные виды произрастают совместно в различных комбинациях и представляют собой плавно переходящие друг в друга меняющиеся сочетания. Поэтому на местности нет ясно отграниченных друг от друга растительных сообществ (фитоценозов), соответственно, не существует и четко обособленных зооценозов. Каждый вид животных индивидуально реагирует на разнообразные абиотические и биотические факторы среды, а границы распространения видов в большинстве случаев не совпадают (в географии растений эта закономерность известна как *принцип индивидуальности* Л. Г. Раменского). Непрерывные континуумы растительных и животных сообществ формируют единый *биогеоценотический покров* суши.

### 3.4. ПРИРОДНАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Как было отмечено ранее (глава 1), зонально-климатические факторы зачастую играют ведущую роль в ограничении ареалов животных. Анализируя влияние природной зональности на распространение животных, Ю. И. Чернов (1975) выделил три основных типа распространения: *зональное*, *зонально-интразональное* и *интраполизональное*. Наиболее четкое совпадение ареала с конфигурацией зоны (зональный тип распространения) наблюдается в тех случаях, когда вид связан с зональным типом растительности. Например, строго пределами степной зоны ограничены ареалы степного жаворонка *Melanocorypha calandra* и обыкновенного сурка *Marmota bobak*; не выходят за пределы тундровой зоны лапландский подорожник *Calcarius lapponicus* и кулик-воробей *Calidris minutus*. Много примеров строго зонального распространения существует среди насекомых, так как в этом случае часто возникают облигатные трофические отношения с наиболее характерными видами растений конкретной природной зоны. Вместе с тем, как отмечает Ю. И. Чернов, строгое совпадение границ ареалов с границами зон – явление сравнительно редкое и возможное лишь для относительно малочисленных видов. Многие виды животных распространены в соседних подзонах разных зон, еще больше примеров связи видов с отдельными, часто периферийными частями природных зон. В целом видов с зональным распространением (т. е. «типичных» для той или иной природной зоны) гораздо меньше, чем видов, имеющих ареалы, выходящие за пределы соответствующей природной зоны. В большинстве случаев вид может встречаться за пределами «типичной» для него зоны, где он связан с экстразональными группировками (Ю. И. Чернов, 1975).

Часто животные, тесно связанные с плакорными (зональными) сообществами определенной природной зоны, в соседних зонах встречаются в составе интразональных группировок (зонально-интразональный тип распространения). Так, многие представители тундровой орнитофауны (золотистая ржанка *Pluvialis apricaria*, белая куропатка *Lagopus lagopus*) по верховым болотам проникают далеко в пределы таежной зоны; типичный лесной грызун – рыжая полевка *Clethrionomus glareolus* в степной зоне населяет байрачные и пойменные леса. С другой стороны, многие степные виды по интразональным местообитаниям (прежде всего пойменным лугам) проникают далеко к северу. Среди птиц примером подобного рода может служить обыкновенный перепел *Coturnix coturnix*, среди млекопитающих – полевая мышь *Apodemus agrarius*.



В случае *интраполизонального распространения* вид формально встречается на территории нескольких природных зон, но в каждой из них заселяет исключительно внеплакорные (интразональные) местообитания. Ареалы этих видов часто относятся к ленточному типу. Примером такого типа распространения могут служить разные виды мух, развивающихся в выброшенных на берег гниющих водорослях. Среди птиц широкое интраполизональное распространение имеют виды, связанные с берегами водоемов (кулик-перевозчик *Actitis hypoleucos*, белая трясогузка *Motacilla alba*), мелколиственными пойменными лесами (белоспинный дятел *Dendrocopos leucotos*, дрозд-белобровик *Turdus iliacus*) или скальными выходами (сокол-сапсан *Falco peregrinus*, обыкновенная каменка *Oenanthe oenanthe*). Виды с интраполизональным типом распространения чаще других проникают в антропогенные ландшафты.

## **Глава 4. ФАУНИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СУШИ**

### **4.1. ЦАРСТВО АРКТОГЕЯ. ГОЛАРКТИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ**

Арктогейское царство в современной трактовке совпадает с Голарктической фаунистической областью. Это огромная территория, которая охватывает всю северную внетропическую часть Северного полушария. В нее входит Европа, большая часть Азии и Северной Америки, Северная Африка. Кроме того, к Голарктической области относятся острова Азорские, Мадейра, Зеленого Мыса, Японские (за исключением самого южного острова) и некоторые другие. Южная граница Голарктики в Евразии проходит по Гималаям и междуречью Янцзы и Хуанхе, в Африке – вдоль южного края Сахары, на североамериканском континенте – по Центральной Мексике. Важно отметить, что южные границы Голарктики во многом условны. В местах контакта с Неотропической, Эфиопской и Индо-Малайской областями находятся обширные переходные зоны, где происходит взаимопроникновение фаунистических элементов.

Голарктическая область состоит из двух крупных регионов, занимающих соответственно Западное и Восточное полушарие. Они носят название Неарктический и Палеарктический отделы. Их фауны при всей относительной однородности имеют свои специфические черты. Однородность фауны Голарктики объясняется существовавшей в течение большей части кайнозоя связи между биотами в Арктогее. Ключевую роль в этой взаимосвязи играла Берингия (суша в области Берингова моря), которая была биогеографическим мостом между Америкой и Азией.

Ведущую роль в формировании современного облика фауны Голарктики сыграли оледенения. В период максимального развития ледника около половины территории Северной Евразии и Северной Америки скрывалось под слоем льда. В истории Земли выделяют четыре ледниковые эры. Последняя из них – кайнозойская. В ней холодная эпоха началось около 3–4 млн лет назад в плиоцене. Наибольшее влияние на фауногенез, приведший к формированию современного животного населения Голарктики, оказали оледенения, начавшиеся около 1,6 млн лет назад. Главной особенностью этого периода является периодическое изменение климата и чередование ледниковых

и межледниковых эпох. По разным данным, похолодание и наступление льдов происходило от 4 до 7 и даже до 18 раз. Тем не менее все исследователи выделяют четыре крупнейших ледниковых и межледниковых периода, которые осложнялись локальными похолоданиями и потеплениями.

Ледники сыграли важную роль в расселении многих групп животных. Так, на юге к ледникам примыкала обширная зона тундроподобных сообществ (тундростепи), где могли обитать лишь немногие виды животных, но зато через нее оказался возможен обмен между фаунами Крайнего Севера и высокогорий. Сформировалась фауна видов, встречающихся, с одной стороны, в арктических и субарктических районах, а с другой – в высокогорных областях (так называемые аркто-альпийские виды). Южнее климатические изменения, связанные с оледенениями, вероятно, облегчили ряду животных преодоление ныне засушливых регионов. Таяние ледников и образование огромных озер, позволили многим водным видам животных перейти из одной древней речной системы в другие, заселить изолированные водоемы.

Образование ледников сопровождалось снижением уровня Мирового океана, что в свою очередь приводило к образованию сухопутных мостов. Так, участок суши на месте современного Берингова пролива периодически возникал и снова затоплялся. Именно через него происходила миграция многих групп животных из Евразии в Северную Америку и обратно. Следует учитывать, что в Восточной Сибири из-за более сухого климата покровное оледенение не было сплошным, что облегчало обмен видами между континентами. Берингия, в определенные периоды, по мнению ряда палеонтологов, сама была центром интенсивного формообразования.

Несмотря на огромную территорию, Голарктическая область характеризуется исключительной фаунистической бедностью, которая выражается как в низком биологическом разнообразии большинства таксономических групп, так и в сравнительно небольшом количестве эндемиков высокого таксономического ранга. Фаунистическая бедность Голарктики определяется множеством причин, среди них и современное северное положение на материках (определяет общий низкий уровень биологического разнообразия), и относительная молодость (небольшое количество реликтовых эндемичных групп), и широкая протяженность сухопутных границ с другими крупными фаунистическими областями (бедность неэндемичными). Млекопитающие насчитывают 9 эндемичных и субэндемичных семейств и подсемейств. Это выхухолевые *Desmanini*, бобровые *Castoridae*, тушканчиковые

Dipodidae, мышевые Ochotonidae, аплодонтовые Aplodontidae, вилороговые Antilocapridae, кабарожьи Moschidae, гоферовые Geomyidae и мешотчатопрыгуновые Heteromyidae. Среди птиц эндемизм на уровне семейств и отрядов в Голарктике проявляется довольно слабо. Только в этой зоогеографической области встречаются представители подсемейства тетеревиные Tetraoninae, отряда гагариобразные Gaviiformes, семейства чистиковые Alcidae, семейства свиристелевые Bombycillidae. Субэндемичными являются семейство завирушковые Prunellidae и подсемейство индейковые Meleagridinae. Рептилии крайне малочисленны, эндемичными для Голарктики являются только представители семейства ядозубов Helodermatidae. Амфибии представлены эндемичными семействами углозубов Hynobiidae, скрытожаберных гигантских саламандр Cryptobranchidae, амбистом Ambystomidae, саламандр Salamandridae, амфиум Amphiumidae, протеев Proteidae и сирен Sirenidae. Среди бесхвостых амфибий эндемиками являются крестовковые Pelodytidae, настоящие чесночницы Pelobatidae и американские чесночницы Scaphiropodidae (часто эти два семейства объединяют в одно, придавая им ранг подсемейства). Пресноводные рыбы, хотя и уступают по разнообразию тропическим, включают эндемичные и субэндемичные семейства осетровых Acipenseridae, веслоносов Polyodontidae, панцирных шук Lepidosteidae, ильных рыб Amiidae, лососевых Salmonidae, сиговых Coregonidae, хариусов Thymallidae, чукучановых Catostomidae, умбровых Umbridae, дальих Daliidae, шук Esocidae, пещерных рыб Amblyopsidae, перкопсид Percopsidae, афредодерусов Aphrododeridae, ушастых окуней Centrarchidae, окуневых Percidae, байкальских голомянок Comephoridae и широколобок Cottocomephoridae.

### 4.1.1. Неарктический отдел

Неарктика включает большую часть Северной Америки и Гренландию. От расположенной южнее Неотропической области она отделена широкой полосой, которую иногда называют Мексиканской переходной зоной. Она пересекает Мексиканский залив и проходит между Барбадосом и Большими Антильскими островами, простирается от Мексиканских нагорий до озера Никарагуа. Наиболее разнообразная фауна позвоночных сосредоточена в южных районах Неарктики. К северу это разнообразие постепенно уменьшается, переходя к обедненной фауне, сходной с таковой в северной Палеарктике. На юге фауна Неарктики образует сложный переход к неотропической фауне.

## Зоогеографическое районирование Неарктики

Фаунистическое деление Неарктики впервые было проведено Уоллесом, разделившим ее на 4 региона. В настоящее время многими авторами признается только Канадская и Сонорская подобласти (Лопатин, 1989). **Канадскую** подобласть часто включают в состав общей Циркумбореальной подобласти Голарктики. К ней относится север материка, испытавший на себе влияние четвертичного оледенения. Канадская подобласть в наибольшей степени сходна с Палеарктикой в плане фауны. Это сходство определяется главным образом за счет *циркумполярных* и *циркумбореальных* видов. Оно убывает к югу, и уже в южной части подобласти встречаются викарирующие виды и несвойственные Палеарктике формы. Фауна запада и востока Канадской провинции имеет определенные отличия, что позволяет ряду авторов разделять ее на Аляскинскую и Лабрадорскую провинции. Гренландия также часто выделяется в особую провинцию. Фауна ее очень бедна, что связано со сплошным ледяным щитом, покрывающим часть острова.

**Сонорская подобласть** располагается к югу от Канадской. Фауна ее в зоогеографическом отношении имеет ряд отличительных особенностей. Отдельные территории Соноры имеют свои индивидуальные черты, что позволяет разделить ее на 3 провинции, что было сделано еще Уоллесом. В отдельные регионы выделяют Калифорнию, Скалистые горы и восточную часть Сонорской подобласти.

## Фауна позвоночных Неарктического отдела

### Млекопитающие

Фауна млекопитающих Неарктики демонстрирует черты сходства с фауной Палеарктики, но в ней присутствуют и элементы, проникшие из Южной Америки в ходе Великого американского обмена. Так, до канадских бореальных лесов проникают сумчатые млекопитающие – опоссумовые Didelphidae. Самый широко распространенный из них обыкновенный, или виргинский, опоссум *Didelphis virginiana*, который имеет обширный ареал от Коста-Рики до Торонто. При этом в настоящее время наблюдается дальнейшее его расселение на север.

Землеройкообразные Soricomorpha Северной Америки очень своеобразны. Кротовые *Talpidae* представлены здесь субэндемичным подсемейством *Scalopinae*, или кроты Нового Света. В него включаются такими роды, как землеройковые кроты *Neurotrichus*, восточно- и западноамериканские кроты (*Scalopus* и *Scapanus*) и др. Единственный представитель этого подсемейства, обитающий в Старом Свете, – за-

паднокитайский крот *Scapanulus oweni*. Особого внимания заслуживает своеобразный крот звезднонос *Condylura cristata*, который встречается на востоке Канадской и Сонорской подобласти. Он получил известность за счет своих мясистых выростов на носу. Землеройковые Soricidae представлены различными бурозубками Soricinae, а вот столь разнообразных в Евразии и Африке белозубок Crocidurinae в Неарктике нет, как нет и представителей отряда ежеобразных Erinaceomorpha.

Летучие мыши Chiroptera обнаруживают большое сходство с палеарктическими. На самый юг отдела проникают из Неотропиков американские листоносы Phyllostomidae. В частности гигантские кактусы карнегия *Carnegiea gigantea*, произрастающие на юго-западе Сонорской подобласти, опыляются только листоносами рода *Leptonuysteris*. Зайцеобразные Lagomorpha представлены, как и в Старом Свете, семействами пищуховые Ochotonidae и зайцевые Leporidae.

Среди грызунов Северной Америки выделяются субэндемичные и эндемичные семейства гоферовых Geomyidae и аплодонтовых Aplodontidae. Последнее представлено всего одним видом, который встречается исключительно на западе США. Гоферы проникают до Панамского перешейка в Неотропическую область. Еще одно субэндемичное семейство – мешотчатопрыгуновые Heteromyidae. Его представители также проникают на север Неотропической области. Беличьи Sciuridae в Неарктике очень разнообразны и представлены сурками, сусликами, собственно белками, летягами, бурундуками. Среди них есть большое число эндемичных и субэндемичных родов, таких как луговые собачки *Synotus*, антилоповые суслики *Ammospermophilus*, бурундуковые белки *Tamiasciurus*, американские летяги *Glaucopus*. Большинство мышевидных грызунов Северной Америки относится к различным подсемействам семейства хомяковые Cricetidae. Это прежде всего подсемейства полевки Arvicolinae и неотомовые хомяки Neotominae. К первой группе относятся различные полевки, лемминги, ондатра. Многие представители этого семейства широко распространены и в Палеарктике, что демонстрирует связь между этими двумя фаунистическими регионами. Подсемейство неотомовые хомяки объединяет обширную группу грызунов, многие из которых занимают в Северной Америке экологические ниши мышей. Настоящих мышей и крыс, широко распространенных в Старом свете, в Неарктике нет. Напротив, выделяемые иногда в отдельное семейство, полутушканчиковые Zapusinae обитают и в Неарктике и в Палеарктике (Китае). То же можно сказать и о бобровых Castoridae, представленных двумя видами. Один (канадский

бобр *Castor canadensis*) распространен в Северной Америке, а другой (обыкновенный бобр *Castor fiber*) – в Евразии. Особое место в фауне грызунов Неарктики занимают формы, имеющие неотропическое происхождение. К ним можно отнести прежде всего семейство американских дикобразов Erethizontidae. Единственный представитель рода *Erethizon*, иглошерст, или североамериканский дикобраз (*Erethizon dorsatum*), занимает второе место после канадского бобра по размерам среди североамериканских грызунов.

Хищные млекопитающие (Carnivora) Северной Америки представлены как общими голарктическими, так и специфическими видами. Из видов и родов, встречающихся в Неарктике, следует упомянуть эндемичного реликтового рыжего волка (*Canis rufus*) и эндемичный род серых лисиц *Urocyon*, которые могут лазить по деревьям, за что их иногда называют древесными лисицами. Одним из самых характерных псовых открытых пространств Северной Америки является луговой волк, или койот (*Canis latrans*), занимающий огромный ареал от Аляски до юга США. Медведи представлены крупным бурым медведем (гризли) *Ursus arctos* и черным медведем, или барибалом *Ursus americanus*. Семейство енотовые Procyonidae имеет южноамериканское происхождение, в фауне оно представлено тремя видами. В Неарктике, также как и в Палеарктике, многочисленны разнообразных куньи. Среди них выделяются голаркты, такие как ласка (*Mustela nivalis*), горноста́й (*Mustela erminea*), росомаха (*Gulo gulo*). Есть и специфические виды, такие как илька, или куница-рыболов (*Martes pennanti*), которая характерна для Канадской провинции. Из куньих также хочется отметить американского барсука (*Taxidea taxus*), которого выделяют в отдельное подсемейство Taxidiinae. Своеобразной группой хищных млекопитающих, распространенных только в Новом Свете, являются скунсы, известные своей специфической способностью обороняться от врагов, выстреливая пахучий секрет анальных желез. В последнее время их выделяют в отдельное семейство – скунсовые Mephitidae. Кошачьи Felidae представлены несколькими видами, часть из которых имеет неотропическое происхождение. Голарктическими являются рыси *Lynx*. Панамериканское распространение имеет пума (*Puma concolor*). Из Южной Америки в Неарктику проникают ягуар (*Panthera onca*), ягуарунди (*Puma yagouaroundi*) и оцелот (*Leopardus pardalis*).

Непарнокопытные в Новом Свете отсутствуют. Хотя эволюция лошадей разворачивалась именно в Неарктике, они здесь вымерли, вероятно, еще до появления человека. Парнокопытные представле-

ны эндемичным своеобразным семейством вилорогов *Antilocapridae*, населяющим прерии запада Северной Америки. Вилорогов противопоставляют всем полорогим парнокопытным, поскольку их вильчато-разветвленные рога ежегодно сменяются. Разнообразие собственно полорогих *Bovidae* выглядит весьма скромно. Следует упомянуть эндемичную снежную козу *Oreamnos americanus*, а также крупного быка – бизона (*Bison bison*). Из оленей голарктическим ареалом обладает северный олень, или карибу (*Rangifer tarandus*), а также лось (*Alces alces*). Вапити (*Cervus canadensis*), выделяемый ранее в качестве подвида благородного оленя, в настоящее время рассматривается в качестве самостоятельного вида. В него в ранге подвидов включаются обитающие в Азии изюбрь и марал, что делает его также голарктическим видом. Палеарктических свиней в Неарктике заменяют специфические, имеющие неотропическое происхождение, пекари. Ряд систематиков выделяют их в отдельное семейство *Tayassuidae*. Пекари распространены только в Сонорской подобласти.

### **Птицы**

Довольно трудно кратко охарактеризовать орнитофауну Неарктики. Ее формирование шло за счет интенсивного обмена с Неотропической областью. Проникновение птиц на север облегчало меридиональное направление основных горных хребтов.

Среди водоплавающих и околоводных птиц особенно велик процент видов, имеющих голарктическое распространение. Это представители отрядов гагарообразные *Gaviiformes*, поганкообразные *Podicipediformes*, гусеобразные *Anseriformes*, ржанкообразные *Charadriiformes* и т. д. Среди специфических для Неарктики видов могут быть упомянуты канадская казарка *Branta canadensis*, каролинская утка *Aix sponsa*, лебедь-трубач *Cygnus buccinator* и многие другие. Голарктическим распространением характеризуется и эндемичное для всей области подсемейство тетеревиные *Tetraoninae*. В Северной Америке оно представлено эндемичными родами – шалфейный тетерев *Centrocercus*, голубой тетерев *Dendragapus*, луговой тетерев *Tympanuchus*, воротничковый рябчик *Bonasa*. В Северную Америку проникают зубчатоклювые куропатки *Odontophoridae*. Центр происхождения этой группы расположен в Центральной, а возможно, и Южной Америке. Кроме того, для Неарктики практически эндемичным является подсемейство индейковые *Meleagridinae*. Два вида индеек распространены в Северной и Центральной Америке. Обыкновенная индейка *Meleagris gallopavo* была одомашнена человеком.



Среди дневных хищников Северной Америки, с одной стороны, встречаются роды и виды, общие и для Палеарктики (такие как беркут *Aquila chrysaetos*, ястреб-перепелятник *Accipiter gentilis*, кречет *Falco rusticolus*, полевой лунь *Circus cyaneus* и многие другие), а с другой – фауна дневных хищных птиц Неарктики имеет свои специфические черты. Из Южной Америки проникают многие формы, имеющие неотропическое происхождение, такие как коршун-слизнеед *Rostrhamus sociabilis* и обыкновенная каракара *Caracara plancus*. Настоящих грифов в Неарктике нет. Их экологическую нишу занимают так называемые грифы Нового Света Cathartidae, проникшие в Северную Америку, вероятно, из Неотропиков. Эндемичным для Северной Америки является калифорнийский кондор *Gymnogyps californianus*, который в настоящее время уже исчез из дикой природы. Большинство проникающих из Неотропиков групп хищных птиц характерны, прежде всего, для Сонорской подобласти.

Влияние неотропической фауны выразилось и в присутствии в Неарктике такой тропической группы птиц, как попугаеобразные Psittaciformes. Самым северным видом был истребленный уже в историческое время каролинский попугай *Conuropsis carolinensis*, который проникал до 40° с. ш. Пантропической группой по происхождению являются и трогоны (отряд Trogoniformes). В Северной Америке они распространены до Аризоны. Довольно специфичны в Неарктике и кукушки (отряд Cuculiformes). Они представлены в основном родами (*Coccyzus*, *Geococcyus* и др.), распространенными только в Новом Свете. Для Сонорской подобласти будут характерны земляные, или бегающие, кукушки рода *Geococcyx*.

Одним из ярких примеров влияния фауны Южной Америки на фаунистические комплексы Неарктики является широкое проникновение на север неотропических колибри (Trochilidae). Отдельные виды этих самых мелких представителей пернатых доходят в своем распространении до Аляски. Известны даже залеты колибри в Палеарктику через Берингов пролив.

Воробьинообразные Passeriformes многочисленны. Среди них представлены как голарктические семейства, так и группы южно- и центральноамериканского происхождения. Семейство крапивниковые Troglodytidae сформировалось в Новом Свете, и здесь же находится центр их разнообразия. Только один вид проникает в Евразию. В Северной Америке многочисленны некоторые семейства, обычные и в Палеарктике. Это прежде всего врановые Corvidae, синицевые Paridae, поползневые Sittidae, овсянковые Emberizidae, вьюрковые Fringilidae

и некоторые другие. В Северной Америке практически полностью отсутствуют славковые Sylviidae. Здесь их заменяют виреоны Vireonidae и древесницы Parulidae. Для фауны воробьинообразных Неарктики характерны также группы, не встречающиеся в Старом Свете. Это такие семейства, как трупяловые Icteridae, пересмешниковые Mimidae, кардиналовые Cardinalidae. Из Южной Америки в Неарктику проникают и кричащие воробьиные. Среди них тиранновые Tyrannidae и котинговые Cotingidae.

### **Рептилии**

Фауна рептилий Северной Америки в целом довольно разнообразна. Она отличается полным отсутствием настоящих ящериц Lacertidae и подсемейства настоящих гадюковых змей Viperinae. Агам Agamidae Старого Света здесь заменяют представители целого ряда семейств, ранее объединяемых в одно – игуановые Iguanidae. Среди них ошейниковые игуаны Crotaphytidae, Phrynosomatidae (к нему принадлежат жабовидные, или рогатые, ящерицы) и анолисовые Dactyloidae. Двуходки представлены в Северной Америке эндемичным семейством Rhineuridae. Эндемитами являются и упоминающиеся ранее ядозубы. Это единственные ящерицы в мире, обладающие настоящими ядовитыми железами. Укус ядозуба опасен и для человека. Обитающие на юге США безногие ящерицы семейства Anniellidae также эндемичны. Среди змей подавляющее большинство относится к американским семействам и родам. Наиболее характерны ямкоголовые Crotalinae. Среди них – американские щитомордники *Ancistrodon*, гремучие змеи *Sistrurus* и *Crotalus*. Все они очень ядовиты и опасны для домашних животных и человека. Аспидовых Elapidae мало, причем кобры вообще отсутствуют. Удавы Boidae немногочисленны. Отличительной чертой герпетофауны Северной Америки является разнообразие черепах. Встречаются представители семейств каймановых Chelydridae, американские пресноводные Emydidae, сухопутных Testudinidae и трехкоготных черепах Trionychidae. Из сухопутных наибольшее значение имеют так называемые гоферовые черепахи Gopherus, живущие на юге США. В Северной Америке обитает один из двух видов аллигаторов – американский, или миссисиппский, аллигатор *Alligator mississippiensis*. Из Центральной Америки на юг Неарктики проникают и настоящие крокодилы Crocodylus.

**Амфибии** Северной Америки замечательны большим обилием хвостатых земноводных. Это прежде всего скрытожаберник *Cryptobranchus alleganiensis*, представитель эндемичного для Голарктики семейства. Кроме того, в Северной Америке распространены амбистомовые

Ambystomatidae, гигантские амбистомы Dicamptodontidae, безлегочные саламандры Plethodontidae, ручьевые саламандры Rhyacotritonidae и, наконец, эндемичные семейства амфиумовые Amphiumidae и сиреновые Sirenidae. Одной из самых оригинальных амфибией Северной Америки следует признать хвостатую лягушку *Ascaphus truei*, которую часто выделяют в отдельное эндемичное семейство Ascaphidae. Кроме того, есть представители практически эндемичных американских чесночниц, или лопатоногов, жаб Bufonidae (в Новом Свете располагается центр видового разнообразия жаб), квакш Hylidae и настоящих лягушек Ranidae, среди которых лягушка-бык *Lithobates catesbeianus* достигает очень крупных размеров (до 20 см в длину).

### **Пресноводные рыбы**

Крайне своеобразна фауна пресноводных рыб Неварктики. Эндемичны или субэндемичны два отряда ганоидных рыб – амиеобразные и панцирные щуки. Пресноводные рыбы Неварктики включают эндемичный отряд амиеобразных, или ильных рыб, с одним видом *Amia calva*. Осетровые, населяющие воды Северного полушария, представлены не только собственно осетрами, но и американскими лопатоносами (Scaphirhynchus). Семейство веслоносовые Polyodontidae имеет одного представителя, распространенного в бассейне Миссисипи, *Polyodon spathula*. Другой вид семейства веслоносовых обитает в Китае. Ареалы этих двух видов рыб напоминают ареалы аллигаторов. Эндемичен для Неварктики небольшой реликтовый отряд перкопсообразных Percopsiformes. К этому отряду относят и обитающего в бассейнах Великих озер и Миссисипи афредодера, или окуня-пирата, из эндемичного семейства Aphredoderidae. Для афредодера характерно изменение положения анального отверстия: у молодых рыб оно расположено, как обычно, перед анальным плавником, но по мере роста рыбы сдвигается вперед и у взрослых находится на горле, позади жаберных щелей. Лососи и сиги распространены в основном на севере, как и в Палеарктике. Из настоящих костистых рыб отряда карпообразных в реках Северной Америки преобладают чукучаны Catostomidae. Встречаются они и на северо-востоке Сибири, и в Китае. Одним из наиболее интересных эндемичных семейств костных рыб Неварктики являются слепоглазковые, или пещерные рыбы Amblyopsidae. Это мелкие рыбки, живущие в водах подземных карстовых пещер средней части Северной Америки. Глаза у слепоглазок сильно редуцированы или вообще отсутствуют, лишь у представителей рода хологастеров Chologaster имеются небольшие, но функционирующие

глаза. Компенсируют отсутствие глаз великолепно развитые органы боковой линии и осязания. Анальное отверстие у взрослых рыб, как и у афредодеровых, находится на горле. Богато видами эндемичное семейство ушастых окуней Centrarchidae, включающее в себя 12 родов с 30 видами. Ушастые окуни населяют большинство пресных водоемов Северной Америки. Многие виды были акклиматизированы в других регионах планеты, в том числе и в России.

#### 4.1.2. Палеарктический отдел

Палеарктика охватывает Европу, Северную Африку, большую часть Азии. Южная граница в Африке проходит по южной границе Сахары и распространяется в пределах Сахаро-Синдской области на Аравийский полуостров. Южная граница в Азии проходит по южному склону Гималайской горной системы, пересекает южный Китай и достигает Японии. Граница с Индо-Малайской областью в последнее время трактуется не как более или менее четкая линия, а как территория с фауной, совмещающей в себе черты палеарктической и индо-малайской фаун. Часто ее называют Китайской переходной зоной. К Палеарктике относят также Исландию, Канарские о-ва, Азорские о-ва, о-ва Зеленого мыса.

#### Зоогеографическое районирование Палеарктики

Существует несколько разных подходов к районированию Палеарктики. М. А. Мензбир (1934) разделял Палеарктику на 3 подобласти: Сибирско-Европейскую, Средиземноморскую и Среднеазиатскую. А. П. Семенов-Тянь-Шанский (1936) на востоке региона выделил еще одну подобласть – Палеархеарктическую. Классической считается районирование предложенное В. Г. Гептнером (1936). Оно делит всю территорию Палеарктики на 4 подобласти. Это *Европейско-Сибирская подобласть* (часто объединяемая с Канадской подобластью Неарктики в единую Циркумбореальную подобласть Голарктики), *Средиземноморская подобласть*, *Центральноазиатская подобласть*, *Маньчжурско-Китайская (Китайско-Гималайская) подобласть*.

#### Фауна позвоночных животных Палеарктики

##### Млекопитающие

Разнообразие млекопитающих Палеарктического отдела богаче, чем Неарктического. Это объясняется, с одной стороны, большими размерами Палеарктики. С другой стороны, на востоке Палеарктики

и главным образом в Индо-Малайской области располагался важный центр видообразования позвоночных, из которого шло расселение в другие фаунистические области.

Землеройкообразные *Soricomorpha* достигают в Палеарктике своего наибольшего видового разнообразия. Вероятно, именно Евразия является центром их происхождения. По современным представлениям о молекулярной классификации плацентарных, они относятся к надотряду лавразиотериев, объединяющему млекопитающих с древнего северного суперконтинента Лавразия. В Палеарктике широко распространены бурозубки *Soricidae* и белозубки *Crocidurinae*. Напомним, что в Неарктике землеройки представлены только бурозубками. Семейство кротовые *Talpidae* насчитывает в Палеарктике более двух десятков видов, что значительно превосходит фауну кротовых в Новом Свете. Кроме собственно кротов *Talpa* следует упомянуть мoger *Mogera*, японских землеройковых кротов *Urotrichus*, а также эндемичных для Палеарктики выхухолей *Desmanini*, представленных двумя видами – русская выхухоль *Desmana moschata* и пиренейская выхухоль *Galemys pyrenaicus*.

В отличие от Неарктики, в фауне Палеарктического отдела присутствуют настоящие ежи (подсемейство *Erinaceinae*). В целом представители отряда ежеобразные *Erinaceomorpha* распространены еще и в Индо-Малайской и Эфиопской областях. Эндемизм среди рукокрылых *Chiroptera* Палеарктики не выражен – они принадлежат в основном двум широко распространенным семействам (гладконосые *Vespertilionidae* и подковоносые *Rhinolophidae*).

Приматы *Primates* в целом не свойственны фауне Палеарктики, однако из располагающихся южнее зоогеографических регионов происходит проникновение отдельных видов на ее периферию. Это прежде всего макаки-маготы *Macaca sylvanus*, обитающие в Северной Африке. Они известны тем, что это единственный вид макак, имеющий не азиатское распространение, а также тем, что это единственная обезьяна, обитающая в Европе на скалах Гибралтара. В Японии обитает японский макак *Macaca fuscata*, который является самой северной обезьяной в мире.

Грызуны *Rodentia* Палеарктики разнообразны. Как и в Новом Свете, здесь широко распространены различные представители семейства хомяковые *Cricetidae*. Кроме общих с Неарктикой многочисленных видов полевок (*Arvicolinae*), представлены и настоящие хомяки подсемейства *Cricetinae*, отсутствующие в Северной Америке. Фауна Палеарктики богата различными настоящими мышами и крысами

Muridae. Это обширное и разнообразное семейство имеет практически всесветное распространение, по цепи островов они проникли даже в Австралию. Однако в Новом Свете настоящие мыши отсутствуют, несмотря на долгое существование между Евразией и Северной Америкой сухопутного моста. Такой парадокс может быть объяснен только довольно быстрым и поздним развитием этой группы. Хотя настоящих мышей в Палеарктике довольно много видов, все же центр их разнообразия приходится на зоогеографические области Палеогейского царства. Еще одно семейство грызунов, не проникшее в Северную Америку из Евразии, – соневые Gliridae. Эндемичным для Палеарктики является подсемейство собственно слепышей Spalacinae. Эти млекопитающие ведут исключительно подземный образ жизни и практически лишены зрения. Характерными для Палеарктики являются и несколько эндемичных подсемейств тушканчиков (Dipodinae, Euchoreutinae, Allactaginae, Cardiocraniinae). Эндемичные для Голарктики бобры представлены в Старом Свете одним видом – обыкновенный бобр. Из Эфиопской и Индо-Малайской области в Палеарктику проникают дикобразы Старого Света Hystriidae, которых не следует путать с дикобразами Нового Света, относящимися к другому семейству.

Хищные млекопитающие для Палеарктики в целом не очень характерны. Многочисленны различные куньи. Медведи, кроме бурого, имеющего голарктическое распространение, представлены также гималайским медведем *Ursus thibetanus*, проникающим и в Индо-Малайскую область. Псовые Canidae не столь разнообразны, как в Северной Америке. Наоборот, кошачьи Felidae представлены значительно большим числом видов. Их распространение демонстрирует тесные связи Палеарктики с Эфиопской и Индо-Малайской областями. Из более южных зоогеографических регионов Палеогейи в Палеарктику по ее периферии проникают и представители семейств гиеновые Hyenidae (полосатая гиена *Hyena hyena*), мангустовые Herpestidae (египетский мангуст *Herpestes ichneumon*) и виверровые Viverridae (обыкновенная генетта *Genetta genetta*).

Фауна копытных Палеарктики несколько отличается от Неарктической. Здесь сохранились в диком состоянии непарнокопытные Perissodactyla. Это представители семейства лошадиные Equidae лошадь Пржевальского *Equus przewalskii* и кулан *Equus hemionus*. Среди парнокопытных Artiodactyla следует отметить мозолоногих Camelidae (с эндемичным для Палеарктики родом верблюдов *Camelus*), а также настоящих свиней Suidae. Субэндемичным для Палеарктики является

семейство кабарговые *Moschidae*. Фауну Палеарктики и Неарктики сближает наличие оленьих *Cervidae*. Однако разнообразие этой группы в Палеарктике, особенно на границе с Индо-Малайской областью, несколько выше. Такая же тенденция характерна и для полорогих. Среди них особенно стоит упомянуть эндемичные роды серна *Rupicapra* и сайга *Saiga*. Быки представлены только одним ныне существующим видом – зубром *Bison bonasus*.

### Птицы

Орнитофауна отдела несколько беднее, чем Неарктики и зоогеографических областей Палеогени – Эфиопской и Индо-Малайской. Следует учитывать, что многие группы птиц встречаются только на периферии отдела. Попытка характеристики фауны птиц с точки зрения эндемизма даст крайне скудные результаты и покажет ограниченность подобного метода оценки (Зедлаг, 1975). Для Палеарктики будут характерны многие отряды и семейства, которые уже упоминались при описании птиц Северной Америки. Голарктические тетеревиные представлены эндемичными родами тетерев *Lyrurus*, глухарь *Tetrao*, рябчик *Tetrastes*. В отличие от Неарктики, фауна куриных включает представителей подсемейств куропадок *Percidinae* и собственно фазанов *Phasianinae*. Как и в других регионах Старого Света, из дневных хищных птиц широко распространены настоящие грифы *Aegypiinae*, которые в Западном полушарии замещаются катартидами. Из отсутствующих в Неарктике групп особого внимания заслуживают представители семейств дрофиные *Otididae*, трехперстковые *Turnicidae*, тиркушковые *Glareolidae*, рябки отряда *Pteroclidiformes*. Они являются примером проникновения в Палеарктику систематических групп, характерных для Палеогени. То же можно сказать и о немногочисленных в Северной Евразии ракшеобразных *Coraciiformes*, таких как сизоворонки *Coraciidae*, шурки *Meropidae*, зимородки семейств *Alcedinidae* и *Halcyonidae*, а также часто сближаемых с ракшами удоновых *Upupidae*.

Фауна воробыинообразных Палеарктики не уступает в разнообразии северным районам Западного полушария, но имеет и свои специфические черты. Здесь широко распространены ласточковые *Hirundinidae*, трясогузковые *Motacillidae*, вьюрковые *Fringillidae*, врановые *Corvidae*, синицевые *Paridae*, поползневые *Sittidae* и другие. Центр разнообразия жаворонковых *Alaudidae* приходится именно на аридные регионы Старого Света, а в Неарктике распространен только голарктический рогатый жаворонок *Eremophila alpestris*. Видовое разнообразие сорокопутов *Laniidae*, дроздовых *Turdidae* и некоторых

других также приходится на Палеарктический отдел Голарктической области. В Западном полушарии отсутствуют собственно мухоловки Muscicapidae. Большого видового разнообразия в Палеарктике достигают славковые Sylviidae (в классической трактовке объема этого семейства), которые в Северной Америке представлены всего одним видом, проникающим на Аляску. Практически эндемиками Палеарктики являются завирушки.

### **Рептилии**

Фауна рептилий и амфибий в Палеарктике значительно беднее, чем в тропических районах Африки или Азии, но в южных частях отдела достаточно самобытна, особенно в пустынях и полупустынях. Уступает она в своем разнообразии и герпетофауне Неарктики. Из чешуйчатых характерны ящерицы – настоящие Lacertidae и агамы Agamidae. На крайний юг проникают хамелеоны Chamaeleonidae, вараны Varanidae, сцинковые Scincidae. Веретеницеобразные Anguillidae представлены и в фауне Неарктики, и в фауне Палеарктики. Ядовитые змеи относятся главным образом к гадюковым Viperidae. К ним присоединяются единичные виды ямкоголовых (щитомордники Crotalinae) и аспидовых (кобры Naja). Довольно разнообразны уховые Colubridae. Удавы Boidae, столь широко распространенные в тропиках, в Палеарктике представлены лишь мелкими удавчиками Eryx. Фауна черепах небогата видами. Встречаются представители трех семейств – азиатские пресноводные черепахи Geoemydidae, сухопутные черепахи Testudinidae и трехкоготные Trionychidae.

### **Амфибии**

Эндемичным семейством хвостатых земноводных в Палеарктике являются углозубовые Hynobiidae. Из эндемичного голарктического семейства скрытожаберников в Евразии обитает китайская *Andrias davidianus* и японская *A. japonicus* исполинские саламандры. В Палеарктике обычны тритоны и саламандры. Для запада Старого Света и востока Нового Света общими являются протеи. Из бесхвостых амфибий, по мнению ряда систематиков, эндемичными являются европейские чесночницы Pelobatidae и крестовки Pelodytidae. В настоящее время показано, что ранее выделяемое семейство круглоязычных Discoglossidae распадается на семейства Bombinatoridae, включающее жерлянок, и дискоязычных Alytidae. Последнее является практически эндемичным для Палеарктики и включает, кроме собственно дискоязычных, еще и жаб-повитух, известных своей нетрадиционной для амфибий заботой о потомстве. Она выражается



в том, что самцы охраняют тяжи икры, наматывая их на свои бедра. Лягушки и жабы также обычны и разнообразны в северной Евразии, а из квакш есть только 2 вида.

### ***Пресноводные рыбы***

Об общих голарктических эндемиках было уже сказано выше. Пресноводные рыбы в большинстве состоят из видов семейств карповых и лососевых, причем первые преобладают на юге, а вторые – на севере. В противоположность Неарктике, Палеарктика бедна эндемичными группами рыб. Три встречающихся здесь эндемичных семейства – голомянковые *Comphoridae*, широколобковые *Cottocomphoridae* и глубинные широколобки *Abyssocottidae* встречаются исключительно в озере Байкал, т. е. являются эндемиками этого озера. Из эндемичных родов заслуживают упоминания караси *Carassius*, горчаки *Rhodeus*, ерши *Acerina*.

## **4.2. ЦАРСТВО ПАЛЕОГЕЯ**

Палеогей – один из четырех регионов высшего порядка, принимаемых большинством современных биогеографов. Он охватывает в его традиционном понимании Африку к югу от Сахары, крайний юг Аравийского полуострова, о. Мадагаскар с прилегающими островными группами (Коморские, Маскаренские, Сейшельские), Южную и Юго-Восточную Азию, к югу от Гималаев и северного тропика, и обширный Индо-Австралийский архипелаг. В Африке и на юго-западе Азии северная граница царства определяется естественными рубежами – пустыня Сахара и горная система Гималаи. На востоке и юго-востоке граница выражена значительно менее отчетливо.

Несмотря на значительные различия между фаунами разных частей обширной территории Палеогей, они обладают множеством важнейших общих черт. Это прежде всего относится к фаунистическим комплексам двух крупнейших областей – Эфиопской (Афротропической) и Индо-Малайской (Ориентальной), имеющих большое число сходных элементов. Вместе с тем в Палеогее отсутствуют или слабо представлены многие группы, характерные для Голарктики и для Неотропического (Неогейского) царства. Фаунистическое сходство между различными регионами царства в некоторой степени объясняется и происхождением Палеогей. Она являлась частью древнего суперконтинента Гондваны (аналогично Северная Евразия и Северная Америка входили в состав Лавразии), при распаде которого образовались современные материки Африка, Южная Америка, Антарктида, Австралия, а также Аравия, Мадагаскар и Индия.

Требует уточнения северо-восточная граница, отделяющая Индо-Малайскую область Палеогей от Китайско-Гималайской подобласти Палеарктики. Многие авторы проводят эту границу по хребту Цинлин и нижнему течению Янцзы или по водоразделу между Хуанхэ и Янцзы (Пузанов, 1938). Основанием для такого деления является преобладание индо-малайских фаунистических элементов к югу от этой линии. Однако переход от Голарктической к Палеотропической (фауну Палеогей иногда называют Палеотропической) фауне происходит постепенно. Достаточно большое число видов – выходцев из тропиков доходят в своем распространении на север до бассейна Амура и южных Курил. Одновременно с этим, палеарктические виды проникают далеко на юг по горным системам. Поэтому чаще всего к Палеогее относят только крайний юг Китая. Более северные районы проникновения индо-малайских видов относят либо к Китайско-Гималайской подобласти Голарктики, или рассматривают в качестве отдельной Китайской переходной области.

Существуют разные взгляды и на трактовку границы между Эфиопской и Индо-Малайской областями Палеогей. Некоторые специалисты расширяют границы Эфиопской области и включают в нее полностью Аравийский полуостров, тропические аридные районы крайнего юга Ирана и северо-западного Индостана.

Еще более значительны различия в понимании юго-восточных границ Палеогейского царства. Базируясь на своеобразии флористических группировок, А. Л. Тахтаджян (1970) включает в состав Палеогей весь Индо-Австралийский архипелаг. Таким образом, Новая Гвинея и прилегающие острова получают ранг подобластей в составе Индо-Малайской области. И лишь Австралию и Тасманию он относит к Австралийской области. В противоположность этому большинство зоологов считают о. Новую Гвинею и соседние островные группы частью Нотогеи (в ранге подобласти Австралийской области) и относят Новую Каледонию, Фиджи и другие острова Тихого океана к Полинезийской области.

Регион Новой Гвинеи и прилегающих островов населен фауной, для которой в значительной степени характерны переходные черты. В нем группы животных, характерные для Палеогей, постепенно замещаются австралийскими эндемичными формами. Западную границу Индо-Малайской области традиционно проводили либо по линии Уоллеса (между островами Бали и Ломбоком и по Макассарскому проливу), либо по линии Вебера (между Сулавеси и Тимором на западе и Молуккскими островами на востоке). Ф. Дарлингтон (1966)

включал Сулавеси, Малые Зондские о-ва, Молуккские о-ва и архипелаг Тенимбер в состав особой переходной области. Было даже предложено название для этого региона – «Уоллесея» (R. E. Dickerson, 1928). Однако исследования, проведенные в последние десятилетия как отечественными (О. Л. Крыжановский, 1980), так и зарубежными (B. G. Holt et al., 2013) зоогеографами указывают не только на значительное влияние палеогейских элементов, но и на значительное число эндемичных форм, придающее этому региону особое своеобразие. Поэтому Новой Гвинее и окружающим ее островам часто придают ранг самостоятельной области в составе Палеогейского царства. В значительной степени переходный характер фауны области не противоречит такому выделению, поскольку основу этой фауны все же составляет обширное эндемичное ядро.

Аналогичные сложности возникают и при трактовке биогеографической принадлежности о. Мадагаскар, который многие исследователи рассматривают лишь как подобласть Эфиопской области, мотивируя это его островным положением и ограниченностью территории. Однако фауна Мадагаскара по своему богатству вполне сравнима с фаунами других частей Палеогей. Она характеризуется исключительным высоким уровнем эндемизма, в том числе и в группах надродового ранга. От фаун Эфиопской и Индо-Малайской областей фауна Мадагаскара отличается не меньше, чем фауны последних различаются между собой. Своеобразна и история ее формирования, о чем будет сказано ниже. Поэтому, даже несмотря на относительно небольшие размеры острова, есть все основания рассматривать Мадагаскар как самостоятельную зоогеографическую область в составе Палеогейского царства.

#### **4.2.1. Эфиопская (Афротропическая) область**

Территория области включает в себя большую часть Африки к югу от пустыни Сахары, крайнюю юго-западную часть Аравийского полуострова (Гадремаут, Йемен и Оман) и о. Сокотру в Индийском океане.

Эфиопская фауна типично материковая, т. е. очень богатая и очень разнообразная. К тому же она сохранила черты, характерные для древних по происхождению фаун, о чем свидетельствует высокое видовое разнообразие и ее экологическая насыщенность. Для Афротропической области характерны следующие черты:

1. Высокий эндемизм на уровне отрядов и семейств.
2. Большое сходство с индо-малайской фауной, что выражается наличием целого ряда общих таксонов высокого ранга.

### **Зоогеографическое районирование Эфиопской области**

Территория Африканского материка к югу от Сахары традиционно, еще со времен Уоллеса, делится на 3 зоогеографические подобласти: Восточноафриканскую, Западноафриканскую и Капскую.

**Восточноафриканская подобласть** занимает большую часть континента. На севере границей ее является южный край пустыни Сахары, юго-западная часть Аравийского полуострова. Южную границу можно условно провести по Южному тропику (тропику Козерога). Фауна подобласти богата и разнообразна, представлена различными видами открытых пространств.

**Западноафриканская подобласть** расположена в западной и центральной частях экваториальной зоны – на южном побережье Гвинейского залива и в бассейне Конго и Нигера. Фауна в значительной степени отличается от Восточноафриканской подобласти. Разнообразие крупных видов млекопитающих, столь характерное для Восточной и Южной Африки, в лесах Западной Африки значительно меньше. По своей площади подобласть уступает Восточноафриканской почти в два раза.

**Капская подобласть** занимает юг Африканского континента. Включает в себя крайний юг Анголы, Намибию, Ботсвану, Южно-Африканскую республику, Бурунди, юг Замбии и Мозамбика. К северу от Капской подобласти располагается обширная переходная зона. Фауна южной Африки хотя и близка к восточноафриканской, но содержит ряд эндемичных или субэндемичных групп. Следует учитывать, что на современное распространение многих видов животных в Южной Африке оказала влияние давняя европейская колонизация. Интенсивное использование ресурсов региона привело к исчезновению или отчуждению на север многих видов млекопитающих, что привело к отчуждению искусственному усилению фаунистических различий с Восточной Африкой и повышению самобытности Капской подобласти.

### **Фауна позвоночных животных**

#### **Эфиопской (Афротропической) области**

##### **Млекопитающие**

Землеройкообразные представлены в фауне Эфиопской области различными, в том числе и эндемичными, семействами и подсемействами. Из обычных для Палеарктики семейств довольно широко распространены белозубки *Crocidae*. Среди них особенно хочется отметить эндемичный для Африки род белозубок-броненосок *Scutisorex* (2 вида). От всех других млекопитающих их отличает

уникальное строение скелета. Поясничный отдел позвоночника имеет 11 позвонков, в то время как у остальных позвоночных животных их всего 5. Позвонки связаны между собой не только латеральными, но и дорсальными и вентральными отростками. Анатомическая особенность позволяет животному выдерживать огромную нагрузку на тело, превышающую его массу в 1000 раз. Эндемитами Эфиопской области являются и представители подсемейства мышинные белозубки *Myosoricinae*. Оно включает несколько родов, среди них заирские белозубки *Congosorex* и горные, или кенийские, белозубки *Surdisorex*.

Настоящих кротов семейства *Talpidae* в Африке нет. Их заменяют представители эндемичного семейства Златокротовые *Chrysochloridae*. Систематики выделяют златокротов в рамках подотряда в отряде Афросорициды *Afrosoricida*. Златокроты внешним обликом напоминают скорее не кротов, а роющих грызунов. Кроме того, они демонстрируют своеобразное конвергентное сходство с австралийскими сумчатыми кротами *Notoryctes*. Встречаются златокроты от мыса Доброй Надежды до Уганды, Камеруна, Кении и Танзании. Центр их видового разнообразия, а возможно и происхождения, располагается в Капской подобласти. В Западноафриканской подобласти златокроты не встречаются. К отряду *Afrosoricida*, семейству тенрековых *Tenrecidae* принадлежит и эндемичное подсемейство выдровых землероек *Potamogalinae* (иногда выделяют в отдельное семейство). Это небольшие зверьки, ведущие полуводный образ жизни, действительно внешним обликом напоминающие миниатюрную выдру. Область распространения 3 видов выдровых землероек приурочена в основном к Западноафриканской подобласти. Другие представители семейства тенрековых распространены в Мадагаскарской области. Таким образом, афросорициды являются субэндемичными для Эфиопской области.

Субэндемитами Эфиопской фауны являются и довольно специфические прыгунчики *Macroscelididae*. Представление об их систематическом положении претерпело значительные изменения за последние десятилетия. В настоящее время они рассматриваются как отдельный отряд *Macroscelidea*. Внешним обликом прыгунчики несколько напоминают тушканчиков, но легко отличаются удлиненной, вытянутой в хоботок мордой. Населяют саванны и леса главным образом в Восточноафриканской подобласти. Один вид – североафриканский прыгунчик *Elephantulus rozeti* – проникает на самый север Африки в Средиземноморскую подобласть Палеарктики.

Летучие мыши довольно разнообразны. Представлены они преимущественно широко распространенными семействами – гладконо-

сые Vespertilionidae и подковоносые Rhinolophidae. Кроме того, в фауне Эфиопской области присутствует ряд эндемичных подсемейств и среди них африканские крыланы Eromorphorinae. Ареалы многих семейств рукокрылых демонстрируют связь между Афротропической и Ориентальной и даже Австралийской фаунами. В Восточной Африке и Юго-Восточной Азии распространены мышехвостовые Rhinopomatidae и щелемордые Nycteridae. Еще более широким ареалом, включающим и Океанию и Австралию, обладают мешкокрылы Emballonuridae, листоносы Старого Света Hipposideridae, ложные вампиры Megadermatidae.

Приматы в Африке широко распространены и очень разнообразны. Мокроносые обезьяны Strepsirhini представлены семействами галаговые Galagonidae и лориевые Loridae. Галаговые – эндемичное для Эфиопской области семейство. Представители пяти родов встречаются во всех подобластях Афротропиков. 3–4 вида потто (роды *Arctocebus*, *Perodicticus*, *Pseudopotto*) из семейства лориевые населяют в основном Западноафриканскую подобласть. Остальные виды (толстые *Nycticebus* и тонкие *Loris* лори) приурочены к Индо-Малайской области. Семейство мартышковые Cercopithecidae представлено всеми основными группами. Основу разнообразия приматов Африки составляют различные мартышки. Это в основном древесные формы с длинными хвостами и яркой пестрой окраской меха и лицевых оголенных участков кожи. Самый крупный представитель – мартышка-гусар *Erythrocebus patas* ведет преимущественно наземный образ жизни. В настоящее время выделяют 5 родов и более 35 видов мартышек, которые населяют все зоогеографические регионы Эфиопской области и являются для нее эндемиками. Триба Papionini представлена в Африке различными павианами и мандрилами, геладами (эндемичный для Эфиопского нагорья вид обезьян, близких к павианам) и двумя-тремя родами мангобеев. Все эти приматы встречаются только на территории Эфиопской области. Человекообразные обезьяны, или гоминоиды Hominoidea, распространены только в двух зоогеографических областях на Земле – Афротропической и Ориентальной. В Африке они представлены собственно гоминидами Hominidae. Все четыре эндемичных (западная горилла *Gorilla gorilla*, восточная горилла *Gorilla beringei*, обыкновенный шимпанзе *Pan troglodytes* и бонобо *Pan paniscus*) для Эфиопской области вида приурочены преимущественно к Западноафриканской области.

Фауну Афротропической и Ориентальной области роднит присутствие в них представителей отряда ящеров, или панголинов Pholidota.

Четыре вида этих своеобразных млекопитающих, покрытых ромбовидными крупными чешуями, обитают как в Восточноафриканской, так и в Западноафриканской подобластях. Причем среди панголинов тропических лесов есть виды, ведущие древесный образ жизни. Они используют для лазания длинный хвост.

Зайцеобразные Эфиопской области не отличаются своеобразием. Все они являются представителями широко распространенного семейства зайцевые *Leporidae*. Несколько видов зайцев населяют открытые пространства африканских саванн. Среди них есть широко распространенные, такие как капский заяц *Lepus capensis* (иногда сближают его с зайцем-русаком) или саванный заяц *Lepus microtis*. Напротив, Эфиопское нагорье отличается целым рядом узкоареальных эндемичных видов, которые населяют только крайний северо-восток Африки. На крайнем юге обитает эндемичный для Капской подобласти бушменов заяц *Bunolagus monticularis*, которого даже выделяют в отдельный род.

Грызуны Эфиопской области довольно своеобразны и многочисленны. Они демонстрируют несомненную связь с Индо-Малайской областью и, отчасти, Палеарктикой. Так, например, ареал представителей подсемейства бамбуковых крыс *Rhizomyinae* охватывает Юго-Восточную Азию, а в Африке они представлены своеобразным родом кротовых крыс *Tachyoryctini*, населяющих разнообразные аридные и горные ландшафты. Мышиные в Африке многочисленны, как и в других регионах Палеотропиков. Субэндемичным семейством для Эфиопской области являются гунди, или гребнепалые крысы *Stenodactylidae*. Они распространены на севере Африки (Палеарктика) и проникают на север Восточноафриканской подобласти. Свое название гребнепалые крысы получили за характерную щетку из двух рядов жестких роговых щетинок, расположенных над пальцами задних ног. Этот гребень помогает им разрывать сыпучий песок. Общими для Эфиопской, Индо-Малайской области и Палеарктики являются представители семейства дикобразовые *Hystriidae*. Хотя следует учитывать, что распространение дикобраза в Европе, возможно, является следствием искусственного расселения. Однако фауна африканских грызунов имеет и уникальные черты. Эндемичным для Африки является подотряд *Anomaluromorpha*. В него включают два семейства грызунов – долгоноговые *Pedetidae* и шипохвостые белки *Anomaluridae*. Долгоноги – довольно крупные своеобразные грызуны, передвигающиеся прыжками. Два вида населяют Капскую и Восточноафриканскую подобласти. Шипохвостые белки занимают в лесных экосистемах Эфиопской области экологические ниши

летяг, так как большинство видов имеет летательную перепонку. Свое название они получили из-за наличия на нижней стороне хвоста направленных назад заостренных шипов. Полевки, да и вообще хомяковые, в Эфиопской области отсутствуют, их заменяют многочисленные виды песчанок. Африканский косматый хомяк *Lophiomys imhausi*, эндемичный для Восточной Африки, в настоящее время рассматривается в ранге отдельного подсемейства в рамках семейства мышиные. Беличьи довольно своеобразны. Настоящих сусликов, обитающих в аридных областях Голарктики, заменяют представители подсемейства африканских земляных белок *Xerinae*. Это подсемейство является субэндемичным для Эфиопской области, только один представитель – тонкопалый суслик *Spermophilopsis leptodactylus* проникает в Палеарктику. Соневые *Gliridae* представлены в Африке широко распространенным эндемичным подсемейством африканских сонь *Graphiurinae*. Субэндемичным для Эфиопской области семейством грызунов являются незомииды *Nesomyidae*. Кроме собственно Африканского материка они населяют остров Мадагаскар. К этому семейству относятся разнообразные по внешнему облику и размерам грызуны, которые внешне напоминают крыс, полевок и песчанок. В своем историческом развитии представители этого семейства «повторили» некоторые эволюционные тенденции, свойственные хомяковым и мышиным. В рамках семейства незомииды эндемичными для Эфиопской области являются подсемейства болотные мыши *Delanomyinae*, скальные мыши *Petromyscinae*, белохвостые хомяки *Mystromyinae*, лазающие мыши *Dendromurinae*. Пожалуй, наиболее своеобразные эндемичные африканские грызуны принадлежат к семейству землекоповых *Bathyerigidae*. Как и следует из названия семейства, все его представители ведут подземный образ жизни, крайне редко поднимаясь на поверхность. Землекоповые легко отличаются от прочих грызунов массивной головой и сильно укороченными конечностями. Распространены землекоповые по всей территории континента, заселяя преимущественно открытые пространства от саванн до пустынь. Один из наиболее известных представителей семейства – голый землекоп *Heterocephalus glaber* населяет песчаные пустыни и полупустыни Восточной Африки. Голый землекоп – единственное среди млекопитающих эусоциальное животное: семейные группы этих зверьков насчитывают от 30 до 100 особей. В каждой группе голых землекопов есть пара размножающихся зверьков (царь и царица), остальные особи физиологически стерильны и выполняют функции рабочих или солдат. Эндемитами



Эфиопской области являются и два вида тростниковых крыс, которых выделяют в отдельное семейство *Thryonomyidae*. Это крупные, напоминающие обликом нутрию, грызуны, ведущие полуводный образ жизни.

Хищные в Эфиопской области, в большинстве своем, представлены широко распространенными семействами. Исключение составляет эндемичное семейство африканских пальмовых циветт *Nandiniidae*, представленное одним видом *Nandinia binotata*, населяющим Западноафриканскую и центральную часть Восточноафриканской подобласти. В Эфиопской области отсутствуют представители семейства медвежьи. Псовые приурочены в основном к открытым пространствам Восточноафриканской и Капской подобластей. Лисьи *Vulpini* представлены несколькими видами, в том числе и эндемичным родом африканских большеухих лис *Otocyon*. Саванны и полупустыни населяют три вида шакалов. В Эфиопском нагорье, горах Санетти и Симен, обитает узкоареальный эндемичный эфиопский волк *Canis simensi*, который внешне больше напоминает длинноногую лисицу. В африканских саваннах обитают гиеновые собаки *Lusaon pictus*, образующие большие стаи со сложной внутренней иерархией. Численность этого эндемичного для Эфиопской области вида в последние десятилетия сильно сократилась. Куньи не столь многочисленны как в Голарктике. Среди них стоит упомянуть бескоготных выдр *Aonyx*, распространение которых демонстрирует палеотропические связи Эфиопской и Индо-Малайской фаун. Кроме того, для Африки характерны эндемичные африканские ласки *Poecilogale* и полосатые хорьки *Ictonyx*. Очень много в Афротропиках виверровых и мангустовых. Эфиопская фауна в настоящее время является наиболее представительной по числу видов гиен *Hyaenidae*, которых насчитывается четыре вида (полосатая гиена *Hyaena hyaena*, пятнистая гиена *Crocuta crocut*, бурая гиена *Hyaena brunnea* и земляной волк *Proteles cristatus*). Единственный вид – полосатая гиена проникает в Индо-Малайскую область и в Палеарктику. Кошачьи Эфиопской области прекрасно иллюстрируют связь африканской фауны с соседними областями. Крупные кошачьи, такие как лев *Panthera leo*, леопард *Panthera pardus* и гепард *Acinonyx jubatus* в историческое время были широко распространены в Палеарктике и Индо-Малайской области, хотя в большинстве регионов были истреблены человеком. Из мелких кошачьих для Африки характерно несколько эндемичных видов, которые населяют Западноафриканскую и Капскую подобласть. Широко распространенные сервалы *Leptailurus*

*serval*, являются субэндемиками Эфиопской области, так как проникают и на самый юг Палеарктики.

Эндемичным отрядом млекопитающих для Эфиопской области являются трубкозубые Tubulidentata, представленные единственным видом африканский трубкозуб *Orycteropus afer*. Свое название трубкозуб получил из-за своеобразного строения коренных зубов, которые состоят из сросшихся постоянно растущих дентинových трубочек, лишены эмали и корней. Трубкозуб – довольно крупный коротконогий зверь с сильно вытянутой мордой, заканчивающейся пяточком, напоминающим пяточок свиньи. Трубкозубы питаются исключительно муравьями и термитами: они разрывают гнезда этих насекомых с помощью мощных лап, вооруженных длинными прямыми когтями, и достают их обитателей с помощью длинного клейкого языка. В Африке трубкозубы занимают экологическую нишу, характерную для американских муравьедов.

Даманы Hyacoidea являются субэндемичным отрядом для Эфиопской области. Капский даман *Procavia capensis* проникает далеко на север и населяет в том числе и пустынные районы Аравийского полуострова и Ближнего Востока. К отряду даманов относится единственное ныне живущее семейство Procaviidae, включающее в себя 4 вида небольших растительноядных зверьков, внешне отдаленно напоминающих крупных грызунов или зайцеобразных. Передние конечности даманов пятипалые с уплощенными когтями, напоминающими копыта. Задние конечности трехпалые; внутренний палец несет длинный изогнутый ноготь, который служит для расчесывания волос, а другие пальцы – копытообразные когти. Подошвы лап даманов покрыты особым утолщенным эпидермисом, работающим как присоска, что позволяет зверькам легко перемещаться по практически отвесным скалам и стволам деревьев. Влажная кожа, благодаря выделениям большого числа желез, усиливает присасывание. Благодаря такому приспособлению даманы могут с большой ловкостью и быстротой лазить по отвесным скалам и стволам деревьев. Ряд систематиков сближает даманов с хоботными.

Из палеотропического отряда хоботные Proboscidea для Эфиопской области эндемичны два вида африканских слонов – саванновый слон *Loxodonta africana* и более мелкий лесной слон *L. cyclotis*. Последний вид населяет преимущественно Западноафриканскую подобласть. Стоит отметить, что современный ареал отряда носит реликтовый характер – в плейстоцене хоботные были широко распространены за его пределами, в том числе по всей Евразии и Северной Америке.

Для Эфиопской области эндемичными являются два вида бегемотов, которые образуют семейство бегемотовые Hippopotamidae. Это обыкновенный *Hippopotamus amphibius* и карликовый *Choeropsis liberiensis* бегемоты. Обыкновенный бегемот в настоящее время населяет пресноводные водоемы по всей Африке, за исключением большей части Капской подобласти. В древности он имел значительно более обширный ареал и, возможно, область его распространения охватывала регионы за пределами Африканского континента. Карликовый бегемот – обитатель водоемов влажных тропических лесов Западноафриканской подобласти. Это редкий, узкоареальный вид. В классических системах бегемотовых относят к парнокопытным Artiodactyla.

Если говорить о нежвачных парнокопытных Nonruminantia, то в Африкотропиках существует своя уникальная и довольно разнообразная фауна свиней, которая по своему разнообразию уступает только фауне Ориентальной области. В саваннах и галерейных лесах, преимущественно в Восточноафриканской подобласти, обитают два вида эндемичного рода бородавочников Phacochoerus. Крупнейшим представителем семейства свиньи Suidae является эндемичная для Эфиопской области большая лесная свинья *Hylochoerus meinertzhageni*, которая населяет леса Западной и Центральной Африки, а также встречается в Эфиопском нагорье. Кроме этого, следует упомянуть и два вида кистеуших свиней *Potamochoerus*, один из которых проникает и на Мадагаскар.

Из жвачных Ruminantia парнокопытных для Эфиопской области эндемичным семейством являются жирафовые Giraffidae. Хорошо известные жирафы *Giraffa camelopardalis* широко распространены к югу от Сахары. Они предпочитают саванны, поросшие акацией. У жирафов выделяют девять подвидов, различающихся деталями окраски (сетчатый жираф, жираф масаи и др.), некоторые систематики считают их отдельными видами. Дождевые леса бассейна реки Конго в Западноафриканской подобласти населяет другой вид семейства – окапи *Oapia jonstoni*, отличающийся от настоящих жирафов своеобразной окраской и короткой шеей.

Одна из характернейших фаунистических особенностей Эфиопской области – огромное разнообразие парнокопытных семейства полорогих Bovidae. Среди них нужно упомянуть целый ряд эндемичных для Африки подсемейств, таких как импалы Aepycerotinae, бубалы, или коровьи антилопы Alcelaphinae, дукеры Cephalophinae, саблерогие антилопы Hippotraginae, водяные козлы, или редунки Reduncinae, косульи антилопы Peleinae. Самая маленькая из антилоп – карлико-

вая антилопа *Neotragus pygmaeus* не превышает 30 см высоты в холке и 2,5–3 кг массы, самая крупная – канна *Tragelaphus oryx* достигает 180 см высоты и массы 1000 кг.

Подсемейство бычьи Bovinae в Эфиопской области представлено эндемичными родами лесные антилопы *Tragelaphus*, канны *Taurotragus*, африканские буйволы *Syncerus*. Собственно оленей в Эфиопской области нет. Родство с фауной Индо-Малайской области проявляется в распространении в Западной и Центральной Африке небольших копытных семейства оленьковые Tragulidae.

Фауна непарнокопытных уступает в разнообразии только Индо-Малайской области. В Африке обитает три вида зебр (саванная, или бурчелова, зебра *Equus quagga*, горная зебра *Equus zebra*, зебра Гриви *Equus grevyi*) семейства Equidae. Носороги семейства Rhinocerotidae представлены двумя родами и двумя видами – белым *Ceratotherium simum* и черным *Diceros bicornis*. Наличие носорогов также сближает Эфиопскую и Индо-Малайскую фауны.

### **Птицы**

Птицы Эфиопской области, хотя и чрезвычайно разнообразны и многочисленны, но относятся в основном к широко распространенным семействам. По принятым на настоящее время, хотя и постоянно меняющимся, представлениям об объеме и количеству семейств, в Афротропиках обитают представители примерно 86 семейств птиц, что несколько превосходит общее число семейств для всей громадной территории Голарктики. Относительно небольшая степень эндемизма авифауны объясняется обширными материковыми связями, которые приводили к интенсивному обмену с соседними областями, в частности с Палеарктикой. Следует учитывать и то, что в фауне Африки нашли отражение и древние связи между континентами (в том числе и с Южной Америкой), приведшие к формированию целого ансамбля пантропических групп птиц. Наибольшую общность Эфиопская фауна демонстрирует с фауной Индо-Малайской области.

Отряд страусообразных Struthioniformes представлен одним крупнейшим по размерам видом современных птиц – африканским страусом *Struthio camelus*. Его выделяют в самостоятельное эндемичное для Эфиопской области семейство Struthionidae. Однако этот эндемизм является следствием длительного антропогенного пресса и, возможно, аридизации климата в последние тысячелетия. В историческое время ареал страуса был значительно шире и охватывал южные регионы Палеарктики и часть Индо-Малайской области. В настоящее время страусы населяют Восточноафриканскую и Капскую подобласти.

Эфиопскую область населяют и широко распространенные отряды и семейства неворобьиных птиц. Курообразные представлены многочисленными фазановыми Phasianidae. Прежде всего, это франколины *Francolinus*, центр разнообразия которых находится в Африке. Примечательно, что в Заире обитает и так называемый конголезский, или африканский, павлин *Afropavo congensis*, которого некоторые систематики выделяют вместе с двумя видами азиатских павлинов *Pavo* и тремя видами аргусов (роды *Rheinartia*, *Argusianus*) в отдельное подсемейство. Настоящих фазанов в Африке нет, как нет и представителей семейства (подсемейства) тетеревиных, широко распространенных в Палеарктике. Эндемичным семейством курообразных Эфиопской области являются цесарковые Numididae. Шесть видов цесарок населяют саванны и редколесья Африки. Обыкновенная цесарка *Numida meleagris* интродуцирована в некоторые другие регионы, в том числе и на Мадагаскаре. Это вид стал предком многочисленных домашних пород цесарок.

Эндемичными или субэндемичными являются семейства китоглавые Balaenicipitidae и молотоглавые Scopidae. Каждое из них представлено всего лишь одним видом. Китоглав *Balaeniceps rex* – высоконогая птица, с характерным гипертрофированно крупным, широким клювом с острым крючком на конце. Распространен на сравнительно небольшой территории в верховьях Белого Нила и Конго. Молотоглав *Scops umbretta* гораздо мельче китоглава. Свое название получил за характерный внешний вид – голова с хохлом напоминает в профиль молоток, насаженный на рукоятку. Многочисленен по берегам водоемов на большей части территории области, встречается также на юго-западе Аравийского полуострова и на Мадагаскаре.

Из отряда ястребообразных Accipitriiformes эндемично в Афротропиках своеобразное семейство секретарей Sagittariidae, представленное единственным видом – птица-секретарь *Sagittarius serpentarius*. Это высокая, необычайно длинноногая птица, скорее напоминающая аиста или журавля; лишь крючковатый клюв выдает в ней представителя отряда хищных птиц. Свое название секретарь получил за пучок из 10–15 длинных разрозненных перьев, торчащий на затылке. Населяют саванны, питаются крупными насекомыми, грызунами, змеями.

Среди обширного отряда ржанкообразных Charadriiformes следует отметить ряд семейств и подсемейств, населяющих тропические и субтропические регионы Ориентальной и Неотропической областей. Это водорезовые Rhynchopidae (иногда рассматриваются в составе се-

мейства крачковые), якановые *Jacaniidae*, трехперстковые *Turnicidae*, цветные бекасы *Rostratulidae*. Эфиопская область является центром видового разнообразия семейства дрофиных *Otididae* – самых тяжелых из летающих птиц. Субэндемичным для области является семейство саротуровые *Sarothruridae*. Эти небольшие яркоокрашенные птицы населяют еще и остров Мадагаскар.

Эфиопская область, прежде всего ее аридные регионы, является центром разнообразия отряда рябкообразные *Pteroclidiformes*. Также из широко распространенных в Старом Свете групп птиц в Афротропиках достигают максимального разнообразия шурки *Meropidae* и сизоворонки *Coraciidae* отряда ракшеобразных *Coraciiformes*. Эндемичными для Африки являются семейства рогатые вороны *Bucorvidae* и древесные удоды *Phoeniculidae*. Рогатые вороны (2 вида) – крупные птицы с блестящим черным оперением и яркими оголенными участками кожи на голове. Древесные удоды – своеобразная группа птиц, населяющая леса и саванны по всей Эфиопской области, за исключением крайнего юга материка. Свое название они получили из-за длинного слегка загнутого клюва, который напоминает клюв удодов. Современный ареал древесных удодов, несомненно, носит реликтовый характер, так как в палеонтологической летописи они известны и из некоторых регионов Палеарктики. То же самое можно сказать и о современном распространении еще одной эндемичной группы африканских птиц, выделяемых в отдельный отряд. Это птицы-мыши *Coliiformes*. Они включают одно семейство с 6 видами мелких длиннохвостых птиц с характерными хохлами на голове. Птицы-мыши населяют большую часть Африканского континента, предпочитая саванны и разреженные леса. Ископаемые находки представителей этой группы известны из раннего эоцена Западной Европы. Эфиопская фауна богата и птицами-носорогами (семейство *Bucerotidae*), что сближает ее с фауной Индо-Малайской области.

Фауна дятлообразных *Piciformes*, кроме собственно дятлов, включает и субэндемичное семейство медоуказчиковые *Indicatoridae*. Из 17 видов этого семейства только 2 проникают в Индо-Малайскую область. Медоуказчики известны тем, что они, подобно кукушкам, не строят собственных гнезд, а подбрасывают свои яйца приемным родителям. Свое название птицы получили за то, что некоторые виды приводят медоедов и людей к поселениям диких пчел, а после разорения их поедают личинок, остатки меда и даже воск. К эндемикам Эфиопской области относится и семейство африканских бородаток *Lybiidae*. Полностью эндемичным является отряд туракообразных

Musophagiformes. Это яркоокрашенные длиннохвостые птицы, ведущие древесный образ жизни. Населяют тропические леса и саванны; основу рациона составляют плоды деревьев и кустарников. Поэтому одно из устаревших русскоязычных названий турако – «бананоеды». Турако известны своими уникальными яркими пигментами, придающими оперению не только яркую синюю или зеленую расцветку, но и защищающими его от преждевременного снашивания в условиях влажного климата экваториальных лесов.

Среди воробьинообразных преобладают семейства, широко распространенные в Старом Свете. На примере этого отряда можно проследить как широкие связи с фауной Северной Евразии (в том числе и за счет сезонных мигрантов), так и обширное взаимопроникновение фаунистических комплексов Афротропиков и Ориентальной области. Кричащие воробьиные представлены, как и в Индо-Малайской области, рококлювами *Eurylaimidae* и питтами *Pittidae*. Эфиопская область является центром разнообразия жаворонковых *Alaudidae* и скворцовых *Sturnidae*. Гнездятся в Африке представители и других обычных в Палеарктике семейств, таких как ласточковые, трясогузковые, врановые, синицевые, дроздовые, славковые, мухоловковые, сорокопутовые и некоторые другие. Общими с Индо-Малайской областью являются семейства личинкоеды *Campephagidae*, дронговые *Dicruridae*, монархи *Monarchidae*, бюльбюлевые *Psycnonotidae*, белоглазковые *Zosteropidae*, нектарницевые *Nectariniidae* (занимают в тропиках Старого Света экологическую нишу колибри), астрильдовые *Estrildidae*, ткачи *Ploceidae*.

Благодаря успехам современных методов исследований в области молекулярной систематики Эфиопская область обогатилась несколькими эндемичными семействами певчих воробьиных, что подчеркивает своеобразие ее фауны. Два вида, представляющих эндемичное семейство лысых ворон *Picathartidae*, населяют тропические леса Западноафриканской подобласти. Скальные прыгуны *Chaetopidae*, эндемики Капской подобласти, селятся исключительно на каменистых склонах горных плато. Распространены исключительно на юге Африки и сахарные медососы *Promeropidae*. Они специализируются в питании нектаром протейных, составляющих важный компонент Капской флоры, и насекомыми. Два вида буйволовых скворцов *Buphagidae*, которые ранее входили в семейство скворцовые, известны тем, что часто ищут паразитических беспозвоночных в шерсти и на коже крупных африканских млекопитающих. Гнездовой паразитизм характерен для ряда видов еще одного эндемичного африканского семейства вдовушек *Viduidae*. В отличие от кукушек, птенцы вдовушек не уничтожают кладку или птенцов прием-

ных родителей, а выкармливаются ими совместно с их собственным выводком. Довольно представительно эндемичное семейство сережкоглазковых *Platyteridae*: 25 видов широко распространены по всему континенту. Свое название птицы получили за яркоокрашенные оголенные участки кожи вокруг глаз. Заслуживают внимания и ряд эндемичных семейств, сближаемых ранее с сорокопутовыми. Это шлемоносные сорокопуты *Prionopidae* и кустарниковые сорокопуты *Malaconotidae*.

### **Рептилии**

Рептилии Эфиопской области весьма многочисленны, но эндемиков высокого ранга мало. Из отряда чешуйчатых чрезвычайно характерны хамелеоны *Chamaeleonidae*. Кроме Африки они распространены также на Мадагаскаре, в Палеарктике и в Индо-Малайской области. Много в Афротропиках настоящих ящериц *Lacertidae*, гекконов *Gekkonidae* и *Scincidae*, агам *Agamidae*. Вараны *Varanidae* широко распространены, но видовое разнообразие невелико (4–5 видов). Среди рептилий субэндемично семейство геррозавров *Gerrhosauridae* – небольшая (25 видов) группа ящериц, по ряду признаков занимающее промежуточное положение между сцинками и настоящими ящерицами. Три рода семейства эндемичны для Эфиопской области, представители рода *Tracheoptychus* распространены на Мадагаскаре. Геррозавры *Gerrhosaurus* – крупные ящерицы, населяющие пустынные и полупустынные районы Южной и Восточной Африки. Многие представители рода *Tetradactylus* имеют змееобразный облик за счет редукции передних и задних конечностей. Сходный ареал имеет другое эндемичное семейство ящериц – поясохвосты *Cordylidae*, включающее 4 рода, распространенные исключительно в Южной Африке и на Мадагаскаре. Туловище поясохвостов покрыто поперечными рядами крупных ребристых чешуй, переходящих на брюхе в пластинчатые щитки. На хвосте чешуи расположены правильными широкими поперечными поясами, чем объясняется и само название семейства. У многих видов хвостовые чешуи оканчиваются направленными назад крупными шипами, превращающими хвост в своеобразный колючий придаток. У представителей рода хамезаура *Chamaesaura* конечности практически полностью редуцированы.

Питоны *Pythonidae* представлены несколькими видами рода *Python*. Размеры их разнообразны – от мелкого королевского *Python regius* до крупного иероглифового *Python sebae*, достигающего в длину 10 м. Ложноногие, или удавы *Boidae*, в лесах Западной Африки представлены единственным видом *Calabaria reinhardti*, приспособленным к роющему образу жизни. Наиболее примечательными из ужеобразных



Colubridae в Эфиопской области являются африканские яичные змеи *Dasypeltis*. Эти змеи питаются птичьими яйцами, заглатывая их целиком, поэтому зубы сильно редуцированы, а кости черепа чрезвычайно подвижны, что позволяет очень широко раскрывать рот. Нижние отростки шейных позвонков удлинены и выходят в просвет пищевода. Эти заостренные кости вскрывают скорлупу яйца, проходящего по пищеводу. Жидкое содержимое его стекает в желудок, спрессованная скорлупа отхаркивается. В Африке многочисленны и ядовитые аспидовые Elapidae. Среди них большое число эндемичных родов. Хорошо известны смертельными свойствами яда мамы *Dendroaspis*, в Южной Африке обитает уникальная плюющаяся кобра *Nemachatus*. Разнообразие собственно кобр *Naja* так же велико, как и в Индо-Малайской области. Настоящие гадюки Viperinae, обитающие только в Старом Свете, имеют в Эфиопской области центр распространения. Эндемичным подсемейством для Африки являются жабы гадюки Causinae. Только в Африке встречаются древесные *Atheris*, кенийские *Montatheris*, африканские *Bitis* гадюки, среди которых гапонская гадюка *Bitis gabonica* достигает 2 м. Скрытошейные водные черепахи Geoemydidae не проникают в Эфиопскую область, их место занимают пеломедузы Pelomedusidae. В Африке живут сухопутные скрытошейные черепахи, среди них есть несколько эндемичных групп. Так, только в Капской области обитают южноафриканские звездчатые черепахи *Psammobates* и плоскотелые черепахи *Homopus*. Пресноводные водоемы Эфиопской области населены крокодилами, относящимися к двум родам. Настоящие крокодилы *Crocodylus* встречаются во всех регионах области (заходят и на самый север Капской подобласти), а тупорылые крокодилы *Osteolaemus* распространены преимущественно в Западноафриканской подобласти.

Своеобразна фауна **амфибий** Эфиопской области. Характерной ее чертой, впрочем, как и в других тропических областях, является полное отсутствие представителей отряда хвостатых. Из безногих встречается несколько эндемичных родов из тропикополитного семейства настоящих червяг Caeciliidae. По видовому богатству бесхвостых Африка уступает только Южной Америке. Однако в Эфиопской фауне отсутствуют и некоторые широко распространенные семейства, например квакши Hylidae. Из отряда бесхвостых амфибий для Эфиопской области эндемично и субэндемично 8 семейств (узкоротые Brevicipitidae, пискуньи Arthroleptidae, лягушки-привидения Heleophrynidae, лягушки-поросята Hemisotidae, Petropedetidae, лужелюбки Phrynobatrachidae, Ptychadenidae, Рухичефалиды). Пред-

ставители семейства прыгуний *Hyperoliidae* встречаются и на Африканском континенте, и на Мадагаскаре; многие космополитные и тропикополитные семейства бесхвостых представлены в Африке эндемичными родами. Самое крупное из перечисленных семейств – прыгуни, включает 207 видов. Большинство прыгуний населяет тропические леса; как и для многих других тропических древесных лягушек, для них характерна очень яркая окраска. Среди прыгуний примечательна волосатая лягушка *Trichobatrachus robustus*. Вид получил название из-за плотно расположенных друг к другу лоскутков кожи («волосы»), которые образуются у самцов в период размножения. Второе крупное семейство – пискуньи, включает 133 вида. К роду пискуний *Arthroleptis* принадлежит 38 видов небольших лягушек, ведущих наземный, а иногда даже роющий образ жизни. Встречаются пискуньи в лесах различного типа, саваннах, проникают и в городские парки. Другой крупный род семейства – африканские древесницы *Leptopelis* – включает около 50 видов амфибий. Внешним обликом древесницы чрезвычайно напоминают квакш, однако это сходство конвергентное, вызванное сходным образом жизни. Вместе с лягушками-прыгунями древесниц долгое время относили к афро-азиатскому семейству веслоногих. Большинство древесниц населяет дождевые леса Экваториальной Африки. Самки древесниц откладывают крупные (до 4 мм в диаметре) икринки, которые вынашивают в ротовой полости. Еще одно крупное семейство – лужелюбки, включает единственный род с 77 видами; до последнего времени их относили к семейству настоящих лягушек *Ranidae*. Распространены лужелюбки по всей Африке за исключением Сахары и юго-западных районов континента. В семейство лягушек-поросят *Hemisotidae* включают единственный одноименный род с 9 видами, распространенными на Африканском континенте к югу от Сахары. Свое название лягушки-поросята получили за оригинальную форму тела: они способны сильно раздуваться, становясь похожими на резиновые мячики. Еще сильнее могут раздуваться представители рода узкоротов *Breviceps* из семейства узкоротых. Узкороты хорошо отличаются от других бесхвостых чрезвычайно плотным сложением, короткой головой, очень маленьким ртом и направленными вперед глазами. К числу самых крупных (длина тела до 15 см) африканских лягушек относятся роющие лягушки *Ruixcephalus*, обитающие в саваннах Восточной и Южной Африки. Значительную часть года роющие лягушки проводят зарывшись в почву, на поверхность выходят лишь в сезон дождей. Пережить неблагоприятный период им помогает

интересная физиологическая особенность – в мочевом пузыре эти амфибии накапливают до 500 мл воды (за что их иногда неправильно называют лягушками-водоносами). Распространение семейства пиповых Pipidae демонстрирует давние генетические связи Афротропической и Неотропической областей. К этому семейству относятся и широко известные как лабораторные животные шпорцевые лягушки *Xenopus*. Свое название эти амфибии получили за острые когти черного цвета на трех пальцах задних ног.

### **Пресноводные рыбы**

Костные рыбы Эфиопской области характеризуются обилием специфичных групп. По своему числу они значительно превосходят эндемичных земноводных и пресмыкающихся. Для Эфиопской области эндемичен отряд многоперообразных Polypteriformes, относимый к группе ганоидных. Свое название многоперы получили за оригинальное строение спинного плавника – он состоит из множества отдельных небольших лопастей, расположенных вдоль всей спины. Грудные плавники многоперов имеют мясистые основания, придающие им внешнее сходство с лопастеперыми рыбами. Плавательный пузырь состоит из двух отделов (большого правого и меньшего левого), оба отдела соединены с кишечником общим каналом и могут использоваться в качестве органа воздушного дыхания (т. е. выполнять роль легкого).

Для Эфиопской области эндемично несколько семейств костных рыб, принадлежащих к примитивному отряду гоноринхообразных *Gonorhynchiformes* (кнериевые *Kneridae*, фрактолемовые *Phractolaemidae* и др.). Кнериевые – это мелкие рыбки с удлинённым телом и небольшим полунижним ртом. Они многочисленны в бурных потоках, живут на дне, питаются водорослями. Половозрелые самцы кнерий *Kneria* настолько отличаются от самок развитием особых органов, связанных с жаберной крышкой, что были сначала описаны как особый род. К семейству фрактолемовых относится единственный вид – фрактолем *Phractolaemus ansorgei*. Это небольшая рыба, обитающая в реках, впадающих в Гвинейский залив. Тело фрактолема покрыто крупной чешуей, брусковатое, голова маленькая, уплощена; рот очень мал, почти беззубый, может хоботообразно выдвигаться. Свой объемистый плавательный пузырь фрактолем может использовать в качестве добавочного органа воздушного дыхания. Среди отряда араванообразных (костноязычных) *Osteoglossiformes* эндемично три семейства – рыбы-бабочки *Pantodontidae*, клюворылые *Mormyridae* и гимнарховые *Gymnarchidae*. К первому из них относится единствен-

ный вид – рыба-бабочка, или рыба-мотылек *Pantodon buchholtzi*. Рыба-мотылек обитает только в Западной Африке, в бассейнах рек, впадающих в Гвинейский залив. Это небольшая, 10–12 см длиной рыба, предпочитающая стоячие водоемы. Свое название она получила из-за больших, напоминающих крылья грудных плавников и способности, выпрыгивая из воды, пролетать небольшие расстояния в воздухе. Дальность планирующего полета рыбы-мотылька не превышает 2–3 м. Два других семейства иногда выделяют в особый отряд клюворылообразных *Mormyriformes*, целиком эндемичный для Эфиопской области. К семейству клюворылых этого отряда относится около 100 видов рыб, многие из которых обладают клювообразно удлинённым рылом, у некоторых видов напоминающим даже небольшой хобот (отсюда и название семейства). Самая интересная особенность этих рыб – это их уникальная способность к электрорецепции. В хвостовой области у них расположены электрические органы (представляющие собой видоизменённые мышцы), способные генерировать слабые электрические импульсы. В результате постоянной работы этих органов вокруг рыбы формируется электрическое поле. Попадание в электрическое поле какого-либо объекта (жертвы, хищника или просто подводного препятствия) вызывает искажение поля, которое улавливается электрорецепторами, расположенными в покровах рыбы. Сходной электрорецепторной системой обладает и единственный представитель семейства гимнарховых – гимнарх *Gymnarchus niloticus* – крупная (до 150 см в длину) рыба угреобразного вида, распространённая в бассейне Нила и в Западной Африке.

Как и повсюду в тропиках, в Эфиопской области чрезвычайно многочисленны представители отряда сомообразных *Siluriformes*. Среди эндемичных семейств сомообразных наиболее известны электрические сомы *Malapteruridae*, единственный представитель которых – электрический сом *Malapterurus electricus* живет в Ниле и в водоемах Западной Африки. Это довольно крупная (до 65 см в длину) рыба с тремя парами усиков на голове. Вдоль всего тела под кожей электрического сома тянутся своеобразные парные электрические органы, составляющие до 25% массы тела рыбы. В отличие от клюворылов, электрический сом использует электрические органы не для ориентации, а для защиты: импульсы, испускаемые рыбой, могут достигать 300–360 вольт и представляют серьезную опасность даже для человека. Еще одно эндемичное семейство сомообразных Эфиопской области – перистоусые сомы *Mochokidae*. Это мелкие сомики, обитающие по всей Африке за исключением самых северных районов. Один из

самых интересных представителей семейства – чернобрюхий перистоусый сомик *Synodontis nigriventris* – способен подолгу плавать кверху брюхом, охотясь за упавшими в воду насекомыми. При этом темная окраска брюха делает его незаметным для рыбоядных птиц, а светлая спина – для хищных рыб.

#### 4.2.2. Мадагаскарская область

К Мадагаскарской области помимо одноименного острова относятся Сейшельские, Амирантские, Коморские и Маскаренские острова. Мадагаскар вместе с Индией, Австралией и Антарктидой принадлежит к так называемой Восточной Гондване, возникшей около 150 млн лет назад в результате распада южного суперматерика Гондвана. Индия и Мадагаскар долгое время оставались связанными друг с другом и окончательно разделились около 90 млн лет назад. Таким образом, изоляция Мадагаскарской области произошла достаточно давно, что привело к формированию здесь типичной островной фауны, с большими дефектами в ее составе и со значительным числом эндемиков.

##### *Млекопитающие*

Териофауна Мадагаскара замечательна тем, что здесь сохранился ряд примитивных и древних групп. Летучие мыши более многочисленны и более разнообразны по сравнению с другими группами млекопитающих Мадагаскара. Но по сравнению с Эфиопской и Индо-Малайской областями количество видов на острове невелико, фауна рукокрылых включает как африканские, так и южно-азиатские виды. Имеется эндемичное семейство (включающее в себя единственный вид) мадагаскарские присосконоги *Myzopodidae*. На основании больших пальцев крыльев и голеностопных суставов развиты присасывательные диски, при помощи которых зверек во время дневки прикрепляется к нижней стороне крупных кожистых листьев. Из азиатских видов следует упомянуть летучих лисиц из подсемейства *Pteropodinae*, западная граница распространения которых проходит по Мадагаскарской области. Группа африканских видов включает формы, общие для Африки и Мадагаскара, или сходные формы, встречающиеся и на материке и на острове. В последнем случае мадагаскарские виды чаще всего происходят от африканских, хотя иногда островные виды являются более древними. Дефектность фауны области проявляется, например, в отсутствии такого широко распространенного в Старом Свете семейства подковоносов *Rhinolophidae*.

Субэндемичным для области является отряд афросорициды, но видовое разнообразие этой группы млекопитающих сосредоточено именно на Мадагаскаре (около 30 видов). Ранее афросорицид объединяли с другими, так называемыми «насекомоядными» млекопитающими. Однако есть целый ряд признаков, свидетельствующих об архаичности отряда. Прежде всего, это наличие у обоих полов клоаки, в которую единым отверстием открываются мочевыводящие и половые протоки. Это единственный случай среди плацентарных млекопитающих. Для Мадагаскара характерны представители семейства тенрековые Tenrecidae, которые субэндемичны для этой области. Только представители семейства выдровых землероек населяют Западную и Центральную Африку. В Мадагаскарской области распространены 3 эндемичных подсемейства собственно тенрековых, включающих 8–10 родов. Их ископаемые остатки известны из плейстоцена Мадагаскара. Предполагается, что обособление группы произошло еще в меловом периоде. Долгое время эволюция тенрековых происходила на изолированных островах, где отсутствовали мелкие млекопитающие, специализирующиеся на питании насекомыми. Поэтому они заняли все свободные экологические ниши и образовали ряд жизненных форм, став сходными с мелкими млекопитающими из других групп.

На Мадагаскаре особенно поражает обилие и своеобразие низших приматов, относящихся к подотряду мокроносых обезьян Strepsirrhini. Следует учитывать, что представители этого подотряда населяют практически все области Палеоген. Однако для Мадагаскарской области эндемичным является самое многочисленное надсемейство Lemuroidea. Оно включает семейства: карликовые лемуры Cheirogaleidae (около 30 видов), лемуры Lemuridae (около 22 видов), тонкотелые лемуры, или лепилемуры Lepilemuridae (около 26 видов), индриевые Indridae (около 19 видов), руконожковые Daubentonidae (1 вид). К мышиным, или карликовым, лемурам относится самый мелкий представитель отряда приматов. Типичный представитель семейства лемуры – лемур-катта *Lemur catta*, или кошачий лемур. Для него характерен хвост, превышающий по длине тело, в окраске которого чередуются кольца черного и белого цвета. Ведет полуназемный дневной образ жизни. Держится крупными стаями. К лемурам относятся и наиболее крупные из приматов – мадагаскарские мегаладаписы (род *Megaladapis*), размером с быка и весом до 200 кг. Они вымерли около тысячи лет назад. Самый крупный представитель современных лемуров (короткохвостый индри *Indri indri*) относится к семейству индриевые. Это древесное животное, лишь иногда спускающееся на землю,

где передвигается на задних лапах большими прыжками. К семейству руконожковые относится всего один вид – руконожка, или ай-ай *Daubentonia madagascariensis*. Это крупный длиннохвостый большеухий зверек с крупными глазами, ведущий ночной образ жизни. Строением лап существенно отличается от остальных низших приматов: все пальцы вооружены когтями, кроме первого пальца задних конечностей, который несет ноготь. Третий палец на передних лапах очень длинный и тонкий, практически лишенный мягких тканей, им руконожка пользуется при добывании пищи. Основу питания составляют личинки насекомых и плоды. Насекомых находит по шуму, производимому личинками внутри стволов деревьев. Для того чтобы добраться до добычи, руконожка выгрызает резцами отверстие в дереве и достает насекомое специализированным третьим пальцем лапы.

Грызуны Мадагаскарской области немногочисленны. Все они являются представителями субэндемичного семейства незомеиды *Nesomyidae*. На Мадагаскаре встречаются 23 вида эндемичного подсемейства мадагаскарских хомяков *Nesomyinae*. Они замещают отсутствующих на острове песчанок, крыс, сонь и т. д., что выражается в том числе и во внешнем сходстве.

Хищные Мадагаскарской области весьма специфичны. Они представлены эндемичным для области семейством мадагаскарские хищники *Eupleridae*. Ранее их сближали с виверровыми, но данные молекулярно-генетического анализа показали их самостоятельность. Наиболее близкими родственниками мадагаскарских хищников являются мангусты. Вероятно, мадагаскарские хищники произошли от мангустообразного предка, пересекшего в позднем олигоцене или в раннем миоцене (от 20 до 30 млн лет назад) Мозамбикский пролив. Таким образом, по сравнению с другими мадагаскарскими группами млекопитающих они являются относительно молодым таксоном. Несмотря на молодость, мадагаскарские хищники заняли самые различные экологические ниши. Систематически они делятся на два подсемейства – мадагаскарские мунго *Galidiinae* и фаналуковые *Euplegiinae*. Самый крупный представитель хищных млекопитающих на Мадагаскаре – фосса *Cryptoprocta ferox*. Длина тела этого животного достигает 76 см, хвоста – 65 см. Иногда фосс выделяют в отдельное подсемейство. Внешне они несколько напоминает кошек, поэтому их длительное время причисляли к семейству кошачьих.

Единственным представителем отряда копытных на Мадагаскаре является небольшая кистеухая свинья *Potamochoerus larvatus*, родственная африканскому виду. Возможно, она появилась на остро-

ве недавно, попав сюда в плейстоцене. Не исключено, что этот вид был завезен человеком. Ранее на острове обитали своеобразные небольшие мадагаскарские бегемоты (*Hippopotamus madagascariensis* и *Hippopotamus lemerlei*). Вымерли мадагаскарские бегемоты уже в историческое время, в XV в., вероятно, в результате деятельности человека.

Несмотря на древность фауны Мадагаскара, в ее составе отсутствуют как однопроходные (яйцекладущие млекопитающие Австралийской области), так и сумчатые (в настоящее время обитающие только в Австралии и Америке, но в прошлые эпохи встречавшиеся и в Европе). Что касается приматов, то на Мадагаскаре полностью отсутствуют высшие приматы, в том числе человекообразные обезьяны, широко распространенные в Эфиопской и Индо-Малайской областях. Интересно, что в плейстоцене территории Мадагаскара достигли трубкаллы, однако впоследствии они вымерли. На Мадагаскаре отсутствуют такие встречающиеся в Африке и в Азии животные, как хоботные, даманы, непарнокопытные. Здесь нет ни ящеров, ни зайцеобразных.

### **Птицы**

Орнитофауна Мадагаскара относительно бедна видами, однако для нее характерны поразительное своеобразие и масса существенных отличий от фауны Эфиопской области. Подавляющее большинство птиц появилось на острове, прилетев сюда с Африканского материка, отчетливо проявляются в авифауне и азиатские элементы.

В Мадагаскарской области встречаются многие из широко распространенных групп птиц Старого Света. Большинство из них представлено эндемичными видами. Среди этих групп можно назвать поганок, ибисов, ястребов, орланов, канюков, соколов, куропаток, трехперсток, пастушков, бекасов, тиркушек, рябков, горлиц, попугаев, сипух, сплюшек, ушастых сов, козодоев, зимородков, жаворонков, трясогузок.

Эндемизм мадагаскарской авифауны проявляется и на более высоком систематическом уровне – на уровне семейств. Среди них вымершие (в том числе и благодаря человеку) бескилевые эпиорнисы *Aepyornithidae*. В настоящее время единого мнения о числе видов этих птиц не существует. Разные исследователи выделяют от 4 до более чем полутора десятков видов эпиорнисов, которых объединяют в два рода – собственно эпиорнисы *Aepyornis* и мюллерорнисы *Mullerornis*. Самый крупный *Aepyornis maximus* достигал трехметровой высоты и имел массу около 400 кг. Длина яиц этого вида эпиорниса достигала 34 см, а их объем составлял 12 литров. Последние эпиорнисы были истреблены после XVII в.



Еще в одном вымершем эндемичном подсемействе дронтовые Raphinae было два монотипических рода. Нелетающие голуби дронты были крупные, размером с гуся птицы с большой головой, мощным клювом и с небольшими редуцированными крыльями. Обитая на Маскаренских островах, там, где не было наземных хищников, дронты утратили способность к полету. Поэтому они оказались легким объектом охоты для матросов, которые пополняли мясом дронтов корабельные запасы мяса. Также большой вред дронтам нанесли завезенные человеком на острова собаки и свиньи. К концу XVIII в. дронты были полностью истреблены. Ближайшим ныне живущим родственником дронтов является обитающий на островах восточной части Индийского океана гривистый голубь *Caloenas nicobarica*.

Современные эндемичные семейства Мадагаскарской области также довольно разнообразны, хотя и не содержат большого числа видов. Пастушковые куropатки (или мадагаскарские пастушки) Mesitornithidae включают в себя три вида. У этих птиц длинный хвост, короткие и широкие крылья, удлинённые ноги. Пастушковые куropатки летают плохо и ведут наземный образ жизни, хотя гнезда устраивают на деревьях. Современные исследователи часто выделяют пастушковых куropаток в отдельный отряд Mesitornithiformes.

В эндемичном семействе куролюбые Leptosomatidae, которое относится к отряду ракушеобразных, один вид – куrol *Leptosomus discolor*. Это сравнительно крупная неярко окрашенная птица, которая обитает в лесах и в редколесьях. Гнездится в дуплах, реже в норах. Еще одно эндемичное мадагаскарское семейство ракушеобразных – земляные ракушки Brachypteraciidae. Оно включает в себя 5 видов наземных птиц, которые охотятся на крупных насекомых, ящериц и змей.

Эндемичные воробыинообразные представлены двумя семействами. Ванговые Vangidae объединяют 15 видов. Это мелкие и средних размеров птицы, плотного телосложения, яркой окраски и с разнообразной формой клюва – от мощного и толстого до тонкого длинного и изогнутого. Внешне сходны со скворцами и сорокопутами. Живут в лесах, гнездятся на деревьях. В семейство филепиттовые Philepittidae включают 4 вида небольших птиц с широкими округлыми крыльями и коротким хвостом. Населяют горные леса Мадагаскара. Один вид питается плодами и ягодами, другой – насекомыми, нектаром и пылью цветков.

Близость Эфиопской и Мадагаскарской фаун прекрасно иллюстрируется присутствием на острове афротропических семейств, подсемейств и родов птиц, таких как молотоглавы, луневые ястреба, саротуры, сережкоглазковые, ткачиковые и некоторые другие. С другой стороны,

в авифауне Мадагаскарской области отсутствуют страусы, птицы-секрети, турако, птицы-носороги, бородачки, медоуказчики и т. д.

Несколько представительнее выглядят связи мадагаскарской орнитофауны с Ориентальной областью. На Мадагаскар (впрочем, как и на Африканский континент) из Южной и Юго-восточной Азии проникают личинкоедовые, бюльбюлевые, монарховые, тимелевые, белоглазковые, азиатские кукушки, дронговые и другие группы птиц.

### ***Рептилии***

По самым скромным подсчетам на острове обитает 1 вид крокодилов, 13 видов сухопутных черепах и около 240 видов чешуйчатых, в том числе 180 видов ящериц и 60 видов змей. В целом для Мадагаскарской фауны пресмыкающихся характерны те же самые черты, что и для фаунистических комплексов других групп позвоночных. Прежде всего, это значительное видовое разнообразие в пределах ограниченного набора крупных таксонов. При этом каждая крупная группа видов представляет всего несколько семейств или родов. Для пресмыкающихся будет характерна высокая доля эндемиков на уровне вида и отсутствие эндемичных семейств.

С одной стороны, здесь имеются роды с малым числом видов, в основном эндемичные; они являются реликтами древних эволюционных ветвей, нашедших убежище на острове. С другой стороны, встречаются сильно дифференцированные роды, которые могут включать более 30 видов, как эндемичных, так и нет. Пресмыкающиеся острова родственны преимущественно африканским видам. Особенности герпетофауны косвенно указывают на изолированное развитие острова, рано начавшееся и продолжавшееся непрерывно в течение длительного времени. Многие виды попали сюда совершенно случайно, в разное время преодолев океанические пространства.

Эндемичным для Мадагаскарской области будет семейство мадагаскарских игуан *Opluridae*, которое включает в себя 7 видов некрупных ящериц. Следует подчеркнуть, что основная часть видов инфраотряда игуановые *Iguania* обитает в Неотропиках. Взаимосвязь с фауной Западного полушария можно проследить и на примере рода карликовых гекконов *Lygodactylus*, которые обитают в Африке, на Мадагаскаре и в Южной Америке. Среди представителей семейства гекконовые *Gekkoninae* для Мадагаскара и прилегающих островов характерны большое число эндемичных родов. Среди них плоскохвостые мадагаскарские гекконы *Uroplatus*, которые славятся своей способностью маскироваться на коре и листьях деревьев, и мадагаскарские дневные гекконы *Phelsuma*, которые насчитывают в области 52 вида.

На Мадагаскаре обитают свыше 50 видов хамелеонов *Chamaeleonidae*. Это свидетельствует о том, что, хотя центром возникновения группы считается Восточная Африка, центром видового разнообразия является именно Мадагаскар. Здесь обитает и самый крупный представитель семейства – *Chameleo oustaleti* длиной 68 см, и самый мелкий – из рода *Brookesia* – длиной 45 мм.

Субэндемичным для Мадагаскарской области является семейство геррозавры *Gerrhosauridae*. Большинство видов семейства населяют Африканский континент, в то время как на Мадагаскаре распространено эндемичное подсемейство *Zonosaurinae*. Подавляющее большинство видов сцинков *Scincidae*, встречающихся в области, являются эндемичными. Из 10 родов 2 являются пантропическими, 2 – преимущественно африканскими и 10 – эндемичными для Мадагаскара. Примечательно, что в Мадагаскарской области отсутствуют такие широко распространенные семейства ящериц Старого Света, как агамы, вараны, собственно ящерицы.

На Мадагаскаре обитают представители трех семейств змей: слепозмейки *Typhlopidae*, ложноногие змеи *Boidae* и ужовые змеи *Colubridae*. Ни аспидовые змеи, такие как кобры и мамбы, ни гадюковые, в том числе гадюки и гремучники, здесь не встречаются. Отсутствуют широко представленные в Эфиопской области питоны, узкоротые и яичные змеи.

Из черепах следует отметить мелкую (длина тела 10 см) паучью черепаху *Paxis arachnoides*, а также лучистую *Asterochelys radista*, клювогрудую *A. uniphora* и плоскую *A. planicauda* черепах. В Мадагаскарской области встречается и гигантская черепаха *Megalochelys gigantea*, достигающая в длину 123 см. Раньше она была широко распространена на большинстве островов описываемого региона, но к настоящему времени сохранилась лишь на острове Альдабра.

### **Амфибии**

Фауна земноводных, представляющая собой пеструю смесь африканских и индийских групп, включает около 150 видов, однако группы индийского происхождения преобладают. Наиболее многочисленны узкороты *Microhylidae*, среди которых имеются три эндемичных подсемейства лопатоногих узкоротов *Scaphiophryninae*, красных узкоротов *Dyscophinae* и изменчивых узкоротов *Cophylinae*. К узкоротам принадлежит и томатный узкорот (лягушка-помидор) *Dyscophus guineti*, окрашенный в оранжево-красный цвет. Африканское семейство прыгуний *Hyperoliidae* представлено в том числе и двумя эндемичными родами – мадагаскарские прыгуни *Heterixalus* и сейшельские пры-

гуны *Tachysnemis*. Встречаются в Мадагаскарской области и представители веслоногих лягушек Rhacophoridae, имеющих азиатское происхождение. Отсутствуют некоторые широко распространенные семейства, например, настоящие жабы Bufonidae. Эндемичным для Мадагаскарской области является единственное семейство мантиллы Mantellidae, объединяющее яркоокрашенных, преимущественно древесных лягушек.

### **Пресноводные рыбы**

Фауна пресноводных рыб бедна – менее 20 видов, в основном африканского происхождения, причем в этой области полностью отсутствуют строго пресноводные представители семейства карповые, богато представленные в Эфиопской области.

## **4.2.3. Индо-Малайская (Ориентальная) область**

Индо-Малайская область занимает в материковой части Евразии полуострова Индостан и Индокитай, южную и юго-восточную часть Китая. Западная граница протекает по пустыне Тар, где фауна области контактирует с фаунистическими комплексами Ирано-Туранской провинции Палеарктики, образуя довольно широкую переходную зону. Северная граница может быть четко прослежена лишь в западной части, где она проходит по южному склону Гималайской горной системы. Восточнее выраженность ее теряется. Большинство зоогеографов считает, что граница между Индо-Малайской и Голарктической областью проходит между бассейнами рек Хуанхэ и Янцзы, упираясь в Тихий океан в устье последней. Севернее располагается обширная переходная зона, где происходит взаимопроникновение манчжурских и индо-малайских фаун. Она охватывает юго-восточные регионы Китайско-Гималайской подобласти Палеарктики. Юго-восточная граница Индо-Малайской области подробно рассмотрена в разделе, посвященном границам Палеогейского царства. Островная часть области представлена большей частью Малайского архипелага, островами Шри-Ланка, Хайнань, Тайвань, Лаккадивские, Андаманские, Никобарские и некоторыми другими.

Фауне Ориентальной области присущи некоторые характерные черты. Прежде всего, это незначительное количество эндемичных отрядов и семейств. При этом в области отсутствуют лишь очень немногие широко распространенные группы, что свидетельствует о богатстве фауны этого зоогеографического региона. Существует большое сходство с фауной Афротропической области, что выражается наличием целого

ряда общих групп высокого ранга. Даже в юго-восточных регионах области, где происходит проникновение австралийских элементов, фауна чрезвычайно резко отличается от Нотогейской. Обширные сухопутные границы с широкими переходными зонами с Палеарктикой обуславливают широкое внедрение палеарктических элементов в Индо-Малайскую область с одной стороны и проникновение индо-малайских в Палеарктику с другой. Большинство специалистов выделяет в составе Индо-малайской области **Индийскую, Индо-Китайскую и Малайскую** подобласти. Индийская подобласть включает в себя территорию Индийского субконтинента и о. Шри-Ланка. Индо-Китайская подобласть расположена на крайнем юго-востоке азиатского материка (но в нее не входит Малаккский полуостров). На западе она граничит в дельте Брахмапутры с Индийской подобластью, а на северо-востоке с Голарктикой. К этой подобласти относятся также о-ва Тайвань и Хайнань. Малайская подобласть включает полуостров Малакку, Филиппинский архипелаг и Зондские о-ва до о. Бали. Восточная граница ее проходит по Макассарскому проливу, не включая Сулавеси и Малые Зондские о-ва.

### **Фауна позвоночных животных Индо-Малайской области** **Млекопитающие**

Среди землеройкообразных субэндемичным является подсемейство китайских землеройковых кротов *Uropsilinae*, представители которого населяют высокогорные леса на границе Индо-Малайской и Палеарктической областей. Ежеобразные области довольно своеобразны. Для Индо-Китайской и Малайской подобластей будет характерно практически эндемичное подсемейство гимнуровых *Galericinae*. Оно объединяет млекопитающих, внешним обликом напоминающих крыс, тело которых покрыто не иглами, а жесткими волосами. Только один вид гимнур проникает на самый юг Китайско-Гималайской подобласти Палеарктики.

Рукокрылые очень разнообразны и представлены многими семействами и подсемействами, которые встречаются в Голарктике. Это подковоносые, бульоговые, гладконосые и некоторые другие. Очень разнообразны различные крылановые *Pteropodidae*. Многие группы сближают фауну Индо-Малайской области с тропическими регионами Старого Света (ложные вампиры, листоносы Старого Света, щелеморды, длиннокрылы) и с Неотропической областью (мешкокрылы). Есть и эндемичное семейство свиноносов *Craseonycteridae*, представленное всего лишь одним видом. Эти са-

мые маленькие представители рукокрылых, а возможно, и вообще млекопитающих, были обнаружены в Таиланде только в 1974 г.

Для Индо-Малайской области эндемичны 2 небольших отряда млекопитающих: шерстокрылы *Dermoptera* и тупайи *Scandentia*. К отряду шерстокрылов относится два вида зверей средних размеров, населяющих равнинные тропические леса. Характерная особенность шерстокрылов – широкая покрытая шерстью перепонка, идущая от шеи, полностью захватывающая обе пары конечностей и хвост зверька. С помощью перепонки шерстокрылы способны совершать огромные планирующие прыжки с дерева на дерево. Распространены шерстокрылы преимущественно в Малайской подобласти, включая Филиппинские о-ва, Яву и Калимантан. Систематическое положение отряда долгое время было дискуссионным. В настоящее время по данным молекулярно-генетических исследований шерстокрылов принято объединять в одну кладу с приматами и вторым эндемичным для Индо-Малайской области отрядом – тупайями. Он объединяет 5 родов и 16 видов небольших древесных зверьков, внешним обликом отдаленно напоминающих наших белок. Распространены тупайи по всей Индо-Малайской области от Индии до Филиппинских и Зондских островов.

Мокроносовые обезьяны Индо-Малайской области не столь разнообразны как в Мадагаскарской и демонстрируют связи с Эфиопской областью. Они представлены двумя родами семейства лориевые – тонкие *Loris* и толстые *Nycticebus* лори. Из подотряда сухоносовых обезьян субэндемичным для области является уникальное семейство долгопятовые *Tarsiidae*. Это небольшие млекопитающие с большой круглой головой, широкой укороченной мордой с очень крупными глазами. Уши большие, голые и подвижные. Передние конечности значительно короче задних; в стопе особенно удлинен пяточный отдел, откуда взято и название животных – долгопяты. После проведенной в 2010 г. ревизии принято выделять 3 рода долгопятов, которые распространены в тропических лесах Зондских (Калимантан, Суматра и др.) и Филиппинских островов. Несколько видов долгопятов обитают на Сулавеси, т. е. уже в Папуасской подобласти Австралийской области. Семейство мартышкового представлено тонкотелами и макаками, в то время как собственно мартышек, которые широко распространены в Эфиопской области, в Индо-Малайской области нет. Напротив, видовое разнообразие макак практически полностью сконцентрировано в этом фаунистическом регионе. Среди человекообразных обезьян эндемичным семейством являются гиббоновые *Hylobatidae*. К нему относят

17 видов приматов, населяющих тропические леса Индо-Китайской и Малайской подобластей. Отличительные особенности гиббонов – очень длинные передние конечности, намного превосходящие по длине задние. Гиббоны хорошо известны благодаря своей способности к брахиазии. Из семейства гоминид для Индо-Малайской области эндемичны два вида орангутанов – калимантанский *Pongo pygmaeus* и суматранский *Pongo abelii*, населяющие острова Калимантан и Суматра.

Фауну Эфиопской и Индо-Малайской областей сближает присутствие в них представителей отряда ящеры, или панголины. В Ориентальной области он представлен 4 видами.

Грызуны в Индо-Малайской области чрезвычайно многочисленны. Хомяковые, столь разнообразные в Голарктике, представлены полевыми, которые проникают только на север области. Из мышинных довольно много песчанок Gerbillinae (иногда выделяются в отдельное семейство Gerbillidae), которые очень широко распространены на Индийском субконтиненте. Настоящие мышинные в Индо-Малайской области достигают одного из пиков своего разнообразия. Только в материковой части области насчитывается несколько десятков эндемичных родов. Среди них бандикота *Bandicota*, индокитайские крысы *Berylmys*, азиатские древесные мыши *Chiromyscus*, соневидные мыши *Chiropodomys*, обезьяньи мыши *Hapalomys* и многие другие. Но первенство по эндемизму мышинных держат о-ва Филиппинского архипелага, где обитают представители многих уникальных родов, в том числе самые крупные из мышинных грызунов – гигантские тонкохвостые крысы *Phloeomys*. Их длина, вместе с хвостом, достигает 48 см. Другой чрезвычайно разнообразной группой грызунов Индо-Малайской области являются беличьи. Среди них необходимо упомянуть эндемичные подсемейства гигантских белок Ratufinae, которые достигают размеров кошки, и прекрасных белок Callosciurinae, отличающихся пестротой окраски меха. Эндемиком Индо-Малайской области является семейство колючих сонь Platacanthomyidae, которое объединяет всего 3 вида мелких древесных млекопитающих. Систематическое положение и родственные связи семейства до сих пор являются предметом дискуссии. Эндемичным является и уникальное семейство Diatomyidae, с единственным видом лаосская скальная крыса *Laonastes aenigmamus*. До 2004 г. эти грызуны были известны только по ископаемым останкам, наиболее поздние из которых датировались поздним миоценом. Поэтому после открытия этот вид получил неофициальное прозвище «латимерия среди грызунов». Рассказ о грызунах Индо-Малайской области был бы неполным без упоминания о представителях семей-

ства дикобразовых, которые распространены и в Эфиопской области и в Палеарктике, но в Ориентальной области видовое разнообразие их самое большое (8–9 видов).

Представители отряда хищные в Индо-Малайской области включают большое число широко распространенных семейств, некоторые из них отличаются высоким видовым разнообразием. В фауне псовых, кроме обычных в Палеарктике видов, следует отметить красного волка рода *Cuon*. Он проникает и в Китайско-Гималайскую подобласть Палеарктики, но именно в Ориентальной области сосредоточено наибольшее число подвидов, которым некоторые систематики придают видовой статус. По числу видов семейства медвежьи Ориентальная область не уступает Голарктике. Эндемичными для области являются медведь-губач *Melursus ursinus* и малайский медведь *Helarctos malayanus*. В горных бамбуковых лесах Китая обитает самый необычный и редкий представитель семейства – бамбуковый медведь, или большая панда *Ailuropoda melanoleuca*. Длительный спор систематиков о принадлежности этого уникального вида был решен в пользу отнесения его к медвежьи, а не к енотовым. Эндемичным семейством хищных млекопитающих Индо-Малайской области являются пандовые *Ailuridae*. Оно включает единственный ныне живущий вид – малую панду *Ailurus fulgens*, которая обитает в горных лесах Индии, Непала, Китая. Этот вид также долгое время относили к семейству енотовых. Кошачьи Ориентальной области несколько разнообразнее, чем в Эфиопской области и в Палеарктике. В ней представлены такие крупные кошки, как тигр *Panthera tigris*, леопард, лев (сохранилась изолированная популяция азиатских львов в Гирском лесу Индии). Эндемичными для области являются два вида рода дымчатых леопардов *Neofelis*. Мелкие кошачьи представлены несколькими видами рода азиатские кошки *Prionailurus*, эндемичными мраморной кошкой *Pardofelis* и катопумами *Catopuma*. Богато видами и семейство виверровых, которое также широко распространено в Эфиопской области. Оно представлено как общими с Африкой, так и эндемичными и субэндемичными подсемействами. Среди них полосатые циветты *Hemigalinae*, мусанги *Paradoxurinae*, азиатские линзанги *Prionodontinae*. Общим с Эфиопской областью является и семейство мангустовые. Из африканского семейства гиеновые в Индо-Малайскую область проникает только один вид – гиена полосатая. Фауна кунных уступает в своем разнообразии Палеарктике. Уникальным для области будет являться только род хорьковые барсуки *Melogale*, который ряд генетиков выделяют в эндемичное подсемейство *Helictidinae*.



Хоботные в Индо-Малайской области представлены эндемичным азиатским, или индийским, слоном *Elephas maximus*. В настоящее время большая часть слонов в Юго-Восточной Азии представлена домашними животными, хотя в отдельных регионах сохранились и дикие популяции слонов.

Носороги представлены двумя родами и тремя видами. К роду индийские носороги *Rhinoceros* принадлежат два вида – собственно индийский, или панцирный, носорог *R. unicornis* и яванский носорог *R. sondaicus*. Второй род – суматранские носороги, представлен одним видом *Dicerorhinus sumatrensis*. В настоящее время стабильной численностью отличается только индийский носорог, два других вида находятся на грани исчезновения.

Другим древним представителем непарнокопытных Индо-Малайской области является эндемичный чепрачный тапир *Tapirus indicus*. Остальные четыре вида, относящихся к семейству Tapiridae, обитают в Южной и Центральной Америке. Азиатские и американские тапиры разошлись от 20 до 30 млн лет назад, а в Южную Америку они попали уже в процессе Великого Американского обмена не раньше 2–3 млн лет назад. Большую часть своей истории тапиры были широко распространены по всему северному полушарию, где они вымерли, вероятно, в плейстоцене. Чепрачный тапир населяет полуостров Малакка и о. Суматра.

Фауна парнокопытных Индо-Малайской области имеет черты своеобразия, отличающие ее от парнокопытных Эфиопской области и Палеарктики. Нежвачные парнокопытные представлены довольно разнообразными представителями семейства свиньи. Область можно считать центром видового разнообразия этого семейства. Практически повсеместно распространен обыкновенный кабан. Отдельные регионы вошли в его ареал естественным образом, а где-то кабан был расселен человеком. К этому же роду *Sus* относится девять видов свиней (карликовая *S. salvanius*, яванская *S. verrucosus* и др.), эндемичных для Индо-Малайской области.

Фауну области с Афротропиками роднит наличие архаичного семейства оленьковых Tragulidae, а с Палеарктикой разнообразие представителей подсемейства оленей Старого Света Cervinae. Среди последних особенно хочется выделить два эндемичных рода примитивных оленей. Это хохлатые олени *Elaphodus* и мунтжаки *Muntiacus*. У них маленькие рога и выступающие, как у кабарги, верхние клыки. Собственно олени в Индо-Малайской области образуют центр видового разнообразия.

В отличие от Эфиопской области, фауна Индо-Малайской области крайне бедна настоящими антилопами, отсутствуют многие под-

семейства африканских копытных. Наоборот, область богаче других представителями подсемейства бычьи Bovinae, особенно собственно быками. К этому подсемейству относятся четырехрогие антилопы *Tetracerus*, нильгау *Boselaphus*, азиатские буйволы *Bubalus bubalis*, та-мароу *B. mindorensi*, саола *Pseudoryx nghetinhensis*, купрей *Bos sauveli*, бантенг *B. javanicus*, гаур *B. frontalis* и некоторые другие.

### Птицы

Орнитофауна Индо-Малайской области очень разнообразна. В ее состав входит большинство широко распространенных семейств Евразии. Однако эндемичных семейств меньше, чем в Эфиопской и Мадагаскарской областях. Наибольшие связи прослеживаются с Палеарктической и Эфиопской фаунами птиц. Влияние австралийских фаунистических элементов относительно невелико и проявляется лишь в отдельных регионах.

Курообразные представлены разнообразными фазановыми. Число видов этой группы в Индо-Малайской области больше, чем в какой-либо иной. В регионе обитают родоначальники большинства домашних пород кур – дикие банкивские куры *Gallus gallus*. Второй уже давно одомашненный вид – обыкновенный павлин *Pavo cristatus*, распространен по всему Индостану и на Шри-Ланке. В Индо-Китайской и Малайской подобласти его сменяет другой вид – зеленый павлин *Pavo muticus*. Родство орнитофаун Афротропиков и Ориентальной области проявляется в широком распространении в обоих регионах франколинов. Из Австралазии в область проникают представители семейства сорных кур Megapodiidae.

Фауна гусеобразных в основном состоит из представителей групп, имеющих обширные ареалы в фауне Старого Света. Стоит отметить род карликовых гусей *Nettapus*, которые распространены как в Афротропиках, так и в Ориентальной области, монотипичный род гребенчатых уток *Sarkidiornis* с ареалом, охватывающим тропические регионы Африки, Южной Америки, Юго-Восточной Азии, а также тропикополитный род свистящих, или древесных, уток, уже упоминавшийся при анализе орнитофауны Эфиопской области.

Среди аистообразных примером пантропических форм могут служить аисты-клювачи *Mycteria*, которые населяют Южную Америку, Африку и Ориентальную область. Взаимосвязь Эфиопской и Индо-Малайской орнитофаун хорошо иллюстрирует распространение аистов-разинь *Anastomus* и марабу *Leptoptilos*.

Довольно разнообразны представители отряда ястребообразные. Среди эндемичных или субэндемичных родов следует отметить

орланов-рыболовов *Ichthyophaga*, эффектных филиппинских орлов *Pithecophaga*, орлов-яйцеедов *Ictinaetus*, хохлатых орлов Старого Света *Nisaetus*.

Фауна голубеобразных Индо-Малайской области уступает по своему богатству соседней Новогвинейской области. Только плодоядные голуби подсемейства *Trogoninae* образуют здесь центр своего видового разнообразия. Очень своеобразно субэндемичное подсемейство гривистых голубей *Caloenadinae*, единственный представитель которого населяет кроме Ориентальной еще и о-ва Новогвинейской области.

В Индо-Малайской области обитает почти треть видов мировой фауны семейства кукушковые *Cuculidae*. Среди них есть как виды – гнездовые паразиты, так и птицы с нормальным гнездовым поведением. Наряду с эндемичными для Ориентальной области родами (такими как *Rhopodytes*, *Lepidogrammus*, *Surniculus* и т. д.), в орнитофауне присутствуют группы, демонстрирующие обширные афротропические и австралийские связи. Среди последних особенно следует отметить представителей подсемейства *Centropodinae*, которые населяют тропические регионы Старого Света в Эфиопской, Мадагаскарской, Ориентальной, Новогвинейской и Австралийской областях.

Как уже отмечалось при анализе Эфиопской области, для этих двух зоогеографических регионов характерны птицы-носороги семейства (подсемейства) *Bucerotidae* (*Bucerotinae*). Другие ракшеобразные довольно многочисленны и представлены семействами сизоворонковые, всеми тремя семействами группы зимородков – настоящими зимородками *Alcedinidae*, древесными зимородками *Halcyonidae*, водными зимородками *Cerylidae*, а также шурковые.

Дятлообразные по обилию видов уступают только Неотропикам. Эндемично семейство азиатских бородаток *Megalaimidae*, которых, впрочем, иногда объединяют с африканскими и неотропическими видами в пантропическое семейство бородатковых. Общим с Эфиопской областью является семейство медоуказчиков. Собственно дятловые *Picidae* Индо-Малайской области, с одной стороны, обладают определенным своеобразием и образуют целый ряд эндемичных родов, с другой стороны, в фауне присутствует целый ряд тропикополитных надвидовых группировок. Примером может быть подсемейство дятловых *Picumninae*, которые обитают в тропиках Южной Америки, Африки и Юго-Восточной Азии.

В состав орнитофауны Индо-Малайской области входит более десятка видов пантропического отряда трогонообразные *Trogoniformes*.

Субэндемично семейство хохлатых стрижей *Hemiprocidae* из отряда стрижеобразных. В отличие от настоящих стрижей, они способны садиться на ветки деревьев. Из козодоеобразных *Caprimulgiformes* заслуживает внимания семейство лягушкоротов *Podargidae*. Они населяют только Индо-Малайскую область и прилегающие зоогеографические регионы (Новую Гвинею, Австралию, некоторые острова Океании).

Особенно богата фауна воробьинообразных Ориентальной области. Для целого ряда широко распространенных семейств в регионе располагается не только центр видового разнообразия, но и центр происхождения. Прimitивные кричащие воробьиные и некоторые другие систематические группы сближают Эфиопскую и Индо-Малайскую фауну. Как уже упоминалось ранее, обе области населяют рогоклювы, причем в Ориентальной они представлены тремя подсемействами: ширококлювки *Pseudocalyptomeninae*, зеленые рогоклювы *Calyptomeninae*, азиатские рогоклювы *Eurylaiminae*. Второе семейство кричащих воробьиных Старого Света – питтовые. Большинство представителей этого семейства (более двадцати видов) населяют именно Индо-Малайскую область. По одной из существующих моделей (Ericson et al., 2001), расселение кричащих в Восточном полушарии шло по мере раскола Гондваны через Мадагаскар и Индостан еще до столкновения последнего с Евразией.

Родство Индо-Малайской и Эфиопской орнитофаун проявляется при анализе распространения таких семейств, как лесные сорокопуды *Prionopidae*, которых в эволюционном плане последнее время принято сближать с африканскими сережкоглазками и мадагаскарскими вангами. Напротив, населяющие тропики Восточного полушария дронговые *Dicruridae* имеют скорее всего индо-малайское происхождение и проникли затем в Африку и Австралазию, то же относится и к семейству личинкоедовые *Camperphagidae*. Центр видового разнообразия белоглазковых, бульбюлевых, земляных тимелий *Pellorneidae*, собственно тимелевых *Timaliidae*, нектарницевых и т. д. также приурочен к рассматриваемому зоогеографическому региону. Хотя видов семейства скворцовые в Индо-Малайской области несколько меньше, чем в Эфиопской, но, по мнению ряда исследователей, происхождение этой группы птиц и базальная радиация происходили в Юго-Восточной Азии.

Семейство монарховые, распространенное в Палеотропиках и Нотогее, наиболее многочисленно именно в Индо-Малайской области. Центр видового разнообразия, а возможно, и происхождения иволговых *Oriolidae* также приурочен к этому зоогеографическому региону.

Тропические леса от Индии до Больших Зондских островов населяют представители двух родов эндемичного семейства листовковых Chloropseidae из отряда воробьинообразных, в окраске оперения которых, как правило, сочетаются зеленые и желтые цвета. Несколько крупнее по размерам листовок ирены (род *Irena*), которых раньше объединяли с листовками в одно семейство, а в настоящее время выделяют в отдельное эндемичное семейство иреновых Irenidae. В настоящее время из семейства листовковые выделено еще одно эндемичное для Ориентальной области семейство йоровые Aegithinidae. Обитающего только на острове Борнео в Малайской подобласти щетинкового сорокопута сейчас принято выделять в отдельное эндемичное семейство Pityriaseidae. Развитие молекулярно-генетических методов позволило выделить еще несколько эндемичных для Индо-Малайской области семейств. Это прежде всего бесхвостые тимелии Pnoerygidae, которых ранее относили к семейству тимелевые, эндемичным семейством стало Eupetidae с единственным представителем – флейтист-пастушок *Eupetes macrocerus*.

### **Рептилии**

Богатая фауна рептилий Индо-Малайской области представлена черепахами, ящерицами, змеями и крокодилами. Последние довольно разнообразны по своему видовому составу. Кроме семейства собственно крокодилов Crocodylidae, в герпетофауне региона присутствует эндемичное семейство гавиаловых Gavialidae. Оно включало в себя до недавнего времени один вид, населяющий Индийский субконтинент, – гавиал *Gavialis gangeticus*. Это узкоспециализированный рыбоядный крокодил с очень длинным, тонким вытянутым рылом. В последнее время по данным молекулярно-генетических исследований к семейству присоединяют еще один вид, обитающий в Малайской подобласти, – гавиалового крокодила *Tomistoma schlegelii*. Черепахи, населяющие Индо-Малайскую область, представлены в основном азиатскими пресноводными или болотными Geoemydidae черепахами. Сухопутные черепахи Testudinidae немногочисленны. Эндемичное семейство большоголовых черепах Platysternidae включает единственный вид – большоголовую черепаху *Platysternon megacephalum*, обитающую в Южном Китае, Бирме и на Индокитайском полуострове. Эта сравнительно небольшая черепаха имеет несообразно крупную голову, которая из-за своих размеров не может втягиваться под панцирь.

Из широко распространенных семейств ящериц в Индо-Малайской области особенно обильны агамы, гекконы и сцинки. Этим трем

главенствующим семействам ящериц значительно уступают собственно ящерицы, веретеницы, вараны и хамелеоны. Распространение последних в области прекрасно иллюстрирует связи фаунистических комплексов Индо-Малайской и Эфиопской областей. Среди агамовых, центр видового разнообразия которых располагается в Ориентальной области, выделяются своеобразные летучие драконы *Draco volans*. Широкие кожистые складки на боках тела позволяют им планировать при прыжках с деревьев. Летучие драконы выделяются в эндемичное подсемейство *Draconinae*. Среди ящериц субэндемично семейство *Dibamidae*, включающее 3 вида (один из них обитает на Новой Гвинее) небольших безногих ящериц, внешним обликом напоминающих крупных червей. Дибамусы живут в подстилке влажных тропических лесов, ведут роющий образ жизни, в связи с чем у них полностью редуцировались не только конечности (у самцов сохраняются едва заметные рудименты задних ног), но и глаза. В тропических лесах Калимантана обитает единственный представитель другого эндемичного семейства ящериц (*Lanthanotidae*) – безухий варан *Lanthanotus borneensis*. У этих короткохвостых и коротконогих ящериц полностью редуцирован наружный слуховой проход. Безухий варан близок к настоящим варанам, но некоторыми деталями строения черепа (например, отсутствием верхних височных дуг) напоминает змей. На Комодских островах живут самые крупные из современных ящериц – уникальные комодские вараны *Varanus komodensis*.

Чрезвычайно богата фауна змей Индо-Малайской области, основу которой составляют представители широко распространенных семейств ужовых, аспидовых, гадюковых, питоновых. К питонам принадлежит и одна из крупнейших современных змей – сетчатый питон *Python reticulatus*. Эндемична для Индо-Малайской области и распространена по всей ее территории – от Индии до Филиппин – и самая крупная ядовитая змея в мире – королевская кобра *Ophiophagus hannah* из семейства аспидовых. Присутствуют в Индо-Малайской области и несколько эндемичных семейств змей. В Южной и Западной Индии, а также на Шри-Ланке обитают разнообразные представители семейства щитохвостых *Uropeltidae*. Это небольшие змеи, ведущие роющий образ жизни. Все щитохвостые змеи обладают маленькой заостренной головой с редуцированными глазами и коротким кососрезанным хвостом, вооруженным крупными щитками. В Индокитае, на Больших Зондских и Филиппинских островах живет лучистая змея *Xenopeltis unicolor*, выделяемая в особое семейство *Xenopeltidae*, эндемичное для Индо-Малайской

области. В отличие от большинства других змей, у лучистой змеи сохраняются оба легких. Два других семейства змей – цилиндрические змеи *Cylindrophiiidae* (6 видов) и карликовые цилиндрические змеи *Anomochilidae* (2 вида) родственны друг другу, до недавнего времени их объединяли с некоторыми южноамериканскими видами в семейство вальковатых змей *Anilidae*. Цилиндрические змеи ведут роющий образ жизни. У них верхняя и нижняя челюсти связаны друг с другом нерастяжимой связкой, поэтому ротовое отверстие очень узкое и змеи не способны проглатывать добычу значительной толщины.

### **Амфибии**

Общим с Эфиопской областью из бесхвостых амфибий является семейство узкоротых *Microhylidae*, а распространение семейства *Ceratobatrachidae*, наоборот, объединяет фауну Индо-Малайской области с Австралазийской. Среди бесхвостых амфибий для области эндемично или субэндемично 4 семейства: азиатские рогатые чесночницы *Megophryidae*, крохотницы *Micrixalidae*, карликовые лягушки *Nyctibatrachidae* и *Ranixalidae*. Азиатские (рогатые) чесночницы – самое крупное и наиболее хорошо изученное из них, включает 138 видов, распространенных по всей Юго-Восточной Азии, некоторые проникают в Палеарктику в Тибете и Восточном Китае. Азиатские чесночницы исключительно наземные лягушки, они практически не прыгают, передвигаясь неторопливой походкой. Для всех представителей семейства характерна голова треугольной формы, с крупными, высоко посаженными глазами. У многих видов над глазами образуются заостренные выросты в виде рогов. Оставшиеся 3 эндемичных семейства малочисленны и вместе включают 36 видов мелких наземных лягушек, распространенных в Индии и на Шри-Ланке. Вплоть до самого последнего времени всех их включали в семейство настоящих лягушек, и лишь недавно они были описаны в качестве самостоятельных семейств. Один из представителей семейства карликовых лягушек, миниатюрная ночная лягушка *Nyctibatrachus minimus*, был открыт учеными только в 2007 г. (S. D. Biju et al., 2007) и считается одной из самых маленьких лягушек в мире. К самым оригинальным из эндемичных амфибий Индо-Малайской области относится пурпурная лягушка *Nasikabatrachus sahyadrensis*, описанная исследователями в 2003 г. (S. D. Biju, F. Bossuyt, 2003). Пурпурная лягушка обладает необычной лиловой окраской кожного покрова и непропорционально маленькой головой с несвойственной другим земноводным узкой, заостренной мордой. Родственные связи этого земноводного до сих пор окончательно не установлены, хотя многое указывает на его

мадагаскарское происхождение. Ряд исследователей считает, что вид достоин выделения в отдельное семейство *Nasikabatrachidae* (S. D. Biju, F. Bossuyt, 2003).

Среди двух других отрядов амфибий эндемичных для области семейств нет, отряд безногих представлен эндемичным родом рыбнозмей *Ichthyophis*. Это довольно крупные (до 40 см длиной) червеобразные безногие амфибии темно-бурой или интенсивно голубой окраски. Живут они не в воде, как следует из их названия, а в земле по берегам рек, в водоемах же некоторое время развиваются их личинки.

### ***Пресноводные рыбы***

Пресноводные рыбы Индо-Малайской области близки с Эфиопскими и Палеарктическими. Характерной чертой является отсутствие архаичных систематических групп рыб. Главная черта ихтиофауны – высокое видовое разнообразие представителей семейства карповых *Cyprinidae* и сомовых *Siluridae*. Довольно многочисленны афро-азиатские анабасовые (*Anabantoidei*), из которых необходимо упомянуть известного анабаса (*Anabas scandens*), способного подолгу передвигаться по суше.

## **4.3. ЦАРСТВО НОТОГЕЯ**

В состав царства входят Австралия, Тасмания, Новая Зеландия, Новая Гвинея и некоторые прилегающие острова. К Нотогее условно относят и Полинезийскую область, включающую многочисленные острова Тихого Океана. Согласно другой точке зрения, Полинезийская область принадлежит к Палеогее. Иногда в состав Нотогееи включают еще всю Патагонию и Огненную Землю, располагающиеся в Южной Америке (Лопатин, 1989), которые в настоящем пособии мы относим к Неотропической области. Западная граница Нотогееи проводится по так называемой линии Уоллеса, проходящей между островами Бали и Ломбок, а также Борнео и Сулавеси. К востоку от линии Уоллеса лежит обширная переходная зона между Палеогейской и Нотогейской фаунами.

Формирование Нотогейской фауны тесно связано с историей Австралийского материка после распада древнего южного суперконтинента Гондвана, в состав которого он входил. Как уже упоминалось выше, около 150 млн лет назад южный суперматерик Гондвана распался на западную и восточную часть, разделенные Мозамбикским проливом. В состав Восточной Гондваны входили современные Австралия, Антарктида, Индостан и Мадагаскар. 125 млн лет назад Восточная Гондвана раскололась на «Индигаскар» и Австрало-Антарктиду,



между которыми стал формироваться Индийский океан. Расхождение Австралии и Антарктиды, в свою очередь, произошло 50–60 млн лет назад. Еще несколько миллионов лет Австралия находилась на близком расстоянии к Антарктиде, пока около 40–45 млн лет назад, уже в кайнозой, не начала дрейфовать на север, к своему нынешнему местоположению. Долгое время Австралия была объединена с Новой Гвинеей и Тасманией в единый материк Сахул. Вероятно, в миоцене происходит столкновение Австралийской и Евразийской плит, что приводит к образованию горных систем Новой Гвинее. В это время появляется возможность проникновения Индо-Малайской фауны в Новую Гвинею и Австралию. Еще одним важным событием, повлиявшим на нотогейскую фауну, стало появление в олигоцене циркумполярного течения, что привело к аридизации климата в Австралии. В результате богатство фауны Австралии существенно уменьшилось по сравнению с Новой Гвинеей.

Фауна Нотогеи архаичная и уникальная. Ее специфичность явилась следствием длительной изолированности Австралии и Новой Зеландии от материковых фаун. Причиной тому послужили естественные преграды в виде широких морских проливов, служащих барьерами к распространению многих групп животных. Это привело к сохранению в регионе некоторых уникальных реликтовых фаунистических комплексов, которые давно исчезли на других материках. Вместе с тем изоляция привела к обеднению и дефектности фауны, особенно на островах. В царстве Нотогея выделяют Австралийскую и Новозеландскую области.

### 4.3.1. Австралийская область

К Австралийской области традиционно относят материк Австралия с прилегающими островами (Тасмания, Кенгуру, Кинг, Флиндерс и др.) и остров Новая Гвинея. Западные границы области могут быть проведены по линии Уоллеса по Макассарскому проливу. В нее включаются острова, лежащие к востоку от этой линии, а именно: Ломбок, Сумбава, Флорес, Тимор, Сулавеси, Молуккские, Новая Гвинея.

Процесс формирования фауны Австралийского материка протекал под влиянием длительной изоляции, о чем уже было сказано выше. Фауна Австралии очень древняя (по этому признаку она стоит на втором месте после новозеландской) и имеет ряд характерных особенностей островной фауны. Территория Австралийской области традиционно делится на три подобласти: *Австралийскую*, занимающую весь

одноименный континент, *Тасманийскую*, включающую о. Тасмания, и *Новогвинейскую*, или Папуасскую, занимающую Новую Гвинею и прилежащие острова (на запад до линии Уоллеса). Вместе с тем существует и другая точка зрения, согласно которой Новая Гвинея выделяется в самостоятельную область и включается в состав Палеогей (Крыжановский, 1980; Holt, Lessard et al., 2013). Эта точка зрения аргументируется, прежде всего, особенностями распространения насекомых, а также анализом родственных связей позвоночных с позиций молекулярной систематики. Так, большинство эндемичных родов насекомых Новой Гвинеи обладает индо-малайским родством (Лопатин, 1989). Наиболее ярко своеобразие Новогвинейской подобласти проявляется на родовом и видовом уровне, где четко выделяется эндемичное ядро практически для всех групп позвоночных животных. При этом отличительной особенностью фауны подобласти является сочетание палеогейских и нотогейских элементов, причем западные регионы характеризуются доминированием Индо-Малайских элементов, а восточные – превалированием родов и семейств, характерных для Австралийской фауны. С другой стороны, не стоит забывать о том, что Новая Гвинея долгое время была объединена с Австралией в единый материк Сахул, т. е. фауна Новой Гвинеи как материкового острова представляет собой дериват Австралийской материковой фауны. С Индо-Малайской областью Новогвинейскую подобласть роднит проникновение в ее западную часть (о. Сулавеси и прилежащие острова) представителей таксонов, широко распространенных в Ориентальной области. Приведем несколько примеров. Среди отряда землеройкообразных примером такого проникновения может быть флоресская землеройка *Suncus mertensi*, эндемичная для о. Флорес. Несколько эндемичных видов землероек обитает и на острове Сулавеси, такие как сулавеская белозубка *Crocidura elongata* и легкая белозубка *Crocidura levicula*. Достигает линии Уоллеса и широко распространенная в Индо-Малайской области гигантская белозубка *Suncus murinus*. Грызуны Папуасской подобласти также имеют Индо-Малайское происхождение. По многообразию эндемичных представителей семейства мышиных фауна подобласти близка к фауне Филиппинских островов. Многие роды являются общими для Филиппин и Папуасской области в целом. На крайний запад Новогвинейской подобласти проникают и некоторые приматы. Они представлены несколькими эндемичными видами макак, обитающих на Сулавеси и нескольких прилегающих островах. Наиболее известного из них в русскоязычной литературе часто именуют хохлатым павианом, хотя правильнее называть его

хохлатым макаком *Macaca nigra*. Эндемичными являются также макак Хека *Macaca hecki*, черный макак-мак *Macaca maura*, тонкинский макак *Macaca nigrescens* и еще несколько видов. Кроме этого вида, на Сулавеси из Индо-Малайской области проникают макаки-крабеды *Macaca fascicularis*. Остров Сулавеси является также центром разнообразия долгопятов рода *Tarsius*. Эти своеобразные приматы выделяются в отдельное семейство в подотряде сухоносых обезьян.

Из хищных млекопитающих в западные районы подобласти проникает лишь несколько видов виверровых. На о. Сулавеси обитает эндемичный вид – сулавесская циветта *Macrogalidia musschenbroekii*, которая из-за высоких темпов сведения лесов находится на грани исчезновения. Фауна копытных представлена эндемичным родом весьма своеобразных свиней – бабирусс *Babyrousa*. Облик бабирусы необычен. У этих млекопитающих почти отсутствует волосяной покров. Шкура морщинистая, очень тонкая. У самцов гипертрофированы и нижние и верхние клыки, достигающие огромных размеров. Верхние клыки, прорастая сквозь кожу верхней челюсти, загибаются вверх и назад так, что могут враспику кончиками в кожу лба у старых секачей. У самок развиты только нижние клыки. Кроме бабирусы на Сулавеси обитает и эндемичная сулавесская бородавчатая свинья *Sus celebensis*. В Новой Гвинее встречается в диком состоянии кабан, но, вероятнее всего, он был завезен на остров человеком. На Сулавеси встречаются некоторые олени, например гривистый замбар *Rusa timorensis*. Среди групп птиц палеотропического происхождения можно упомянуть питтовых, врановых, монархов, дронговых, иволговых, бюльбюлевых, белоглазковых, тимелевых, цистикол, астрильдов, нектарниц, мухоловок, скворцовых и некоторых других. При этом в целом орнитофауна Новой Гвинее очень близка Австралийской. Более того, согласно современным данным, подотряд певчих воробьиных имеет австралийское происхождение и расселение его представителей по другим континентам началось с Новой Гвинее (Ericson et al., 2003).

В настоящем пособии мы признаем Папуасскую подобласть частью Австралийской фаунистической области с широкой переходной полосой к Индо-Малайской области в ее западной части.

## **Фауна позвоночных животных Австралийской области**

### **Млекопитающие**

Как было отмечено ранее, млекопитающие Австралийской области уникальны. Для Австралийской области эндемичен подкласс Первозвери *Prototheria* с единственным отрядом однопро-

ходных Monotremata. К отряду относятся два семейства – ехидны Tachyglossidae и утконосы Ornithorhynchidae. Широко распространенная ехидна *Tachyglossus aculeatus* обитает как в Австралийской, так и в Папуасской подобластях, в то время как три вида проехидн (проехидна Аттенборо *Zaglossus attenboroughi*, восточная проехидна *Zaglossus bartoni* и западная проехидна *Zaglossus bruijni*) являются эндемиками Новой Гвинеи. Семейство утконосов эндемично для Австралийской подобласти и включает один вид полуводных млекопитающих.

В Австралии широко представлен инфракласс Сумчатые Metatheria с 4 эндемичными отрядами. Кроме Австралийской области сумчатые распространены в Западном полушарии. По данным палеонтологических исследований, сумчатые возникли в Северной Америке, откуда заселили Южную Америку в позднем мелу, а потом через Антарктиду проникли в Австралию. Через Гренландию сумчатые перебрались и в Западную Евразию, где дожили до неогена, уступив более развитым группам млекопитающих – плацентарным. В Африке и Юго-Восточной Азии они никогда не встречались. Сохранение разнообразия Metatheria в Австралии и Южной Америке до настоящего времени объясняется их длительной изоляцией от других материковых фаун.

К отряду хищные сумчатые Dasyuomorphia принадлежат три семейства. К семейству сумчатые волки Thylacinidae относится единственный доживший до появления европейцев одноименный вид – сумчатый волк, или тилацин. Это крупное животное, внешне напоминающее собаку. К настоящему времени, по всей видимости, он полностью истреблен человеком. Последний сумчатый волк умер в зоопарке города Хобарт в 1936 г. Сохраняется вероятность, что этот вид все же сохранился в дикой природе, хотя специально проведенные экспедиции по его поискам в Тасмании не принесли результатов. К семейству сумчатые муравьеды Murgesobidae относится единственный вид – сумчатый муравьед, или наambat. Оправдывая свое название «муравьеды», наambatы с помощью узкого и длинного языка и мощных когтей добывают из почвы и из древесины свою основную пищу – термитов. К эндемичному семейству сумчатые куницы Dasyuridae относится около шестидесяти видов. Размеры разных видов варьируют в широких пределах – от очень мелких сумчатых мышей до тасманийских дьяволов размером с небольшую собаку. Внешне сходны с мышами, крысами, тушканчиками, куницами, виверами и т. п. Все представители семейства – активные хищники. Некоторые мелкие виды наряду с животной пищей употребляют и плоды.

В отряде сумчатые кроты *Notoryctemorphia* всего два вида. Это небольшие животные, внешне напоминающие кротов. Морда их приспособлена для рытья и защищена спереди кожным щитком. На передних конечностях имеются огромные треугольные когти. Окраска меха варьирует от почти белой до желтовато-красной. Обитают сумчатые кроты в песчаных пустынях.

К отряду бандикуты *Peramelemorphia* принадлежат два семейства – кроличьи бандикуты *Thylacomyidae* (два вида) и бандикутовые *Peramelidae* (около двадцати видов). Бандикуты – некрупные животные с сильно вытянутой и заостренной мордой. У кроличьих бандикутов длинные уши.

К самому обширному отряду двурезцовые сумчатые *Diprotodontia* относится одиннадцать ныне живущих семейств, объединяющих около полусотни видов. К семейству вомбатовые *Vombatidae* относятся наземные растительноядные звери с широким массивным туловищем и крупной головой, внешне несколько напоминающие сурков. Населяют сухие леса, саванны и степи. Убежищем служат длинные норы. К семейству коаловые *Phascolarctidae* относится один вид – коала, или сумчатый медведь. Это средних размеров зверь, внешне действительно напоминающий маленького медведя. Коала населяет эвкалиптовые леса, ведет древесный образ жизни, двигается медленно. Питается исключительно листьями 12 видов эвкалиптов. Большинство семейств двурезцовых кроме Австралийского материка населяют еще и о. Новая Гвинея. К семейству карликовые поссумы *Burramyidae* относятся мелкие сумчатые, внешним обликом напоминающие сонь. Хвост длинный хватательный. Населяют горные леса, хорошо лазают по деревьям. К семейству кускусовые *Phalangeridae* относится более 30 видов млекопитающих мелких и средних размеров с длинным хватательным хвостом. Кускусы – древесные животные, которые хорошо лазают, помогая себе хвостом. Необходимо упомянуть эндемичное подсемейство медвежьих кускусов *Ailuropinae*, которые обитают исключительно на острове Сулавеси. К семейству сумчатые летяги *Petauridae* относятся некрупные звери с длинным хвостом и (у некоторых видов) летательной перепонкой, расположенной между передними и задними конечностями, при помощи которой животные могут планировать. Еще одно семейство, в котором присутствуют планирующие млекопитающие, – кольцехвостые кускусы *Pseudocheiridae*. Ранее их сближали с сумчатыми летягами, на которых они очень похожи. К семейству перьехвостые кускусы *Acrobatidae* относятся мелкие древесные млекопитающие, в частности самое мелкое планирующее млекопитающее с длиной тела около 6 см.

К семейству хоботноголовые кускусы *Tarsipedidae* относится единственный вид – поссум-медоед. У этого небольшого зверька длинный язык, на конце которого имеется кисточка из щетинок. Основу его питания составляет пыльца и нектар цветковых растений, составляющих уникальную флору юго-западной части Австралии. Еще одно семейство, встречающееся только как на материке, так и на о. Тасмания, – кенгуровые крысы *Potoroidae*. Единственный представитель семейства мускусные кенгуру, или мускусные кенгуровые крысы *Hypsiprymmodontidae*, населяет дождевые леса на северо-востоке континента. В отличие от других кенгуру, он передвигается на четырех конечностях, переходя к прыжкам на задних лапах только в случае опасности. К семейству кенгуровые *Macropodidae* относятся около 60 видов млекопитающих самых разных размеров, которые встречаются как в Австралийской подобласти, так и в Папуасской. В пределах семейства наблюдается специализация в направлении совершенствования скоростного рикошетирующего бега на задних конечностях. Наибольшего развития такой способ передвижения достигает у крупных кенгуру, которые занимают в Австралии экологическую нишу пастбищных копытных. Уже вторично некоторые виды кенгуру приспособились к жизни на скалах и на деревьях.

Кроме сумчатых, в Австралийской области обитают и плацентарные млекопитающие. В частности там встречается около 30–40 видов грызунов семейства мышинные, часть из которых эндемичны для континента. Это такие роды, как толстохвостые крысы *Zyomys*, прутонездные крысы *Leporillus* и австралийские мыши *Leggadina*. Только в Папуасской подобласти встречаются сулавесские горные крысы *Bunomys*, чешуехвостые мыши *Chiruromys*, голохвостые крысы *Coccyomys*, сулавесские мягкошерстные крысы *Eropeplus*, белые ушастые крысы *Hyomys*, очковые водяные крысы *Leptomys*, кенгуровые мыши *Lorentzimys*, новогвинейские крысы *Macruromys*, мохнатые крысы *Mallomys* и т. д. Родственные связи австралийских грызунов прослеживаются с фауной Филиппин и Больших Зондских островов.

Фауна летучих мышей Австралии разнообразна. Здесь представлены семейства крылановые, широко распространенные в Индо-Малайской области, копыносые, или ложные, вампиры и мешкокрылы, имеющие пантропическое распространение и населяющие практически весь свет, подковоносые, бульдоговые и гладконосые летучие мыши. Есть среди них и эндемичные виды. Особенно изобилует эндемичными родами и видами Новогвинейская подобласть. Среди крыланов следует упомянуть эндемичный род новогвинейских крыланов *Arroteles*, карликовых

трубконосых крыланов *Paranyctimen* и субэндемичных голоспинных крыланов *Dobsonia*; из семейства гладконосых летучих мышей эндемичен род новогвинейская большеухая летучая мышь *Pharotis*.

Многие плацентарные проникли в Австралию вместе с человеком. Один из них – единственный крупный хищник, обитающий на материке, – дикая собака динго *Canis lupus dingo*.

### **Птицы**

Орнитофауна Австралии изобилует эндемичными или субэндемичными семействами. Их особенно много среди воробьинообразных птиц. Бескилевые представлены отрядом казуарообразные. В фауне Новой Гвинеи три вида собственно эндемичного для Австралийской области семейства казуаровых *Casuariidae* – шлемоносный казуар *Casuarius casuarius*, оранжевошейный казуар *Casuarius unappendiculatus* и казуар-морук *Casuarius bennetti*, один из них (шлемоносный казуар) населяет также леса крайнего северо-востока Австралийского материка. В австралийской подобласти обитает единственный вид семейства эму *Dromaiidae*. В отличие от казуаров, эти страусоподобные птицы обитают в степях и кустарниковых полупустынях.

Основу фауны курообразных составляют сорные куры *Megapodiidae*. Подавляющее большинство представителей семейства обитают в Новогвинейской подобласти, которая является центром видového разнообразия, а возможно, и происхождения этой группы курообразных. Среди сорных кур традиционно упоминается уникальный вид – малео *Macrocephalon maleo*, который населяет только внутренние области острова Сулавеси. От всех других сорных кур этот вид отличается тем, что свои гнезда-инкубаторы они устраивают в вулканическом песке, который нагревается либо под воздействием солнечного излучения, либо от геотермальной энергии.

Среди гусеобразных много довольно примечательных эндемичных или субэндемичных родов. Единственный представитель субэндемичного австралийского семейства *Anseranatidae* – полулапчатый гусь *Anseranas semipalmatus*. Он населяет юг Новогвинейской и север Австралийской подобластей. Это одна из древнейших форм гусеобразных, которые близки к южноамериканским паламедеям. Возможно, что *Anseranatidae* были доминирующей группой гусеобразных в палеогене, а затем повсеместно вымерли, оставив всего один современный вид, являющийся своеобразным живым ископаемым. Еще одним эндемичным видом с неясным систематическим статусом является куриный гусь *Cereopsis novaehollandiae*, которого выделяют в отдельный род. Он ведет преимущественно наземный образ жизни. Описание

птиц этого отряда в Австралийской области будет неполным без упоминания эндемичного черного лебеда *Cygnus atratus*. Он населяет различные водоемы как в Австралии, так и в Тасмании. Интересно, что ближайшие районы гнездования других видов лебедей располагаются в Евразии и Южной Америке.

Журавлеобразные немногочисленны. Самым разнообразным для области является семейство пастушковых, среди которых много эндемичных видов и родов. Особого внимания заслуживает эндемичный нелетающий новогвинейский мангровый пастушок *Megacrex inepta*. Нотогея является центром видового разнообразия трехперстковых Turnicidae из отряда ржанкообразных Charadriiformes, число видов которых здесь больше, чем в любом другом регионе земного шара. Очень напоминает внешним обликом трехперсток и единственный представитель относящегося к тому же отряду эндемичного семейства австралийские странники Pedionomidae. Эти птицы населяют саванны, предпочитают передвигаться по земле, на крыло поднимаются крайне редко.

В Австралийской области очень разнообразны голуби. Среди них есть несколько эндемичных родов, таких как земляные бронзовокрылые голуби *Geophaps* и каменные голуби *Petrophassa*, которые населяют не только леса, но и засушливые пустыни континента. Для Новогвинейской подобласти эндемичны крупные венценосные голуби подсемейства Gourinae. Это крупные птицы синей или голубой окраски с роскошным султаном украшающих перьев на голове, ведут преимущественно наземный образ жизни. Фазанового голубя *Otidiphaps nobilis*, населяющего девственные тропические леса Новой Гвинеи, также выделяют в отдельное монотипичное эндемичное подсемейство Otidiphabinae. Кроме уже перечисленных, для Папуасской подобласти характерно несколько эндемичных родов: новогвинейские голуби *Henicophaps*, горные голуби *Gymnophaps*, тонкоклювый земляной голубь *Trugon*. Субэндемичным для области будет оригинальный никобарский голубь *Caloenas nicobarica*.

Один из наиболее богатых видами отрядов птиц в Австралии – попугаеобразные. Они занимают самые разнообразные экологические ниши, которые на других континентах заполняются представителями других отрядов. Попугаи питаются, например, нектаром, орехами, корневищами растений. Некоторые даже замещают отсутствующих в Австралии дятлов. Самыми крупными попугаями в области являются какаду (семейство Cacatuidae). Тут встречаются представители всех трех подсемейств: пальмовые какаду Microglossinae, черные



какаду Calyptrorhynchinae, белые какаду Cacatuinae. В отдельное подсемейство иногда выделяют кореллу *Nymphicus hollandicus*. Из надсемейства настоящих попугаев Psittacoidea наиболее многочисленны представители подсемейств розелловые Platycercini и подсемейства лориевые Loriinae. Среди них множество эндемичных родов, среди которых упомянем лишь несколько: волнистые попугаи *Melopsittacus*, ласточковые попугаи *Lathamus*, травяные попугаи *Neophema*, плоскохвостые попугаи *Psephotus*, воротничковые попугаи *Barnardius* и т. д. 7 родов настоящих попугаев эндемично для Новогвинейской подобласти.

Из ракшеобразных наиболее разнообразны зимородковые, которые представлены семействами настоящих зимородков Alcedinidae и лесных зимородков Halcyonidae. Среди последних есть несколько примечательных эндемичных родов, например, один из самых крупных представителей подотряда – королевский зимородок *Clytoceyx rex*, который населяет горные леса Новой Гвинеи и собирает пищу на земле. Как это ни парадоксально звучит, но центром видового разнообразия кукобарр *Dacelo* также является Папуасская подобласть, не взирая даже на то, что обыкновенная кукобарра является традиционным символом Австралии. Другие ракшеобразные крайне немногочисленны и представлены в основном на границе с Индо-Малайской областью.

Австралийская область обладает очень своеобразной фауной воробьинообразных птиц. Как уже упоминалось выше, именно Австралия считается центром происхождения подотряда певчих воробьинообразных, все наиболее примитивные (согласно данным молекулярно-генетических исследований) семейства подотряда эндемичны для Австралийской области. Интересно, что многие австралийские по происхождению семейства достигают максимального разнообразия в Новой Гвинее. Примером может служить обширное семейство райских птиц Paradisaeidae, которые населяют Новую Гвинею и некоторые регионы Австралии. Самцы райских птиц имеют чрезвычайно яркую контрастную окраску с разнообразным вычурным набором украшающих перьев. За красоту наряда птицы и получили свое название. Родственны райским птицам шалашники Ptilonorhynchidae. Они также населяют Новую Гвинею и Австралию, но максимальное видовое разнообразие приходится на Папуасскую подобласть. Характерной особенностью шалашников является строительство самцами в период размножения особых построек из веточек – «шалашей» или «беседок», площадка перед

которыми украшается ракушками, камешками, цветами и плодами растений. Эти сооружения служат самцам для привлечения самок, после спаривания самки строят отдельное гнездо. Еще одним семейством, широко распространенным в Австралии и Новой Зеландии с центром видового разнообразия в Новой Гвинее, являются медососовые Meliphagidae. Кроме того, можно еще упомянуть следующие семейства, которые встречаются и в Австралии и в Новой Гвинее: чаучилы Orthonychidae, шилоклювые тимелии Pomatostomidae, малуровые Maluridae, ложнопещуховые Climacteridae, сителлы Neosittidae, пестрые флейтисты Cinclosomatidae, австралийские зарянки Petroicidae, шилоклювки Acanthizidae, свистуны Pachycephalidae и т. д. Последние два семейства проникают и в Юго-Восточную Азию.

К семейству птицы-лиры, или лирохвостовые Menuridae, относятся 2 вида птиц, обитающих на территории Австралии и Тасмании. Это крупные изящного сложения птицы, внешним обликом напоминающие фазанов, весом до 800 г. Название получили за хвост лирообразной формы. Лирохвост считается одним из лучших певцов и подражателей среди птиц. В сезон размножения самец расчищает на земле токовую площадку и активно там поет, его голос можно слышать на большом расстоянии.

Еще одним уникальным для Австралии семейством являются так называемые снегиревые сороки Struthideidae (Corcoracidae). Среди них особую известность за особенности социального поведения получили белокрылые галки *Corcorax melanorhamphos*. К семейству флейтовых птицы Cracticidae (10 видов) относятся птицы средних размеров с контрастной черно-белой окраской, внешне напоминающие врановых. Они всеядны. Обладают звучными красивыми голосами флейтового тембра, способны к звукоподражанию. Для Австралии эндемичными являются и еще несколько семейств мелких воробьиных птиц. Это пардалотовые Pardalotidae, австралийские чеканы Epthianuridae, щетинкокклювки Dasyornithidae и кустарниковые птицы Atrichornithidae.

Несколько семейств эндемичны для Папуасской подобласти. Среди них так называемые атласные птицы Sphenophiliines, которых ранее относили к райским птицам, но изучение структуры их ДНК позволило выделить их в отдельное семейство. Еще два своеобразных новогвинейских семейства – ягодоеды Melanocharitidae и синичьи фруктоеды Paramythiidae, объединяющие мелких яркоокрашенных древесных птиц, некоторые из них очень напоминают синиц Палеарктики,

другие – азиатских нектарниц. В последнее время уникальный вид це-лебесская толстоголовка *Hylocitrea bonensis*, обитающий на острове, был выделен в отдельное семейство Hylocitreidae.

### **Рептилии**

Среди класса рептилий два семейства являются эндемиками Австралийской области – это двухкоготные черепахи Carettochelidae и чешуеноги Pygopodidae. Двухкоготные черепахи названы так из-за строения конечностей, каждая из которых снабжена лишь парой когтей. Эти черепахи населяют реки, травянистые болота и лагуны Новой Гвинеи и Северной Австралии. К семейству чешуеноги относится около 40 видов ящериц, которые обладают вытянутым телом и по внешнему облику напоминают змей. Передние конечности отсутствуют, задние также в значительной степени редуцированы. Крупные виды чешуеногов обитают среди растительности на поверхности почвы, мелкие – под камнями, в термитниках или в толще почвы.

В Австралии обитает два вида крокодилов. Один из них широко распространен в Юго-Восточной Азии гребнистый крокодил. Другой – эндемичный австралийский узкорылый крокодил *Crocodylus johnstoni*, обитает только на севере материка. Водные черепахи представлены, как и в Новой Гвинее, змеиношейными черепахами, которые сближают фауну Австралии и Южной Америки. Отличительной чертой герпетофауны материка является полное отсутствие сухопутных черепах.

Более 700 видов ящериц в Австралии представлены пятью семействами. Среди них гекконовые, фауна которых обнаруживает явные связи с Мадагаскарской и Неотропической зоогеографическими областями. Еще одно семейство – чешуеноги, которое уже упоминалось выше. Очень обильно представлено семейство сцинковых. Оно составляет около 50% от всех ящериц Австралии. Среди них особенно известен род исполинские ящерицы *Tiliqua*. К этому роду принадлежит короткохвостый сцинк, который накапливает запасы жира в хвосте. Отличительной чертой рода исполинских ящериц является синий цвет языка, за что их иногда называют синезычными сцинками. Агамовые в Австралии занимают самые разные экологические ниши. К этому семейству относится знаковая рептилия континента – плащеносная ящерица *Chlamydosaurus kingii*. С помощью отростков подъязычной кости она поднимает широкий воротник и таким образом отпугивает нападающих врагов. К агамовым относят и молоха *Moloch horridus*, небольшую покрытую шипами пустынную ящерицу, и жабовидных ящериц рода *Phrynosoma*. Многочисленны в Австралии и представители семейства варановые. Примерно половина видов мировой фауны

варанов встречается в области. Гигантский варан *Varanus giganteus*, эндемичный для региона, является крупнейшей ящерицей в мире после комодского варана.

Уникальность фауны змей Австралии заключается в том, что здесь количество видов ядовитых змей превышает неядовитых. Большая часть змей относится к аспидовым, среди которых также встречаются эндемичные роды. Смертельная змея (род *Acanthophis*) внешне напоминает гадюку (настоящих гадюк в Австралии нет), при появлении опасности рептилия не спасается бегством, а пытается напасть. Самыми ядовитыми змеями Австралии являются тайпаны (род *Oxyuranus*). Это крупные, агрессивные однотонно окрашенные оливково-серые змеи.

В Австралийской области встречаются как питоны, так и удавы (из последних 4 вида из рода тихоокеанские удавы *Candoia* в Папуасской подобласти). Тихоокеанские удавы, внешне похожие на гадюк, ведут наземный или древесный образ жизни, могут закапываться в лесную подстилку. Типичным представителем австралийских питонов является ромбический питон *Morelia spilota* (еще одно название – ковровая змея). Фон тела этой крупной змеи голубовато-черный, по которому разбросаны ярко-желтые ромбические пятна. Питается питон мелкими сумчатыми, грызунами, кроликами и птицами. Одной из самых крупных змей этой области является аметистовый питон *Morelia amethystina*, длина тела которого достигает 6 м. Он обитает в мангровых зарослях.

### **Амфибии**

Эндемитами области являются представители семейства австралийские жабы *Myobatrachidae*. Они обитают в самых разнообразных условиях, в том числе и в пустынях. Для многих видов характерно закапывание в грунт как способ переживания неблагоприятных засушливых сезонов года, предварительно сделав большие запасы воды в подкожных полостях и мочевом пузыре. Ряд видов откладывают яйца не в воду, а на влажный песок. При таком развитии, как правило, отсутствует личиночная фаза. Из яйца сразу появляется маленькая лягушка. Несмотря на название, эти амфибии родственны не настоящим жабам, а обитающим в Неотропиках свистунам из семейства *Leptodactylidae*. В Южной Америке обитают и ближайшие родственники широко распространенных в Австралийской области квакш. Представители других двух семейств, настоящие лягушки *Ranidae* и узкороты *Microhylidae*, вероятно, произошли из Юго-Восточной Азии, где наблюдается наибольшее разнообразие этих групп. При этом число видов настоящих лягушек в области относительно невелико, а узкоротые лягушки, наоборот, очень разнообразны.

### **Пресноводные рыбы**

Бедность пресноводной ихтиофауны Австралийской области можно рассматривать как следствие длительной изоляции материка. Здесь, в частности, отсутствуют карповые и зубатые карпы, широко распространенные в Индо-Малайской области. Кроме того, в Австралии почти полностью отсутствуют строго пресноводные виды, а те формы, которые встречаются в пресных водах Австралии, относятся почти исключительно к морским семействам, потомки которых вторично вселились в пресные воды. Важно отметить, что ихтиофауна Новой Гвинеи имеет очень большое сходство с материковой австралийской, что указывает на существование древней сухопутной связи между Австралией и Новой Гвинеей.

В Австралийской области обитает неocerатод *Neoceratodus forestri* – представитель эндемичного семейства рогозубовые. Эта крупная рыба населяет водоемы Северо-Восточной Австралии, в частности реки Квинсиленда. Он дышит как жабрами, так и легкими, поднимаясь на поверхность за очередной порцией воздуха каждые 40–50 минут. В засушливые периоды рыбы концентрируются в наиболее глубоких местах речного русла (бочагах), там, где сохраняются остатки воды, и полностью переходят на дыхание атмосферным воздухом, дожидаясь сезона дождей.

В Австралии и Тасмании обитает около 24 видов рыб семейства галаксиевых *Galaxiidae*. Это небольшие рыбы, они обитают в реках, а на нерест спускаются в устья. С зоогеографической точки зрения интересен тот факт, что другие представители этого семейства обитают в Новой Зеландии, Южной Африке и на юге Южной Америки, что может служить свидетельством бывшего соединения материков.

### **4.3.2. Новозеландская область**

В Новозеландскую область входят собственно острова Новой Зеландии (Южный, Северный, Стюарта), а также лежащие к югу острова Чатемские, Оклэндские, Кэмпбеллские и Антиподы.

Новая Зеландия отделилась от Антарктиды между 130 и 80 млн лет назад. В связи с этим новозеландская фауна является очень древней и проявляет все признаки островной фауны со многими архаичными формами. Фауна Новозеландской области крайне дефектна, что выражается в почти полном отсутствии наземных млекопитающих, которые в связи с ранней изоляцией этих островов не успели туда проникнуть. Полностью отсутствуют в этой области змеи, сухо-

путные черепахи и крокодилы. Фауна птиц представлена некоторыми своеобразными, в том числе и нелетающими, видами. Среди пресмыкающихся присутствуют довольно древние формы. Земноводные представлены несколькими видами примитивных бесхвостых земноводных.

### **Фауна позвоночных животных Новозеландской области**

Аборигенные *млекопитающие* представлены всего лишь тремя видами летучих мышей. Двух из них объединяют в эндемичное семейство новозеландских летучих мышей *Mystacinidae*. Уникальной особенностью этих рукокрылых является способ сбора корма. Они опускаются на землю и ищут различных беспозвоночных в лесной подстилке. Третий вид также эндемик Новой Зеландии, хотя и принадлежит к широко распространенному во всем мире семейству гладконосых летучих мышей.

### **Птицы**

Орнитофауна Новой Зеландии полностью соответствует островному типу. Она относительно бедна и обладает высокой степенью эндемичности. Отсутствием наземных четвероногих хищников можно объяснить появление на островах разнообразных нелетающих форм, относящихся к разным систематическим группам птиц.

В эндемичное семейство киви, или бескрылы *Apterygidae*, входят четыре вида. Тело у них массивное мешкообразное, голова маленькая с длинным, тонким, чуть изогнутым клювом. Ноги толстые и короткие. Скелет крыла сильно редуцирован, и снаружи оно совершенно незаметно. Добычу находят, зондируя клювом лесную подстилку. Зрение развито слабо, птица ориентируется и находит добычу в основном с помощью осязания и обоняния.

Птицы эндемичного отряда моа *Dinornithiformes* ранее населяли оба острова Новой Зеландии. Самые крупные моа *Dinornis robustus* и *Dinornis novaeseelandiae*, достигали в высоту около 3,6 м и весили около 250 кг. Передвигались эти птицы медленно; питались они листьями и побегами деревьев, реже травой. Моа были доминирующими травоядными в лесных, субальпийских и кустарниковых ценозах Новой Зеландии. До прибытия человека на них охотился гигантский орел Хааста *Harpagornis moorei*. Считается, что большинство видов моа вымерли из-за деградации местообитаний и интенсивной охоты со стороны майори где-то к XV в. Хотя существуют неподтвержденные свидетельства о существовании отдельных видов моа и в более позднее время.

Фауна гусеобразных Новой Зеландии в большинстве своем представлена либо широко распространенными видами, либо видами, характерными и для Австралийской области. Эндемичен единственный род голубые утки *Hymenolaimus*, в который включают единственный вид.

Аборигенные курообразные отсутствуют. Пастушки довольно разнообразны и представлены многими нелетающими формами. Среди них эндемичный пастушок уэка *Gallirallus australis*. Это довольно крупная птица, у которой редуцированы крылья. Он сравнительно благополучно уживается рядом с человеком и обладает на островах сравнительно высокой численностью. Наоборот, одним из редчайших пастушковых в мире является такахе *Porphyrio hochstetteri*. Одновременно это и самая крупная пастушковая птица в мире. Обитают такахе в травяных зарослях нескольких горных долин. Численность его очень низка.

Из уникальных птиц Новозеландской области следует отметить кривоногого зуйка *Charadrius frontalis*, принадлежащего отряду ржанкообразных. Кончик сильно заостренного клюва этого кулика слегка искривлен вправо, что является чрезвычайно редким случаем нарушения внешней двусторонней симметрии птиц. Кривоносый зук, делая соответствующие движения головой в поисках корма, откидывает камешки слева направо.

Голубеобразных немного. Эндемичен монотипичный род новозеландский плодоядный голубь *Hemiphaga*. В Новой Зеландии уникальная фауна попугаев. Как и в Австралии, на островах обитает несколько видов какаду и розелл. Но украшением ее служат несколько эндемичных форм. Прежде всего, это какапо, или совиный попугай *Strigops habroptilus*. Это крупная, с курицу птица. Оперение какапо зеленоватое с черными, темно-бурыми и желтыми полосами. Крылья у него есть, но грудные мышцы слабо развиты. Какапо большую часть времени бродит на земле. Крылья какапо раскрывает на бегу для сохранения равновесия. Также какапо использует крылья для планирования с дерева на землю. Какапо деятелен в основном по ночам, а в течение дня прячется в укрытиях. К эндемичному роду нестор относится два вида кеа *Nestor notabilis* и кака *Nestor meridionalis*. Кеа питаются семенами, плодами и беспозвоночными животными. Новая Зеландия является центром разнообразия довольно широко распространенного по тихоокеанским островам рода прыгающие попугаи *Cyanoramphus*.

Есть эндемичные семейства и среди представителей отряда воробьинообразных, населяющих Новую Зеландию. К ним относится семейство новозеландские крапивники *Acanthisittidae*, объединяющее

маленьких скромно окрашенных (буровато-оливковые, зеленоватые или желтоватые) птиц с короткими округлыми крыльями и очень коротким хвостом. Летают они плохо, зато ловко передвигаются по стволам деревьев и по камням. К еще одному эндемичному новозеландскому семейству сережковые скворцы Callaeatidae в настоящее время принадлежат 3 вида. Свое название они получили за яркие сережки, свисающие по бокам у основания клюва. К этому же семейству принадлежит и вымершая в начале XX в. разноклювая гуля *Heteralocha acutirostris*. Самец и самка обладали клювами разной формы. Клюв самца крепкий, относительно короткий, прямой, долотообразный. Клюв самки длинный, тонкий, серповидно изогнутый. Птицы постоянно держались парами, кормясь вместе: самец долбил трухлявую древесину, а самка зондировала трещины коры. Описаны случаи, когда самка кормила самца, когда тот сам не мог извлечь добычу. Монотипическим эндемичным семейством для Новой Зеландии являются и новозеландские медососы Notiomystidae.

### ***Рептилии***

Только в Новой Зеландии встречается единственный представитель эндемичного отряда клювоголовые Rhynchocephalia – уникальное животное гаттерия, или таугара *Sphenodon punctatus*. Гаттерия напоминает большую ящерицу с массивным телом, крупной головой и относительно короткими конечностями. От затылка вдоль спины и хвоста тянется гребень из плоских треугольных чешуй. Раньше гаттерия обитала и на островах Северном и Южном, в настоящее время там отсутствует и встречается примерно на 30 прибрежных небольших островах. Из ящериц в фауне Новой Зеландии присутствуют только гекконы и сцинки.

### ***Амфибии***

В эндемичный род лиопельмы, или новозеландские лягушки *Liopelta*, входят три вида мелких наземных лягушек. У этих земноводных имеются примитивные признаки – амфицельные позвонки, ребра и хвост (у самцов). Лиопельмы имеют вертикальные зрачки и относительно короткие задние конечности без перепонки между пальцами. Обитают лиопельмы во влажных горных лесах, ведут дневной образ жизни. Самки откладывают яйца не в воду, а в местах с повышенной влажностью – под камнями и упавшими стволами деревьев.

### ***Пресноводные рыбы***

Ихтиофауна очень бедна, всего около 20 видов. Среди них один вид угря, несколько видов семейств ретропинновые Retropinnidae и аплохитоновые Aplochitonidae из отряда лососеобразные, а также



несколько видов галаксид *Galaxiidae*. Представители последнего семейства также встречаются на юге Австралии, на юге Африки и на юге Южной Америки.

### 4.3.3. Полинезийская область

Полинезийская область включает в себя все огромное число мелких островов Тихого океана. В западном направлении эта область простирается до островов Новой Каледонии, Каролинских и Мариинских, островов Палау, архипелага Бисмарка и Соломоновых островов, в восточном – до островов Пасхи, Сала-и-Гомес, на север – до Гавайских островов и острова Туамоту, на юг – до островов Норфолк и Лорд-Хау.

Фауна островов Полинезийской области типичная островная, обедненная. Она состоит из видов как австралийского (точнее, ново-гвинейского), так и индо-малайского происхождения, со значительной примесью широко распространенных форм. В формировании такой фауны ведущую роль играли виды, которые легко распространяются при помощи активного полета, переноса ветром, течениями и человеком. Однако в ней присутствуют и древние автохтонные элементы преимущественно австралийского типа. Такой тип фауны наиболее выражен на архипелагах, примыкающих к Новой Гвинее. С продвижением на восток фаунистические комплексы становятся более бедными.

Несмотря на обилие и разнообразие островов, можно выделить общие черты, характеризующие в целом фауну Полинезийской области. Прежде всего, это практически полное отсутствие наземных млекопитающих, если не считать нескольких видов мышинных и одичавших свиней, завезенных на все острова человеком. Млекопитающие представлены разнообразными рукокрылыми. Основное ядро фауны – птицы. Рептилии довольно многочисленны, особенно ящерицы.

Географически острова Океании делят на три большие группы: Полинезию на востоке, Меланезию на западе и Микронезию на севере. Ниже мы приводим краткую характеристику фаун отдельных островов и архипелагов.

**Меланезийская группа.** К ней относят острова Новая Каледония, Новые Гибриды, Фиджи. Этот регион по классификации Дарлингтона (1966) близок к так называемым периферийным архипелагам. Особенностью фаун таких областей является их относительное богатство, так как они лежат вблизи материков и заселение животными происходит с их окраинных частей. В данном случае проникновение на острова происходило из Новой Гвинее и Австралии. В фауне Новой Каледо-

нии и прилегающих островов полностью отсутствуют наземные млекопитающие. Граница их распространения лежит несколько восточнее Соломоновых островов, входящих в Австралийскую область. Рукокрылые представлены несколькими видами крыланов подсемейства длинноязычные *MacroGLOSSINAE* и летучих лисиц *Pteropodinae*, а также насекомоядных гладконосых летучих мышей. Орнитофауна значительно разнообразнее. Эндемичным семейством для региона является кагу *Rhynochetidae*, оно включает всего один вид *Rhynochetos jubatus*. По результатам молекулярно-генетических исследований, кагу объединяются в один отряд *Eurypygiformes* с обитающими в Неотропиках солнечными цаплями *Eurypygidae*. Как и многие островные виды, кагу утерять способность к полету. Но при этом имеет широкие крылья с поперечными черными полосами, которые использует во время брачных церемоний и для балансирования во время быстрого бега среди деревьев. На островах Фиджи эндемичны представители нескольких родов попугаев *Prosopieia*, *Phigys*, *Vini*. В фауне архипелагов очень много разнообразных голубей. Среди них очень крупный эндемичный новокаледонский плодоядный голубь *Ducula goliath*. Среди козодоев Новой Каледонии есть эндемичный вид – новокаледонский лягушкорот *Aegotheles savesi*, отличающийся крупными размерами и темной окраской. На острове Фиджи и близлежащих более мелких островах обитает несколько видов очень ярко окрашенных фруктовых горлиц. Воробыинообразных птиц немного, среди них преобладают белоглазки, медососы, монархи и представители некоторых других семейств. Среди зоопсихологов особую известность получили эндемичные новокаледонские вороны *Corvus moneduloides* за свою уникальную способность не только использовать, но и изготавливать орудия труда. Чрезвычайно интересна фауна рептилий островов, которая включает уникальных фиджийских полосатых игуан рода *Brahyllophus*. Их ближайшие родственники населяют Галапагосские о-ва и Южную Америку. На Фиджи встречаются змеи, в частности мелкий тихоокеанский удав *Enygrus bibronii*. Есть на островах и гекконы и сцинки. Новая Каледония известна и как родина самого крупного в мире геккона. Это геккон-бананоед *Rhacodactylus leachianus*, его длина достигает 40 см. Фауна амфибий бедна и представлена несколькими видами лягушек, среди которых есть и эндемичные виды.

**Группа Самоа и Тонга** расположена западнее Меланезийской группы островов и географически относится к Полинезии. Фауна островов сильно обеднена. В ней уже отсутствуют бесхвостые амфибии. Из млекопитающих встречаются только крыланы. В видовом

разнообразии птиц Самоа и Тонга уступают островам Меланезии. На Тонга еще встречаются сорные куры, которые не проникают на ближайшие острова. Воробьинообразных немного и представлены они эндемичными видами свистунов, белоглазок, монархов и личинкоедов. Самой разнообразной группой птиц являются голуби. Среди них выделяется эндемичный крупный зубчатоклювый голубь *Didunculus strigirostris*, населяющий о. Самоа. На обоих архипелагах есть удавы, на Самоа есть сцинки азиатского рода *Mabyia*, а на Тонга – игуаны уже упоминавшегося выше рода *Brachylophus*.

**Острова Общества (Таити) и Маркизские острова.** Эти гористые острова являются как бы крайними восточными форпостами Полинезийской области. Фауна их очень бедна, даже несмотря на все разнообразие условий тропических лесов, покрывающих острова. На большинстве островов летучие мыши отсутствуют. Самой многочисленной группой птиц являются голуби, среди которых есть несколько эндемичных видов голубей рода куриных голубей *Gallicolumba*. Немногочисленны попугаи рода *Vinia* и зимородки рода *Todiramphus*. Воробьинообразных мало. Фауна рептилий ограничивается гекконами и сцинками.

**Гавайские острова.** Это крупный архипелаг, состоящий из 4 больших и 7 малых островов, лежащих на северном тропике. Иногда в научной литературе можно встретить выделение Гавайских островов в самостоятельную область. Гавайи подверглись значительной антропогенной трансформации, что привело к вымиранию многих видов птиц. Фауна очень своеобразна и представляет собой причудливую смесь элементов самых разных зоогеографических областей. Большинство млекопитающих, обитающих на островах, завезены человеком. Единственная летучая мышь является эндемичным подвидом американского гладконоса *Lasiurus cinereus*. Орнитофауна также очень своеобразна. Больше всего выходцев из Азии и Америки, австралийский элемент представлен медососами (роды *Moho* и *Chaetoptila*). На островах обитает эндемичная гавайская казарка *Branta sandvicensis*, которая находится на грани исчезновения, а также несколько эндемичных видов дроздов-отшельников рода *Myadestes*. Но наибольший интерес представляет эндемичное подсемейство так называемых гавайских цветочниц Drepanidinae, включающее 15 родов и более 20 видов. Все они происходят от единого предка и демонстрируют замечательный пример приспособления к различным типам питания, выразившегося в изменении формы клюва у различных видов. Исконный предковый конический клюв приобрел у разных видов форму шила, серпа и т. п.

Часть видов этого семейства в настоящее время уже вымерли и известны лишь по отдельным музейным экспонатам. Предками гавайских цветочниц были когда-то попавшие на острова вьюрковые *Fringillidae*, которые дали такую обширную адаптивную радиацию.

Рептилии Гавайских островов принадлежат к широко распространенным полинезийским формам. Змей и лягушек на островах нет.

#### 4.4. ЦАРСТВО НЕОГЕЯ. НЕОТРОПИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ

Неотропическая область занимает всю Южную и Центральную Америку, простираясь на север до южной границы Мексиканского плоскогорья. В нее входят также острова: Большие Антильские, Малые Антильские, Багамские, Галапагосские, Фолклендские и Хуан-Фернандес.

Фауна Южной Америки после отделения от Гондваны около 100 млн лет назад, в конце мезозоя, сохраняла длительную изоляцию от других материковых центров видообразования. Длительное время сохранялись связи лишь с Австрало-Антарктидой. Разделение Южной Америки с Западной Антарктидой окончательно произошло в олигоцене, около 30 млн лет назад. Но при этом еще некоторое время продолжался обмен отдельными компонентами фауны с Антарктидой и, через нее, с Австралией по цепочке островов у южного побережья материка. В фауне Неогей можно выделить древнее фаунистическое ядро, которое восходит еще к существованию единого протоматерика, достигшее высокой степени самобытности в результате длительной изоляции. Целый ряд групп современных позвоночных животных Неотропической области имеют обширные связи, которые роднят их с фаунами Эфиопской и Австралийской зоогеографических областей. Второй этап формирования современной фауны Южной Америки начался после образования Панамского перешейка, связавшего Неотропики с Неарктикой. Длительное время на месте перешейка существовала цепочка островов, по которой шло незначительное взаимопроникновение животных из Северной Америки в Южную и обратно. Однако около 3 млн лет назад возник Панамский мост, который привел к так называемому Великому американскому обмену. Результатом его стало проникновение неарктических видов в Неотропики, это привело к практически полному исчезновению многих элементов аборигенной южноамериканской фауны. В то же время происходил и обратный процесс, который позволил некоторым реликтовым видам неотропической фауны заселить регионы Северной Америки. На облик этой области

большое влияние оказывает огромная горная система Анд. Эти горы отделяют узкую прибрежную полосу на западе материка от широких аллювиальных равнин на востоке.

Отличительной чертой фауны Неотропиков является очень высокое видовое разнообразие. Южная Америка по числу видов удерживает пальму первенства для некоторых классов современных позвоночных животных, и прежде всего для птиц. В своей работе «Животный мир Земли» У. Зедлаг (1975) приводит следующие цифры по обилию орнитофауны: Австралия и Новая Гвинея – 900 видов, Голарктика – 1860 видов, Эфиопская область – 1700 видов, Индо-Малайская область – 1000 видов, Неотропическая область – 2500 видов. Не менее разнообразна фауна рептилий и амфибий. Другой особенностью фауны Неотропиков является исключительный уровень эндемизма. По этому признаку ее можно сравнить только с Австралийской.

В Неотропической области выделяют четыре подобласти: *Бразильскую, Патагонско-Чилийскую, Центрально-Американскую и Антильскую.*

Бразильская подобласть занимает большую часть севера Южной Америки. Эта подобласть в какой-то мере является центральной подобластью Неотропиков, в ней представлены большинство эндемичных групп, характерных для всей области в целом. Патагонско-Чилийская подобласть занимает южную часть материка. Большая ее часть занята степными ландшафтами – пампой. Центрально-Американская подобласть простирается от панамского перешейка до границы с Неарктикой. Фауна этой подобласти хотя и очень близка к бразильской, но более бедная и к тому же носит в какой-то степени переходный характер, так как наряду с типичными неотропическими животными содержит целый комплекс видов, проникающих из Неарктики. Антильская подобласть включает в себя Большие Антильские о-ва (Кубу, Ямайку, Таити, Пуэрто-Рико), Малые Антильские и Багамские о-ва. Фауна этой подобласти носит островной характер – в частности она отличается заметной бедностью видового состава.

### **Позвоночные животные Неотропической области** *Млекопитающие*

Млекопитающие Неотропической области представлены как древними автохтонами, так и молодыми иммигрантами. Сумчатые Неотропической области представлены двумя отрядами. Животные из отряда ценоlestы Paucituberculata включают в себя около 7 видов мелких зверьков, внешне напоминающих землероек коричневатой окраски.

Они населяют леса умеренного климата, где ведут наземный образ жизни, однако при необходимости могут лазать по деревьям. Отряд опоссумы *Didelphimorphia* включает около 90 видов, некоторые из которых (в частности, северный опоссум) приникают в Неарктику. Внешний облик большинства видов опоссумов крысоподобный. Отсюда происходит распространенное название опоссумов – «сумчатые крысы». У этих животных волосяной покров густой и короткий, оголенный хвост обычно длиннее тела. Опоссумы активны вечером и ночью, они ведут наземный и древесный образ жизни. Большинство видов всеядны. В выводке бывает до 25 детенышей. Крупные опоссумы служат объектами охоты.

К эндемичному для Неотропиков отряду неполнозубые *Pilosa* относятся два семейства ленивцев – двухпалые *Megalonychidae* и трехпалые *Bradypodidae* (5 видов), а также два семейства муравьедов – карликовые *Cyclopedidae* и собственно муравьеды *Mutlucophagidae* (3 вида). Ленивцы являются исключительно древесными животными, передвигающимися по ветвям, подвешиваясь к ним при помощи больших крюкообразных когтей. мех животных имеет зеленоватый оттенок из-за обитающих там одноклеточных водорослей. Представители семейства муравьедовые являются одними из наиболее специализированных насекомоядными млекопитающими. Голова у них с вытянутым в трубку лицевым отделом, рот маленький, зубы полностью редуцированы, удлинённый липкий язык служит ловчим органом. Когти на передних лапах сильно увеличенные, они служат для вскрытия муравейников и термитников. Муравьеды питаются исключительно мелкими насекомыми – муравьями и термитами. Броненосцев, ранее объединяемых с неполнозубыми, сейчас принято выделять в отдельный отряд *Cingulata*. У них имеется жесткий наружный панцирь, образованный кожными окостенениями. Лапы у этих зверей мощные, вооруженные очень крупными когтями, приспособленными для копания. При опасности животные способны сворачиваться в шар или мгновенно зарываться в землю.

Реликтовое семейство щелезубы *Solenodontidae*, относящееся к отряду землеройкообразных, включает всего два вида. Щелезубы ядовиты, наряду с утконосами и некоторыми землеройками. Ядовитый аппарат у них несколько напоминает змеиный: токсичная слюна производится подчелюстной слюнной железой; проток железы открывается у основания глубокой бороздки (щели) второго нижнего резца. Эти звери распространены в лесах и кустарниковых зарослях на Гаити и Кубе.

Обезьяны Неотропиков представлены так называемыми широконосыми, или обезьянами Нового Света *Platyrrhini*. Выделяют несколько эндемичных для Неотропической области семейств. Это игрунковые *Callithricidae*, капуциновые *Cebidae*, коатовые *Atelidae*, ночные обезьяны *Aotidae*, саковые *Pitheciidae*. Семейство игрунки включает в себя мелких обезьян с изящным телосложением и длинным нехватательным хвостом. Окраска очень разнообразная. Игрунки населяют тропические леса, живут парами или полиандрическими группами. Семейство капуцины объединяет обезьян среднего размера. Все пальцы оканчиваются уплощенными ногтями. Длинный хвост не хватательный, покрыт волосами. В семейство коаты входят наиболее крупные из широконосых обезьян. Лицо чаще всего лишено волос, конечности сильно удлинены, хвост у большинства видов длинный, хватательный, у некоторых видов он играет роль полноценной пятой конечности. У ревунов хорошо развита вокализация. К семейству саковые относят разнообразных по размеру обезьян с плотной, густой мохнатой шерстью. Хвост также покрыт мехом и не может использоваться как хватательный. Ночные обезьяны представлены по-настоящему ночными видами южноамериканских обезьян. У них крупные глаза, позволяющие видеть в темноте.

Для Неотропиков эндемичными являются несколько семейств из отряда рукокрылые. В семействе зайцегубые, или рыбацкие, летучие мыши *Noctilionidae* всего два вида с очень длинными крыльями, длинными ступнями с большими сильно изогнутыми когтями. Они питаются мелкой рыбой, подхватывая добычу когтями с поверхности воды. В эндемичное семейство листоносы Нового Света *Phyllostomyidae* входит более 150 видов. Эти зверьки названы в связи с тем, что у большинства видов позади ноздрей имеется кожистый вырост в виде листка. Характер питания различных видов очень разнообразен. Пищевыми объектами служат насекомые, плоды, нектар и пыльца цветков. Целый ряд растений Нового Света приспособлен к опылению только этими летучими мышами. К листоносам относятся и три вида кровососущих летучих мышей – вампиров, которые питаются кровью крупных теплокровных животных. Семейство американские присосконоги *Thyropteridae* включает несколько мелких летучих мышей, на ступнях и больших пальцах крыльев которых имеются дисковидные присоски. При помощи этих образований присосконоги день проводят, прикрепившись к крупным кожистым листьям деревьев.

К древнему компоненту териофауны Неотропиков следует отнести и ряд эндемичных семейств так называемых кавиоморфных грызунов. В семействе свинки *Caviidae* большинство видов имеет внешний об-

лик морской свинки. Это относительно мелкие грызуны тяжелого телосложения, с короткими конечностями, короткой шеей и небольшими ушами. Представители подсемейства мара *Dolichotinae* представляют специфическую ветвь семейства, морфо-экологически напоминающие зайцеобразных. Мары – довольно крупные грызуны легкого телосложения с длинными и тонкими конечностями и когтями, напоминающими копыта. В своеобразное подсемейство водосвинки *Hydrochoerinae* входит несколько видов грызунов, но наиболее известен один вид – капибара *Hydrochoerus hydrochaeris*. Это самый крупный грызун мировой фауны (длина тела до 130 см, масса – до 80 кг). Телосложение капибары массивное, тело покрыто грубым и редким волосяным покровом. Пальцы соединены небольшими перепонками. Капибара – это полуводное животное, она хорошо плавает и ныряет. В семействе агути *Agoutidae* эволюция шла по пути приспособления к быстрому бегу. Эти грызуны имеют некоторые черты параллельного развития с копытными: некоторые агутиевые внешне напоминают оленей. Размеры у них мелкие и средние, телосложение легкое, конечности длинные, пальцы с толстыми когтями, иногда в виде копытцев. Эти грызуны не прыгают, а бегают рысью или галопом. К семейству шиншилл *Chinchillidae* относят относительно длиннохвостых грызунов средних размеров. Шиншилла имеет очень красивый густой, мягкий серый с голубоватым отливом мех. Обитает она в горных районах Анд. Мех шиншилл – один из самых дорогих в мире. Численность шиншилл сильно снизилась из-за преследования человеком. К этому же семейству относятся горные (род *Lagidium*) и равнинные (*Lagostomus*) вискаши. К семейству хутии *Capromyidae* относят грызунов, внешне напоминающих крупных крыс с грубым волосяным покровом. Это преимущественно наземные животные; некоторые виды ведут древесный образ жизни. Близки к ним всем хорошо знакомые нутрии *Myocastor coypus*, относимые к подсемейству *Myocastorinae*. Их разводят в неволе из-за пушнины высокого качества и мяса. Нутрия акклиматизирована в субтропических областях Северной Америки, Европы, Закавказья и Средней Азии. К семейству туко-туко *Stenomyidae* относятся небольшие грызуны, внешне напоминающие слепушонка. У них туловище со слабовыраженным шейным перехватом, тупорылая голова, маленькие уши, маленькие глаза; конечности вооружены сильными когтями; волосяной покров короткий. Эти грызуны – типичные роющие животные, редко появляющиеся на поверхности. Туко-туко роют землю резцами, а выбрасывают ее на поверхность задними ногами. При опасности грызуны издают крики, похожие на «туко-туко-туко»;



отсюда произошло их название. Кроме того, к авиоморфным грызунам относят и семейства дегу Octodontidae, колючие крысы Echimyidae, пакарана Dinomyidae, шиншилловые крысы Abrocomidae. Не стоит забывать и про субэндемичное семейство американские дикобразы, которые встречаются и в Неарктике.

Уровень эндемизма других млекопитающих не столь высок. К семейству псовых относится эндемичный род гривистые волки *Chrysocyon*, включающий в себя один вид. Внешне этот зверь похож на лисицу с чрезвычайно тонкими и длинными ногами. Морда у гривистого волка вытянутая и узкая, уши очень большие, окраска шерсти красноватая. Населяет гривистый волк открытые высокотравные пространства. К эндемичному роду кустарниковые собаки *Speothos* также относится всего один вид. Это приземистые животные, на лапах имеются небольшие перепонки. Селятся в густых зарослях тропических лесов недалеко от воды. Кустарниковые собаки отлично плавают и ныряют. Держатся они стаями, охотятся в основном на крупных грызунов вплоть до капибар. Медвежьи представлены эндемичным родом очковые медведи *Tremarctos*, к которому относится один вид. У этого зверя волосистой покров черного цвета, за исключением белой «маски» у глаз и белого пятна на груди. Очковый медведь населяет преимущественно горные влажные леса.

Для Неотропиков субэндемиками и эндемиками являются несколько родов из семейства енотовые. К роду носуха *Nasua* относятся млекопитающие с очень подвижным длинным носом, с помощью которого они обследуют лесную подстилку в поисках пищи. Носухи субэндемичны для Неотропиков, так как один вид проникает и в Неарктику в Сонорскую подобласть. К эндемичному роду кинкажу *Potos* относится один вид. У него длинный хватательный хвост и очень подвижный длинный язык.

Кошачьи разнообразны. Среди них есть виды, встречающиеся и в Неарктике. Это пума, оцелот, ягуарунди, ягуар. Ряд видов кошачьих являются эндемиками Неотропиков, например мелкие кошки рода *Leopardus*, которые населяют самые разные ландшафты Южной Америки, от влажных лесов до опустыненных степей.

Фауна Неотропической области бедна копытными. Это связано с тем, что представители обоих отрядов копытных проникают в Южную Америку лишь после начала Великого американского обмена. До формирования панамского перешейка Южную Америку населяли разнообразные южноамериканские копытные (надотряд *Meridiungulata*, включал не менее 5 отрядов), ныне полностью вы-

мершие. В фауне Неотропической области отсутствуют лошади, антилопы, козы, быки и настоящие свиньи. Отряд непарнокопытных представлен 4 видами из семейства тапиры *Tapiridae*. Еще один представитель этого семейства обитает в Индо-Малайской области. Туловище у этих зверей массивное, ноги короткие, морда заканчивается небольшим хоботком. Примечательно, что *Tapirus kabomani* был открыт в Южной Америке только в 2013 г. и является единственным видом непарнокопытных, открытым за последние 100 лет. К субэндемичному семейству пекариево-е *Tayassuidae* (отряд парнокопытные) относят четыре вида, похожих на некрупных свиней, животных распространенных в Южной, Центральной и на юге Северной Америки. У пекари очень крупная голова, густой волосяной покров, очень короткий хвост. Встречаются они от тропических лесов до кустарниковых памп и полупустынь. В Неотропической области встречаются представители семейства верблюдовые, представленные довольно архаичными формами. Это гуанако *Lama guanicoe* и викунья *Vicugna vicugna*. Они населяют открытые равнинные пространства и высокогорья Южной Америки. Неотропические олени относятся к подсемейству американские олени, которые встречаются и в Северной Америке и в Евразии. Эндемичными для Неотропиков будут роды мазама *Mazama*, пуду *Pudu* и андский олень *Hiprocamelus*.

### **Птицы**

Как уже было отмечено, птицы Неотропической области необычайно разнообразны и оригинальны. Авифауна Неотропиков характеризуется древностью и значительной самостоятельностью. Более половины семейств являются эндемичными.

Эндемичный отряд древненебных птиц нандуобразные *Rheiformes* включает два вида нелетающих страусоподобных птиц. Эти птицы обитают в саваннах и пампе преимущественно в Патагоно-Чилийской подобласти. К древненебным принадлежит и еще один эндемичный отряд – тинаму, или скрытохвостые *Tinamiformes*. Внешне тинаму напоминают куропаток или перепелов. Свое второе название они получили за то, что хвост очень короткий и скрыт под оперением туловища.

Среди представителей гусеобразных уникальным является семейство паламеды *Anchimidae*, включающее 3 вида крупных птиц, внешне напоминающих индеек. На сгибах крыльев имеются костяные шпоры, используемые птицами для самозащиты. Хотя паламеды относятся к отряду гусеобразных, пальцы у них лишены плавательных перепонки и плавать птицы не умеют, зато хорошо бегают.

Это одна из самых примитивных групп гусеобразных, очень напоминающих предковые для отряда формы. Семейство краксы *Cracidae*, принадлежащее к отряду курообразных, включает несколько десятков видов лесных и кустарниковых птиц средних и крупных размеров, внешне напоминающих фазанов. Птицы ведут наземно-древесный образ жизни.

Отряд журавлеобразные в Неотропической области представлен двумя эндемичными семействами – пастушковые журавли, или арамы *Aramidae*, и трубачи *Psophiidae*. К эндемичному семейству солнечных цапель *Eurypygidae* относится единственный вид – солнечная цапля *Eurypyga helias*. Отличительной чертой солнечных цапель является яркий глазчатый рисунок на крыльях, который птицы демонстрируют в случае опасности. Солнечные цапли объединяются в один отряд *Eurypygiformes* с обитающими в Новой Каледонии кагу, что может свидетельствовать о древних связях неогейской и нотогейской фаун.

Интересны эндемичные кариамовые *Cariamidae*, очень напоминающие своим обликом африканских птиц-секретарей. Они, как и последние, питаются главным образом рептилиями, в том числе и ядовитыми змеями. Кариамовые традиционно также относились к отряду журавлеобразных, в настоящее время их выделяют в отдельный отряд, близкий к соколообразным и попугаям.

Уникальный эндемичный вид, обитающий в Неотропиках, – гоацин *Opisthocomus hoazin* в последнее время выделяется в отдельный отряд *Opisthocomiformes*. Согласно другой точке зрения, гоацины родственны африканским туракообразным, к которым их относят в ранге подотряда. Это предположение получило косвенное подтверждение после обнаружения ископаемых гоацинов в Африке. Крылья у гоацинов широкие, но слабые, позволяющие совершать в основном планирующие перелеты с одного дерева на другое. У птенцов гоацина на крыльях есть когти. При опасности птенцы убегают из гнезда, ловко цепляясь за ветви деревьев ногами, когтями на крыльях и клювом. Упавшие в воду птенцы не тонут, а плавают и даже ныряют. С возрастом у гоацинов исчезают когти на крыльях и умение плавать.

Среди козодоеобразных эндемичным семейством является гуахаро *Steatornithidae*. Оно включает в себя единственный вид – гуахаро, или жиряк *Steatornis caripensis*. Этот очень крупный козодой интересен тем, что гнездится колониями в глубоких горных пещерах. В полной темноте пещер птицы ориентируются при помощи эхолокации. Гуахаро питаются плодами только нескольких видов пальм и лавровых, проявляя пример облигатной стенофагии.

Для Неотропической области эндемичными являются несколько семейств из отряда ракшеобразные. Это семейства момоты Momotidae и якамары Galbulidae. Уникальными для Антильской подобласти являются самые мелкие из отряда ракшеобразные – представители семейства тоди Todidae. Из дятлообразных также эндемичны несколько семейств. Среди них пуховки Bucconidae и американские бородатки Capitonidae. Но наибольшую известность благодаря своим непропорционально большим и яркоокрашенным клювам получили представители семейства тукановые Ramphastidae. Клювы легкие, имеют губчатое строение. Края клюва слегка зазубрены. Таким клювом-пинцетом тулканы легко достают спелые плоды с тонких ветвей.

Южная Америка является центром разнообразия кричащих воробьинообразных, их тут насчитывается около 10 эндемичных семейств. К семейству древолазы Dendrocolaptidae относятся птицы мелких и средних размеров, хорошо лазающие по стволам деревьев. Они несколько напоминают пищух, обитающих в Евразии. Клювы у различных видов разной формы – от тонкого длинного серповидно изогнутого до небольшого и заостренного. Семейство печники Furnariidae объединяет мелких птиц, внешне напоминающих дроздов, славков, трясогузок, синиц, жаворонков. Эта группа птиц названа «печниками» в связи с тем, что некоторые виды лепят из глины на земле, невысоко на дереве, на столбах оград и т. п. большие шарообразные гнезда с боковым входом, внешне напоминающие печи. Семейство муравьеловки Formicariidae свое название получило из-за того, что многие виды сопровождают колонны бродячих муравьев, хватая их личинок и вспугнутых движением колонны насекомых, а также других мелких животных. Семейство манакины Pipridae объединяет мелких лесных яркоокрашенных птиц. Для них характерны групповые тока: самцы собираются на земле или на горизонтальных ветвях деревьев и «танцуют», перепрыгивая друг через друга и издавая причудливые звуки видоизмененными маховыми перьями. Самки подлетают к таким токам и выбирают доминирующего самца. Семейство котинги Cotingidae насчитывает несколько десятков преимущественно лесных древесных птиц очень разнообразных по величине (размер – от чижа до вороны). Среди них своим внешним видом выделяются зонтичные птицы Cephalopterus, размером с ворону черные птицы, на голове которых имеется полукруглый хохол из волосовидных перьев, прикрывающий голову птицы как зонтик. Кроме того, следует упомянуть звонарей, или птиц колокольчиков *Procnias*, размером с голубя,

с белым оперением и длинными мясистыми кожистыми сережками на голове. Птицы названы так из-за издаваемых самцами звуков, напоминающих звон колокольчика. Наконец, скальные, или огненные, петушки *Rupicola* названы так из-за яркого – красного или оранжевого оперения у самцов и наличия у птиц веерообразного полукруглого хохла, почти закрывающего клюв. Южная Америка является центром разнообразия и еще одной группы кричащих – тиранны. Они составляют основу фауны мелких воробьинообразных птиц. Кроме Неотропиков тиранны населяют и Неарктику.

Фауна певчих воробьиных также отличается исключительным обилием и разнообразием. Здесь обитают представители субэндемичного семейства танагровые *Thraupidae*, а также широко распространенных в Новом Свете вироновых, трупияловых *Icteridae*, перемешниковых и т. д.

Кроме рассматриваемых групп птиц следует обратить внимание еще на несколько групп, представители которых хотя и представлены в основном в Неотропической области, но встречаются и в Неарктике, и в других регионах Земли. Наибольшего видового разнообразия в Неотропиках достигают американские грифы *Cathartiformes*. Семейство колибри *Trochilidae* в Южной Америке насчитывает несколько сотен видов. Большинство колибри – крохотные птички (самые маленькие – не больше шмеля). Самый крупный колибри достигает размера воробья. Неотропики занимают первое место по числу видов попугаев. Тут обитает множество эндемичных родов. К попугаям рода ара *Ara* относятся очень крупные длиннохвостые птицы с яркой окраской. Род амазоны *Amazona* включает около нескольких десятков видов птиц. Это коренастые, зеленой окраски попугаи размером с галку. Амазоны живут в тропических лесах, гнездятся в дуплах деревьев, питаются различными семенами и фруктами.

### ***Рептилии***

Среди рептилий Неотропической области нет эндемиков на уровне семейств. Каймановые (сем. *Chelydridae*), иловые (сем. *Kinosternidae*), сухопутные и пресноводные черепахи населяют север Неотропической области и южную часть Неарктики, а последние два семейства представлены также в тропических областях Старого Света. Каймановая черепаха распространена от юго-восточной Канады до Колумбии и Эквадора. У каймановой черепахи громадная голова с выпуклыми глазами, большая пасть с острыми челюстями. Питается эта черепаха в основном рыбой и падалью. У небольших иловых черепах верхние

и нижние части панциря (карапакс и пластрон) связаны подвижным эластичным швом. Пеломедузовые черепахи (сем. *Pelomedusidae*) демонстрируют связи Неотропиков с Эфиопской областью, а змеешейные – (сем. *Chelidae*) – с Австралийской. Из семейства пеломедузовых в реках Южной Америки наиболее обычна тартаруга *Podocnemis expans* – крупная черепаха с яйцевидным, расширенным сзади панцирем, крупной головой и короткой шеей. Встречается она в среднем течении Амазонки. Из семейства змеешейные следует упомянуть бахромчатую черепаху, или матамату *Chelys fimbriata*. У нее треугольная уплощенная голова, заканчивающаяся мягким хоботком, длинная шея, увенчанная рядами фестончатых кожаных выростов. Все это хорошо маскирует животное среди растительного мусора, лежащего на дне водоема. Это хищник-засадник, ловящий проплывающих мимо ее пасти мелких рыбок. Из наземных черепах следует упомянуть огромных слоновых, или галапагосских, черепах *Chelonoidis elephantopus*, обитающих на Галапагосских островах.

Гекконы в Неотропической области представлены эндемичными родами: круглولاпые гекконы *Sphaerodactylus*, углопалые гекконы *Gonatodes*. В Неотропической области расположен центр видового разнообразия игуановых. Размер, форма тела и окраска игуановых очень разнообразны. У древесных форм на пальцах имеются прикрепительные пластинки (как у гекконов). Некоторые виды игуан освоили водную среду обитания. Хорошо плавает морская игуана *Amblyrhynchus cristatus*, а василиск *Basiliscus* способен перебегать через небольшие протоки по поверхности воды.

Для Неотропической области характерны представители семейства ложноногие змеи. Наиболее обычен в регионе обыкновенный удав *Boa constrictor*. Вторая известная змея, принадлежащая к этому семейству и встречающаяся в Неотропиках, – одна из самых больших змей мировой фауны – анаконда *Eunectes murinus*. Ямкоголовые змеи *Crotalinae* имеют наибольшее видовое разнообразие в Неотропической области. Самая крупная ядовитая змея, принадлежащая к этому семейству, – бушмейстер *Lachesis muta*. Кроме бушмейстера в Неотропиках гораздо чаще встречаются и другие представители этого семейства родов американские копьеголовые змеи *Bothrops* и настоящие гремучники *Crotalus*.

Из крокодилов для Неотропиков характерны представители семейства аллигаторы. Здесь обитает 5 эндемичных для Неотропической области видов кайманов *Caiman*, отличающихся от собственно аллигаторов наличием костного брюшного панциря.

## Амфибии

Хвостатые земноводные в фауне Неотропиков представлены исключительно бедно (несколько видов из неарктического семейства безлегочных саламандр обитает в Андах). Наиболее разнообразны бесхвостые, как и в других тропических регионах Земли. Фауна последних очень богата и содержит целый ряд эндемичных семейств. Седлоносные, или короткоголовые, жабы (сем. *Brachycephalidae*) внешним обликом напоминают миниатюрных жаб, окрашенных в ярко-желтый цвет. Седлоносными они названы в связи с тем, что на спине у них имеется костная пластинка, срастающаяся с кожей и остистыми отростками позвонков. К семейству стеклянные лягушки *Centrolenidae* относятся небольшие, похожие на квакш, земноводные, ведущие древесный образ жизни, окрашенные в зеленоватые цвета и имеющие полупрозрачное тело. Для Неотропической области эндемичны представители семейства *Ceratophryidae*. К этому семейству относятся в том числе и крупные рогатки – жабообразные земноводные с широким ртом, мощными челюстями и кожаными выступами над глазами в виде треугольных рожек и очень яркой окраской. Во время охоты рогатки зарываются в землю, выставляя на поверхность лишь голову. К эндемичному семейству *Cycloramphidae* относится в том числе и ринодерма *Rhinoderma darwinii*. Морда у лягушки вытянута в мягкий хоботок. В брачный период самка откладывает несколько раз небольшими порциями по 1–2 крупных яйца с большим содержанием желтка. После оплодотворения самец забирает их в рот и инкубирует в своем горловом мешке. Полностью сформированные детеныши покидают горловой мешок родителя поодиночке, так как их развитие идет неравномерно. К эндемичному семейству древолазы *Dendrobatidae* относятся более сотни видов мелких амфибий. Древолазы обладают яркой, контрастной окраской (из сочетания красных, оранжевых, зеленых и черных цветов). Кожные железы древолазов выделяют высокотоксичные вещества, которые аборигены используют для смазывания наконечников стрел для духовых трубок. Для некоторых представителей эндемичного семейства лесолюбы *Hylodidae* характерно поведение самцов, заключающееся в привлечении самок не вокализацией, а движением задних лап, при этом земноводные растопыривают пальцы для того, чтобы яркоокрашенная перепонка была хорошо заметна. Для представителей эндемичного семейства носатые жабы *Rhinophrynidae* характерно яйцевидно-округлое тело, слитая с ним голова, конец которой вытянут в небольшой хоботок, а также питание исключительно термитами. В Нео-

тропической области из земноводных встречаются пиповые *Pipinae* (виды этого таксона встречаются также в Эфиопской области). Один из самых известных представителей этого семейства в Южной Америке – суринамская пипа *Pipa pipa*. Самка перемещает себе на спину оплодотворенные самцом икринки. Яйца погружаются в разбухшую спину самки. Впоследствии икринки сверху затягиваются. На спине матери происходит полное развитие и из ячеек появляются молодые пипы. Рассматривая фауну земноводных Южной Америки, следует упомянуть также *Pseudis paradoxa*, или парадоксальную лягушку, которая известна тем, что длина тела взрослых особей достигает 7 см, в то время как длина головастика – 25 см! Среди крупных земноводных Южной Америки следует отметить и жабу-агу *Bufo marinus*, длина тела которой может достигать 25 см.

В Неотропиках чрезвычайно разнообразия достигают квакши. Среди них надо отметить квакшу-кузнеца *Hyla fabe*, которая названа так из-за голоса, напоминающего удары молотка по металлу. Самки квакши Гельди *Flectonotus goeldii* и сумчатые квакши *Gastrotheca* вынашивают оплодотворенные яйца на спине. Квакши из рода филломедуз *Phyllomedusa* в период размножения откладывают яйца на нависающие над водой листья растений. Появляющиеся из икры головастики падают в воду. Интересная особенность филломедуз – хватательные лапы, благодаря тому, что у них, как у приматов, первый палец на передних и задних конечностях противопоставляется остальным. Поэтому филломедуз часто называют лягушками-обезьянами.

### **Пресноводные рыбы**

Ихтиофауна Неотропической области исключительно богата. Из эндемичных семейств здесь встречаются гудиевые *Goodeidae*. Они обитают на севере области. У этих рыб внутреннее оплодотворение, икринки бедны желтком, эмбрионы связаны со стенками яичника самки особыми выростами, обеспечивающими их питание и газообмен. Только в Неотропиках встречаются представители семейства ножевые *Rhamphichthyidae*. Представители этого семейства имеют длинное вытянутое уплощенное тело, длинный заостренный хвост, который служит не только органом локомоции, но и органом осязания. Рыбы могут перемещаться и хвостом вперед среди зарослей подводной растительности. Ножевые имеют слабые электрические органы, которые служат им для ориентирования. В Южной Америке имеется своеобразное эндемичное семейство клинобрюхих *Gasteropeleicidae*. Это мелкие рыбки с сильно сжатым с боков высоким телом, дугообразно выпяченным брюшком, очень большими грудными плавниками



и сильной мускулатурой передних конечностей. При опасности они способны быстро скользить по поверхности воды (по другим данным – пролетать, используя активный машущий полет) до 5 м.

К эндемичному семейству электрические угри *Electrophoridae* относится один одноименный вид. Это крупная рыба, которая обитает в слабопроточных, сильно заросших, заиленных водоемах и способна к дыханию атмосферным воздухом. Кожа у электрического угря голая, без чешуи, сильно развит анальный плавник, с помощью ундулирующего движения которого рыба легко перемещается в любом направлении. Развиты электрические органы, которые способны вырабатывать напряжение до 650 вольт. Электрические органы рыбы используют как для защиты от врагов, так и для обездвиживания добычи, в основном не крупных рыб.

Для ихтиофауны Неотропической области очень характерно наличие большого числа эндемичных (около 10) семейств сомов. У представителей семейства броняковые *Doradidae* голова и туловище покрыты костными пластинками, из-за чего в поперечном сечении они выглядят гранеными. Рыбы этого семейства способны дышать атмосферным воздухом, а в засушливый период переползать при помощи грудных плавников из водоема в водоем. Панцирем из костных пластинок покрыто тело представителей эндемичных семейства панцирных сомов *Callichthyidae* и семейства кольчужных сомов *Loricariidae*. Для некоторых видов эндемичного семейства аспредовых сомов *Aspredinidae* характерна забота о потомстве. Самки этих сомов вынашивают икру, приклеив ее к брюху, при этом икринки врастают в кожу и получают дополнительное питание и кислород из тела матери. К эндемичному семейству ванделливые сомы *Trichomycteridae* относятся мелкие рыбки с вытянутым червеобразным телом и шипами на жаберных крышках. Ванделливые сомы являются эктопаразитами, что в целом для класса рыб не свойственно. Некоторые виды прогрызают кожу крупных рыб и сосут кровь, другие присасываются к жабрам рыбы-хозяина, третьи паразитируют в мочеполовых протоках крупных рыб.

В составе ихтиофауны Неотропической области имеются древние виды, проявляющие гондванские связи. Это представитель подкласса Двоякодышащие из семейства двулегочниковые – лепидосирен *Lepidosiren paradoxa*. Лепидосирен населяет заболоченные водоемы. В засушливый период по мере понижения уровня воды лепидосирен все чаще прибегает к дыханию атмосферным воздухом. Когда слой воды становится минимальным, он роет в обнажившемся дне камеру,

сворачивается в ней, полностью переходит на дыхание атмосферным воздухом и впадает в спячку. При этом обмен веществ у рыбы резко снижается. С началом периода дождей лепидосирен переходит к активному образу жизни. Напомним, что двоякодышащие рыбы встречаются еще в Африке и Австралии.

В Неотропиках имеются представители одного из древнейших отрядов пресноводных костистых рыб – араванообразные Osteoglossiformes. К нему принадлежат одна из самых крупных пресноводных рыб – арапаима *Arapaima gigas* и южноамериканская аравана *Osteoglossum bicirrhosum*. Представители семейства аравановые встречаются, кроме того, в Эфиопской, Австралийской и Индо-Малайской областях.

Из других групп рыб, представители которых встречаются и в других зоогеографических областях (Эфиопской и Индо-Малайской), следует упомянуть харацинид Characinidae, цихлид и зубатых карпов. Многие представители этих семейств разводятся в качестве аквариумных рыб.

## ГЛАВА 5. ЖИВОТНЫЙ МИР ОСНОВНЫХ БИОМОВ СУШИ

### 5.1. Животный мир Арктических пустынь

**Распространение и характеристика арктических пустынь.** Арктические биомы Евразии и Северной Америки располагаются на островах и, в меньшей степени, на побережье Северного Ледовитого океана. В более влажном секторе этой зоны (от о. Элсмир через Гренландию, Шпицберген, Землю Франца-Иосифа до Новой Земли) имеются обширные ледниковые покровы (общей площадью свыше 2 млн км<sup>2</sup>), где господствуют ландшафты ледяных пустынь. На остальной суше (на восток от Новой Земли) преобладают каменистые пустыни с интенсивными криогенными процессами, с чрезвычайно разреженным растительным покровом и почти неразвитыми почвами.

Видовое разнообразие зверей и птиц в арктических пустынях невелико. Многие виды животных связаны с морем и имеют кругополярное распространение. Особенно бедно население животных центрального полярного бассейна с его вечными льдами, покрывающими море и острова. Многие животные связаны с сушей только на период размножения, а кормятся и проводят большую часть времени в море (так называемые пелагические виды). Море для абсолютного большинства видов животных является основным источником корма. Это прежде всего разнообразные моллюски, ракообразные и рыбы. Найти пропитание на суше достаточно сложно: растительный покров очень беден, наземных беспозвоночных, в том числе насекомых, мало.

**Состав животного населения арктических пустынь.** Для беспозвоночных характерно крайнее обеднение видового состава, и даже крупные систематические группы представлены единичными видами. Помимо этого, характерно заселение одними и теми же видами всего спектра местообитаний и общая «миниатюризация» жизни. Арктические пустыни почти лишены насекомых (кроме немногих двукрылых *Diptera*, коллембол *Collembola* и чешуекрылых *Lepidoptera*). На о. Большевик, входящий в состав архипелага Северная Земля, были обнаружены 4 вида бабочек. Исследование О. Л. Макаровой с коллегами показало, что совка *Xestia aequaeva* и пяденица *Psychophora cinderella* являются постоянными обитателями, тогда как огневка *Gesneria centuriella* и серпокрылая моль *Plutella xylostella* занесены

на остров воздушными потоками (О. Л. Макарова и др., 2012). Самыми холодоустойчивыми видами бабочек можно считать пядениц рода *Psychophora* и волнянку *Gynaephora groenlandica* (распространена за полярным кругом в Гренландии и Канаде). Они могут служить видами-маркерами при анализе долговременных изменений климата на Крайнем Севере. Важнейшими адаптациями чешуекрылых, как и других групп членистоногих, к обитанию в полярных пустынях выступают полифагия и способность к многолетнему развитию; полет самок ограничен или отсутствует.

Многие околотовные и морские птицы образуют огромные колонии, состоящие из одного или нескольких видов. На берегах полярных островов гнездятся некоторые чайки и чистики. Такие скопления пелагических птиц называются «птичьими базарами». Птичьих базаров много в Баренцевом море, особенно велики они по западному берегу Новой Земли. Это связано как с наличием удобных для гнездования мест, так и с обилием пищи, которая имеется в этом районе в результате влияния теплых ветвей Гольфстрима. На севере Тихого океана птичьих колоний много, но они в большинстве своем менее мощные, чем в Баренцевом море. Для возникновения «птичьего базара» необходимо наличие подходящих для гнездования мест рядом с участками, изобилующими пищей, защищенными от бурь и труднодоступными для хищников. Таких мест сравнительно немного. Как только птенцы спускаются на воду, все взрослые птицы перемещаются в море. Колонии морских птиц существенно влияют на растительный и животный мир. На удобренной пометом почве разрастаются растения. Разлагаясь, птичий помет выделяет тепло, и растения вблизи колоний пернатых начинают зеленеть и цвести раньше, а увядают позже, чем на соседних участках. Не удивительно, что к птичьим базарам тяготеют лемминги, мелкие птицы, а те в свою очередь привлекают сюда хищников – горностаев *Mustela erminea*, песцов *Alopex lagopus*, белых сов *Nyctea scandiaca*.

Так, моевка *Rissa tridactyla* – типичная океаническая чайка, живущая на берегах только в период размножения, остальное время проводит в море, отлетая на зиму в умеренные широты Атлантического и Тихого океанов. Гнездится колониями от нескольких до сотен пар, нередко вкрапливаясь на птичьих базарах в колонии чистиковых. Старые птицы из года в год гнездятся или в одном и том же гнезде, или на одном и том же карнизе. Основной пищей моевок служат мелкие рыбы, ракообразные, моллюски и в некотором количестве растения – ягоды, злаки, водоросли. Другой сходный с моевкой

по размерам вид – белая чайка *Larus eburnea*, населяет острова Северного Ледовитого океана, как Восточного, так и Западного полушария. Во внегнздовое время широко кочует, держась главным образом у края паковых льдов (морские льды толщиной не менее 3 м, существующие более 2 лет). Питание белой чайки своеобразно. Она кормится отбросами тюленьего и китового промысла, экскрементами моржей, тюленей и белого медведя. Помимо этого ловит мелких рыб, различных беспозвоночных и нападает на птенцов других видов птиц. В связи с этим, возможно, распространение ее приурочено к окраинам льдов. В отличие от других чаек, она всегда носит одинаковый белый наряд. Большая полярная чайка, или бургомистр *Larus hyperboreus*, – крупная морская чайка, масса тела которой доходит до 2,5 кг. Питается она яйцами, птенцами и взрослыми птицами, как на птичьих базарах, так и залетая в тундру.

По северным материковым побережьям гнездятся различные представители подотряда кулики, своеобразным представителем которых является камнешарка *Arenaria interpres*. Свое название этот вид получил за необычный способ добывания пищи. Местами кормежки птиц служат преимущественно морские берега. Часто камнешарка разыскивает себе пищу под камешками, которые переворачивает уплощенным, чуть вздернутым клювом. Она может перевернуть камешек, равный по массе собственному телу. Если камень слишком тяжел для нее, его поворачивают несколько птиц вместе. После прилета весной птицы едят сохранившиеся с осени ягоды, листья и побеги молодых трав, выброшенную морем рыбу и морских беспозвоночных. В это время они нередко приближаются к жилищам людей и копаются на помойках. Исландский песочник *Calidris canutus* гнездится на севере Канады и в Гренландии, на севере Таймыра, Чукотке и арктических островах. Типичный дальний мигрант, покрывающий огромные расстояния от мест зимовок на юге Африки, в теплых широтах других материков и островов до гнездовий в Арктике всего за несколько перелетов, чередующихся с длительными остановками на отдых и для пополнения энергетических резервов. К этой же группе куликов относится морской песочник *Calidris maritima*, размеры которого примерно со скворца. Интересной особенностью его размножения является то, что основная роль заботы о кладке и птенцах принадлежит самцу. Самки принимают участие в насиживании, но рано покидают гнездо и самца. Во внегнздовое время держатся почти исключительно на каменистых морских берегах Европы, в том числе и на крайнем ее севере, на незамерзающих участках Баренцева моря.

Чистиковые – это небольшая группа птиц мелкой и средней величины, масса тела которых колеблется от 100 г до 1 кг и более. Они великолепно приспособлены к плаванию и нырянию. Под водой могут задерживаться до 1 минуты. Преследуя добычу, они быстро и ловко изменяют направление движения, совершают в воде сложные повороты и петли. Одним из самых обычных видов является толстоклювая кайра *Uria lomavia*. Ее колонии могут достигать до 600 тысяч птиц. Гнезд кайры не делают, яйцо помещают прямо на каменный карниз. Во время насиживания, чтобы улучшить обогрев яйца, кайры кладут его на собственные лапы. Грушевидная форма яиц препятствует их скатыванию с уступа скалы. Люрики *Alle alle* – мелкие чистиковые, размером с дрозда, массой до 190 г. Гнездятся колониально на морских побережьях. В кладке, как правило, только одно яйцо, очень крупное относительно размеров самой птицы. Взрослые особи носят корм (мелкие ракообразные и рыба) птенцам в объемистом подвязочном мешке. Кормовые вылеты совершают на расстояние до нескольких километров от колонии, бывают стайные вылеты – до 100–150 км. Обыкновенный чистик *Cerpphus grylle* – тоже некрупный представитель этой группы птиц. Гнезда чистики строят в глубоких узких расщелинах, среди обломков скал и камней. В подобных гнездах часто бывает сыро или даже мокро. В связи с этим пух у птенцов несколько гуще на брюшной стороне тела, что предохраняет птицу от охлаждения. Из хищных птиц на арктических островах гнездятся белая сова и кречет *Falco rusticolus*, а из мелких воробьиных – пуночка *Plectrophenax nivalis*.

Среди морских млекопитающих можно насчитать сравнительно немного видов, которые живут преимущественно в районах, постоянно покрытых льдами. К ним относятся: белуха и единорог из китообразных, а также морж и морской заяц из ластоногих. Единственные наземные звери ледяных пространств, мало связанные с тундрой, – это белый медведь *Ursus maritimus* и овцебык *Ovibos moschatus*. Население животных материковых побережий гораздо богаче за счет видов тундровой и таежной зон.

Из морских зверей хорошо представлены настоящие тюлени. Это гренландский тюлень *Phoca groenlandica*, или лысун, который ежегодно в конце зимы громадными стадами приходит из вод Гренландии и Шпицбергена в наши территориальные воды. В начале лета его стада вместе с подросшим приплодом вновь уходят на северо-запад в океан. Детеныши гренландского тюленя покрыты белым мехом (их называют бельками), за что они часто являются объектом активного промысла.

Самые крупные ластоногие в Арктике – это моржи *Odobenus rosmarus*. Масса тела у них достигает до 1,8 т. У взрослых животных (особенно у самцов) верхние клыки выступают над десной до 60 см. Они нужны моржам для выкапывания из грунта под водой пищи (моллюсков), защиты от врагов и при вылезании на льды и сушу. Взрослые самцы обычно лежат группами в 10–20 особей и больше. Самки часто образуют более крупные лежбища – до 100–200 особей. Морской заяц, или лахтак *Erignathus barbatus*, – один из наиболее крупных видов семейства настоящие тюлени и самый крупный вид в фауне России. Масса взрослых особей может достигать до 300 кг, а иногда и более. Предпочитает мелководные прибрежные районы, особенно такие, где берега изрезаны заливами и бухтами, есть острова. Питается преимущественно донными и придонными животными: пластинчатожаберными и брюхоногими моллюсками, креветками и крабами. Местами поедает полярную треску *Boreogadus saida* (сайку).

Белый медведь *Ursus maritimus* один из не только характерных, но и «совершенных» представителей арктических животных. Это самый крупный наземный хищник: у самцов длина тела достигает 280 см, а масса – до 800 кг. Узкое, обтекаемое формы туловище, громадные лапы-весла, узкая голова с приподнятыми глазницами, как и удлиненная подвижная шея, характеризуют этого зверя как хорошего пловца и ныряльщика. мех белого медведя похож на мех таких водных животных, как котик или выдра. Белый медведь, в отличие от своих всеядных родичей, – хищник, активно добывающий крупных животных. Главная его пища – арктические тюлени, кольчатая нерпа *Phoca hispida*, реже лахтак и некоторые другие.

## 5.2. Животный мир тундр

Тундры расположены в арктическом поясе Земли. Название произошло от финского слова *tunturi* – безлесная горная возвышенность.

**Распространение тундр.** С юга тундра граничит с северной границей сплошных высокоствольных лесов, а с севера – с арктическими пустынями, в основном на островах Северного Ледовитого океана. В целом тундра образует единую циркумполярную зону шириной в среднем в несколько сот километров (от 30 до 500 км) и занимает наибольшие площади в Сибири и на севере Северной Америки. В Европе под влиянием теплого течения Гольфстрим тундры занимают лишь узкую прибрежную полосу. Равнинные тундры составляют около 3% всей суши.

**Условия существования животных в тундре.** Северное расположение этой природной зоны и влияние Северного Ледовитого океана обуславливают суровость условий жизни животных в тундре. Среди важнейших факторов, влияющих здесь на животных, важно отметить длинную, суровую и ветреную зиму с полярной ночью и глубоким и плотным снегом, что существенно препятствует распространению животных средних и крупных размеров (трудно передвигаться и добывать подснежный корм). Короткое и относительно холодное лето препятствует распространению травянистых растений, а значит, и животных, питающихся зелеными кормами и плодами. Отсутствие в большей части тундры древесной растительности приводит к тому, что эта открытая местность обладает крайне низкими защитными свойствами, усиливая пресс хищничества. Преобладание осадков над испарением и высокий уровень мерзлоты способствуют заболачиванию больших территорий, что отрицательно сказывается на животных, строящих норы и ведущих подземный образ жизни. Небольшое видовое разнообразие покрытосеменных растений приводит к бедности растительных кормов, особенно в северных частях тундры. Более многочисленные мхи и лишайники представляют собой сравнительно низкокалорийные корма, что заставляет травоядных животных, особенно крупных, кормиться на значительных территориях. Соответственно, их распределение становится более разреженным. Например, северным оленям и карибу, различным подвидам *Rangifer tarandus*, требуется кормовая территория площадью около 8 км<sup>2</sup> на одну особь.

Наряду с этими неблагоприятными факторами в тундре имеется целый ряд положительных условий, благоприятствующих существованию некоторых групп и видов животных. Среди них можно отметить длительное освещение в течение суток летом, что позволяет питаться и выкармливать потомство почти в течение всех суток. В связи с интенсивным ультрафиолетовым излучением и низкими температурами в северных широтах мало болезнетворных микроорганизмов и характерно пониженное содержание в атмосфере углекислоты.

В суровый зимний период крупные звери откочевывают к югу, птицы улетают, мелкие зверьки остаются активными под снегом. Исключение составляют берингийский длиннохвостый суслик *Spermophilus parryi* и черношапочный сурок *Marmota camtschatica*, которые обитают в Восточной Сибири и впадают в спячку. Некоторые мелкие грызуны, например лемминги, способны к подснежному размножению.



В течение короткого летнего периода утки и гуси питаются многочисленной зеленой растительностью, кулики охотятся на личинок, а воробьиные птицы на взрослых двукрылых (прежде всего на преобладающих здесь комаров и мошку). Крупные млекопитающие, например олени, питаются многочисленными лишайниками и мхами. Вслед за оленями в тундру приходят волки *Canis lupus*. Все животные торопятся быстрее выкормить и вырастить свое потомство. В связи с необходимостью сокращения сроков размножения многие животные имеют специальные физиологические и поведенческие адаптации. Например, у многих птиц пары начинают формироваться уже во время весеннего пролета, а птенцы развиваются по выводковому типу, т. е. после вылупления молодежь способна самостоятельно передвигаться и кормиться. У гусей перед осенним отлетом происходит быстрая линька оперения на крыльях, что позволяет менять остальное оперение уже во время перелета.

**Состав животного населения тундры.** Основными характерными чертами населения тундровых сообществ является крайняя бедность видового состава. Например, млекопитающие на полуострове Таймыр представлены всего 10–11 видами, в Гренландии их семь, а на арктических островах 2–4. Показатели зоомассы на юге тундры достигают максимум до 80–100 кг/га, и значительная часть этой массы падает на дождевых червей.

Для тундр Старого и Нового Света характерны сходность и однообразие населения животных. Характерные виды распространены кругополярно на всем протяжении этой природной зоны. Население животных тундры сложилось в течение ледникового периода. В постледниковое время население тундры пополнилось видами, пришедшими из Восточной Сибири и с северо-запада Северной Америки. Современный ландшафт тундры с ее характерным населением животных сложился в крайних северо-восточных областях Азии и в северо-западных частях Северной Америки, соединявшихся ранее широким перешейком. Этот регион именуется – Берингия. На структуру населения также повлияло большое однообразие природных условий: погодно-климатических, повсеместное распространение вечной мерзлоты, приводящей к заболачиванию больших территорий, почти полное отсутствие лесов и некоторых других особенностей тундровой зоны.

Часть видов животных помимо тундры распространены и в соседних районах. Так, широко распространены в тундре и в таежной полосе – северный олень, заяц-беляк *Lepus timidus*, белая куропатка

*Lagopus lagopus*, гусь гуменник *Anser fabalis*. Распространены в тундре и по внутриматериковым высокогорьям тундровая куропатка *Lagopus mutus* и горный кулик хрустан *Eudromias morinellus*. Рогатый жаворонок *Eremophila alpestris* широко распространен в тундре, высокогорьях и в степной зоне. К обычным видам тундры и многих других природных зон относятся широко распространенные хищные млекопитающие: волки и относящиеся к семейству куны горностаи *Mustela erminea* и ласки *Mustela nivalis*.

Для населения тундры характерно крайне неравномерное распределение видов и особей по территории этой природной зоны, что связано с доступностью кормов, укрытий, мест для размножения. Очень сильно выражены колебания численности видов и резкая смена образа жизни по сезонам. Классическим примером такой динамики является зависимость хищных млекопитающих и птиц (например, песцов *Alopex lagopus*, полярных сов *Bubo scandiacus*) от обилия основных видов жертв, чаще всего леммингов. Сезонность облика населения животных выражается в том, что виды средних и крупных размеров (прежде всего позвоночные) вынуждены совершать значительные миграции и кочевки. Одним из самых ярких примеров этому служат дальние миграции полярной крачки *Sterna paradisaea*. Следуя за летним солнцем из тундр от Северного полушария к берегам Антарктиды и обратно в течение одного года, она преодолевает расстояние более 40 000 км. Редко кто из животных остается активным в тундре в зимний период, только, например, лемминги, живущие под снегом, и песцы, охотящиеся на них.

Ввиду низкого видового разнообразия животных и растений в тундровой зоне, цепи питания очень простые и короткие. Изменение численности или исчезновение хотя бы одного вида в этой цепи приводит к серьезным изменениям в сообществах тундр.

Среди беспозвоночных первое место по биомассе занимают почвенные животные. Это прежде всего дождевые черви (например, *Eisenia nordenskioldi*) длиной до 30 см, а также их ближайшие родственники – мелкие (до 3 см) кольчатые черви энхитреиды Enchytraeidae, которые активны даже в снегу и в едва оттаявшей почве. Среди других сапрофагов (животных, питающихся мертвой органикой) преобладают нематоды Nematoda – мелкие круглые черви, коллемболы Collembola, клещи – гмазиды Gamasida и оribатиды Oribatei. Обычными являются личинки разнообразных двукрылых – комаров-типулид Tipulidae, комаров-толкунчиков Empididae и различных мух Muscidae. Из кровососущих на северном олене паразитируют подкожные оводы – пиллю *Oedemagena*

*tarandi* и сяну *Cephenomia trompe*. В целом двукрылые очень разнообразная группа в северных широтах, например, на о. Шпицберген она составляет 70% всех обитающих здесь видов насекомых. В Ямало-Ненецком автономном округе фауна кровососущих двукрылых насекомых включает 70 видов и 16 родов, в том числе комары – 18 видов, мошки – 20 видов, слепни – 19 видов и мокрецы – 14 видов. Относительно многочисленны на юге зоны веснянки Plecoptera, личинки которых служат важным элементом питания пресноводных рыб.

Среди хищных членистоногих можно выделить разнообразных многоножек и жуков (жужелицы, плавунцы, стафилиниды). В воде обитает множество личинок двукрылых, например комаров-дергунцов Chironomidae и комаров-кулицид Culicidae. Группа перепончатокрылых в тундре довольно малочисленна. Это главным образом пилильщики Tethrediidae и наездники Ichneumonidae, которые паразитируют на мухах и бабочках.

Немногочисленные цветковые растения чаще опыляются с помощью ветра, но есть и насекомые-опылители, это прежде всего шмели *Bombus* и мухи-журчалки *Syrphidae*. Интересно, что первые в северных широтах более разнообразны, чем в южных. Это связано с особыми адаптациями шмелей к активности при низких температурах – они способны поддерживать постоянную температуру тела на уровне около 40°C за счет мышечных сокращений.

Тундровые бабочки скромных размеров, неброские по окраске, большую часть времени проводят на земле, среди камней и ветвей кустарников, нервно взмывая в воздух лишь вспугнутыми или сорванными ветром. Из некоторых характерных видов можно отметить тундровую бархатницу бор *Oeneis bore*, норну *Oeneis norna*, чернушек диза *Erebia disa* и енисейскую *E. jeniseiensis*, перламутровок: харикло *Clossiana chariclea*, полярная *C. polaris*, малая арктическая *C. improba*. Бабочек тундры отличает очень короткий период встречаемости взрослой имагинальной стадии: эти насекомые успевают отлетать и дать потомство всего за несколько дней, что, безусловно, является адаптивной реакцией на короткий безморозный период. По этой же причине сроки развития многих видов бабочек растягиваются до двух, а иногда и до трех лет.

Позвоночные животные представлены различными классами. Пресмыкающиеся и земноводные в зоне тундр практически не встречаются. В южные тундры местами заходят некоторые таежные виды земноводных – травяная *Rana temporaria* и остромордая лягушки *R. terrestris*, а также сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii*,

относящийся к хвостатым земноводным, среди рептилий в южные тундры могут проникать живородящая ящерица *Lacerta vivipara* и *Vipera berus*.

Птицы – наиболее представленная в тундровых сообществах группа позвоночных животных. Особенно много околотовных и водоплавающих видов, что связано с обилием разнообразных водоемов. Среди них выделяется группы куликов: ржанки (золотистая *Pluvialis apricaria* и бурокрылая ржанка *Pluvialis fulva*), песочники (чернозобик *Calidris alpina*, краснозобик *Calidris testacea*, дутыш *Calidris melanotos*, кулик-воробей *Calidris minuta* и др.), улиты (щеголь *Tringa erythropus*), плавунчики (круглоносый *Phalaropus lobatus* и плосконосый *P. fulicarius*), малый веретенник *Limosa lapponica*, средний кроншнеп *Numenius phaeopus*. Питаются кулики путем «зондирования» илистых отмелей или почвы клювом, извлекая многочисленных беспозвоночных. Различная длина клюва и ног у разных видов куликов позволяет этим птицам кормиться совместно, не конкурируя за кормовые ресурсы.

Широко в тундре представлен отряд гусеобразные. К нему относятся разнообразные речные и нырковые утки, гуси, казарки, лебеди. Края клюва у этих птиц усажены тонкими пластинками, образующими своего рода сито, позволяющее отфильтровывать планктон из воды. Речные утки в тундрах России представлены, прежде всего, свиньей *Anas penelope* и шилохвостью *Anas acuta*, являющимися важными объектами охоты. Помимо речных уток в северных широтах обычны: морская чернеть *Aythya marila*, турпан *Melanitta fusca*, синьга *M. nigra* и морянка *Clangula hyemalis*. Очень интересная группа уток-гаг (обыкновенная *Somateria mollissima*, очковая *Somateria fisheri* и сибирская *Polysticta stelleri*, гага-гребенушка *Somateria spectabilis*). Эти птицы, как и другие утки, утепляют гнезда собственным пухом, который люди заготавливают в качестве прекрасного природного утеплителя для одежды, одеял и т. п. Гуси кормятся в основном на суше молодыми побегами и корневищами наземных и прибрежных растений. В наших тундрах обычны белолобый гусь *Anser albifrons*, гуменник и местами сравнительно редкий небольшой гусь пискулька *A. erythropus*. Казарки (черная *Branta bernicla*, краснозобая *B. ruficollis*, канадская *B. canadensis*) часто селятся рядом с гнездами хищных птиц (соколов и сов), которые, отгоняя других хищников от своих гнезд, одновременно обеспечивают защиту и гнездам казарок. Среди лебедей наиболее специфичными для водоемов тундр являются малый *Cygnus bewickii* и американский лебедь *C. columbianus*. Еще одной интересной группой водоплавающих птиц являются гагары (чернозобая *Gavia*

*arctica*, белоклювая *G. adamsii*, краснозобая *G. stellata*). Гагары специализируются на добыче мелкой рыбы и беспозвоночных, которых ловят на крупных озерах, реках и в море. В прошлом их прочные шкурки использовали в качестве сырья для изготовления одежды, что и сейчас иногда встречается у народов Крайнего Севера.

Среди представителей отряда курообразные обычными в тундровой зоне являются белая и тундряная куропатки. Эти птицы имеют четыре сезонных наряда у самцов и три у самок. Весной туловище, крылья и хвост самца остаются белыми, а голова, шея и зоб приобретают интенсивный каштаново-рыжий цвет. Поэтому они бывают хорошо заметны издали. Такой наряд самцы носят в период выбора гнездовой территории и разбивки на пары. В летний период окраска рыжевато-бурая с черными пестринами. Осенью появляются группы перьев, довольно резко выделяющиеся интенсивно-рыжей окраской. Зимний наряд ослепительно белый, а ноги густо оперены вплоть до пальцев, вследствие чего лапы широкие, напоминают заячьи; в результате птица при ходьбе по снегу не проваливается. Такая смена окраски способствует лучшей маскировке птиц.

Среди хищных птиц важно отметить крупных соколов – сапсана *Falco peregrinus* и кречета *Falco rusticolus*. Питаются они, как правило, птицами, в том числе и сравнительно крупными – куропатками, утками и даже гусями. Мохноногий канюк *Buteo lagopus*, напротив, специализируется в основном на мелких млекопитающих, прежде всего леммингах. Его многолетняя динамика численности сильно зависит от колебаний численности леммингов. Среди ночных хищных птиц главенствует белая, или полярная, сова, численность которой тоже сильно зависит от количества леммингов. В неблагоприятные годы совы могут совершать кочевки на большие расстояния и встречаться даже в южных районах (например, в Подмосковье, Казахстане, на Алтае). Поморники – группа птиц, родственных чайкам, также являются обычными хищниками в тундре. Три вида (длиннохвостый *Stercorarius longicaudus*, короткохвостый *S. parasiticus* и средний *S. pomarinus* поморники) распространены по всей природной зоне. Средний поморник более других тяготеет к высоким широтам. Его наибольшая гнездовая плотность – в арктической тундре.

Характерной чертой тундр является небольшое разнообразие воробьинообразных, которые наиболее многочисленны в других биомах. Причина этого – короткое лето и бедность видового состава цветковых растений, а значит, и насекомых, связанных с ними. К тому же низкое разнообразие травянистых растений приводит к недостат-

ку различных семян и плодов, которые являются важной частью питания многих воробьиных птиц. Лапландский подорожник *Calcarius lapponicus*, размером примерно с воробья, прилетает в тундру рано, с появлением первых проталин. Оба родителя выкармливают птенцов и приносят корм в течение почти круглых суток, за исключением 2–3 «ночных» часов. Другой вид – пуночка *Plectrophenax nivalis* предпочитает участки каменистой тундры с россыпями, береговые обрывы, скалы рек и морских побережий. В отличие от других арктических птиц, гнездование у пуночек начинается долгое время спустя после прилета. Только в конце мая – начале июня они разбиваются на пары и приступают к устройству гнезд. Краснозобый конек *Anthus cervinus* – насекомоядная воробьиная птица, относящаяся к семейству трясогузковые. Красноватый цвет в оперении самцов особенно заметен в весенний период. На места гнездования эти коньки прилетают в конце мая – начале июня. Здесь птицы занимают кочковатые участки тундры, заболоченные участки, поросшие травянистой растительностью, и даже торфяные болота. Рюм, или рогатый жаворонок *Eremophila alpestris*, самый северный вид из семейства жаворонковые, обитает на высоких и сухих участках тундры. Осенью рогатые жаворонки сбиваются в большие стаи, которые в поисках пищи широко странствуют, с наступлением холодов приближаясь к поселениям человека.

Среди мелких млекопитающих в тундровой зоне распространены различные виды леммингов. Один из самых обычных и широко распространенных наших леммингов – сибирский *Lemmus sibiricus*. Это мелкий коротколапый и довольно проворный зверек с коротким хвостом. Активен с перерывами в течение круглых суток. Часто обитает большими колониями. Зимой устраивает из растительной ветоши большие шарообразные гнезда в толще снега. Характерны резкие подъемы численности (примерно раз в 4 года), сопровождающиеся массовыми переселениями на большие расстояния. Причинами таких всплесков являются, как правило, не факторы внешней среды, а внутрипопуляционные механизмы регуляции численности (сокращение плодовитости и распространение болезней). Копытный *Dicrostonyx torquatus* (обитающий в Евразии) и кольчатый *D. hudsonius* (на севере Америки) лемминги способны приобретать зимой белую окраску. Помимо этого, зимой когти на их передних лапах резко увеличиваются и становятся похожими на острые копыта, которыми они разрывают плотный снег. Норвежский лемминг *Lemmus lemmus* имеет яркую окраску – коричневую с черными и желтыми пятнами. Для многих тундровых хищников

сибирский и другие лемминги являются основным или очень важным кормовым объектом (песцы, белые совы, мохноногие канюки и другие). Причем в годы низкой численности леммингов многие хищники не размножаются или размножение оказывается неудачным. Распределение хищников в тундре также напрямую связано с распределением этих многочисленных грызунов. Из отряда насекомоядных в тундре встречаются лишь немногие землеройки-бурозубки *Sorex*, в большей степени характерные для лесной зоны. Летучие мыши в тундрах отсутствуют. Берингский длиннохвостый суслик и черношапочный сурок, обитающие в Восточной Сибири, зиму проводят в норе в глубокой спячке. Причем сурки бодрствуют на Крайнем Севере лишь 3–3,5 месяца в году.

Копытные представлены, прежде всего, северным оленем (американский подвид называется карибу). Его распространение связано с его основным кормом ягелем, или оленьим «мохом» (различные виды лишайников – цетрарий и кладоний). Рога у этих оленей имеются как у самцов, так и у самок. Большую часть года эти животные проводят в постоянных перемещениях: на север в летний период и на юг зимой (в лесотундру и даже тайгу). В горных тундрах Восточной Сибири живет снежный баран *Ovis canadensis*, а в западной части Северной Америки близкий вид – тонкорогий баран *Ovis dalli*. Эти животные держатся небольшими группами, обычно из 4–5 голов. Осенью они образуют крупные, до 30 голов, смешанные стада, которые распадаются весной. Овцебык, который по происхождению ближе к баранам, чем к быкам, прежде был широко распространен в Арктике. Сейчас овцебыки обитают в горных тундрах Гренландии и на северо-востоке Америки. В нашей стране созданы устойчивые популяции этих реликтовых животных на Таймыре и на о. Врангеля.

Хищные млекопитающие представлены, прежде всего, песцами. Это один из основных объектов пушного промысла в северных районах России и других стран. Особенно ценится «голубой» песец. Эта цветовая морфа изменчива: окраска варьирует от песочной, серой или светло-кофейной до темно-пепельной с голубоватым оттенком. Особи с такой окраской распространены на островах Берингова моря и встречаются в зимний период, когда большая часть других песцов белые. Этот полярный зверь очень устойчив к холоду. Его встречали в местах, где зимой температура опускается до  $-50^{\circ}\text{C}$ . Потомство песцы выводят в норах, часто имеющих большое количество подземных ходов, отнорков и входных отверстий. Одни и те же норы обычно используются животными несколько десятилетий и даже столетий. В южных

и центральных частях тундровой зоны встречаются хищные млекопитающие, обычные в лесной зоне: бурые медведи *Ursus arctos*, волки, лисицы *Vulpes vulpes*, горностаи.

**Районирование тундровой зоны.** Тундры с севера на юг подразделяются на четыре подзоны: арктические (лишенные даже кустарников), настоящие (типичные), кустарниковые тундры и лесотундру. Самая северная подзона – это арктические тундры. Они развиты на Ямале, Гыдане, Таймыре, небольшими участками на побережье и на островах Вайгаче, Новой Земле, Врангеля, Белом и Новосибирских. Главная черта таких тундр – это наличие оголенных грунтов, окруженных растительной дерниной. Характерной чертой населения животных является отсутствие таежных, лесотундровых и южнотундровых видов. В подзоне типичных тундр отсутствует древесно-кустарниковая растительность. В растительном покрове господствуют мхи, сплошным слоем покрывающие почву. Толщина этого слоя может достигать до 12 см. В подзоне арктических тундр еще можно встретить животных из более южных подзон, но немногие из них могут существовать здесь длительное время. В подзоне кустарниковой (южной) тундры на водоразделах хорошо развит кустарниковый ярус до 2 м высотой. Иногда встречаются единичные деревья, обычно лиственницы. Южные тундры во многом сходны с лесотундрой. У них много общих видов растений и животных (карликовая береза, белая куропатка, малый веретенник). К югу от тундр располагается лесотундра. Она является переходной полосой между тундрой и тайгой.

**Воздействие человека на животный мир тундр.** В последние годы зона тундр подвергается интенсивному хозяйственному освоению. Влиянием человека затронуто уже более 50% территорий тундр. В последние годы здесь активно развивается оленеводство, разведка и добыча нефти, природного газа и некоторых других полезных ископаемых. В конце XX в. проводили эксперименты по созданию луговых сообществ в лесотундровых районах, например в районе Салехарда. Доказана перспективность создания в этом районе культурных луговых сообществ. Подсчитано, что к середине 80-х гг. XX в. 5% видов животных в тундре уже находилось под угрозой исчезновения. Среди прямых негативных воздействий человека можно выделить охоту и браконьерство, а также хищничество бродячих собак в окрестностях населенных пунктов. Часто приводят пример эскимосского кроншнепа *Numenius borealis*, обитавшего в тундрах Северной Америки. Считается, что он был отстрелен



на пролете охотниками в течение 30 лет (последний раз кроншнепов видели в 1926 г.). Большое значение в гибели этого вида куликов сыграло изменение ландшафтов на местах их зимовок, а именно распашка памп в Южной Америке. Правда, по другой гипотезе эта птица вымерла по каким-то естественным популяционным причинам, никак не связанным с деятельностью человека. Тем не менее для животного мира тундр чрезвычайно важна не только его охрана на местах размножения, но и на местах миграций и зимовок.

Биоценозы тундры очень неустойчивы, и их восстановление происходит крайне медленно, особенно при регулярном хозяйственном воздействии. Даже небольшие изменения здесь резко усиливаются и приводят к необратимым, коренным изменениям сообществ, ландшафтов. В структуре тундровых сообществ особенно важно явление супердоминантности, когда один вид или группа видов животных играет очень большую роль в жизни других компонентов сообществ. Таковы лемминги – основная добыча хищников тундры; несколько видов комаров-долгоножек – пища большинства насекомоядных птиц; личинки хирономид – кормовая база водных позвоночных. Подрыв популяций таких видов и групп неизбежно вызовет необратимые отрицательные изменения в популяциях одновременно многих видов животных. Для предотвращения разрушения этих уникальных природных ландшафтов тундры в Северной Америке и Евразии создан ряд заповедников и национальных парков: Лапландский заповедник, Остров Врангеля, Таймырский заповедник (в России), Риситунтури (в Финляндии) и другие.

### 5.3. Животный мир тайги

Тайга – это зона северных (бореальных) хвойных лесов, распространенных в северном полушарии. Это слово пришло к нам из тюркского языка и обозначает «дремучий лес». На земле около 10% суши занята тайгой. Это самая крупная по площади природная зона России.

**Распространение тайги.** Тайга образует единую циркумбореальную зону, наиболее широкую в междуречье рек Енисея и Лены в Евразии и на американском Тихоокеанском побережье. В Евразии это сплошная полоса лесов от севера Великобритании и Скандинавии на западе до Камчатки на востоке, а в Северной Америке – от Аляски до Лабрадора. Она покрывает большие территории в горах (горные районы Северной Европы, Японских островов, Тихоокеанского побережья

Северной Америки и т. п.). В условиях континентального климата тайга заходит далеко на север (на Таймыре севернее 72° с. ш.), в условиях океанического – встречается у 42° с. ш. (о. Хонсю в Японии).

**Условия существования животных в тайге.** Для тайги характерен длительный зимний период с сильными, устойчивыми морозами и обильными снегопадами. Продолжительность теплого периода со среднесуточной температурой больше +10°C от 40 до 120 дней. Абсолютный температурный минимум может доходить до –78°C (пос. Оймякон в Якутии). Для таежной зоны характерна большая сезонная амплитуда температур (в среднем до 64°C, максимально до 98°C). Распределение температур зависит от континентальности территории: чем более континентальный климат, тем выше средняя годовая температура и тем ниже минимум температур и средние значения зимой, выше летние температуры. Самый суровый климат в Восточной Сибири, в «треугольнике холода» между городами Верхоянск, Якутск и пос. Оймякон. Такие температурные особенности приводят к общему дефициту теплового баланса. Все это заставляет животных либо приспосабливаться к активной жизни в условиях снежной и морозной зимы (куриные, грызуны), либо впадать на это время в состояние анабиоза, спячки или зимнего сна (бурый медведь *Ursus arctos*, бурундук *Tamias sibiricus*), либо откочевывать на зимний период за пределы тайги (насекомоядные воробьиные птицы, сибирская косуля *Capreolus pygargus*). Значение снежного покрова для животных тайги очень велико. С одной стороны, глубокий снег препятствует свободному передвижению крупных млекопитающих и многие из них вынуждены откочевывать в более южные районы (северные олени *Ragifer taradus*, лоси *Alces alces*, кабаны *Sus scrofa*). С другой стороны, температура под снегом на несколько градусов выше, чем на его поверхности, так как снег задерживает тепло. Устраивая норы и ходы в снегу, мелкие зверьки могут там успешно передвигаться и даже размножаться (лесные полевки).

В тайге создается значительное увлажнение почвенно-подстилочного яруса. Почвы кислые и представлены многолетне-мерзлыми слоями. Годовая сумма осадков зависит от континентальности, и она, как правило, больше, чем доля испарения влаги (осадки от 400–800 мм, а в районах с океаническим климатом до 1000 мм в год). Как исключение, в условиях резко континентального климата (Верхоянск, Якутск) летом часто может возникать засуха. Все это приводит к тому, что в тайге значительные территории заболачиваются и животные редко обитают ниже верхнего почвенного яруса.

Условия существования таежных животных определяют относительное однообразие древесного покрова, представленного одним или немногими видами хвойных деревьев, колебания урожаев семян деревьев, отсутствие, как правило, сплошного яруса кустарников, однообразие напочвенного мохово-лишайникового покрова и присутствие в травяном покрове нескольких ягодных кустарничков (черника, брусника и др.). В тайге сравнительно короткий по сравнению с более южными районами срок вегетации растений, что уменьшает период, когда животные питаются разнообразными растительными кормами. Это отчасти компенсируется грубыми, но обильными во все сезоны зелеными частями хвойных деревьев.

Важную роль в формировании населения птиц и других животных в тайге играют особенности гидрологического режима (паводки, изменения русел рек, заболачивание территорий) и изменение местообитаний под воздействием пожаров. Биотопы, подверженные таким влияниям, занимают значительные территории, например в Центральной Сибири. Кроме этого, пожары и паводки, нарушая лесные сообщества, ускоряют биологический круговорот веществ, так как основная часть биомассы в тайге в течение многих лет остается как бы законсервированной в древесине. Показатели зоомассы в тайге колеблются от 100 до 300 кг/га.

**Особенности животного населения тайги.** В отличие от тундры, в тайге существует вертикальная структура животного населения. Хорошо выражены почвенно-подстилочный, наземный, кустарниковый и древесный ярусы, однако разнообразие животных в каждом из них сравнительно невелико.

Важнейший кормовой ресурс в тайге – это семена хвойных деревьев. Ими питаются различные птицы, мелкие млекопитающие (полевки, бурундуки, летяги *Pteromys volans*), реже насекомоядные и иногда даже крупные млекопитающие (бурый медведь, лисица *Vulpes vulpes*, россомаха *Gulo gulo*). Поскольку урожайность ели, пихты, кедровой сосны и лиственницы сильно колеблется по годам, многие специализированные на питании семенами хвойных деревьев животные в неурожайные годы совершают значительные кочевки (кедровка *Nucifraga caryocatactes*, клесты, белка *Sciurus vulgaris*) или заметно снижают свою численность (лесные полевки, олени хомячки, зайцы). Что в свою очередь сильно влияет на численность хищников-миофагов, специализирующихся на добывании грызунов.

Почвенные беспозвоночные тайги обитают чаще в подстилке и в верхнем ярусе почвы. По типу питания они являются сапрофагами. Это прежде всего дождевые черви родов *Allolobophora*, *Dendrobaena*,

*Eisenia*. Деятельность дождевых червей служит основой для формирования лесных почв и их эволюции. Обычными в почве являются группы панцирных клещей, коллембол и нематод. Все они представляют собой мелких беспозвоночных с огромной численностью: в приповерхностном слое почвы на 1 м<sup>2</sup> могут насчитываться десятки тысяч экземпляров. В теплое время года они питаются растительным опадом, а зимой впадают в состояние анабиоза. В почвенно-подстилочном ярусе часто встречаются личинки различных насекомых, питающихся перегноем (комаров-долгоножек *Tipulidae*, галлиц *Cecidomyiidae*, толстоножек *Bibionidae*), потребляющих живые ткани растений (личинки жуков-щелкунов *Elateridae*). Среди насекомых, питающихся древесиной старых, усыхающих и упавших деревьев (ксилофагов), преобладают личинки жуков: короедов *Scolytidae*, усачей *Cerambycidae* и в меньшей степени златок *Buprestidae*. Интересен представитель отряда перепончатокрылые – большой еловый рогохвост *Urocerus gigas*. Пробуравливая яйцекладом древесину, самка рогохвоста откладывает в конце яйцевого хода яйцо и одновременно заносит туда споры гриба, вызывающего гниль древесины. Личинка питается древесиной, пораженной грибом. К потребителям зеленых частей растений (фитофаги) относятся гусеницы различных бабочек, личинки жуков-листоедов *Chrysomelidae*. На питании хвоей доминирующих пород деревьев специализируются сосновые пилильщики, гусеницы сосновой пяденицы *Bupalus piniarius* (дневные бабочки) и сосновой совки *Panolis flammea* (ночные бабочки), а также сосновый коконопряд *Dendrolimus pini* и кедровый шелкопряд *Dendrolimus sibiricus*. Ксилофаги и фитофаги способствуют гибели деревьев часто на достаточно значительных площадях, но при этом они способствуют появлению новых местообитаний для животных и омоложению леса.

Хищные беспозвоночные наиболее представлены в подстилочном и наземном ярусе. Среди них обычны разнообразные жуки – жужелицы *Carabidae*, стафилины *Staphylinidae*, многоножки *Myriapoda* и муравьи *Formicidae* (рыжие лесные и древоточцы). Среди летающих хищных насекомых обычны стрекозы *Odonata*, личинки которых развиваются в водоемах. На деревьях обитает ряд характерных видов жуков-усачей.

В тайге многочисленны различные кровососущие насекомые, прежде всего, различные двукрылые. Например, в Центральной Якутии отмечено 19 видов комаров, 30 видов слепней и более 20 видов мошек (Ларионов Г. П. и др., 1991). Обычной является группа иксодовых клещей, паразитирующих на крупных млекопитающих и являющихся

переносчиками серьезных заболеваний человека: клещевого энцефалита, боррелиоза, риккетсиоза и других. Своеобразна группа насекомых наездников, откладывающих яйца в личинки или яйца других насекомых. Например, наездники теленомусы *Teleomus* и наездник-рогас *Rhogas dendrolimi*, паразитирующий на его гусеницах. На личинках усачей паразитируют наездники-эффалты *Ephialtinae*, а на личинках рогохвостов – наездники рисса *Rhyssa persuasoria* и талеса *Thalessa lunator*. Наездники-хальциды *Chalcidoidea* могут паразитировать на других более мелких наездниках, например рогаса. Наездники являются естественными регуляторами численности насекомых-фитофагов и, таким образом, являются защитниками деревьев.

Среди земноводных в тайге встречаются представители группы бурых лягушек (у всех них имеется четкая широкая коричневая полоса за глазом): травяная *Rana temporaria*, остромордая *R. arvalis* и сибирская лягушка *R. amurensis*. Все они имеют сходный внешний вид и предпочитают обитать в лесных биотопах. Сибирская лягушка, по-видимому, самый морозоустойчивый вид наших лягушек – представители этого вида за полярным кругом обитают в местах, где зимние температуры нередко опускаются до  $-40^{\circ}\text{C}$ . Этот вид в большей мере, чем другие бурые лягушки, связан с водоемами. Травяная лягушка также хорошо приспособлена к пониженным температурам. Она может сохранять активность даже при двух-трех градусах тепла, а ее яйца переносят охлаждение до  $-6^{\circ}\text{C}$ , сохраняя жизнеспособность.

Из хвостатых земноводных характерным представителем является сибирский углозуб *Hynobius keyserlingi*. Это житель лесов главным образом таежных. В тундре, степях и горах он встречается там, где есть древесная растительность. Углозубы бывают активными при минимальных положительных температурах – подвижны даже при  $+2^{\circ}\text{C}$ . Размножаются они в водоемах, как только сойдет лед, при температуре воды от  $+4^{\circ}\text{C}$ , во время зимовки могут переносить промерзание до  $-40^{\circ}\text{C}$ . Сохранить жизнь при этом способствуют особые вещества-антифризы, вырабатываемые в клетках, которые понижают температуру замерзания клеточной цитоплазмы. Иногда углозубов находили «законсервированными» в вечной мерзлоте. Если таких животных оттаивали постепенно, то они переходили к активной жизни. Попадают углозубы в мерзлоту через различные трещины в почве, промывы берегов и т. п. Возраст одного из таких углозубов был определен в 90 лет.

Среди пресмыкающихся характерными для тайги видами являются живородящая ящерица и обыкновенная гадюка. Первая из них – это небольшое светло-коричневое животное не более 15–18 см,

из которых больше половины занимает хвост. На севере ареала эта ящерица является яйцеживородящей – новорожденные появляются на свет в прозрачных яйцевых оболочках, от которых они тут же освобождаются. На юго-западе ареала, в более сухом и мягком климате, самки этого вида откладывают яйца. Весной живородящая ящерица пробуждается от спячки довольно рано, когда в лесу сохраняются еще отдельные пятна снега. Обыкновенная гадюка – самый известный и широко распространенный представитель семейства гадюковые. Окраска может сильно варьировать – от серой и коричневой до черной. На зиму гадюки впадают в оцепенение. В качестве зимовочных убежищ используют норы грызунов, пространства в земле и между камнями. Количество змей в таком зимовье может варьировать от нескольких до 300 особей. Места зимовок в северных районах могут находиться на значительной глубине – до 2 м. Температура там обычно бывает около 0°C.

Значительная часть птиц, обитающих в тайге, тесно связана с хвойными деревьями. Крупные лесные куриные (их охотники часто называют боровой дичью) в зимний период питаются почти исключительно хвоей деревьев. К таким птицам относятся в Евразии – обыкновенный рябчик *Tetrastes bonasia*, дикуша *Falci pennis falci pennis* (похожий на рябчика вид, обитающий на Дальнем Востоке), обыкновенный *Tetrao urogallus* и каменный глухарь *T. parvirostris*, а в Северной Америке – канадская дикуша *Falci pennis canadensis* и воротничковый рябчик *Bonasa umbellus*. Очень интересна окраска самцов глухарей: голова, шея, спина и бока тела у них серовато-сизые с мелким темным струйчатым рисунком; зоб черный с зеленым металлическим блеском; брюхо темное с крупными белыми пятнами; крылья бурые. Такая окраска великолепно маскирует птиц на фоне обгоревших пней деревьев на свежих и зарастающих гарях. Во время тока обычно крайне чуткий обыкновенный глухарь не слышит не только сильного шума, но даже сделанного по нему неудачного выстрела (отсюда и произошло его название). Рябчик небольших размеров, чуть больше галки. Живя в лесу, он большую часть времени проводит на земле. Полет рябчика в лесу исключительно маневренный, он ловко лавирует среди многочисленных ветвей деревьев. Глубокой зимой – в январе и феврале – рябчики зарываются в снег не только на ночь, но и на день, отсиживаясь в нем по 18–19 часов в сутки и вылетая лишь на несколько часов на кормежку. Дикуша чуть крупнее рябчика, известна удивительной доверчивостью, отсутствием боязни человека, за что у населения Приморья получила название «смирненного рябчика».

Семенами хвойных деревьев питаются многие воробьиные птицы: различные клесты (еловик *Loxia curvirostra*, сосновик *L. pityopsittacus*, белокрылый *Loxia leucoptera*), щур *Pinicola enucleator*, кедровка. Клесты замечательны своеобразным строением клюва: надклювье и подклювье перекрещиваются, и острые концы их выдаются по бокам клюва. С помощью такого клюва птицы быстро и ловко раскрывают чешуйки шишек хвойных деревьев, выбирая семена, составляющие основу их питания. Места гнездования у клестов из года в год меняются в зависимости от урожая кормов. Во внегнездовое время в поисках кормных мест клесты предпринимают широкие кочевки, задерживаясь в благоприятных местах на более длительное время. К гнездованию эти птицы приступают в конце зимы, когда еще лежит глубокий снег и бывают сильные морозы. Это время совпадает с наибольшим обилием семян ели и сосны. Немного похож на клестов другой, более крупный вид – щур. В отличие от клестов, спектр питания щура значительно более широк за счет включения в рацион почек, листочков, побегов, ягод, а также насекомых.

Для зоны тайги характерны некоторые врановые. Например, кедровка, будучи типично лесной птицей, ловко прыгает по ветвям хвойных деревьев, а также подвешивается к шишкам, висящим на ветках. В годы, когда неурожай кедровых орехов совпадает с неурожаем семян ели на обширных территориях, кедровки могут совершать дальние кочевки за пределы гнездовой области. Эти птицы устраивают кладовые из кедровых орехов под корой, в дуплах и различных нишах на земле. Кедровки таскают орехи (до 120 штук) в особом мешочке, находящемся под языком. Спрятанными орехами птицы кормятся зимой, проделывая глубокие подснежные норы, иногда на глубину до 60 см. Часть кладовых птицы не используют, и семена в них прорастают. Считается, что возобновление кедровой сосны на гарях происходит почти исключительно с помощью этой птицы. Другой характерный вид таежных врановых – это кукушка *Perisoreus infaustus*. Это рыже-бурая птица, по размерам немного меньше голубя. Она предпочитает глухие участки лесных массивов и ведет оседлый образ жизни, лишь зимой иногда совершая небольшие кочевки. В гнездовой период очень скрытна и осторожна. В остальное время очень любопытна и часто в поисках пищи приближается к населенным пунктам. В Северной Америке обитает близкий вид – канадская кукушка *P. canadensis*, отличающаяся серо-голубой окраской и обитающая в горных таежных лесах.

Много в тайге мелких насекомоядных птиц, кормящихся на стволах и ветвях деревьев. Прежде всего синицы (московка *Parus ater*, гренадерка *P. cristatus*, сероголовая гаичка *P. cinctus* и пухляк *P. montanus*), обыкновенная пищуха *Certhia familiaris*, обыкновенный поползень *Sitta europaea*, а также желтоголовые королюки *Regulus regulus* (одна из самых маленьких птиц России – массой до 8 г). Эти птицы зимой широко кочуют, часто объединяясь в смешанные поливидовые стайки. Совместно они разыскивают корм и защищаются от хищников. У каждой из них свои приспособления к добыванию пищи, поэтому даже близкие виды не конкурируют за пищу между собой в стайке. Среди мигрирующих на зиму воробьиных можно отметить соловья-красношейку *Luscinia calliope*, пеночек (таловка *Phylloscopus borealis*, корольковая *P. proregulus*, зарничка *P. inornatus*) и мухоловок (таежная *Ficedula mugimaki*, сибирская *Muscicapa sibirica*, малая *M. parva*). В американской тайге славковые птицы (пеночки и другие) не встречаются, но там есть похожая по биологии группа птиц – древесницы *Parulidae*. Характерными таежными птицами являются свиристели: обыкновенный *Bombycilla garrulus*, обитающий на большей части таежной зоны, и амурский *B. japonica*, живущий в лесах Дальнего Востока. При поедании птицами большого количества ягод и плодов часть пищи не усваивается организмом и в переваренном виде выделяется из кишечника, а попав в почву, дает полноценные всходы. Таким образом, эти птицы способствуют распространению многих растений. Среди зерноядных воробьиных птиц характерны некоторые овсянки: овсянка-ремез *Emberiza rustica* и таежная овсянка *E. tristrami* в Евразии; древесная спизелла *Spizella arborea* и юнко *Junco hyemalis* в Северной Америке.

Важной группой птиц в тайге являются дятлы. Самые крупные из них черный дятел, или желна *Dryocopus martius*, распространенный в Евразии, и близкий североамериканский вид – хохлатая желна *D. pileatus*. Не менее типичными являются трехпалый дятел *Picoides tridactylus* и похожий на него североамериканский черноспинный трехпалый дятел *P. arcticus*. У них, в отличие от остальных дятлов, три пальца, а не четыре. Эти, как и другие дятлы, поедают огромное количество древесных насекомых, чем, несомненно, приносят большую пользу хвойным лесам. К тому же старые дупла дятлов используют многие птицы и звери для размножения и отдыха.

Среди дневных пернатых хищников важно отметить ястреба-белогорлого *Accipiter gentilis*. Взрослые птицы имеют характерную окраску: спина сизая, брюхо светло-серое с темными поперечными



полосками, лапы и глаза желтые. Тетеревятник специализируется на добывании птиц размером до глухаря. Из ночных хищных птиц в тайге обычны ястребиная сова *Surnia ulula*, длиннохвостая неясыть *Strix uralensis*, мохноногий сыч *Aegolius funereus*. Все они питаются в большей степени грызунами, и их успех размножения сильно зависит от динамики численности жертв. Длиннохвостая, или уральская, неясыть, наиболее крупная из перечисленных сов. Это универсальный хищник, что особенно выражено в годы депрессии грызунов. Активность у нее преимущественно сумеречная, но нередко на охоту она вылетает задолго до вечера и даже днем, особенно в пасмурную погоду. Более мелкая ястребиная сова получила свое название в связи с характерным поперечным рисунком оперения на брюшной стороне. Мохноногий сыч – некрупная сова (длина тела до 26 см) охотится почти исключительно в темноте. Для гнездования, отдыха и запасаения пищи обычно использует дупла желны.

Население таежных зверей складывается из представителей нескольких широко распространенных групп видов, населяющих наряду с другими зонами и тайгу (волк *Canis lupus*, лисица, летучая мышь – ушан *Plecotus auritus*). Встречаются здесь лесные и лесолуговые виды, свойственные преимущественно широколиственным лесам, которые на значительных пространствах проникают в тайгу (европейский еж *Erinaceus europaeus*, косуля). Обычны виды, свойственные одновременно тундре и тайге (северный олень) и собственно таежные виды (обыкновенный соболь *Martes zibellina*, плоскочерепная бурозубка *Sorex roboratus*). Видовое разнообразие таежных животных больше к востоку от Енисея, по направлению к западу число их постепенно убывает.

Для равнинной тайги Северной Америки типичны американские виды тех же родов, что и в Евразии (американский заяц *Lepus americanus*, пенсильванская полевка *Microtus pennsylvanicus*, американская куница *Martes americana*, илька *M. pennanti*, канадская рысь *Lynx canadensis*), или те же виды, что и в Евразии (лось, тундровая бурозубка *Sorex tundrensis*), или виды из родов, встречающихся только в Америке.

По протяженности ареалов можно выделить формы: азиатские, евразийские, евразийско-американские, американские. Из млекопитающих в тайге преобладают по числу видов грызуны (около 42%), много насекомоядных (25%), немного, но больше, чем в степи, хищных, копытных, зайцеобразных. В отличие от тундры, появляются немногочисленные рукокрылые (например, северный кожанок *Eptesicus nilsoni*, сибирский *Murina leucogaster* и уссурийский трубконос *M. ussuriensis*).

Грызуны представлены более разнообразными группами по сравнению с тундрой. Одним из характернейших представителей является сибирский бурундук *Tamias sibiricus*. В окраске у всех бурундуков (как наших, так и американских) выделяется 5 продольных темных полос на светло-сером или рыжеватом фоне спины и боках тела. Зимой сибирский бурундук впадает в неглубокую спячку. В Евразии обитает один вид, а в Северной Америке их разнообразие гораздо выше (выделяют более десятка видов). Из обычных американских видов можно отметить полосатого *T. striatus* и малого бурундука *T. minimus*. Обычной для нашей тайги является обыкновенная белка *Sciurus vulgaris*, в Северной Америке – красная белка *Tamiasciurus hudsonicus*. Гнездо (гайно) они строят из ветвей, и оно имеет форму шара с боковым входом и чаще располагается в ветвях и дуплах деревьев. Близкие по происхождению к белкам – обыкновенные летяги. Отличаются они наличием кожистой перепонки между передними и задними конечностями. Благодаря ей они способны планировать с одного дерева на другое. Для тайги Евразии характерны различные представители группы полевок, например лесные полевки. Это широко распространенная рыжая полевка *Myodes glareolus*, а также красная *M. rutilus* и красно-серая полевка *M. rufocanus*. В отличие от других полевок, у всех них в окраске присутствуют рыжие или красноватые тона. Эти виды могут достигать высокой численности, и они служат основными видами жертв таежных хищных птиц и зверей. В Северной Америке мышинных заменяют хомяковые, среди которых наиболее многочисленны олени *Peromyscus maniculatus* и белоногий *P. leucopus* хомячки. Из отряда зайцеобразных обычен в тайге заяц-беляк *Lepus timidus*, в Западном полушарии также встречается похожий на него американский заяц. Из близкого зайцам семейства пищуховые только северная пищуха *Ochotona hyperborea* широко распространена по заенисейской Сибири. Селится она в скалах, на каменистых россыпях, среди бурелома, в камнях по руслам высохших рек. В зимний период она активна и живет за счет запасов сухой травы, которую часто складывает в виде достаточно крупных стожков (другое название пищух – сеноставки).

Среди хищных млекопитающих выделяется разнообразием семейство кунных. Это мелкие представители: горностаи *Mustela erminea* и ласка *M. nivalis*, обитающие по всей Евразии; колонок, распространенный в большей части Сибири (за исключением приполярных областей) и на Дальнем Востоке. Это мелкие зверьки с вытянутым, гибким телом и короткими конечностями. Такая форма тела помогает животным успешно передвигаться в норах грызунов,

которые являются их основными жертвами. Род куницы представлен обыкновенным соболем *Martes zibellina*, лесной *Martes martes* и американской куницей. Это зверьки средних размеров (примерно с кошку), ведущие преимущественно ночной образ жизни. Являются объектами пушного промысла. Росомаха *Gulo gulo* – один из самых крупных представителей семейства куньих (длина тела самцов до 100 см, а масса тела до 20 кг). Ее самые крупные жертвы – северный олень и лось. В наиболее суровые периоды года основу ее рациона может составлять падаль. Росомаха вместе с волком в тайге играет роль своеобразного «санитара леса».

Хищные кошки в тайге Евразии представлены обыкновенной рысью *Lynx lynx*, а в Северной Америке – более мелкой канадской рысью *L. canadensis*. Они хорошо лазают по деревьям, прыгают с ветки на ветку, а при опасности – даже с одного из близкостоящих деревьев на другое. Однако пищу (косули, куриные птицы, грызуны и другие) себе эти хищники добывают на земле.

Из копытных помимо северного оленя в тайге обычен лось – самый крупный из оленей и самый высокий дикий зверь нашей фауны. На небольшие расстояния он способен передвигаться в снежном слое толщиной более метра, оставляя за собой глубокую траншею.

**Районирование таежной зоны.** По зональному принципу тайга делится на северную, среднюю и южную. Подзона северной тайги находится между зоной лесотундры и 64-й параллелью. Лето здесь короткое и холодное (средняя температура июля от +13 до +16°C). Большие территории заболочены, леса низкорослы и разрежены. Здесь встречаются болотно-тундровые виды животных.

В подзоне типичной (средней) тайги средняя температура июля достигает +18°C. Тайга здесь характеризуется сомкнутым древостоем, отсутствием березы в качестве постоянной примеси к ели или лиственницы, господством ельников-черничников в группе зеленомошных ельников. На юге типичной тайги появляются первые представители широколиственных деревьев. В подзоне южной тайги средняя температура июля +18–19°C. Хвойные леса находятся здесь в наиболее благоприятных условиях. Появляется новый тип хвойного леса – сложные (кустарниковые) ельники и сосняки, содержащие в кустарниковом ярусе липу, вяз, орешник и другие виды, свойственные широколиственному лесу.

Каждая из подзон имеет специфические черты населения животных. Южная часть подзоны южной тайги (подтайга), часто сильно измененная производственной деятельностью человека, выделяет-

ся в специфический тип растительного покрова, который занимает промежуточное положение между тайгой и лиственными лесами или даже степью.

**Воздействие человека на животный мир тайги.** Тайгу Евразии, главным образом массивы сибирской тайги, называют зелеными «легкими» планеты, так как от состояния этих лесов зависит кислородный и углеродный баланс приземного слоя атмосферы.

Традиционные занятия населения – охота на пушного зверя, сбор лекарственного сырья, дикорастущих плодов, орехов, ягод и грибов. Многие животные, обитающие в тайге, являются главными объектами охотничьего промысла. Основную массу мехов человек получает от звероводства (выращивания животных в искусственных условиях), но некоторые виды пушнины дает только промысел зверей в естественной природе. В первую очередь это белка, занимающая по массовости и суммарной стоимости пушнины одно из первых мест среди всех промысловых животных, как в России, так и во всем мире. Добывается белка почти исключительно в тайге. Не меньшее значение имеет промысел в тайге соболя, колонка, горностая, лисицы, зайца-беляка и некоторых других животных. Лицензионная охота открыта на таежных млекопитающих – лося, косулю и марала, а также на птиц – глухарей, рябчиков, куропаток, многих водоплавающих и околоводных птиц. Широко вылавливаются различные виды рыб: таймень, хариус, ленок, сибирский осетр и другие. В отдельных районах успешно развивается оленеводство.

Ряд видов животных является переносчиками возбудителей серьезных болезней человека и домашних животных – клещевого энцефалита, болезни Лайма и других. В тайге сосредоточены значительные запасы промышленной древесины. Изменение тайги человеком (вырубка, браконьерство, пожары) вызывает существенные изменения в населении животных – увеличение численности одних видов, уменьшение других и внедрение новых (например, тетерев и обыкновенный хомяк).

Важное значение для сохранения животных тайги имеет создание различных особо охраняемых природных территорий (ООПТ). На территории тайги располагаются крупные заповедники России: Кроноцкий (на Камчатке), Алтайский и Центрально-Сибирский. Площадь каждого из них приближается к миллиону гектаров. В этой же зоне находятся более мелкие заповедники (Байкальский, Висимский, Малая Сосьва и другие), большое число национальных парков и заказников. В связи с вырубкой и раскорчевкой таежных лесов на значительных территориях, а также в связи с развитием добычи нефти и газа

в последнее время значение ООПТ в сохранении животных тайги постоянно возрастает. В Красную книгу России (2001) включены восемь видов и подвидов таежных млекопитающих, 13 видов и подвидов птиц, четыре вида рыб и два вида моллюсков таежных рек и озер.

## 5.4. Животный мир широколиственных лесов Голарктики

Широколиственные леса образованы листопадными (летне-зелеными) деревьями с широкими листовыми пластинками.

**Распространение широколиственных лесов.** Эта природная зона распространена в восточной части Северной Америки, в Европе и Восточной Азии (Приморье, Северный Китай и Япония). Широколиственные леса как коренная растительность находятся между таежной зоной на севере (Восточная Европа) и степями, средиземноморской или субтропической растительностью на юге (Западная Европа). В Евразии широколиственные леса сильно перемешаны с мелколиственными и смешанными лесами. Относительно крупные равнинные участки широколиственных лесов сохранились в Европе: в национальном парке «Беловежская пуща», в заповедниках «Калужские засеки», «Брянский лес», «Центрально-Черноземный» и некоторых других, а также на юго-востоке Северной Америки. Помимо этого, массивы широколиственных лесов встречаются в Альпах и Карпатах, на Кавказе и на Сихотэ-Алине и в других горных системах. Широколиственные леса приурочены к влажным и умеренно влажным районам с равномерным распределением осадков в течение года и относительно высокими температурами.

**Условия существования животных в широколиственных лесах.** Зона лиственных и смешанных лесов наиболее преобразована человеком среди всех типов лесов. Современные широколиственные леса представляют собой сильно разобщенные территории, что приводит к мозаичному распределению животных по всей зоне. В целом разнообразие населения животных здесь выше, чем в тайге, так как эти леса более богаты различными видами деревьев (дуб, липа, клен, ясень, вяз, граб и другие). В лесах выделяется четкая трехъярусная структура. Летом на высоте около 30 м присутствует сомкнутый древесный покров. На земле формируется обильная подстилка и мощный гумусовый горизонт почвы, в котором обитают многочисленные животные-сапрофаги. Все это обеспечивает полный спектр ярусов животного населения. Лишь кустарники и травянистый покров находятся в угнетенном состоянии в летнее время в связи с затенением кронами деревьев. Они активно растут весной, обильны только на освещенных участках (поля-

нах, вырубках, гарях и т. п.), и именно к ним прежде всего привязаны крупные животные-фитофаги. Плотность и разнообразие животного населения внутри лесных массивов меньше, чем на их опушках. Пищевые цепи в широколиственных лесах значительно более сложные, чем в тайге. В основе корма многих крупных растительноядных животных лежат плоды основных видов и кустарников – желуди, орехи бука и лещины. Многие птицы и млекопитающие являются дуплогнезdnиками. Это синицы, некоторые мухоловки, летучие мыши, сони, белки и некоторые другие. Несмотря на более мягкий климат, чем в тайге, для населения животных лиственных лесов характерна четкая сезонная динамика активности. Так, в зимний период в Западной Европе выпадает кратковременный и неглубокий снег, а в Восточной Европе климат более холодный, выражен мощный снежный покров. Зимой пойкилотермные животные впадают в состояние анабиоза, а гомойотермные совершают кочевки и миграции или остаются зимовать, зачастую переходя на специфические корма (кора и ветви деревьев, зимующие насекомые). Показатели зоомассы биома широколиственных лесов значительно выше, чем в тайге, и достигают до 1 т/га.

### **Особенности животного населения широколиственных лесов.**

Опавшие листья деревьев образуют в широколиственных лесах толстый слой подстилки. Его активно перерабатывают многочисленные животные-сапрофаги, самыми многочисленными из которых являются, как и в других биомах, дождевые черви – представители родов *Lumbricus*, *Allolobophora* (до 80–90% зоомассы), а также более мелкие черви энхитреиды *Enchytraeidae* и почвенные нематоды *Nematoda*. Не меньший вклад в переработку листового опада вносят коллемболы, панцирные клещи *Oribatei*, кивсяки *Juliformia* (двупарноногие многоножки). Живую корневую массу растений потребляют личинки насекомых, прежде всего жуков: шелконов *Elateridae*, майских жуков *Melolontha*, жука-носорога *Oryctes nasicornis* и других. В древесине стволов и под корой деревьев поселяются личинки жука-оленья *Lucanus cervus*, усачей-дровосеков *Cerambycidae*, златок *Buprestidae*. Именно ими питаются дятлы и другие насекомоядные виды птиц. Ткани листьев служат пищей для гусениц различных видов бабочек (пядениц *Geometridae*, шелкопрядов *Bombycidae*, листоверток *Tortricidae*), личинок пилильщиков *Hymenoptera* и взрослых насекомых – жуков-листоедов *Chrysomelidae*, майских жуков, трубковертов *Atelabidae*, долгоносиков *Curculionidae* и других. Высасывают соки тканей растений многочисленные тли *Aphidoidea*, червецы *Coccidae*, цикады *Cicadidae*, листоблошки *Psylloidea*, цикадки *Cicadellidae*

и клопы Heteroptera. Хищные членистоногие представлены многоножками (например, костянки Lithobiomorpha), пауками, клещами и различными жуками, прежде всего жужелицами Carabidae и стафилидами Staphylinidae. Разнообразие муравьев невысоко, но есть характерные для лиственных лесов представители, относящиеся к родам Formica, Lasius, Myrmica и Camponotus.

Разнообразие земноводных в зоне широколиственных лесов заметно больше, чем в тайге. Помимо бурых лягушек (травяной *Rana temporaria*, остромордой *R. arvalis* и других), в различных водоемах и их ближайших окрестностях обитают прудовая *R. lessonae* и озерная *R. ridibunda* лягушки. Своеобразными видами для широколиственных лесов являются несколько видов квакш. Для них характерны расширенные концы пальцев в виде дисков, позволяющие этим амфибиям удерживаться на гладких листьях и на вертикальных стволах деревьев. Например, обыкновенная квакша *Hyla arborea* – вид широко распространенный в Европе. Ее ареал, как и у многих других видов животных, существенно сократился из-за уничтожения и промышленного загрязнения местообитаний. На Дальнем Востоке, в Японии, Корее, Северном Китае и Северной Монголии встречается очень похожая на обыкновенную квакшу дальневосточная квакша *H. japonica*. Обычны здесь представители семейства настоящие саламандры. Это тритоны: обыкновенный *Triturus vulgaris*, гребенчатый *T. cristatus* и альпийский *T. alpestris* в Евразии, калифорнийский *Taricha torosa* и зеленоватый *Diemictylus viridescens* – на востоке Северной Америки. По берегам ручьев, во влажных участках леса обитают различные виды саламандр: пятнистая *Salamandra salamandra* и черная *S. atra*. В Северной Америке распространено семейство безлегочных саламандр, большая часть видов которых обитает в горных ручьях и по их берегам, однако часть из них является наземными лесными видами: двулинейная *Eurycea bislineata*, темная *Desmognathus fuscus* и красноспинная саламандры *Plethodon cinereus*.

Пресмыкающиеся в широколиственных лесах представлены ящерицами и змеями. В Средней и Южной Европе обычна зеленая ящерица *Lacerta viridis*. Убежищами ей служат глубокие норы (иногда более 1 м) на склонах, у камней, кустарников или деревьев. Нередко эти ящерицы поселяются в норах грызунов и в дуплах деревьев. Широко распространена здесь веретеница ломкая *Anguis fragilis*. Это небольшая, лишенная конечностей ящерица, длиной до 45 см. Для зимовки веретеницы отыскивают глубокие ямы и ходы и укрываются в них. Число особей в одном из таких зимовий может достигать до 30. На Дальнем

Востоке встречается амурская долгохвостка *Tachydromus amurensis*, которую отличает очень длинный хвост, превышающий длину тела в три-четыре раза.

Из змей в европейских широколиственных лесах обычны медянка *Coronella austriaca* и эскулапов полоз *Zamenis longissima*. Их ядовитые зубы располагаются в задней части ротовой полости, поэтому они хотя и ядовиты, но не опасны для человека. Эскулапов полоз, обвивающий чашу, стал эмблемой медицины. В лесах Дальнего Востока встречается амурский полоз *E. schrenki*. В отличие от многих змей, обитающих в нашей стране, этот полоз ярко окрашен: на почти темном фоне резко выделяются широкие желтые полосы, раздваивающиеся на боках. Яркие расчленяющие полосы, особенно в движении, мешают потенциальному врагу воспринимать змею как нечто целое. В лиственных лесах востока Евразии и в Северной Америке обитают щитомордники, принадлежащие к подсемейству ямкоголовые змеи. У этих рептилий имеются особые ямки, расположенные между ноздрями и глазом, функция которых термолокация (восприятие инфракрасного излучения). С помощью этих органов они отыскивают ночью и в сумерках свою добычу – мелких млекопитающих и птиц. В Европе и на Дальнем Востоке обитают обыкновенный *Gloydius halys* и восточный щитомордник *G. blomhoffi*, а в Северной Америке – медноголовый щитомордник *G. contortrix*.

Дневные хищные птицы в широколиственных лесах представлены разнообразными видами, но численность многих из них невысока. Из фоновых видов можно отметить ястребов перепелятника *Accipiter nisus* и тетеревятника *A. gentilis*, а также распространенного и в других типах лесов обыкновенного канюка *Buteo buteo*. Характерными, но более редкими здесь являются черный *Milvus migrans* и красный коршуны *M. milvus*, большой *Aquila clanga* и малый *A. pomarina* подорлики. На Дальнем Востоке обитают хохлатый осоед *Pernis ptilorhynchus*, малый *Accipiter virgatus* и китайский *A. soloensis* перепелятники. Из ночных хищных птиц в лиственных лесах обычны серая неясыть *Strix aluco*, сплюшка *Otus scops* и широко распространенный, но немногочисленный филин *Bubo bubo*. В Северной Америке в таких лесах обычны североамериканская совка *Otus asio* и виргинский филин *Bubo virginianus*.

Обычны для лесной зоны умеренного пояса различные виды кукушек. Большинство из них является гнездовыми паразитами, т. е. свои яйца самки откладывают в гнезда других видов птиц. В Евразии распространена обыкновенная кукушка *Cuculus canorus*. На Дальнем Востоке обитают индийская *C. micropterus*, малая *C. poliocephalus* и ширококрылая кукушки *Hierococcyx fugax*. В лиственных лесах



Северной Америки обитает черноклювая американская кукушка *Coccyzus erythrophthalmus*. В отличие от наших кукушек, она занимает чужие гнезда, но насиживает и выкармливает птенцов сама.

В лиственных лесах гнездятся некоторые виды куликов, например вальдшнеп *Scolopax rusticola*. Это птица с сумеречной и ночной активностью и характерным токовым полетом самцов.

В Юго-Восточной Азии (в России в Приморском крае) обитает своеобразный представитель отряда ракшеобразных – восточный широкорот *Eurystomus orientalis*. Темно-синяя, фиолетовая или изумрудно-зеленая (в зависимости от освещения) птица с ярко-красными клювом и ногами. Ширина клюва очень большая, что позволяет добывать насекомых в полете.

По небольшим дальневосточным лесным речкам, к берегам которых непосредственно подходит старый широколиственный лес, изобилующий дуплами, обитает утка-мандаринка *Aix galericulata*. В противоположность другим уткам, она охотно садится на ветки деревьев.

В лиственных лесах широко представлена группа дятлов. Это прежде всего зеленые дятлы: собственно зеленый *Picus viridis* и близкий к нему вид – седой дятел *P. canus*. Основной тон окраски оперения у них тускло-зеленый. Питаются они преимущественно муравьями, которых собирают на земле, стволах деревьев или прямо из муравейников. В тех же муравейниках часто и ночуют, особенно зимой. В широколиственных лесах хорошо представлена группа пестрых дятлов: средний пестрый *Dendrocopos medius* и сирийский *D. syriacus* дятлы, а также обычные и в других природных зонах большой пестрый *D. major* и малый пестрый *D. minor* дятлы. На Дальнем Востоке часть этих дятлов не встречаются, а обитают близкие виды – большой острокрылый *D. canicapillus*, малый острокрылый *D. kizuki* и рыжебрюхий дятел *D. hyperythrus*. Для лиственных лесов Канады и США характерны каролинский *Melanerpes carolinus*, канадский пестрый дятел *Dendrocopos villosus* и хохлатая желна *Dryocopus pileatus*.

Среди воробьинообразных птиц наиболее многочисленными являются всевозможные насекомоядные птицы. Хорошо представлено видами семейство мухоловковые. Мухоловки, как правило, охотятся на насекомых в полете, взлетая с присады. Из характерных представителей мухоловок в Евразии можно назвать серую *Muscicapa striata*, ширококлювую *M. latirostris*, синюю *Cyanoptila cyanomelana*. Обычными видами также являются мухоловка пеструшка *Ficedula hypoleuca* и белошейка *F. albicollis*, которые, в отличие от других названных мухоловок, гнездятся в дуплах.

Для широколиственных лесов обоих полушарий характерны представители семейств дроздовые и синицевые. К первому семейству относятся дрозды, соловьи, зарянки и другие. Самым обычным видом в широколиственных лесах является черный дрозд *Turdus merula*. Он питается дождевыми червями, моллюсками, насекомыми, которых собирает на земле, роясь в подстилке. Как и другие дрозды (например, рябинник *T. pilaris* и белобровик *T. iliacus*), может поедать также ягоды и семена. По всей лесной зоне европейской части России, в Зауралье и на юге Западной Сибири обычным видом является зарянка *Erithacus rubecula*, а в Европе – западный соловей *Luscinia megarhynchos*. Чаще всего этим птицам добычей служат различные насекомые и пауки, но осенью они потребляют также плоды и семена. В Северной Америке обычными дроздовыми являются странствующий дрозд *Turdus migratorius*, бурый короткокловый дрозд *Catharus fuscescens*, американский древесный дрозд *Hylocichla mustelina*, восточная сialis *Sialia sialis*. Из синицевых в широколиственных лесах Евразии обычны большая синица *Parus major*, обыкновенная лазоревка *P. caeruleus*, черноголовая гайчка *P. palustris*. В Северной Америке в лиственных лесах обитают черношапочная гайчка *P. atricapillus*, острохолодная синица *P. bicolor*.

Из характерных представителей птиц лиственных лесов важно упомянуть представителей семейства иволговые: обыкновенная иволга *Oriolus oriolus* в Европе и Западной Сибири, китайская иволга *O. chinensis* на Дальнем Востоке. Врановые представлены различными видами: обыкновенная сойка *Garrulus glandarius* в Евразии и североамериканская голубая сойка *Cyanocitta cristata* в Америке. В широколиственных лесах Старого Света встречается обыкновенный крапивник *Troglodytes troglodytes*. Это один из самых маленьких видов птиц России и Западной Европы.

Среди млекопитающих лиственных лесов характерными представителями являются землеройки. Это прежде всего обыкновенная бурозубка *Sorex araneus*, малая *Crocidura suaveolens* и большая белозубка *C. lasiura*. Все они мелкие млекопитающие с очень высоким уровнем обмена веществ. Поэтому большую часть времени они тратят на добычу пищи, будучи активными на протяжении почти всех суток. Другой характерный представитель млекопитающих – обыкновенный еж *Erinaceus europaeus*. На зиму он впадает в глубокую и продолжительную спячку. Перед залеганием ежи накапливают жировые запасы; каких-либо кормов на зиму не запасают.

В широколиственных лесах встречаются различные виды рукокрылых. Например, ушан *Plecotus auritus* – средних размеров летучая

мышь с огромными ушами. Характерными в лесах Евразии являются различные вечерницы (малая *Nyctalus leisleri*, рыжая *N. noctula* и гигантская *N. lasiopterus*), нетопырь Натузиуса *Pipistrellus nathusii*, двухцветный кожан *Vespertilio murinus*. В лиственных лесах Северной Америки обитает близкий вид – бурый кожан *Eptesicus fuscus*.

Мелкие млекопитающие в широколиственных лесах представлены также различными грызунами. В Евразии это разнообразные мыши (малая лесная *Apodemus uralensis*, желтогорлая *A. flavicollis* и азиатская *Sylvimus major*), сони (садовая *Eliomys quercinus*, полчок *Glis glis*, лесная *Dryomys nitedula* и орешниковая *Muscardinus avellanarius*), а также рыжие полевки *Myodes glareolus*. Мыши и сони великолепно лазают по деревьям, ночуя и устраивая запасы пищи в дуплах. К самым крупным грызунам относится европейский бобр *Castor fiber* с длиной тела до 120 см, а массой до 20 кг. Бобры великолепно плавают в воде, строят плотины на лесных водотоках, что часто приводит к заболачиванию больших массивов леса. В Северной Америке обитает близкий вид – канадский бобр *C. canadensis*, который был акклиматизирован в некоторых частях Евразии. В разреженных лесах Северной Америки обитает лесной сурок *Marmota monax* – крупный грызун массой до 6,3 кг. Его спячка не такая глубокая, как у других видов, ее продолжительность около 4–5 месяцев. В лиственных лесах Нового Света широко представлены грызуны семейства беличьи и летяги: серая *Sciurus carolinensis* и лисья *S. niger* белки, восточноамериканский бурундук *Tamias striatus*.

В Северной Америке встречаются некоторые представители сумчатых, один из которых – североамериканский опоссум *Didelphis marsupialis* распространен, в том числе и в лиственных лесах. Это животное размером с домашнюю кошку, с короткими лапами, острой, светлоокрашенной головой и голыми ушами. Опоссумы прекрасно лазают по ветвям деревьев с помощью далеко отставленных больших пальцев лап и мускулистого хватательного хвоста.

Хищные млекопитающие в лиственных лесах Старого Света представлены различными кунными (ласка *Mustela nivalis*, черный хорь *Mustela putorius*, европейская норка *Mustela lutreola*, каменная куница *Martes foina*, харза *Martes flavigula*), собачьими (енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides*), медведями (белогрудый медведь *Ursus thibetanus*), кошачьими (тигр *Panthera tigris*, леопард *Panthera pardus*, дикий лесной кот *Felis silvestris*). Обычными, как для Старого, так и для Нового Света, являются волк *Canis lupus*, лисица *Vulpes vulpes*, бурый медведь *Ursus arctos* и горностаи *Mustela erminea*. Чер-

ный, или лесной, хорь, живя в лесу, хорошо лазает, но свою добычу ловит на земле, там же ищет укрытия от преследования. При защите он нередко выбрызгивает сильно пахнущий секрет анальных желез. Существование другого вида кунных – европейской норки – тесно связано с лесными водоемами. Перед началом холодов норка запасает пищу: натаскивает в свои убежища лягушек, рыб, мелких грызунов, иногда птиц. В Новом Свете обитает близкий вид – американская норка. После акклиматизации она теперь встречается и в Евразии, где активно вытесняет обыкновенную норку. Харза – крупный представитель кунных с яркой окраской, обитающий на Дальнем Востоке и в Юго-Восточной Азии. Питается мелкими копытными (небольшим дальневосточным оленьком – кабаргой), поросятами кабана, телятами оленей, зайцами, грызунами и птицами. В Северной Америке обитает своеобразный вид – полосатый скунс *Mephitis mephitis*. Он славится тем, что в случае опасности выбрызгивает содержимое анальных желез, которое обладает необычайно неприятным, стойким запахом и ослепляюще действует на глаза. Из семейства собачьи обычно в лиственных лесах енотовидная собака. Исходно она обитала только на Дальнем Востоке, но в 30-е гг. XX в. ее выпускали во многих местах европейской части СССР. На севере ареала этот хищник – единственный представитель этого семейства, переживает суровые зимы, впадая в сон, предварительно накапливая большие запасы подкожного жира. Белогрудый, или гималайский, медведь распространен в предгорьях и долинах рек Дальнего Востока и Юго-Восточной Азии. На зимовку эти небольшие медведи залегают в дуплах больших деревьев (тополя и липы). В Северной Америке обитает похожий на него медведь барibal *Ursus americanus*. Интересно, что у этого животного, как и у других медведей, детеныши рождаются очень маленького размера – менее 400 г (при массе взрослого животного до 120 кг). Амурский тигр – крупнейший представитель кошачьих в Евразии, масса тела взрослых особей достигает 300 кг. Эта сильная кошка иногда нападает даже на медведей – летом из засады, зимой может вытаскивать его из берлоги. Леопард в умеренном поясе очень редкий хищник (например, на Дальнем Востоке России их осталось всего около тридцати особей). Возможно, он еще встречается в горных и предгорных лесах Кавказа. На небольшом расстоянии леопард срывается в галоп и тогда развивает скорость до 60 км/ч, делая при этом скачки длиной до 7 м. Дикий лесной кот встречается в центральных и южных районах Европы, Малой Азии, на Кавказе. Этот зверь избегает территорий с высоким рыхлым снежным покровом:

там, где зимой покров устойчив и выше 15–20 см, сопровождается значительными морозами, зверь не выживает из-за невозможности добывать пищу. В лиственных лесах Северной Америки и Евразии (акклиматизирован человеком) водится енот-полоскун *Procyon lotor*, названный так из-за того, что перед тем как съесть добычу, он полощет ее в воде. На зиму этот зверек погружается в длительный сон, который продолжается до 4 месяцев.

Копытные животные лиственных лесов Старого Света представлены различными видами, самый крупный из которых зубр *Bison bonasus* с массой тела до 900 кг. Несмотря на могучее телосложение, он может быстро передвигаться галопом, легко преодолевать преграды высотой в 2 м, безбоязненно двигаться по крутым склонам. Другое крупное лесное копытное – это благородный олень *Cervus elaphus*, который в Америке называется вапити. Помимо травянистых растений и молодых веток лиственных деревьев, большое значение в питании оленей имеют желуди и орехи различных деревьев и кустарников, которые они используют осенью и зимой, если могут их достать из-под снега. На Дальнем Востоке и в Европе (в результате акклиматизации) обитает пятнистый олень *C. nippon*. Эти олени хорошо плавают, преодолевая даже морские проливы более 10 км шириной. Белохвостый, или виргинский, олень *Odocoileus virginianus* – самый многочисленный и наиболее широко распространенный американский олень. Это копытное – один из основных охотничьих видов, но, несмотря на это, американские зоологи считают, что его численность сейчас выше, чем в период открытия Америки. В Евразии обычна также косуля *Capreolus capreolus* – маленький олень легкого изящного телосложения с относительно коротким туловищем. Это самый многочисленный вид охотничьих копытных в Западной Европе, где косуль отстреливают во время спортивной охоты сотни тысяч особей ежегодно. Другим широко распространенным видом является кабан *Sus scrofa*. В среднем две трети всего корма этот зверь отыскивает в почве или в лесной подстилке.

**Районирование широколиственных лесов.** Особенностью зоны широколиственных лесов является то, что они не образуют сплошного широтного пояса. В Северном полушарии выделяют несколько регионов, в которых широколиственные леса имеют некоторые особенности, что естественно влияет на население животных. Это леса Европы, которые в наибольшей степени преобразованы человеком, особенно на равнинах. В широколиственных лесах Кавказа не обитают обычные в лесах Европы лесной хорь, садовая и орешниковая

сони, зеленая ящерица, но есть лесной кот, кавказская саламандра, несколько видов кавказских ящериц, 7 эндемичных для Кавказа видов дождевых червей. Амуро-Уссурийский регион широколиственных лесов характеризуется наличием специфических видов животных: кабарги, большой могоеры, черного медведя, тигра, харзы и многих других. В Северной Америке имеется лишь один большой массив широколиственного леса, который занимает почти весь юго-восток этого материка – почти всю область к югу от Великих озер. Здесь обитает большое количество своих специфических видов: североамериканский опоссум, виргинский олень, малая летяга, полосатый скунс, лесной сурок и другие.

В Южной Америке широколиственные леса встречаются только в Патагонии и на Огненной Земле; основная порода здесь – антарктический бук нотофагус (*Nothofagus antarctica*). Такие леса очень похожи на наиболее хорошо развитые дубовые леса Центральной Европы. Деревья здесь достигают высоты 39–40 м. Похожие леса сохранились в западной части о. Южный Новой Зеландии.

**Воздействие человека на животный мир широколиственных лесов.** Территория европейских и американских широколиственных лесов в наибольшей мере и издавна подвержена влиянию хозяйственной деятельности людей. Вырубки, искусственные посадки различных видов деревьев и сельское хозяйство существенно преобразили исходный облик лесов. На значительных площадях, особенно на равнинах, широколиственные леса заменены на мелколиственные и смешанные. Соответственно, условия обитания здесь животных существенно изменены. В результате интенсивной охоты и промысла в течение нескольких столетий сильно сократилась численность многих видов животных: зубра, оленей, тигра, леопарда, европейской норки, филина, большого и малого подорлика и многих других. Несколько более благоприятная ситуация в предгорных широколиственных лесах, но и там в последние годы усилился пресс хозяйственной деятельности людей в связи с вырубкой сохранившихся ценных старовозрастных деревьев. Отчасти ситуацию смягчает создание во второй половине XX в. системы заповедников и национальных парков: Башкирского, Жигулевского, Мордовского, Окского, Приокско-Террасного, Хоперского, Беловежской пуши и других в Восточной Европе; Кавказского и Тебердинского на Кавказе; Судзукхинского, Супутинского, Сихотэ-Алиньского и других на Дальнем Востоке.

Вырубка лесов и сближение условий существования животных на полях сельскохозяйственных культур в зоне широколиственных лесов

с условиями степной зоны способствовали продвижению на север, на территорию, ранее занимаемую широколиственными лесами, многих животных – обитателей степей: зайца-русака, обыкновенного хомяка, серой куропатки, нескольких видов жаворонков, степного и полевого луней, многих видов насекомых.

## 5.5. Животный мир степей, прерий и пампы

Степи – это биом, представленный сообществами из засухо- и морозоустойчивых многолетних травянистых растений с господством дерновинных злаков, реже осок и луков.

**Распространение степей.** Степи занимают сравнительно наибольшие площади во внутриконтинентальных частях Северного полушария в пределах умеренного пояса, где зоны степей вытянуты с запада на восток в Евразии и с севера на юг в Северной Америке (прерии). Аналоги степных сообществ (пампы) имеются в Южной Америке и Новой Зеландии (туссоки). Как степи, так и прерии с пампами на значительной территории распаханы (например, в Европе сохранились главным образом только в заповедниках).

В Западной Европе имеются островные участки степей, прежде всего, так называемые Венгерские пушты. В Северной Евразии целинные степи имеются на двух обособленных территориях: Европейско-Казахские и Монгольско-Забайкальские. Население животных на этих участках имеет своеобразные черты. Большими степными островами, окруженными горной тайгой, являются север Минусинской и Тувинской котловин. Небольшими участками, преимущественно на южных склонах, степи заходят далеко на северо-восток Сибири. Значительные площади степи занимают также в горах Закавказья, Передней, Средней и Центральной Азии, где поднимаются до высокогорий.

В Северной Америке прерии (от франц. *prairie* – луг) располагаются на территории Великих равнин, которые представляют собой предгорное плато, окаймляющее с востока горы Кордильеры, на территории США и Канады.

Пампа, или пампасы (от исп. *pampas*, заимствовано из языка индейцев кечуа), представляют собой равнинные территории с преобладанием травянистой растительности в Южной Америке. Собственно пампой называется природная область в Аргентине между 29–39° ю. ш. до гор Сьеррас-де-Кордова на западе материка.

Формирование открытых травянистых биомов во многом связано с появлением в палеогене (66 млн лет – 23 млн лет назад) крупных

растительноядных млекопитающих. Древнейшие из них считаются не травоядными, а листоядными и, следовательно, связанными с редколесьями, кустарниковым бушем или мозаичными ландшафтами с чередованием травяных и лесных сообществ, как в современной лесостепи или предлесных саваннах. Такие животные способствуют экспансии травяных сообществ в засушливых или малопродуктивных районах, замедляя или даже останавливая возобновление деревьев (Жерихин В. В., 1994).

**Условия существования животных в степях.** Степи связаны преимущественно с засушливым климатом, с максимумом температур и осадков в летние месяцы. Животные обитают в условиях недостатка влаги (в отличие от открытого биота тундры) и высоких температур. Для растений характерна ксероморфность (уменьшение количества и размеров листьев, наличие сухих и жестких покровных тканей и т. п.), что требует от травоядных животных морфологических адаптаций к потреблению такой грубой пищи. Подземные части растений (корни, клубни, корневища) развиты лучше, чем надземные побеги, и они являются важным источником корма для многих зверей. В степи нет ярусности растительного покрова, а почвы обладают высоким плодородием.

Многие млекопитающие (луговые собачки, суслики, сурки) и некоторые птицы (каменки, золотистые шурки) роют в почве норы или ведут подземный образ жизни (слепыш *Spalax microphthalmus*, цокор *Myospalax myospalax*, слепушонка *Ellobius talpinus*). В сообществах степи, прерии и пампы значительно сильнее, чем в других, выражен подземный ярус населения животных. Для большинства видов характерна покровительственная окраска (степная ящерица *Trapelus sanguinolentus*, жаворонки, сурки). Многие представители зверей и птиц способны быстро передвигаться (прыткая ящерица *Lacerta agilis*, дрофа *Otis tarda*, сайгак *Saiga tatarica*, тушканчики). В связи с наличием открытых безлесных пространств для животных становится очень важным мгновенно заметить хищника или потенциальную жертву и, соответственно, быстро убежать от него или догнать ее. Для некоторых животных способность к быстрому перемещению на значительные расстояния обеспечивает возможность регулярно получать питьевую воду. Многие виды животных в степях собираются в стаи или стада, некрупные животные часто ведут колониальный образ жизни.

Значительная часть степных животных являются фитофагами (90% всех видов). Хищники представлены в меньшей степени, и многие из них являются специализированными видами. В степных биотомах четко выражена сезонность вегетации растений и жизнедеятельности



животных. Для многих видов характерно состояние покоя в неблагоприятное время года. Некоторых представителей можно назвать животными-эфемерами, проводящими до 8–10 месяцев в спячке (некоторые ящерицы, змеи, суслики и сурки). Способность накапливать в организме большое количество жира перед залеганием в спячку или миграцией – важнейшая адаптация степных животных. Зимы ветреные и холодные, поэтому крупные животные мигрируют или откочевывают в более южные или, наоборот, северные лесные местообитания. Снежный покров неглубокий, но плотный. Объясняется это частыми оттепелями и сильными ветрами, уплотняющими снег и сдувающими его в различные понижения рельефа, обнажая более возвышенные места. Население животных резко отличается от лесных биомов умеренного пояса и ближе по составу к пустынным и полупустынным сообществам. Животные степей неравномерно распределены по территории. Наибольшая плотность населения животных поддерживается у степных водоемов. В степях разных континентов между внешне похожими животными нет таксономического родства, но так как они занимают близкие по условиям экологические ниши, внешний облик их часто очень сходен. Число видов в степных сообществах невелико, но многие виды очень многочисленны.

В прериях климат в целом похож на таковой в евразийских степях. Он континентальный, на севере – умеренный, на юге – субтропический. Большая часть прерий Великих Американских равнин покрыта сухими грамовыми степями (травя грама, бизонова трава, проволочная трава), сменяющимися на менее сухих участках грамово-ковыльными степями. Большое влияние на климат прерий оказывают горы Кордильеры, задерживающие влагу, приносимую ветрами с Тихого океана. Зима здесь малоснежная, с частыми и сухими теплыми западными ветрами (чинук). Лето засушливое с эпизодическими ливнями и сильными ветрами, вызывающими пыльные бури. Характерны разрушительные вихри – торнадо.

Климат в пампе субтропический с усилением континентальности к западу. Средние температуры января от +19 до +24°C, июля от +6 до +10°C. Осадки на востоке пампы выпадают равномерно, в среднем 800–950 мм в год, на западе – 300–500 мм (чаще выпадают летом). Характерны сильные южные ветры (памперос). На востоке пампа заболочена и прорезана мелиоративными каналами, на западе лишена поверхностных вод. В восточной ее части ранее была покрыта разнотравно-злаковой растительностью на красновато-черных почвах (аналог прерий Северной Америки), на западе сохранилась сухая кустарниковая степь на серо-коричневых почвах.

В целом экологические факторы, влияющие на животных в степях, прериях и пампах, очень похожи, а значит, и у животных много сходных адаптаций к этим условиям. Основные воздействующие факторы – это высокие температуры, недостаток влаги и безлесье. Показатели зоомассы биома степей значительно ниже, чем в зоне широколиственных лесов, и в луговых степях доходят до 300 кг/га, а в типичных степях – 150 кг/га.

**Особенности животного населения степей.** Беспозвоночные животные в степях представлены в первую очередь различными почвенными организмами. Наиболее многочисленны мелкие сапрофаги: коллемболы, панцирные клещи и почвенные нематоды. В подстилке и верхних горизонтах почвы обитают личинки жуков: щелкунов, чернотелок Tenebrionidae, хрущей, пыльцеедов Alleculidae, а также личинки других насекомых: комаров-типулид, совок.

В степных районах довольно много двукрылых и относительно много велико число видов перепончатокрылых (муравьи, пчелы, осы, сидячебрюхие). Из бабочек преобладают совки. Жесткокрылые представлены более 5 тыс. видов, из которых на первом месте долгоносики Curculionidae, затем стафилины Staphylinidae, пластинчатосые Scarabaeidae и чернотелки Tenebrionidae. Много видов клопов Heteroptera. Прямокрылые (кузнечики, саранчовые) могут считаться очень характерными животными степных биомов, однако число их видов меньше, чем в пустынях.

Из растительноядных насекомых в Евразии характерной группой являются представители семейства саранчовые: итальянский прус *Calliptamus italicus*, белополосая кобылка *Chorthippus albomarginatus*, атбасарка *Dociostaurus kraussi*. Зеленые части растений поедают многие виды жуков (бронзовки Cetoniinae, листоеды Chrysomelidae, долгоносики) и гусеницы бабочек. Соками растений питаются всевозможные цикадки Cicadellidae, пенницы Cercopidae, тли Aphidoidea, трипсы Thysanoptera и клопы Heteroptera. Хищные насекомые представлены жужелицами Carabidae и скакунами, хищными муравьями, богомолами, а также некоторыми представителями семейства кузнечиковых (степной толстун *Bradypterus multibuberculatus*, степная дыбка *Saga pedo*). Примером паразитических насекомых могут служить жуки-нарывники Meloidae и мухи-жужжалы Bombyliidae, личинки которых паразитируют на кладках саранчовых, а также одиночные роющие осы Sphecidae. Последние часто специализируются на определенных видах жертв. Так, песчаная аммофила *Ammophila sabulosa* нападает

на гусениц озимой совки и, парализовав добычу, прячет ее в свою нору и туда же откладывает свое единственное яйцо. Вылупившаяся личинка аммофилы будет после вылупления обеспечена запасами пищи.

Разнообразие рыб и земноводных невелико и в целом почти повторяет набор видов, обитающих в лесной зоне. Все представители связаны с естественными или искусственными степными водоемами.

Группа степных пресмыкающихся представлена ящерицами, змеями и черепахами. Одним из обыкновенных видов степей Евразии является прыткая ящерица *Lacerta agilis*. Такое название она получила благодаря своей способности к очень быстрому передвижению – самцы могут развивать скорость до 8 м/с, правда, так бежать они могут лишь непродолжительное время. Спасаясь от преследования, ящерицы нередко совершают прыжки с холмиков и обрывов в густую траву или кустарник, пролетая по воздуху 20–60 см. Они способны преодолеть водные преграды, проплывая до 10 м. Другой широко распространенный в степях Европы и Азии вид – разноцветная ящурка *Eremias arguta*. Это более мелкое и достаточно медлительное животное, способное мгновенно зарываться в песок. На плотном грунте ящурки для укрытия часто используют норы грызунов. В прериях обитают наземные анолисы *Anolis* из семейства игуановых. Это яркоокрашенные некрупные игуаны (в среднем до 20 см), которые становятся еще более разноцветными при возбуждении и повышении температуры. У многих видов особенно ярко окрашен горловой мешок. В пампах Южной Америки обитают мелкие игуаны *Liolaemus*.

Змеи в степях Евразии представлены несколькими видами, наиболее обычная среди которых степная гадюка *Pelias renardi*. Она несколько мельче обыкновенной – ее длина редко превышает полметра (максимальный известный размер этого вида – 70 см). В наиболее благоприятных местообитаниях плотность ее населения может достигать до 60 особей на гектар. Интересно, что степная гадюка в местах обитания уходит на зимовку позже всех остальных пресмыкающихся, а весной выходит из убежищ раньше других. Не менее характерным для степей является узорчатый полоз *Elaphe dione*. Это широко распространенный и обычный вид в различных биотопах (лесах, степях, горах и пустынях). Узорчатый полоз активно разыскивает и выслеживает добычу, ориентируясь с помощью зрения и по запаху. В прериях Северной Америки обычной змеей является техасский гремучник *Crotalus atrox*. Укус этой змеи имеет серьезные последствия для человека и нередко смертельные исходы. По числу погибших от змей людей этот вид занимает первое место в США. Из неядовитых змей

в прериях обычна обыкновенная подвязочная змея *Thamnophis sirtalis*. Она яйцеживородяща (т. е. откладывает яйца, из которых почти сразу вылупляются детеныши) и достаточно плодовита: приносит до 40 и даже 60 детенышей. В пампе обычна ядовитая змея каскавела, или страшный гремучник *Crotalus durissus*. Пищу его составляют почти исключительно грызуны, за которыми змея охотится в сумерках и по ночам. В Бразилии она занимает второе место среди ядовитых змей по опасности для человека.

Население птиц степных биомов весьма своеобразно. Как и в тундрах и пустынях, здесь невелико видовое разнообразие отряда воробьинообразных птиц. Наиболее обычной группой этого отряда в степях Евразии являются представители семейства жаворонковые. Характерными являются представители рода степные жаворонки (степной *Melanocorypha calandra*, белокрылый *M. leucoptera*, монгольский *M. mongolica* и черный жаворонок *M. yeltoniensis*). Это крупные, размером со скворца, короткохвостые птицы с длинным массивным клювом и широкими крыльями. В весенне-летний период жаворонки питаются преимущественно насекомыми (кузнечиками, саранчой, жуками, пауками и другими беспозвоночными), а зимой почти исключительно семенами диких растений. Там, где снег лежит на земле тонким слоем, они разрывают его своими мощными клювами, выкапывая довольно глубокие ямки. Нередко они разбивают даже нетолстую ледяную корку. Из мелких жаворонков (размером с воробья) характерными являются серый *Calandrella rufescens* и малый *C. brachydactyla* жаворонки. Особи, гнездящиеся на севере ареала, являются мигрирующими. Помимо названных видов, в степях Евразии обычны полевой *Alauda arvensis* и хохлатый *Galerida cristata* жаворонки. В прериях Северной Америки их экологическую нишу занимают американская спиза *Spiza americana* (семейство кардиналовые), жаворонковая овсянка *Calamospiza melanocorys* и хондеста, или жаворонковый воробей *Chondestes grammacus* (семейство овсянковые).

Из неворобьиных птиц для степей Евразии характерны представители отряда дрофы. Дрофа – крупная осторожная птица с массой тела до 16 кг. Благодаря хорошо развитому зрению, пасущиеся в степи птицы издали замечают приближение опасности и улетают. Близкий к дрофе, но более мелкий представитель стрепет *Tetrax tetrax* (масса тела до 1 кг). Оба эти вида летают неохотно и при необходимости быстро бегают и искусно затаиваются от врагов среди растений. Этому способствует хорошо выраженная покровительственная окраска.

Обычными видами степей являются представители отряда куриные. В Евразии обычным видом является серая куропатка *Perdix perdix* (в XIX в. она была акклиматизирована в Северной Америке), а в забайкальских степях ее сменяет внешне сходный с ней вид – бородачатая куропатка *P. daurica*. Птицы отлично бегают и охотно копаются в земле, разыскивая пищу. Серая куропатка отличается колоссальной плодовитостью – одна кладка может содержать до 25 яиц. Вне периода размножения куропатки часто держатся стайками до 80 особей. Другой обычный вид евразийских степей – обыкновенный перепел *Coturnix coturnix*. Активность этой птицы попадает на сумеречные и ночные часы. Перепел – единственный настоящий перелетный вид среди куриных птиц в России. На Дальнем Востоке его сменяет близкий вид – японский, или немой, перепел *C. japonica*. В прериях Америки обитают полынный тетерев *Centrocerus urophasianus*, большой Тумпанучус *cupido* и малый *T. pallidicinctus* степные тетерева. Полынный и степной тетерев по бокам шеи имеют голые участки кожи и подкожные мешки, сообщающиеся с дыхательной системой. Весной во время токования эти тетерева надувают свои мешки и издаю звуки, похожие на барабанную дробь (луговые тетерева) или своеобразное бульканье (полынный тетерев).

На степном юге Евразии обитает сравнительно редкий теперь журавль-красавка *Anthropoides virgo*. Сразу же после прилета у этих птиц начинаются брачные игры, на которые собираются все гнездящиеся в окрестностях птицы. Гнездо птицы устраивают на земле в степи или на пашне, не избегают и близости жилья человека. В прериях обитает очень редкий американский журавль *Grus americana*. Большой ущерб численности этого вида принесла распашка земель, где он гнезвился, и бесконтрольная охота на него во время пролета и на зимовках в южных штатах США.

Своеобразный представитель отряда рябкообразные – саджа, или копытка *Syrhaptus paradoxus*, которая является обитателем сухих степей и полупустынь Евразии. У этих птиц задний палец отсутствует, остальные срослись основаниями или целиком, цевка оперена полностью, оперены и пальцы до когтей, неоперенной остается только подошва и нижняя сторона пальцев (адаптация к передвижению по сильно нагретой поверхности почвы). Обитая на засушливых территориях, саджи летают на водопой даже за 60–70 км. Для саджи характерны периодические массовые инвазии далеко за пределы гнездового ареала.

В степях Европы и Казахстана обитает степная тиркушка *Glareola nordmanni*, а в Забайкалье восточная тиркушка *G. maldivarum*. Это

представители одноименного семейства, относящегося к группе куликов. В отличие от других представителей этой группы, тиркушки ловят добычу (жуков, кузнечиков, саранчу) на лету. Гнездятся они обычно колониями по 10–20, иногда и сотнями пар. Днем насиживающие птицы нередко оставляют кладки на попечение нескольких сторожей, а сами улетают на кормежку или водопой.

В степях широко представлена группа дневных хищных птиц. Правда, сейчас многие виды (особенно крупных размеров) имеют невысокую численность из-за негативного воздействия деятельности человека. Степной орел *Aquila nipalensis* – один из характернейших степных хищных птиц, в отличие от многих других орлов, гнездится на земле. Степной лунь *Circus macrourus*, как и другие луни, тоже гнездится на земле. Могильник, курганник устраивают гнезда на деревьях или на скалах, но охотятся и проводят значительную часть времени, летая над открытыми степными участками. Все эти виды питаются мелкими и средними по размерам млекопитающими, реже мелкими птицами, земноводными и рептилиями. Динамика численности этих птиц в природе напрямую зависит от колебаний численности их основных жертв (грызунов, зайцев и других).

В прериях Северной Америки обычными являются два вида канюков: королевский *Buteo regalis* и краснохвостый *B. jamaicensis*, которые кормятся грызунами и иногда другими животными. В пампах Южной Америки обычен серый орлиный канюк (агуя) *Geranoaetus melanoleucus* и пустынный канюк *Parabuteo unicinctus*. Из соколов в степях Евразии обычны кобчик *Falco vespertinus*, обыкновенная *F. tinnunculus* и степная пустельга *F. naumanni*. Они питаются насекомыми, а также добывают грызунов и мелких птиц. Кобчик и обыкновенная пустельга обычно гнездятся в незанятых гнездах врановых птиц, часто образуя отдельные или совместные колонии. Степная пустельга предпочитает гнездиться в россыпях камней, реже дуплах, норах или развалинах построек. В прериях самая обычная хищная птица – американская пустельга *F. sparverius*, питающаяся саранчовыми и другими крупными насекомыми. В прериях и пампе обитает своеобразный представитель семейства соколиных – обыкновенная каракара *Polyborus plancus*. Гнездится она отдельными парами, но на охоте держится группами по несколько птиц. В составе их кормов большое место занимает падаль. Кроме падали, каракары охотятся на рептилий (в частности, игуан), мелких млекопитающих, червей и насекомых, ловят даже мелкую рыбу, реже небольших птиц, особенно птенцов. Американский карликовый сокол *Spizapteryx circumcinctus* встречается

в пампе и полупустынях Южной Америки там, где есть редкая древесная растительность. Летают эти соколы неохотно, но ловко лазают по веткам, словно попугаи. Из ночных хищных птиц в Евразии обитает домовый сыч *Athene noctua*. Охотится эта сова днем и в сумерках на грызунов, насекомых, рептилий и птиц. В прериях и пампе обитает близкий ей вид кроличья сова *Speotyto cunicularia*. Для гнездования она использует естественные ниши или построенные другими животными норы, реже выкапывает их сама.

Млекопитающие в степных биомах представлены различными экологическими группами. Это прежде всего полуподземные, часто живущие колонияльно грызуны. В степях Европы и Казахстана это степной сурок, или байбак *Marmota bobak*, крупное животное с массой тела до 9 кг. Большую часть жизни эти сурки проводят в норе. При ее устройстве зверьки выбрасывают на поверхность до десятка кубометров грунта, из которого образуется холм (сурчина) высотой до 1 м, в поперечнике до 18 м. В степях Забайкалья обитает близкий вид – монгольский сурок, или тарбаган *Marmota sibirica*. На юге Европы, в Западной Сибири и в Казахстане обитает обыкновенный хомяк *Cricetus cricetus*. Это красивое трехцветное животное (в окраске присутствуют белые, коричневые и черные участки) строит добротные и сложные норы с многочисленными отнорками-кладовыми, туннелями и гнездовыми камерами. Глубина норы обыкновенного хомяка достигает до 2,5 м. Из характерных мелких грызунов обычной является степная пеструшка *Lagurus lagurus* – мелкий колониальный грызун, похожий на полевку, с очень коротким хвостом. В отдельные годы для пеструшек характерно массовое размножение. В это время пеструшки в массе переселяются на новые территории, по дороге многие из них гибнут от хищников и болезней. Из мелких грызунов важно отметить степную мышовку *Sicista subtilis*, длина ее тела до 8 см. Этот вид сам норы не роет, а использует норы полевок и степных пеструшек. В степях и прериях распространена группа сусликов. В Евразии обычны серый *Spermophilus citellus*, большой *S. major*, крапчатый суслик *S. suslicus* и малый суслик *S. pygmaeus*, а в Северной Америке – тринадцатиполосый суслик *Citellus tridecemlineatus* и суслик Франклина *Spermophilus franklini*. Все они питаются главным образом сочными травянистыми растениями, луковичками и семенами. В прериях обитают близкие к суркам луговые собачки. Например, чернохвостая собачка *Cynomys ludovicianus*, которая отличается окраской волос на хвосте – на концевой трети они черные. При густых поселениях, многие из которых занимают сотни

квадратных метров, собачки практически полностью обнажают почву, подрезая траву для еды и для улучшения обзора окрестностей. В пампах Южной Америки обитают равнинные вискаши *Lagostomus maximus* – крупные грызуны, принадлежащие семейству шиншилловых, массой тела до 7 кг. В каждой колонии этого зверька до 20 нор с огромными, до метра в диаметре, входами.

В степях широко распространена группа подземных млекопитающих. В Евразии это обыкновенный слепыш, у которого на месте глаз образовалась толстая складка кожи, густо покрытая жесткими, щетинковидными волосами. В отличие от других землекопов, передние лапы не превращены в копательные органы. Слепыш не копает, а выгрызает почву далеко выступающими вперед резцами. Торчащие по всему телу из меха жесткие волоски выполняют осязательную функцию. На юге Сибири и Дальнего Востока обитает обыкновенный цокор. Он предпочитает мягкий грунт, где делает поверхностные ходы. В глубине помещает гнездовую камеру. Другой вид – обыкновенная слепушонка, мелкое роющее животное, распространенное от юго-восточной части Европы до Северо-Западного Китая. Этот зверек роет землю в основном верхними резцами, направленными вперед и вниз. Глаза у них есть, но очень маленькие. В прериях обитает кротовидный гофер *Thomomys talpoides*. Днем все отверстия в его подземные ходы бывают закупорены. Лишь в облачные дни, главным образом ночью, зверек открывает одно из отверстий и выходит на поверхность, а когда возвращается в нору, то снова закупоривает вход. В зимний период некоторые зверьки делают поверхностные (наземные) гнезда, ведут активный образ жизни и питаются под снегом. Имеющиеся у них защечные мешки могут очищаться от земли путем выворачивания наружу, а затем они втягиваются обратно сокращением специальной мышцы. В пампах Южной Америки обитают несколько видов туко-туко, или тундуко, так называют этих зверьков жители Анд. Оба слова по звучанию напоминают звуки, доносящиеся из-под земли в колониях грызунов. Один из видов – чилийский туко-туко *Stenomys maulinus* – некрупный грызун с длиной тела до 25 см.

Не менее распространены в этой природной зоне мелкие и средние травоядные млекопитающие, которые значительную часть жизни проводят на поверхности земли, а норы используют во время размножения, отдыха и зимовки (иногда засухи). Все они, как правило, способны быстро передвигаться прыжками. В Евразии это различные виды тушканчиков. Все они типично ночные животные, появляющиеся на поверхности почвы с наступлением темноты. Самый крупный представитель – большой тушканчик *Allactaga major*, или земляной заяц. Это



не только самый большой, но и самый северный из всех тушканчиков. Другой, более мелкий вид – это жирнохвостый карликовый тушканчик *Salpingotus crassicauda*, который получил такое название из-за способности запасать жир в основной трети хвоста. Обычными в степях Европы и Азии также являются тушканчик-прыгун *Allactaga saltator*, обыкновенный *Stylodipus telum* и монгольский емуранчик *S. andrewsi*. На юге Сибири, в Казахстане и Забайкалье обычным является заяц-толай *Lepus tolai*, или песчанник, похожий по внешнему виду на мелкого зайца-русака *L. europaeus*. Во время размножения между самцами бывают драки, часто сопровождаемые пронзительным визгом. Дерутся зайцы обычно передними лапами, приподнимаясь при этом на задних лапах. В прериях встречается калифорнийский, или чернохвостый, заяц *L. californicus*. Этот зверек может развивать скорость до 40 км/ч.

Крупные травоядные млекопитающие в степях представлены разнообразными копытными. В Евразии это небольшая антилопа сайгак – самое быстрое из копытных на территории России и сопредельных государств: спасаясь от преследования, может развивать скорость до 80 км/ч. Морда у них вытянута, на ее конце находятся очень широкие ноздри, направленные вниз. Воздух, проходя через длинную носовую полость, зимой нагревается, а летом очищается от пыли. В монгольских и забайкальских степях широко распространен монгольский дзерен *Procarpa gutturosa* – вид, близкий к роду настоящих газелей. Он очень подвижен и может проходить за день многие десятки километров. Однако дзерен с трудом двигается по снегу высотой более 20 см и избегает песков, вязкой глины и рыхлого грунта.

Характерным видом, правда, практически не встречающимся в естественных местообитаниях, является лошадь Пржевальского *Equus przewalskii*. Эти осторожные животные кочевали в степях небольшими стадами в 10–15 голов, но к концу XIX в. в природе были уничтожены и остались только в зоопарках. Полностью исчез в дикой природе другой вид лошадей – обыкновенный тарпан *E. caballus*, обитавший в Европе и являющийся предком современных домашних лошадей. Еще одно крупное копытное, ранее широко распространенное в степях Евразии – это кулан *E. hemionus*, представляющий собой что-то среднее между лошадью и ослом. Естественный ареал этого животного был довольно широк, но сейчас в результате истребления человеком дикие популяции остались в сухих степях и пустынях Ирана, юга Туркмении и на юге Монголии.

В прериях Америки самым крупным представителем травоядных копытных является бизон *Bison bonasus* – родственник нашего зубра.

Это массивное животное массой до 1000 кг может развивать скорость до 50 км/ч. Слух и зрение у бизонов развиты сравнительно слабо, а вот обоняние хорошо: эти животные чувствуют опасность на расстоянии до 2 км. К началу XVIII в. численность этого вида достигала 60 млн особей, сейчас их осталось около 30 тыс. особей. Похожая участь постигла и другого обитателя прерий – вилорога *Antilocapra americana*. Второе по многочисленности копытное после бизона (в начале XVIII в. около 40 млн особей) к настоящему времени сократило численность в 100 раз. Вилорог – самое быстрое из американских млекопитающих. Он может развивать скорость до 65 км/ч, делая прыжки от 3,5 до 6 м длиной.

В пампах Южной Америки обитает пампасный олень *Ozotoceros bezoarticus* с массой тела до 40 кг. Держится он парами или маленькими семейными группами. Гуанако *Lama guanacoe* – еще одно своеобразное животное Южной Америки, родственное верблюдам и принадлежащее отряду мозолоногие. Исходно очень широко распространенный вид, в настоящее время исчезнувший на большей части исходного ареала. Сейчас наиболее распространены одомашненные формы гуанако – лама и альпака. Пасущиеся крупные копытные играют важнейшую роль в поддержании степей, препятствуя закустариванию и облесению ландшафта.

Хищные млекопитающие в степях и прериях представлены широко распространенными видами: обыкновенным волком *Canis lupus*, лисцей *Vulpes vulpes*, горностаем *Mustela erminea* и лаской *M. nivalis*. Другой характерный вид для Евразии – это степной хорь *Mustela eversmanni*. Постоянные убежища степной хорь устраивает на сухих возвышенных местах, занимая жилища своих жертв – сурков, сусликов, обыкновенного хомяка. С юга в степную зону заходит еще один представитель семейства куньих – хорек-перевязка *Vormela peregusna*. Нор этот зверек не роет, а селится в подземных сооружениях грызунов, лишь слегка расширяя их. Эти же норы являются основным местом охоты: на открытых пространствах перевязка охотится редко. В степях Юго-Восточной Европы и в Азии водится тусклоокрашенная лисичка-корсак *Vulpes corsac*. Из-за мелких размеров (высота в холке около 30 см) этому зверьку сложно переживать зимний период, и осенью он откочевывает к югу, иногда вслед за стадами сайгаков, которые вытаптывают снег и тем облегчают корсакам передвижение и охоту.

В прериях Северной Америки, наряду с волком, обитает койот, или степной волк *Canis latrans*. Он мельче волка и питается преимущественно грызунами. Охотится койот как в одиночку, так и стайей, развивая при этом скорость до 64 км/ч. Два вида американских карликовых

лисиц, похожих на корсака, можно встретить на низкотравных равнинах Северной Америки. Круглый год они живут в глубоких, длинных норах, иногда имеющих несколько входов. Из мелких хищников в прериях обычна длиннохвостая ласка *Mustela frenata*, которая ведет ночной образ жизни, но в местах обитания полевков (ведущих дневной образ жизни) выходит на охоту днем. За ночь этот зверек проходит до 5 км. Размер индивидуального участка длиннохвостой ласки зависит от количества добычи (минимальный участок 0,7–1 га, а при нехватке корма участок увеличивается до 20–160 га).

В Южной Америке обычными являются пампасные лисицы: пампасская *Pseudalopex gymnocercus* и аргентинская серая лисица *P. griseus* и южноамериканская *P. culpaeus*. В их рационе на 75% присутствует мясная пища – грызуны, кролики, птицы, дополнением к основному рациону служат лягушки, ящерицы, иногда фрукты и сахарный тростник. Мелкие куны представлены в пампе патагонской лаской *Lyncodon patagonicus*. В травянистых равнинах Южной Америки обитает пампасская кошка *Leopardus colocolo*. Среди сородичей она выделяется длинной шерстью, причем вдоль хребта у нее вырастает настоящая грива до 7 см длиной. Эта кошка охотится на грызунов и на гнездящихся на земле птиц.

**Районирование степей.** Наиболее обширные пространства степи занимают в Евразии (с запада на восток от нижнего течения Дуная до Внутренней Маньчжурии), где выделяют три основных зональных типа степей: настоящие (типичные) с преобладанием дерновинных злаков и небольшим количеством разнотравья; луговые – из разнотравья и часто со сплошным напочвенным покровом из мхов; пустынные (опустыненные) – с преобладанием степных дерновинных злаков и большим количеством ксерофильных (преимущественно полыни) полукустарничков (пустынные степи иногда относят к полупустыне).

Прерии Северной Америки могут быть подразделены с востока на запад на высокотравные (со значительным участием видов родов бородач, ковыль и др.) и низкотравные, где основную роль играют бизонова трава и трава грама. Видовая насыщенность и участие разнотравья с востока на запад уменьшаются.

Пампасы Южной Америки представляют собой степеподобные сообщества с преобладанием злаков из родов перловник, ковыль, просо, паспалум, а из разнотравья – представители родов пасленов, синеголовников, вербен, портулаков, кислиц.

**Воздействие человека на животный мир степей.** В настоящее время 70–80% территорий степей распаханы, остальная часть использует-

ся под пастбища. Широкое развитие в степной зоне получило искусственное лесонасаждение. Все это в совокупности коренным образом изменило условия существования животных в степях. Естественные, не трансформированные человеком участки сохранились только в заповедниках и национальных парках, а также на неудобных с точки зрения сельского хозяйства землях. В последнее столетие произошло сильнейшее обеднение видового разнообразия животных степей: как правило, доминантами здесь являются несколько видов, так или иначе связанных с человеком (обыкновенная полевка, домовая мышь). Эти же виды значительно расширили свои ареалы за счет продвижения по антропогенным ландшафтам. Некоторые насекомые значительно увеличили свою численность и являются серьезными вредителями сельского хозяйства (различные виды тлей, клопы-черепашки, трипсы, жуки-кузьки и многие другие). Часть видов животных проникла в степи из лесостепи и соседних природных зон по лесным посадкам (лось, косуля, рыжая полевка, лесная мышь, кобчик и другие).

Сельскохозяйственное преобразование степей, охота и браконьерство привели к существенному сокращению численности и ареалов многих видов млекопитающих (хорек-перевязка, лисица корсак, сайгак, байбак, слепыш и другие), птиц (стрепет, дрофа, степной орел, степная тиркушка и ряд других), пресмыкающихся (полозы, степная гадюка, все виды степных ящериц). Особенно сильно это коснулось крупных видов млекопитающих и птиц, которые наиболее заметны и требуют больших территорий для обитания. По сравнению с другими природными зонами население животных степей находится в катастрофическом состоянии. Из 415 видов, подвидов и форм, внесенных в Красную книгу России, обитатели степей и полупустынь составили 127 (15 видов млекопитающих, 35 видов птиц, 15 – рептилий, 2 – амфибий, более 60 форм беспозвоночных).

## **5.6. Животный мир пустынь УМЕРЕННОГО И ТРОПИЧЕСКОГО ПОЯСА**

Пустыня – тип ландшафта, сложившийся в областях с постоянно или сезонно жарким климатом и характеризующийся очень разреженными и обедненными растительными сообществами. По распространению выделяют пустыни умеренного, субтропического и тропических поясов, которые располагаются как в северном, так и в Южном полушарии.

**Распространение пустынь.** Пустынная зона умеренного пояса в пределах Евразии протягивается широкой полосой (около 700–800 км) с запада на восток от берегов Каспийского моря до плато Ордос в Китае. В Северной Америке пустыни умеренного пояса располагаются фрагментарно в широких межгорных котловинах нагорья Большой Бассейн, где их существование обусловлено особенностями рельефа – барьерной ролью Каскадных гор, перехватывающих значительную часть атмосферных осадков, приносимых господствующими западными ветрами. В Южном полушарии в пределах умеренного пояса пустыни практически не выражены, за исключением Аргентинской части Патагонии, где климат весьма засушливый, так как большинство осадков, идущих с запада, останавливаются над Андами.

Пустыни субтропического пояса в Северной Африке простираются вдоль южного побережья Средиземного моря. В Южной Африке ландшафты субтропических пустынь распространены на плато и в пределах межгорных впадин Большого Карру на территории ЮАР. В Азии пустыни не имеют сплошного распространения, встречаясь фрагментарно на юге Средней Азии (к югу от 40° с. ш.), внутри Иранского нагорья. Небольшими пятнами они включены в полупустыни на севере Сирии и Ирака. В пределы субтропической пустынной зоны Северного полушария входят высокогорные «холодные» пустыни Восточного Памира и Тибета. В Северной Америке субтропические пустыни занимают южную часть Большого Бассейна, пустыню Мохаве, северную часть Мексиканского нагорья. В Южной Америке пустыни приурочены к восточным склонам и подножиям Анд, где чередуются с полупустынями. В Австралии пустыни занимают значительные площади, прежде всего в южных районах материка.

Пустыни тропического пояса расположены во внутриматериковых и западных (приокеанических) секторах большинства материков. Наибольшую площадь пустыни занимают в Азии и на севере Африки, где они образуют четко выраженный широтный пояс, в состав которого входит самая большая пустыня мира – Сахара, пустыни Аравийского полуострова и пустынные районы Индии и Пакистана. В Северной Америке тропические пустыни встречаются узкими, вытянутыми с севера на юг полосами вдоль западного побережья Калифорнийского полуострова и западной оконечности Мексиканского нагорья. В Южном полушарии пустыня тропического пояса хорошо выражена в пределах Австралии (например, Большая Песчаная пустыня, Большая пустыня Виктория, пустыня Симпсон). В Южной Африке расположены внутриконтинентальная тропическая пустыня Калахари и прибрежная

пустыня Намиб. В Южной Америке тропическая пустыня Атакама протянулась вдоль побережья Тихого океана в северной части Чили.

**Условия существования животных в пустынях.** Для этой природной зоны характерно значительное преобладание испарения над осадками (до 10 раз). Существуют пустыни, где дожди бывают редко, случаются не каждый год или отсутствуют (Сечура, Атакама). Для пустынь характерен очень сухой воздух и интенсивная солнечная радиация. В связи с наличием больших открытых пространств постоянно дуют сильные ветры, некоторые из которых получили свои собственные названия – сахарский сирокко, египетский хамсин и другие.

Суровые природные условия в пустынях приводят к сильной разреженности и бедности растительного покрова. Основная жизненная форма растений – ксерофильные полукустарнички, которые являются грубой и малопитательной пищей для травоядных животных. По сравнению со степями среди растительности пустынь возрастает доля эфемеров – растений, которые в сухой период погибают, остаются только их семена, и эфемероидов, у которых в сухой сезон сохраняются подземные запасающие органы (луковицы или корневища). Все это приводит к бедности растительных кормов для животных.

В этих условиях формируется особый специализированный «пустынный» тип животных, сходный на разных материках. Для него характерны виды животных, у которых приспособления похожи на таковые у степных видов, но выражены в более резкой форме. Открытые пространства и недостаток естественных укрытий приводит к тому, что окраска большинства животных имеет явно покровительственный характер (чаще желтовато-серая). Маскируясь под цвет поверхности, хищник может незаметно подкрасться к жертве, а жертва – скрыться от хищника. Так, ушастая круглоголовка *Phrynocephalus mystaceus* способна изменять свою окраску в зависимости от того, насколько светел или темен грунт, на котором она сидит. У этого вида яркая окраска может появляться в особых случаях, например как сигнал агрессии. Некоторые виды жаворонков, спасаясь от хищников, садятся на землю и поспешно трепещут крыльями, густо посыпая себя пылью, что делает их еще менее заметными на поверхности грунта. Тело животных прикрыто хорошо выраженными покровами (роговые чешуи, перья, шерсть), которые защищают от потерь воды, нападения хищников и препятствуют перегреву организма.

Для всех пустынных животных характерны малое потребление воды (в основном из пищи), частые и значительные перемещения в поисках водоемов (копытные, многие птицы). Так, африканские слоны

*Loxodonta africana* совершают переходы на десятки, даже сотни километров, причем часто они пьют воду, располагающуюся под землей, и, чтобы добраться до нее, выкапывают глубокие ямы. Часть животных (некоторые грызуны, ящерицы, верблюды) приспособлены к использованию метаболической воды: получают ее путем расщепления собственных жировых запасов. У двугорбого верблюда *Camelus bactrianus* массой около 600 кг на жировые запасы приходится до 200 кг. Другой способ экономии воды – это способность переносить повышенную концентрацию продуктов метаболизма в крови или выводить их излишки из организма с мочой, имеющей высокую концентрацию. Например, количество мочевины в моче пустынной кенгуровой крысы (из Южной Америки) достигает 5,5 осмоль/л, а у человека – 1,4. Летняя дневная температура в пустыне обычно колеблется в среднем от +35 до +40°C (в отдельных районах Сахары до +80°C), поэтому для многих животных пустынь характерен сумеречный и ночной образ жизни. В это время температура воздуха становится более комфортной, влажность повышается и нет интенсивной солнечной радиации. Для спасения от высоких температур и хищников мелкие животные роют норы и ведут подземный и полуподземный образ жизни. Виды, обитающие в пустынях с плотным субстратом (глина, мелкие камни), часто имеют крепкие лапы с острыми когтями или мощные острые резцы, приспособленные для копания (златокроты). Еще больше видов используют норы, сделанные другими обитателями пустыни. Например, в норах большой песчанки живет около 300 видов различных животных. Даже жаворонки в пустыне часто используют норы для укрытия от дневной жары. Другой адаптацией к перенесению высоких температур является способность быстро зарываться в песок (ушастая круглоголовка, песчаный удавчик *Eryx miliaris*), прятаться в тень растений и камней или подниматься максимально вверх подальше от раскаленной почвы (на ветки кустарников и деревьев, стебли растений). Песчаные сцинки и удавчики легко зарываются в песок и могут даже передвигаться в его толще. Приспособления к борьбе с перегревом очень важны, поскольку поверхность грунта в дневные часы в пустынях сильно нагревается (до +65–85°C, а зарегистрированный максимум до +94°C в североамериканской пустыне Сонора); для большинства животных организмов летальная температура колеблется между +40 и +50°C. Многие насекомые имеют темную окраску, перехватывающую большую часть инфракрасного излучения. У мокриц наряду со светлой окраской выработалась выпуклая форма тела, призванная противостоять воздействию солнечных лучей и уменьшать возможности по-

теперь внутренней влаги на испарение. Ушастая круглоголовка изменяет окраску тела в течение суток: в наиболее холодные часы темнеет, в жаркие – светлеет.

В наиболее жаркий и сухой сезон птицы и крупные млекопитающие, как правило, совершают длительные кочевки или мигрируют в более благоприятные места. Глаза, уши и ноздри пустынных животных часто имеют особое строение, предохраняющее их от попадания песка или пыли. У пустынных грызунов и копытных хорошо развиты конечности, способствующие быстрому бегу и прыжкам (джейран *Gazella subgutturosa*, тушканчики). В связи с передвижением по сыпучему субстрату у некоторых животных имеются особые приспособления: щеточки из роговых чешуек (гребнепалые гекконы, круглоголовки), удлинённые жесткие волосы (тонкопалый суслик *Spermophilopsis leptodactylus*, мохноногий тушканчик *Dipus sagitta*, землеройка путорак *Diplomesodon pulchellum*) или перья (рябки) на пальцах, особые способы передвижения – «боковой ход» у змей (песчаная эфа *Echis multisquamatus*, рогатый гремучник *Crotalus cerastes*). Небольшие по размерам животные в период засухи впадают в состояние спячки или анабиоза (насекомые, грызуны, рептилии, лягушки в Австралии).

**Особенности животного населения пустынь.** Пустыни – прежде всего царство рептилий (например, в пустынях Средней Азии их обитает около 90 видов). Для пустынь различных регионов характерно сходство в структуре населения животных и соотношения их экологических групп, но набор видов отличается. Наиболее бедные в видовом отношении – пустыни Намиб, Атакама, Центральная Сахара, Такла-Макан и Гоби. Для всех групп пустынных животных характерны разреженность и мозаичность распределения по территории. Ярусность в распределении животных не выражена, и абсолютное большинство видов приурочено к наземному и подземному ярусам. Среди трофических групп преобладают растительноядные виды, питающиеся зелеными частями растений в наиболее благоприятный период и подземными частями растений в неблагоприятный сухой период. Наибольшее видовое разнообразие приурочено к наземным и подземным источникам воды, вокруг которых формируются богатые местообитания (оазисы). Для пустынь и полупустынь характерны низкие абсолютные показатели зоомассы (до 50 кг/га) в зависимости от типа и географического расположения, а в наиболее бедных пустынях с экстремальными условиями она снижается практически до нуля. Далее более подробно рассмотрены различные трофические группы животных на примере обитателей пустынь Старого, Нового Света и Австралии.



**Население животных пустынь Евразии и Африки.** Среди беспозвоночных животных пустынь Евразии и Африки (в Центральной Азии их нет) выделяется группа термитов, потребляющих отмершие растения. Их гнезда располагаются большей частью под землей и могут занимать огромные площади – радиус подземной части, а также глубина залегания ходов могут достигать до 20 м. Обычны здесь представители отряда жесткокрылые. Например, жуки-чернотелки Tenebrionidae, питающиеся как сухими, так и зелеными частями растений. Они не способны летать и передвигаются быстрым бегом. Фитофагами являются жуки-златки Buprestidae, долгоносики Curculionidae, хрущи и бронзовки Cetoniinae. Их личинки и гусеницы пустынных бабочек (огневок Pyralidae и совок Noctuidae) являются ризофагами – поедают корни растений. Экскрементами животных и отмершей растительностью питаются крупные египетские тараканы *Polyphaga aegyptiaca*, мокрицы Oniscidea, нематоды Nematoda, кивсяки Juliformia и священные скарабеи *Scarabaeus sacer*. Мелкие клопы Heteroptera, листоблошки Psylloidea и цикадки Cicadellidae питаются соками трав и кустарников. В отдельные годы многочисленными становятся различные виды саранчовых (например, представители родов *Sphingonotus* и *Oedipoda*), питающиеся зеленой растительной массой и способные уничтожить весь сельскохозяйственный урожай небольшой страны. Особенно широко известна в этом плане пустынная саранча *Schistocerca gregaria*, обитающая от Сахары до Индии. Муравьи, живущие в пустынях, как правило, всеядны, но некоторые могут специализироваться на определенной пище. Например, муравьи-жнецы поедают семена растений, бледные бегунки охраняют группы тлей, с которых они собирают так называемую падь – сладкие выделения, которые потом запасаются в гнезде.

Хищные беспозвоночные в пустынях представлены различными пауками (например, южнорусский тарантул *Lycosa singoriensis*), скорпионами Scorpiones и сальпугами Solifugae, активными в ночное время и питающимися мелкими беспозвоночными, подземными личинками насекомых и даже мелкими ящерицами. Тарантул укрепляет стены своей норки паутиной, чтобы они не осыпались. Весь день этот паук сидит в норке, а ночью выходит за добычей – мелкими насекомыми. Другие характерные крупные пустынные паукообразные – дымчатые фаланги *Galeodes fumigatus*. Это проворные животные длиной до 7 см с длинными волосатыми ногами. Фаланги всеядны: питаются любой мелочью, которую в состоянии поймать,

причем могут ловко выкапывать добычу из толщи песка. Интересными представителями насекомых являются жужелицы родов *Scarites* и *Anthia*, специализирующиеся на питании муравьями. На юге Африки, в пустынях Намиб и Калахари обитают своеобразные роющие сальпуги семейства *Hexisopodidae*. Нередкими являются хищные специализированные пустынные представители тараканов *Blattodea* (есть и растительноядные виды), жуков-карапузиков *Histeridae* и богомолы *Mantodea*.

В водоемах пустынь Евразии и Африки обитают различные виды рыб. Например, в Каракумах на юге Средней Азии обитают обыкновенная щука, обыкновенный судак *Sander lucioperca*, обыкновенная плотва, обыкновенный жерех, речной окунь, чехонь *Pelecus cultratus*, обыкновенный сом, обыкновенный пескарь.

Земноводные представлены в пустынях видами, которые обычны и в других природных зонах. Все они, как правило, приурочены к редким водоемам и оазисам. В Евразии обычными видами в таких местах являются зеленая жаба *Bufo viridis*, озерная лягушка *Rana ridibunda* и некоторые другие. Характерным примером являются роющие лопатницы *Cyclorana alboguttata*, которые живут в самых засушливых районах Австралии, где дождя не бывает иногда по много лет. В конце сезона дождей эти лягушки зарываются в почву, образуя вокруг себя полость, заполненную водой.

Среди других позвоночных животных пустынь особо выделяются различные виды пресмыкающихся. Это всевозможные ящурки: песчаная *Eremias scripta*, линейчатая *E. lineolata*, средняя *E. intermedia*, разноцветная *E. arguta*, монгольская *E. przewalskii* и наиболее крупная из них – сетчатая ящурка *E. grammica*. Она способна вырывать длинные норы, которые достигают в длину иногда до 2 м. Благодаря хорошему обонянию эта ящурка способна находить личинок насекомых в грунте на глубине нескольких сантиметров. В Северной Африке и Юго-Западной Азии обитает представитель близкого к ней рода – крапчатая месалина *Mesalina guttulata* – яркоокрашенная ящурка длиной до 16 см. Другая характерная пустынная группа ящериц – круглоголовки (ушастая *Phrynocephalus mystaceus*, такырная *P. helioscopus*, песчаная *P. interscapularis*, сетчатая *P. reticulatus* и другие). Ушастая круглоголовка может дышать и видеть, оставаясь полностью погруженной в песок. Многочисленны в пустынях Евразии и Африки ящерицы агамы (степная *Trapelus sanguinolentus*, обыкновенная *Agama agama*, руинная *Stellio ruderatus* и другие). Наиболее обычный представитель – степная агама, обитающая как в полупустынях, так и в пустынях

Казахстана и Средней Азии. Эти агамы очень быстро бегают, держа тело приподнятым на вытянутых ногах и не касаясь хвостом земли, хорошо лазают по стволам и веткам кустарников, перепрыгивая между ними на расстояние до полуметра. Широко представлена группа гекконов: сцинковый *Teratoscincus scincus*, гребнепалый *Crossobamon evermanni*, тонкопалые *Stenodactylus* и другие. Это мелкие ящерицы, ведущие сумеречный и ночной образ жизни. Интересно, что для них характерна разнообразная и громкая вокализация в виде писка, чириканья, щелканья или кваканья. В толще песка охотятся за насекомыми мелкие ящерицы сцинки, которых иногда называют «песчаные рыбы». Голова спереди уплощена, ее верхняя половина заметно выступает за подбородок, защищая рот от попадания песка. Обыкновенный, или аптечный, сцинк *Scincus scincus* обычен в пустынях Африки. Свое название он получил в связи с тем, что в древности из него изготавливали различные лекарства арабской медицины. Мясо этих ящериц употребляется арабами в пищу и в настоящее время. У представителей рода веретенообразных сцинков очень маленькие глаза, снабженные прозрачным окошком в подвижном нижнем веке. Представляет интерес своеобразная группа шипохвостов *Uromastix*, объединяющих около 15 видов крупных, довольно неуклюжих ящериц. У всех них короткий приплюснутый хвост, покрытый сверху большими колючими чешуями, собранными в правильные поперечные ряды. В отличие от многих ящериц, шипохвосты питаются плодами, листьями, цветами и семенами различных растений. У иранского шипохвоста *Uromastix asmussi* температура тела может достигать до +50°C, что гораздо выше нормы, губительной для большинства других ящериц. Длина самого крупного представителя – обыкновенного шипохвоста *U. aegyptius*, или даба – достигает 75 см. К крупным пустынным ящерицам относятся серый *Varanus griseus* и степной варан *V. exanthematicus*. Размеры этих животных могут достигать 160 см, а их масса до 2,5 кг. В поисках пищи (ящериц, змей, черепах, птиц, грызунов и другой) серые вараны совершают большие переходы часто по одному и тому же маршруту. На юге Африки в пустыне Намиб обитает намибский геккон *Chonrodactylus angulifer*, у которого между пальцами имеются перепонки в связи с передвижением по зыбкому субстрату. Здесь же живет своеобразная ящерица-поясохвост *Cordylus cordylus*, обладающая уникальной способностью впитывать росу через поверхность кожи. В Юго-Западной Африке обитает плосконосовая ящерица *Aporosaura anchietae*. Форма головы позволяет ей в случае опасности прекрасно передвигаться под поверхностью песка.

Не менее характерны для пустынь ядовитые и неядовитые змеи. К первым относятся представители семейства гадюковые и аспидовые. Рогатая гадюка *Cerastes cerastes* – змея длиной до 80 см, у которой над глазами торчит по одной вертикальной чешуйке. Днем она зарывается в песок или прячется в норы грызунов, а с наступлением темноты выходит на охоту за мелкими грызунами и птицами. Двигается эта рептилия «боковым ходом», забрасывая вперед и вбок заднюю половину туловища и подтягивая к ней переднюю часть. Среди пустынных гадюк широко распространена песчаная эфа *Echis multisquamatus*. Из-за подвижности и быстроты, с которой она защищается и нападает, ее считают одной из самых опасных змей. На юге Африки обитает щитковая кобра *Aspidelaps scutatus*. В связи с роющим образом жизни у представителей этих змей сильно разросся межчелюстной щиток, а его боковые края выступают поверх рыла. Из аспидовых змей здесь обычна египетская кобра *Naja haje*, или гая. В случае опасности она принимает характерную для всех кобр позу, но расширенный шейный «капюшон» у нее заметно уже, чем у индийской кобры. В южноафриканских пустынях обитают два вида пестрых аспидов Elapsoidea – небольших по размерам змей, которые ведут скрытный полуподземный образ жизни. Там же распространена карликовая гадюка *Bitis peringueyi* с длиной тела до 30 см. При опасности она быстро «утопает» в песке при помощи вибрирующих движений туловища.

Из неядовитых змей в пустынях Евразии обитает песчаный удавчик *Eryx miliaris*. Свою добычу он быстро схватывает крепкими челюстями и мгновенно обхватывает жертву двумя-тремя кольцами сильного мускулистого тела. Пищей удавчику служат ящерицы, грызуны и мелкие птицы. Похожий способ умерщвления жертвы характерен для стрелы-змеи *Psammophis lineolatus* и близкого к ней вида зеринге *P. schokari*, но на последней стадии захвата жертвы они используют ядовитые зубы, расположенные глубоко во рту (поэтому их укус не опасен для крупных животных – ядовитые зубы просто не достают до поверхности кожи). Свое название стрела-змея получила за необычайно большую скорость движений. Самые жаркие месяцы змеи проводят в летней спячке, прячась в норы грызунов, в трещинах почвы и гудах камней.

Другая группа рептилий, характерная для пустынь Евразии и Африки, – это наземные черепахи. Обычной является мелкая (до 12 см длиной) египетская черепаха *Testudo kleimanni*, которая проводит в спячке до 9 месяцев в году. Короткий период активности этих черепах связан с тем, что они питаются исключительно сочной растительностью,

которую можно найти в пустыне лишь в небольшую часть года. На юге Африки обитает два вида небольших по размерам черепах – шишковатая *Psammobates tentorius* и глазчатая *P. oculifer* и два более крупных (до 25 см) – геометрическая *P. geometricus* и клювогрудая *Chersine angulata* черепахи.

Среди птиц совсем немного видов могут обитать в пустынях круглый год, большая часть видов держатся здесь только в короткий благоприятный период, потом улетают в другие местообитания. Из обычных птиц, живущих постоянно в пустынях, можно назвать пустынного *Ammomanes deserti* и малого *Calandrella brachydactyla* жаворонков. Как и все представители этой группы, они устраивают гнезда на земле, но особенность пустынного жаворонка в том, что он защищает ямку с яйцами от ветра и песка небольшим валом из мелких камушков. Среди вьюрковых воробьинообразных птиц обычны пустынный снегирь *Bucanetes githagineus* и буланный вьюрок *Rhodospiza obsoleta*. Семейство воробьиные представлено в пустынях Евразии и Африки пустынным воробьем *Passer simplex* и саксаульным воробьем *P. ammodendri*. Последний вид гнездится, ночует и прячется в брошенных норах грызунов. Гнездо может помещать на глубине до 75 см от входа в нору. Для пустынь Старого Света характерны несколько представителей насекомоядных воробьиных – это пустынная каменка *Oenanthe deserti*, пустынная славка *Sylvia nana* и некоторые другие. Из врановых птиц в Средней и Центральной Азии обитают саксаульная *Podoces panderi* и пустынная *P. biddulphi* сойки, а в Северной Африке и Азии – пустынный ворон *Corvus ruficollis*. Помимо этих видов в различных природных зонах, в том числе и в пустынях, распространен обыкновенный ворон *C. corax*. Все это виды с очень широким спектром питания как растительного, так и животного происхождения. Мелкие птицы предпочитают строить гнезда в тени, чтобы уберечь себя и потомство от перегрева. Поэтому они часто охотно поселяются под громадным гнездом пустынного ворона или беркута. Под ним, как под зонтиком, могут размещаться до 5 гнезд мелких воробьиных птиц.

Одной из обычных групп неворобьиных птиц являются рябки (чернобрюхий *Pterocles orientalis*, белобрюхий *P. alchata*, сенегальский *P. senegallus*). Все эти птицы большую часть года держатся стаями, насчитывающими иногда десятки тысяч особей. У рябков быстрый полет (около 65 км/ч), они хорошо ходят и довольно быстро бегают, часто семеня ножками. Это исключительно наземные птицы, никогда не сающиеся на деревья. Другая немногочисленная, но характерная птица пустынь Евразии и Африки – джек, или вихляй *Otis undulata*.

Это птица массой до 2,4 кг, гнездящаяся на земле и способная бегать со скоростью 35–40 км/ч. Другим своеобразным представителем пустынной фауны является буланный козодой *Caprimulgus aegyptius*. Это сумеречная длиннокрылая, бесшумно летающая птица. Разрез рта очень большой, а рот окружен чувствительными щетинками. Благодаря ему козодой в полете ловит летающих насекомых, главным образом жуков и бабочек.

Наиболее типичными группами млекопитающих пустынь Евразии являются песчанки (известно более 100 видов) и тушканчики (около 26 видов). Песчанки – это грызуны, внешне напоминающие мышей и крыс, но с опушенным хвостом, на конце которого находится кисточка из более длинных волос. Например, краснохвостая песчанка *Meriones libycus*, обитающая в равнинных и горных пустынях, устраивает глубокие (до 2 м) и сложные норы. Активность ее приходится на сумеречные и ночные часы. Больших массивов сыпучих песков она избегает. А вот полуденная песчанка *M. meridianus*, наоборот, предпочитает песчаные пустыни и полупустыни. В северных районах зимой в одной норе этого вида может обитать более десятка взрослых особей. У жирнохвостой песчанки *Pachyuromys duprasi*, обитающей в Северной Африке, хвост короткий, без кисточки на конце. Он толще всего в середине и постепенно сужается к концу и к основанию. В этом утолщении накапливается жир, который в дальнейшем будет служить источником воды и энергии. Большая песчанка *Rhombomys opimus* – самая крупная из песчанок (длина тела до 20 см) – является наиболее совершенным копателем в этой группе грызунов. Поселяются эти песчанки колониями, и сложные и глубокие норы могут иметь многие сотни выходов. Длинноухий тушканчик *Euchoreutes naso* примечателен своими громадными ушами, достигающими задней части спины, и длинными вибриссами, которые, будучи заложены назад, достигают до основания хвоста. Все это свидетельствует о высоком развитии слуха и осязания, которые необходимы ему при поиске пищи и защите от врагов в ночных условиях. Как и жирнохвостая песчанка, некоторые тушканчики имеют в хвосте подкожные жировые отложения. Такая особенность характерна для представителей рода толстохвостых тушканчиков (тушканчик Житкова *Pygerethmus zhitkovi*, приаральский тушканчик *P. platyurus* и другие). Интересной особенностью гребнепалого тушканчика *Paradipus ctenodactylus* является то, что он ловко лазает по кустам, при беге делает прыжки до 3 м, может бежать на задних ногах, ступая на них поочередно. В пустынях Евразии обитают различные виды сусликов. Например, желтый суслик *Spermophilus*

*fulvus* – один из самых крупных и обычных представителей в арало-каспийских пустынях. Большую часть жизни он проводит в глубокой спячке, просыпаясь весной лишь на 3–4 месяца, когда пустыня покрыта густой, сочной, хотя и низкорослой растительностью. Интересной особенностью другого представителя этой группы – малого суслика *S. Pugmaeus* – является то, что самка в тот период, когда молодые, уже зрячие детеныши начинают выходить из норы, копает в окрестностях поселения новые норы, которые позже заселяют ее потомки.

В Африке, где настоящих сусликов нет, обитают африканские земляные белки, по внешнему виду напоминающие белок, но живущие в норах. Например, земляная белка *Xerus inauris*, обитающая на юге Африки, роет короткие (до 1–2 м) норы с несколькими выходами, иногда соединенными с норами соседей. Отмечено любопытное сожительство этих грызунов с колониальным хищником из семейства мангустовых – сурикатой *Surricata surricatta*. Молодые земляные белки и сурикаты ходят в гости друг к другу, чтобы вместе поиграть среди скал и камней. Как уже упоминалось выше, к африканским сусликобелкам таксономически близок тонкопалый суслик, обитающий в пустынях Азии. В пустынях Южной Африки живет капская крыса *Parotomys brantsi*. Представители этого вида строят гнезда из переплетенных ветвей и трав высотой около 60 см, которые помещают в основании куста и прикрывают входы в норы. В пустынных ландшафтах Евразии обитает мелкий заяц-толай *Lepus tolai*. Он кормится ночью, а день проводит на лежке. Численность его очень сильно варьирует по годам.

Крупные пустынные травоядные животные Евразии и Африки представлены прежде всего различными видами газелей. Например, джейран *Gazella subgutturosa* – длинноногая газель средних размеров, с массой тела до 33 кг, обитающая от пустынь Ирана до пустынных районов Северо-Западного Китая. Кормятся эти животные травянистыми и кустарниковыми растениями. На водопой джейраны ходят за 10–15 км раз в 3–7 дней. Идут они медленно, по дороге пасутся и переходы совершают в сумерки, ночью или рано утром. В прошлом в пустынях Северной Африки и Аравии обычными были газели доркас *Gazella dorcas*. Характерными для этих пустынь являются также газель-дама *Nanger dama* и песчаная газель *Gazella leptoceros*. Характерной группой пустынных крупных травоядных являются антилопы. К ним относится орикс *Oryx gazella* – крупное животное массой более 200 кг. Держатся эти антилопы небольшими стадами по 6–12 особей (максимум до 40). Пасутся они в утренние и вечерние часы, а днем

прячутся от жары в тени деревьев или кустарников. Другой постоянный обитатель пустынь – саблерогая антилопа *O. dammah*. Длительное время она может обходиться без воды, довольствуясь скудной влагой, содержащейся в растениях. В зависимости от количества зеленых растений эта антилопа совершает длительные миграции. Интересной особенностью другой антилопы – аддакса *Addax nasomaculatus* – является сезонная смена окраски: зимой она серовато-бурая, а летом – песочная, иногда почти белая. Аддакс – прекрасный пример высокой специализации к жизни в крайне засушливых условиях (постоянные кочевки в поисках пастбищ и водопоев; ночная, утренняя и вечерняя активность и т. п.). В настоящее время почти все виды пустынных газелей и антилоп существенно сократили численность и распространение в результате деятельности людей.

Для пустынь северной части Африки когда-то был характерен дикий осел *Equus asinus* – предок домашнего осла. Сейчас дикие популяции сохранились в Сомали, Эритрее и Северной Эфиопии. В природе ослы держатся семейными табунами, в которых под предводительством взрослого самца ходят около 10 самок и молодых особей. В Азии в прошлом был широко распространен кулан *E. hemionus*, эволюционно родственный лошадям. Характерными животными пустынь являются двугорбый *Camelus bactrianus* и одногорбый *C. dromaderius* верблюды. В настоящее время в дикой природе встречается только первый вид – в Заалтайской Гоби (Монголия). Для диких двугорбых верблюдов характерны широкие кочевки (более 80 км) в течение суток в поисках пастбищ и водопоев. Способность верблюдов долго не пить приводит к тому, что они в этот период могут потерять до 25% массы тела.

Примером пустынных насекомоядных животных может служить ушастый еж *Erinaceus auritus*. Если потревожить или задеть этого зверька, то он неохотно сворачивается в клубок, обычно подгибает вниз голову, шипит и подпрыгивает, стремясь нанести уколы своими иглами, и вскоре старается убежать. Удивительна устойчивость этого вида к сильным ядам и перегреву. От Каспийского моря до Памира обитает близкий вид – длинноиглый еж *E. hypomelas*. Как и предыдущий вид, убежища он роет самостоятельно или использует норы грызунов. Из мелких млекопитающих в пустынях обитает карликовая белозубка *Suncus etruscus* – самое маленькое млекопитающее на Земле (длина тела до 4,5 см, а масса в среднем 1,5 г). Другой представитель – пегий пutorак хорошо роет и может быстро зарываться в песок. Питается он насекомыми и мелкими ящерицами. Подземный образ жизни в пустынях Южной Африки ведет златокрот Гранта *Eremitalpa granti*.



В песчаных дюнах он роет длинные приповерхностные ходы, верх которых быстро осыпается. В более глубоких слоях прокладывается основная нора с гнездовой камерой, выстланной сухой травой.

Хищные млекопитающие в пустынях представлены как широко распространенными видами – волком *Canis lupus*, лисицей *Vulpes vulpes*, лаской *Mustela nivalis*, так и специфическим видом – бурой гиеной *Hyena brunnea*. Последний вид обитает в пустынных частях прибрежных зон Южной Африки и держится, по-видимому, поблизости от моря. Пищу ее составляет падаль и морские отбросы. Это самое большое наземное животное, рацион которого состоит преимущественно из падали. В азиатских пустынях обычно перевязка *Vormela peregusna* – зверек, близкий в систематическом отношении к хорькам. У нее весьма интересно защитное поведение. Когда ее настигает преследователь, зверек принимает особую оборонительную позу: приподнимается на выпрямленных ногах, выгибает спину, вскидывает голову, скалит зубы и басовито по-собачьи рычит. Летом перевязка активна утром и вечером, остальное время проводит в подземных убежищах. В песчаных пустынях обитает своеобразная маленькая лисичка – фенек *Fennecus zerda*. У него огромные уши, позволяющие улавливать самые тихие шорохи, производимые его жертвами – грызунами, птицами, ящерицами и насекомыми. Из кошачьих для пустынь характерна сравнительно мелкая барханная кошка *Felis margarita*. Интересно, что у нее подошвы лап сплошь покрыты густой шерстью, что помогает ей передвигаться по сильно нагретому песку. Большую часть года эта кошка кочует по пустыне. В пустынях от Африки до Индии распространен каракал *F. caracal*, или пустынная рысь. Хотя у этой кошки длинные ноги, долго бежать она не может и поэтому охотится, скрадывая жертву и настигая ее большими (до 4,5 м в длину) прыжками. Спектр питания каракала очень широк – от песчанок до мелких антилоп.

**Животное население пустынь Северной и Южной Америки.** Характерные насекомые американских пустынь представлены различными видами саранчовых, жесткокрылых (жуки – чернотелки, усачи, нарывники), перепончатокрылых (муравьи, осы и термиты), чешуекрылых (дневные и ночные бабочки) и другими насекомыми. В пустынях Северной Америки обитают муравьи родов *Logonomyrmex* и *Veromessor*, питающиеся семенами, а также хищные муравьи рода *Mymecocystus*, которые собирают падь с подопечных тлей. С растением юккой широколиственной тесно связана юкковая моль *Tegeticula yuccasella*. Она питается ее пылью и откладывает яйца в завязь цветка юкки, для того чтобы у будущих личинок был корм после вылупления.

Среди земноводных для пустынь Северной Америки характерна колорадская жаба *Bufo alvarius*. Лопатоног *Scaphiopus holbrookii* – один из немногих земноводных пустыни, который проводит большую часть жизни в норах, выходя ночью на охоту, и ожидающий редких дождей для спаривания и откладывания икры. Другой вид – гоферовая лягушка *Rana capito* поселяется почти исключительно в норах черепах.

Наиболее характерными для американских пустынь, как и повсюду в аридных регионах, являются пресмыкающиеся, прежде всего ящерицы. Внешне сходные с агамами, круглоголовками и ящурками Евразии и Африки, американские ящерицы представлены другими систематическими группами. Сходство облика в данном случае – яркий пример конвергентных приспособлений к условиям среды. Похожи на ящурок и занимающие сходные местообитания колючие игуаны *Sceloporus* и представители рода *Crotaphytus* (все они отличаются яркой окраской), а также тейиды *Teiidae*, или американские вараны, из одноименного семейства. Некоторые виды тейидов не имеют самцов и размножаются путем партеногенеза (когда развитие яйцеклетки начинается без оплодотворения). Обычными являются жабовидные ящерицы, внешне напоминающие круглоголовок (например, техасская жабовидная ящерица *Phrynosoma coronatum*). Замечательной особенностью этих рептилий являются многочисленные бугорки и шипики на теле, а также расположенные по краям головы рога, величина и форма которых у разных видов варьирует. Песчаные игуаны способны быстро закапываться в песок в случае опасности. Большинство этих ящериц питаются главным образом муравьями и другими мелкими насекомыми. Однако есть среди них и преимущественно растительноядные виды. Так, пустынная игуана *Dipsosaurus dorsalis* охотно поедает зеленые части эфемеров и сочные веточки суккулентов. Помимо вышеперечисленных обычными являются леопардовая ящерица *Gambelia silus*, обыкновенный ядозуб *Heloderma horridum* и ночная ящерица *Xantusia vigilis*. Ядозубы – североамериканские ящерицы, отличительной особенностью которых является их ядовитость. У них, в отличие от змей, все зубы способны вводить яд в рану.

Змеи представлены в американских пустынях в основном гремучниками, из которых рогатый гремучник *Crotalus cerastes* наиболее приспособлен к песчаным местообитаниям. Большинство неядовитых змей американских пустынь относятся к семейству ужеобразных – глянцевый уж *Arizona elegans*, крысиный полоз *Elaphe obsoleta* и другие.

Среди черепах обычной является пустынная черепаха гофер *Gopherus polyphemus*. Массивными передними ногами она вырыывает

норы длиной до 12 м. Кроме самих черепах, в их норах поселяются различные членистоногие, лягушки, змеи и мелкие млекопитающие.

В американских пустынях много птиц, ведущих преимущественно наземный образ жизни. Это американский страус – дарвинов нанду *Pterocnemia pennata*. Бегают и прячутся на земле земляная кукушка *Geococcyx californicus* и чешуйчатый перепел *Callipepla squamata*. В норах грызунов гнездится кроликовая сова *Speotyto cunicularia*. С редкими деревьями, кактусами и кустарниками связаны плачущая *Zenaida macroura* и белокрылая горлица *Zenaida asiatica*, кактусовый крапивник *Campylorhynchus brunneicapillus*, мексиканская чечевица *Carpodacus mexicanus* и кривоклювый пересмешник *Toxostoma curvirostre*. В дуплах кактусов гнездится самая маленькая в мире сова – сычик-эльф *Micrathene whitneyi*. Дупла, которые она использует, выдалбливают обычно золотистый *Colaptes chrysoides* и другие дятлы. В них также гнездятся фиолетовая древесная ласточка *Tachycineta bicolor* и некоторые тиранновые мухоловки *Tyrannidae*. На цветущих растениях кормятся несколько видов колибри *Trochilidae*.

Среди птиц-падальщиков характерны гриф-индейка *Cathartes aura* и уробу *Coragyps atratus*. Некоторые виды могут питаться как живой, так и мертвой добычей, например, мексиканская *Caracara cheriway* и реже белогорлая *Phalcoboenus albigularis* каракары из отряда соколообразные.

В американских пустынях млекопитающие представлены, прежде всего, мелкими норными травоядными животными. Это различные виды грызунов: в Северной Америке – антилоповые суслики *Ammospermophilus*, кактусовый хомячок *Peromyscus eremicus* и олений хомячок *P. maniculatus*. Антилоповые суслики самые заметные зверьки североамериканских сухих, покрытых редкой растительностью (включая кактусы) областей. Они активны круглый год и в спячку не впадают, но при похолоданиях могут по нескольку дней не выходить из своих убежищ, используя заготовленные заранее запасы пищи или впадая в легкое оцепенение.

Подземный образ жизни в Северной Америке, подобно слепышам, ведут кротовидный гофер *Homomys talpoides*, а в Южной Америке – туко-туко *Stenomys maulinus* и слепышовый восьмизуб (куруро) *Spalacopus cyanus*. Полоса пустынь Северной Америки характеризуется грызунами с удлинненными задними конечностями, конвергентно похожими внешне и образом жизни с тушканчиками Восточного полушария, например, мешотчатые прыгуны *Heteromyidae*. Несколько видов кузнечиковых хомячков *Onychomys*, в отличие от остальных

грызунов, питаются чаще беспозвоночными и реже растительностью. Они обладают ночной активностью в течение всего года. Любопытна их привычка временами издавать высокий писк продолжительностью около 1–2 секунд. При этом зверек садится на задние лапы, вытягивает голову вверх и широко раскрывает рот, как воющий волк.

Более крупные травоядные пустынь Америки – зайцеобразные – представлены несколькими видами: айдакским кроликом *Brachylagus idahoensis*, чернохвостым *Lepus californicus* и антилоповым (большехим) *Lepus alleni* зайцами. Копытные в пустынях Нового Света редки и многие из них заходят сюда из соседних степных местообитаний. В Северной Америке распространен вилорог *Antilocapra americana* и сравнительно редкий чернохвостый, или ослиный, олень *Odocoileus hemionus*, а также похожий на свинью ошейниковый пекари *Tayassu tajacu*. В пустыни Южной Америки иногда заходит южноандийский олень *Hippocamelus bisulcus*. В Патагонии практически единственное крупное травоядное – дикая лама гуанако *Lama guanacoe*.

Различными беспозвоночными, прежде всего насекомыми, питаются в Северной Америке пустынная землеройка *Megasorex gigas*, а в Южной Америке – плащеносный *Chlamyphorus truncatus* и более крупный длинноволосый броненосец *C. vellerosus*.

В американских пустынях обитают хищники из семейств собачьих, кошачьих, куньих и енотовых. В пустынях Северной Америки из хищных млекопитающих широко распространены койот *Canis latrans* и американский барсук *Taxidea taxus*. Характерными полупустынными и пустынными хищниками в Южной Америке являются патагонская лисица *Pseudalopex sechurae*, свиноносый скунс *Conepatus mesoleucus*, пампасская кошка *Leopardus colocolo*. Помимо охоты на мелких животных они питаются падалью и плодами растений.

**Особенности животного населения пустынь Австралии.** Беспозвоночные пустынь Австралии представлены различными группами животных, среди которых наиболее заметными являются насекомые. Отмершей растительностью питаются жуки-чернотелки Tenebrionidae и термиты Tumulitermes, Psammotermes. Интересно, что видовое разнообразие австралийских термитов в пустынях выше, чем в тропических лесах. Многие из них строят очень большие термитники. К растительоядным насекомым относятся жуки-скарабеиды, представители саранчовых (например, *Phanerocerus testudo*), некоторые муравьи (рода Pheidole, Chelaner) и другие. За мелкими насекомыми охотятся ярко-зеленые жужелицы Carenun и черные жуки-бомбардиры Pherosophus, а также хищные муравьи-бульдоги Mymecia. Интересны

так называемые «медовые» муравьи (представители родов *Melophorus* и *Camponotus*), которые помимо питания животной пищей собирают нектар. Его потом скармливают специальным особям-хранителям, которые являются живыми хранилищами («медовые бочки») внутри гнезда.

В австралийских пустынях обитают некоторые представители земноводных. Это виды, принадлежащие семейству свистуны (пустынная австралийская жаба *Chiroleptes platicephalus*, лягушковидная жаба *Limnodynastes tasmaniensis* и другие), близкие к настоящим жабам. Их размножение связано с периодом дождей. В засушливый период пустынная австралийская жаба прячется в норе на глубине около 30 см. Ее тело может накапливать воду под кожей и в полости тела, что помогает пережить неблагоприятный период, который может длиться иногда более года.

Пресмыкающиеся в австралийских пустынях исключительно разнообразны. Среди них обычны представители семейства сцинковые – полосатый сцинк *Egernia striata*; gekkonовые – толстохвостый *Underwoodisaurus milii* и австралийский gekкон *Cyrodactylus milii*, ведущий ночной образ жизни; агамовые – бородатая ящерица *Amphibolurus barbatus*, молох *Moloch horridus*. В пустынях Австралии наибольшего разнообразия, по сравнению с другими регионами, достигают вараны, размеры которых могут колебаться от 0,3 до 2 м. В песчаных пустынях Австралии обитает одна из самых причудливых ящериц – молох. Интересной особенностью молоха является то, что его кожа впитывает воду, словно губка, и после редких дождей масса его тела увеличивается почти на треть. Накопленная таким образом вода постепенно усваивается животным.

Птицы в пустынях Австралии представлены растительными попугаями (многочисленный волнистый попугайчик *Melopsittacus undulatus*, розовый какаду *Eolophus roseicapilla*), голубями (бриллиантовые горлицы *Geopelia cuneata*), страусами эму *Dromaius novaehollandiae* и воробьинообразными (например, зебровый астрильд *Aeniopygia castanotis*). Есть птицы (семейство шипоклювковые), приспособившиеся к наземному образу жизни и внешне удивительно похожие на наших жаворонков (бурый *Cinclorhamphus cruralis* и рыжий жаворонковый певун *C. mathewsi*).

Плоские щебнистые и каменистые равнины, солончаки с редкими зарослями лебеды населяют чекановые трясогузки (красногрудая *Ephthianura tricolor* и золотистая *E. aurifrons*), которые по образу жизни напоминают наших каменок. В зарослях кустарниковых полупустынь

обитает крупная глазчатая курица *Leipoa ocellata*. Гнездо у нее представляет собой кучу листвы и песка. Разлагающаяся органика выделяет тепло, которое обеспечивает инкубацию яиц. В пустынных местобитаниях Австралии можно увидеть всеядных австралийских малых ворон *Corvus bennetti*, а также австралийского ворона *C. coronoides*.

Хищные птицы представлены несколькими видами: австралийским бурым ястребом *Accipiter fasciatus*, австралийской пустельгой *Falco cenchroides* и клинохвостым орлом *Aquila audax*.

Сумчатые млекопитающие в Австралии экологически замещают плацентарных зверей: насекомоядных (гребнехвостая сумчатая мышь *Dasyercus cristicauda*), тушканчиков (сумчатый тушканчик *Antechinomys laniger*), мелких хищников (чернохвостая сумчатая куница *Dasyurus geoffroii*) и даже в значительной мере копытных (большой рыжий кенгуру *Macropus rufus*). Подземный образ жизни ведут северные сумчатые кроты *Notoryctes caurinus*, населяющие песчаные равнины.

Из плацентарных зверей в Австралии водятся мелкие мышевидные грызуны, которые широко населяют все типы пустынь (австралийская полевая мышь *Gyomys fumeus*, толстохвостая крыса *Zyomys woodwardi*, тушканчиковые мыши *Notomys* и другие). Вместе с человеком Австралию заселили прирученные собаки, которые широко распространились в пустынях материка, образовав устойчивую форму, называемую собакой динго *Canis lupus dingo* (в настоящее время самый крупный хищник в Австралии). Европейцами на континент был завезен целый ряд диких и домашних животных: европейский кролик *Oryctolagus cuniculus*, обыкновенная лисица *Vulpes vulpes*, домовая мышь *Mus musculus* и другие. В центральных и северных районах Австралии нередко встречаются небольшие стада одичавших ослов *Equus asinus* и одиночные одnogорбые верблюды *Camelus dromedarius*.

**Районирование пустынной зоны.** В 1964 г. К. Троль и К. Паффен предложили зонально-климатическую классификацию пустынь, в которой они выделили пустыни *полуаридной, аридной, гипераридной* зон и *пустыни приближенных частей континентов*. Близкой к ней является классификация, составленная Р. Логаном (1968) на основе общегенетической классификации климатов. В зависимости от причин аридности этот автор выделяет следующие категории пустынь. **Субтропические пустыни**, к которым он относит два широких пояса пустынь: в Северном полушарии – Сахара, пустыни Аравии, Сирии, Иордании, Ирака, Ирана, Афганистана, Западного

Пакистана, Сонора, Мохаве, в Южном полушарии – Калахари, Австралия и участки западной Аргентины. **Прохладные пустыни** океанических побережий континентов, омываемых холодными течениями, включающие Намиб, Атакаму, пустыню на побережье Южной Калифорнии и Мексики, частично северо-западное побережье Африки, северо-западное побережье Австралии и побережье Сомали. **Пустыни «дождевой тени»** включают пустыни Малых Антильских и Гавайских островов, Гаити, юго-западного Мадагаскара. **Внутренние континентальные пустыни** расположены в Средней и Центральной Азии, пустыни Большого Бассейна и частично пустыня Мохаве. **Полярные пустыни**, включающие Антарктиду, Гренландию, побережье Гудзонова залива, Арктику и северные области Канады (эти пустыни рассмотрены ранее).

**Воздействие человека на животный мир пустынь.** Территории пустынь с древнейших времен человек использует для скотоводства и орошаемого земледелия. В зоне пустынь обнаружены и разрабатываются полезные ископаемые. Здесь быстро растет численность населения, увеличиваются площади, занятые городами и другими населенными пунктами, а в связи с этим и сеть транспортных путей. Угрожающие размеры приобрели процессы опустынивания. Например, пустынные земли, примыкающие к Сахаре, продвигаясь на юг, ежегодно распространяются на площади около 100 тыс. га. В некоторых странах ежегодное продвижение Сахары к югу составляет от 1,5 до 10 км. В Индии, где плотность населения наивысшая среди других аридных регионов мира (100 чел/км<sup>2</sup>), под угрозой опустынивания находится свыше 70% засушливых территорий страны. Все это напрямую влияет на численность и распространение животных. Особенно это касается крупных видов млекопитающих (кулан, джейран, каракал и другие), которые теперь оттеснены на небольшие охраняемые или непригодные, с точки зрения хозяйственной деятельности человека, территории. Разрушение естественных местообитаний привело к резкому сокращению численности некоторых видов рептилий, птиц и млекопитающих (серого варана, среднеазиатской кобры, дрофы-джека, жирнохвостого и туркменского тушканчиков и многих других). Развитие сельского хозяйства, в том числе орошаемого земледелия, привело к тому, что часть исходно пустынных видов (краснохвостая песчанка, пластинчатозубая крыса и другие) резко увеличили численность и стали наносить серьезный вред хозяйственной деятельности людей. Многие пустынные грызуны стали переносчиками серьезных заболеваний, в том числе и чумы. Сравнительно немного видов могут

выжить в суровых условиях, видовое разнообразие пустынных животных стремительно сокращается, в том числе в связи с необратимыми изменениями местообитаний в результате деятельности людей.

### 5.7. ЖИВОТНЫЙ МИР САВАНН

Саванна (от исп. *sabana*, заимствованного из языка карибских индейцев) – природная зона тропических и субтропических широт, преимущественно в субэкваториальных поясах Северного и Южного полушарий. Характеризуется сезонно-влажным климатом с четкой сменой сухого и дождливого периодов, обуславливающей сезонный ритм природных процессов, с преобладанием ферралитных почв (содержащие соединения железа и алюминия) и травянистой растительности с отдельными деревьями, группами деревьев или редколесий. Саванны занимают около 20% суши на нашей планете.

**Распространение саванн.** Наиболее широко саванны распространены в Африке, занимая около 40% территории материка, уступая по площади только пустыням и полупустыням (главным образом в Судане, Сомали, на плоскогорьях Восточной Африки, в южной части бассейна р. Конго, на севере Калахари). Саванны распространены в Южной Америке (в долинах рек Ориноко и Маморе, на низменностях у побережья Карибского моря, в центральной и северо-восточной частях Бразильского плоскогорья), в Центральной Америке, в Азии (на Деканском плоскогорье, Индо-Гангской равнине, во внутренних районах полуострова Индокитай), на севере и востоке Австралии. На севере Южной Америки саванны называют льяносами, на Бразильском плато – кампосами, в каменистой северо-восточной ее части – каатингой, а в Австралии вечнозеленые кустарники – скрэбами.

Формирование саванн, так же как и степей, происходило в связи с появлением в палеогене крупных растительноядных млекопитающих. Поедание ими листьев, проростков и молодых деревьев и кустарников способствовало расширению травянистых сообществ в тропической зоне. Немалую роль при этом играли факторы, связанные с невысоким плодородием почв и засушливостью климата (Жерихин В. В., 1994).

Открытые травяные саванны, занимающие 11% всей территории суши, образуются в результате низкой растительной продуктивности, связанной с длительными периодами засухи. В отличие от настоящих степей и североамериканских прерий в саваннах, кроме трав, растут кустарники и деревья, образующие иногда целые леса (например,



так называемые “campos cerrados” в Бразилии). Зоомасса в саваннах обычно достигает 10–15 кг/га, но в отдельных местах за счет скопления копытных она может доходить до 50 кг/га и более.

**Условия существования животных в саваннах.** В саваннах длительность дождливого периода составляет от 8–9 месяцев в районе экватора и до 2–3 месяцев на внешних границах. Другой особенностью саванн является то, что уровень воды в реках резко колеблется по сезонам. Параллельно уменьшению годового количества осадков при приближении к экватору меняется растительный покров от высокотравных саванн и саванновых лесов на красных почвах до опустыненных саванн, ксерофильных редколесий и кустарников на коричнево-красных и красно-бурых почвах. Внешняя схожесть саванн на разных материках во многом обусловлена действием регулярных пожаров и выпаса скота.

Ярусная структура животного населения существенно упрощена по сравнению с лесными и кустарниковыми биомами. Фрагментарность древесной растительности не позволяет обитать в саваннах узкоспециализированным древесным животным. Однако изобилие травянистой растительности во влажный сезон определяет высокую плотность крупных травоядных. Тогда как отсутствие холодного периода в саваннах, в отличие от степей, повышает значение копытных и других крупных растительноядных животных по сравнению с полуподземными популяциями грызунов. Одновидовые и многовидовые стада крупных травоядных копытных представляют один из способов защиты от их врагов-хищников. Разнообразие плотоядных животных в саваннах велико (например, в Восточной Африке их насчитывается до 20–25 видов). Среди хищников существует специализация на жертвах определенного размера. Некоторые травоядные находятся под сильным давлением хищничества: за небольшой, изящной газелью Томсона *Gazella thomsoni* в некоторых частях ее ареала охотится до десятка хищников.

Наличие больших открытых пространств в саваннах приводит к разнообразию бегающих птиц: африканский страус *Struthio camelus* – в Африке, нанду *Rhea americana* – в Америке, эму *Dromaius novaehollandiae* – в Австралии. Некоторые зерноядные птицы образуют огромные стаи, например, ткачики и квелии в Африке.

Для позвоночных животных существенной проблемой в саваннах является обеспеченность водой. Наиболее требовательные к ней виды обитают рядом с водой (из млекопитающих – носороги, водяной болотный козел *Kobus kob* и из птиц в Австралии – зебровая амадина *Taeniopygia guttata*). Другие виды поедают сочные части растений:

в начале сухого сезона – плоды, позже выкапывают сочные клубни, богатые водой (большинство антилоп Южной Африки). Водопой звери посещают, как правило, ночью, птицы стаями – днем. В сухой сезон многие звери и птицы мигрируют к более влажным местообитаниям. Значительные перемещения совершают, например, слоны, зебры, антилопы. Эти перемещения часто сопряжены с риском для животных: так, в 1863 г. был зарегистрирован случай массовой гибели антилопы дукер от голода и жажды в Южной Африке. Другим приспособлением к переживанию засухи является длительный анабиоз у многих насекомых, амфибий и некоторых рептилий.

Животные широко распространены и многочисленны в саваннах, и их основные группы сходны с соответствующим набором для вечнозеленых тропических лесов. Однако здесь обычно представлены свои специфические виды или роды. Часть видов животных, особенно беспозвоночных, являются общими с различными типами лесов данного региона. Общее видовое разнообразие здесь падает по сравнению с тропическими лесами, хотя в отдельных группах может и возрастать за счет специализированных форм, приспособленных успешно переживать неблагоприятные засушливые сезоны года.

Для саванн характерно доминирование небольшого числа видов в различных группировках – в растительности, в населении беспозвоночных травяного яруса, в населении птиц и млекопитающих и т. п. Тенденция к олигодоминантности (несколько доминантных видов) усиливается по мере увеличения засушливости территории.

В типичных саваннах некоторые группы животных достигают наибольшего разнообразия или очень высокой численности, даже при сравнительно небольшом числе видов (термиты, саранчовые, из птиц – ткачиковые и хищные, из млекопитающих – копытные и хищные).

**Особенности животного населения саванн.** Почвенные беспозвоночные широко представлены дождевыми червями, коллемболами и нематодами. В течение засушливого периода деятельность почвенных беспозвоночных обычно приостанавливается, активность животных-сапрофагов также снижается. В сезонно-сухих лесах обычно хорошо выражен подстилочный горизонт, который дает приют различным потребителям отмершей и живой растительности.

Как и в тропических лесах, важнейшей группой сапрофагов в саваннах являются термиты. Именно здесь общая плотность населения термитов, количество и размеры их надземных сооружений достигают максимальных величин. По наблюдениям Мейера (Meyer, 1960), в саваннах Заира термитники занимают до 30% поверхности почвы,

а общая масса надземных сооружений термитов составляет 2400 т на 1 га. Такое количество почвы, распределенное равномерно по всей этой территории, образовало бы слой более 20 см толщиной. Число термитников на 1 га достигает в некоторых районах 2 тыс. Форма термитников в саваннах в основном коническая, но в наиболее сухих саваннах (например, на севере Австралии) встречаются так называемые магнитные термитники. Они имеют узкую вытянутую форму и ориентированы с севера на юг. Это способствует меньшему нагреванию в наиболее жаркие часы и быстрому охлаждению после полудня. Некоторые виды термитов (например, виды родов *Amitermes* и *Schedorhinotermes* в саваннах Австралии) являются копрофагами, питаются экскрементами крупных животных.

Переработкой детрита заняты в саваннах кивсяки *Juliformia*, тараканы *Dictyoptera*, сверчки *Gryllodea*, жуки-чернотелки *Tenebrionidae*, личинки златок *Buprestidae*, бронзовок *Cetoniinae* и других жуков, наземные моллюски. Однако даже их суммарное участие в переработке отмерших частей растений уступает вкладу термитов в освоении этого кормового ресурса.

В населении беспозвоночных среди фитофагов в саваннах также доминируют термиты, потребляющие живую растительную массу (термиты-жнецы), предварительно высушенную в особых кладовых. Типичными жнецами саванн являются южноафриканские виды *Nodotermes*, североафриканские *Microhodotermes*, афро-азиатские *Trinervitermes*, южноамериканские *Syntermes* и австралийские *Tumulitermes*. Некоторые виды этих родов населяют также и пустынные ландшафты. Необходимость добывать зеленую растительную массу заставляет термитов-жнецов появляться на дневной поверхности и переносить низкую влажность воздуха, поэтому покровы у термитов-жнецов более плотные и темные, чем у типичных нежно-желтых полупрозрачных термитов.

Трофическая дифференциация термитов, базирующихся иногда даже на одном виде растений, прослежена Бодотом (Bodot P., 1967). Так, в саваннах Западной Африки доминирует многолетний злак *Loudetia*. Его высушенные листья потребляют термиты-жнецы *Trinervitermes*, корни поедают *Amitermes evuncifer*, а образующийся при отмирании злака гумус утилизируют *Cubitermes severus*. На одном из участков такой саванны обнаружены пять видов термитов, сооружающих надземные термитники, и 15 видов, ведущих исключительно подземный образ жизни. Число термитов, совместно обитающих на 1 га, может достигать в типичных саваннах 30 видов.

Среди потребителей зеленой массы растений в саваннах представлены и различные насекомые: гусеницы дневных и ночных бабочек, жуки-фитофаги – хрущи, бронзовки, листоеды Chrysomelidae, а также златки, муравьи-жнецы, цикады Cicadidae и палочники Phasmoptera. Наиболее многочисленны среди растительноядных насекомых саранчовые. Многие массовые виды этой группы способны к дальним миграциям и являются общими как для саванн, так и для сезонных редколесий. В саваннах Северной Африки особенно часто бывают массовые нашествия перелетной красной *Locusta migratoria* и пустынной саранчи *Schistocerca gregaria*, приносящие катастрофический урон культурным посевам.

Как и в дождевых лесах, наиболее мощной и всепроникающей группой хищников среди беспозвоночных являются муравьи. Они осваивают и наземный ярус, и все фрагменты древесно-кустарникового яруса. На некоторых деревьях, например акациях, можно видеть шарообразные полые вздутия в узлах ветвей, используемые муравьями в качестве гнезд. Хищные муравьи поедают в основном термитов, а также других беспозвоночных.

В саваннах весьма многочисленны различные паразиты диких и домашних животных, а также человека. Часть таких возбудителей близка или идентична соответствующим формам из зоны экваториальных лесов (например, малярийные плазмодии и их переносчики – комары из рода *Anopheles*), другие характерны именно для саванн. Так, например, вероятность заболевания мочеполовым шистозоматозом в Африке наиболее высока в пределах саванн и редколесий вокруг массивов влажных экваториальных лесов. Сходная картина характерна и для кишечного шистозоматоза. Распространение гельминтов связано с наличием определенных видов моллюсков (промежуточных хозяев), которые не могут жить в кислой и слабоминерализованной воде тропических лесов и появляются лишь в водоемах саванн и редколесий. Наибольшая численность мухи цеце (виды из рода *Glossina*) в Африке также приходится на некоторые районы саванн и редколесий, включая леса миомбо. Отсюда и сходный ареал трипаносом, вызывающих сонную болезнь (гамбийского и родезийского типов). Сходные примеры характерны для распространения паразитарных болезней и по другим материкам.

По сравнению с тропическими лесами общая численность различных насекомых-паразитоидов – организмов, ведущих паразитический образ жизни только на стадии личинки, в саваннах заметно увеличивается (наездники, некоторые осы, мухи-тахины Tachinidae и т. п.).

По сравнению с влажными лесами в саваннах возрастание числа потребителей злаков, в первую очередь копытных, приводит к увеличению численности паразитоидов и хищников. Так, обилие саранчовых вызывает вспышки численности целой группы насекомых, поедающих яйца в кубышках. Таковы, например, личинки мух-жужжал *Bombyliidae* и жуков-нарывников. Особенно многочисленны жуки-нарывники. Сами жуки питаются растительной пищей. Они хорошо заметны, но более крупные животные не поедают их из-за содержащегося в их теле кантаридина, вызывающего нарывы. Из яиц нарывника выходит мелкая подвижная личинка (триунгулин), которая активно проникает в кубышку саранчовых. После линьки триунгулин превращается в медлительную червеобразную личинку и постепенно поедает все содержимое кубышки. Нарывники, как и жужжала, могут также паразитировать и на пчелиных. Мухи-жужжала в стадии имаго питаются нектаром, личиночное их развитие весьма сходно с развитием нарывников: личинка первого возраста подвижна и резко отличается от личинок старших возрастов, которые уже успели проникнуть в кубышку с запасом пищи. Взрослых особей и личинок саранчовых поедает множество потребителей – от хищных мух-ктырей, скорпионов, пауков до птиц, ящериц, змей и зверей.

Источниками водопоя для обитателей саванн служат реки, протекающие по долинам, поросшим так называемыми галерейными лесами. Здесь, в условиях значительной влажности воздуха, обитают многочисленные кровососущие двукрылые. В Африке к ним относятся мухи цеце, некоторые из видов которых переносят сонную болезнь человека, болезнь крупного рогатого скота, разводимого в саваннах, – нагану, имеющую обычно летальный исход, и другие. В Южной Америке, чаще всего в саваннах, обитают клопы-триатомиды *Rhodnius prolixus*, которые переносят болезнь Чагаса, относящуюся, как нагана и сонная болезнь, к трипаносомозам. Болезнью Чагаса болеют и животные и человек.

В саваннах распространены различные амфибии. Большая часть видов приурочены к влажным местообитаниям (поймам рек и берегам озер). В Африке встречается золотистая *Hyperolius argus*, стеклянная *H. pusillus* и окаймленная *H. puncticulatus* тростнянки. В реках, протекающих в саваннах Южной Америки, можно встретить представителей водных червяг, например *Chthonerpeton arii*, или настоящих червяг – стройная червяга *Caecilia gracilis*. Во влажных саваннах Мадагаскара обитает один из представителей мадагаскарских веслоногов – *Boophis brachychir*, который является эндемиком этого острова.

Интересными группами рептилий, обитающих в саваннах, являются сцинки *Scincidae*, амфисбены *Amphisbaenidae* и слепозмейки *Typhlopidae*, многие представители которых большую часть жизни проводят в гнездах муравьев и термитов, питаясь их личинками и взрослыми насекомыми. В связи с этим у многих частично или полностью редуцированы конечности и тело приобрело вытянутую змееподобную форму. В Африканских саваннах обитают два вида крупных (размер панциря около 70 см) сухопутных черепах – шпорноносная черепаха *Geochelone sulcata* и леопардовая черепаха *G. pardalis*. Они растительноядные, но изредка употребляют белковую пищу животного происхождения.

Среди птиц, обитающих в саваннах, выделяются крупные бегающие виды. Это широко известный африканский страус – самая крупная из ныне живущих птиц высотой до 2,7 м и массой до 150 кг. Питается эта птица преимущественно растительной пищей – травой, листьями, плодами, поедает мелких зверьков, птиц, ящериц и насекомых. В саваннах Южной Америки обитает обыкновенный нанду, а в Австралии – эму. Это нелетающие птицы, напоминающие страуса, но меньших размеров. Характерными для саванн Старого Света и Австралии является группа дроф, принадлежащих отряду журавлеобразные (большие *Ardeotis kori*, черные дрофы *Afrotis afra*, австралийская трехперстка *Pedionomus torquatus* и другие). Это птицы средних и больших размеров, являющиеся самыми крупными представителями среди летающих птиц (масса некоторых достигает до 22 кг). От опасности обычно скрываются пешком, а летают плохо и неохотно. Наземный образ жизни в Африке ведут несколько видов цесарок (обыкновенная *Numida meleagris*, хохлатая *Guttera edouardi* и другие). Это курообразные птицы средних размеров, голова у которых почти лишена перьев и с многочисленными кожными и хрящевыми выростами на голове, с короткими сильными ногами.

Широко распространены в африканских саваннах рябки *Pterocles*, относящиеся к отряду рябкообразные. Другими характерными обитателями саванн являются различные виды шурок: нубийская *Merops nubicus*, крошечная *Merops pusillus* в Африке и радужная *Merops ornatus* в Австралии. Питаются они исключительно насекомыми, главным образом перепончатокрылыми – осами и пчелами, реже саранчовыми, жуками, летными термитами. Гнездятся большими колониями в норах, которые роют сами в стенках песчаных обрывов.

Большинство саванных воробьиных птиц имеют смешанное питание, что позволяет им лучше адаптироваться к сезонным изменениям.

Одной из характернейших групп саванн являются представители семейства ткачиковые, распространенные в саваннах Африки (красноклювая квелия *Quelea quelea*, общественный *Philaeterus socius* и черноголовый ткач *Ploceus cucullatus*) и Азии (азиатский золотой ткач *P. hypoxanthus*). Для этих птиц свойственно плетение оригинальных висячих гнезд разнообразной формы из стеблей трав и лоскутов коры. Часто ткачики образуют большие колониальные поселения и строят общественные гнезда. К семейству вдовушковых относятся вдовушки (например, доминиканская вдовушка *Vidua macroura*). Большинство их обитает в Африке и является гнездовыми паразитами других воробьиных птиц. При этом, в отличие от обыкновенной кукушки *Cuculus canorus*, чужие яйца и птенцов они из гнезда не выбрасывают, а их птенцы внешне очень похожи на птенцов хозяев. Другой обычной группой в саваннах Африки, Азии и Австралии являются представители семейства астрильдовые: красноухий астрильд *Uraeginthus bengalus*, обыкновенный амарант *Lagonosticta senegala* и различные амадины *Lonchura*. Многие из них содержатся у любителей в качестве комнатных птиц (бронзовая *L. striata* и зебровая амадины). Из других воробьинообразных интересным представителем является сережковый скворец *Creatophora cinerea*, которого в Африке называют саранчовым скворцом. Эти птицы следуют крупными стаями за перемещениями саранчи, которой питаются и выкармливают птенцов. Гнездятся там, где происходит массовый выплод саранчи, поэтому основным кормом птенцов служит молодая, нелетающая саранча. В саваннах Африки распространена группа кустарниковых сорокопутов: сорокопут-брубру *Nilaus afer*, черноспинный пегий *Dryoscopus cubla*, эфиопский певчий сорокопут *Laniarius aethiopicus* и черноголовая чагра *Tchagra senegala*. Основным кормом им служат крупные насекомые, реже мелкие позвоночные животные. Помимо них в саваннах обитают различные представители семейств жаворонковых *Alaudidae*, славковых *Sylviidae* и мухоловковых *Muscicapidae*.

В саваннах Старого и Нового Света велико разнообразие хищных птиц. Среди них много падальщиков. В Африке обычны бурый стервятник *Necrosyrtes monachus* и капский гриф *Gyps coprotheres*, а в Азии – индийский гриф *Gyps indicus*. Их благополучие напрямую зависит от численности копытных животных. В Америке падальщики представлены различными катартидами. К ним относится урубу *Coragyps atratus* – самая многочисленная из хищных птиц Америки. Совы в саваннах Африки представлены северной *Otus leucotis* и южной белыми совками *Otus granti*, африканским

филином *Bubo africanus*, в Азии – темным, или кромандельским, филином *Bubo coromandus* и браминским сычом *Athene brama*, а в Австралии – рыжей *Ninox rufa* и лающей иглоногими совами *N. connivens*. Все они питаются различными насекомыми, мелкими птицами и млекопитающими.

Саванны – царство крупных травоядных млекопитающих. К ним относятся представители трех отрядов: парнокопытные, непарнокопытные и хоботные. Все они являются потребителями зеленой растительной массы. При этом все они имеют собственные пристрастия и способы добывания корма. Это позволяет более полно использовать пищевые ресурсы и снижать пресс пастбы на растительные сообщества. По-настоящему крупные травоядные обитают в саваннах Африки. Это широко известные саванный слон *Loxodonta africana*, а также белый *Ceratotherium simum* и черный *Diceros bicornis* носороги. Не менее распространены саванные, или бурчелловы, зебры *Equus burchelli*, которые живут постоянными семейными табунами, в которых бывает по 9–10 голов. Во главе табуна стоит самец не моложе 5 лет, остальные самки и молодой. Характерной группой, особенно для саванн Африки, являются газели (Гранта, Томсона *Gazella thomsoni*, краснолобая *G. rufifrons*, сомалийская *Nanger soemmerringi* и другие). Это стадные животные, питающиеся травой, листьями и побегами кустарников. В дождливый сезон газели могут подолгу обходиться без воды, но в засуху, особенно там, где есть источники воды, они регулярно ходят на водопой. Большинству видов свойственны миграции, иногда очень длительные. Крупные стада в Африке образуют различные антилопы – гну *Connochaetes gnu*, импала *Aepyceros melampus*, рыжебрюхий дик-дик *Madoqua phillipsi*, геренук, или жирафовая газель *Litocranius walleri*, болотный козел *Kobus kob* и некоторые другие. Своеобразными животными, обитающими в саваннах Африки, являются коровьи антилопы – топи *Damaliscus lunatus* и обыкновенный бубал, или конгони *Alcelaphus buselaphus*. В отличие от других антилоп, они имеют своеобразную внешность: узкую вытянутую голову с сильно искривленными рогами, резко покатую от плеч к крестцу спину и длинный, заканчивающийся пышной кистью хвост. В азиатских саваннах есть свои характерные виды антилоп: четырехрогая *Tetracerus quadricornis*, нильгау *Boselaphus tragocamelus* и гарна *Antilope cervicapra*. Другим травоядным млекопитающим, обитающим на открытых пространствах Африки, является жираф *Giraffa camelopardalis*. Это самое высокое из ныне живущих млекопитающих: высота его от земли до лба достигает 5,8 м. Масса взрослого самца около 750 кг, при этом в беге



это животное может развивать скорость до 50 км/ч. В Австралии экологическую нишу крупных травоядных занимают различные сумчатые, например большой серый кенгуру *Macropus giganteus* и большой рыжий кенгуру *M. rufus*. Самцы этих животных больше самок и длина их тела, включая длину хвоста, может достигать почти 3 м, а масса тела превышать 80 кг.

Мелкие травоядные животные в саваннах представлены многочисленными грызунами. В Африке это травяные *Arvicanthis*, пестрые мыши *Lemniscomys*, босые песчанки *Tatera*; в Австралии – псевдомысы *Pseudomys*, кенгуровые мыши *Notomys*. Отдельной группой мелких млекопитающих Африки являются даманы, внешне похожие на кролика или сурка. В африканских саваннах обитают несколько видов горных даманов (горный *Heterocyrrax brucei* и скальный *Procavia johnstoni*). Эти млекопитающие отличаются плохо развитой терморегуляцией – ночью они собираются вместе, чтобы согреться, а днем, подобно рептилиям, подолгу греются на солнце.

Среди травоядных животных в саваннах Африки обычен представитель семейства свинных – бородавочник *Phacochoerus africanus*, который получил свое название за огромные кожные наросты на морде. В благоприятных условиях эти животные могут образовывать стада до 100 и более особей. В отличие от других диких видов свиней, они активны днем, а ночь проводят в укрытиях.

В связи с обилием в саваннах различных насекомых, прежде всего термитов и муравьев, здесь обычны специализированные насекомоядные млекопитающие. В Африке это своеобразные гигантский *Manis gigantea* и степной *M. temminckii* панголины. Слюна этих ящеров обладает запахом, привлекательным для муравьев и термитов. В их желудках находили до 2 кг этих перепончатокрылых. Ящеры могут сворачиваться в шар (тело покрыто серо-коричневыми роговыми чешуями, налегающими друг на друга), и только крупные хищники могут развернуть его. Сходными пищевыми предпочтениями обладают в саваннах Южной Америки гигантские муравьеды *Myrmecophaga tridactyla* и сумчатые муравьеды (наматы) *Myrmecobius fasciatus* в Австралии. В Южной Америке на поедании насекомых и других массовых беспозвоночных специализируются различные виды броненосцев (шаровидные *Tolypeutes*, большие *Priodontini* и щетинистые *Chaetophractus*).

Среди хищников африканских саванн одним из самых известных, наверное, является лев *Panthera leo*. Это крупные животные массой тела до 220 кг с резко выраженным половым диморфизмом (самцы отличаются от самок наличием гривы и более крупными размерами).

Держатся львы крупными группами, так называемыми прайдами, которые включают 1–2 взрослых самцов, нескольких львиц и молодых особей. К другим обычным хищникам африканских саванн относятся пятнистые *Crocota crocota* и полосатые гиены *Hyaena hyaena*. В Восточной и Южной Африке обитают два вида шакалов: чепрачный шакал *Canis mesomelas*, названный так из-за черной спины, и полосатый шакал *C. adustus*. Оба этих вида охотятся парами на мелких позвоночных, включая детенышей антилоп, а также они поедают насекомых и сочные растения. Африканские шакалы постоянно сопровождают львов и поедают остатки их пищи. В Южной Америке хищники представлены гривистым волком *Chrysocyon brachyurus* и майконгом *Cerdocyon thous*. Последняя очень похожа на обыкновенную лисицу *Vulpes vulpes*. Интересно, что в ее питании важную роль играют растительные корма: бананы, манго, ягоды и т. п. Охотятся саванновые лисицы ночью, в одиночку или парами. В южноазиатских саваннах крупных хищников не столь много. Помимо азиатского льва, ныне почти истребленного, там распространены обыкновенный шакал *Canis aureus* и полосатые гиены. В саваннах Австралии обычнейшим хищником является дикая собака динго *Canis lupus dingo*, завезенная сюда человеком, вероятно, еще в каменном веке.

**Районирование саванн.** Саванны развиваются в условиях четкой смены сухого и дождливого сезонов. В зависимости от продолжительности сухого периода, годовых сумм осадков и характера растительности различают влажную, парковую (высокотравную), сухую (типичную) и опустыненную саванну. Влажные саванны распространены в районах, где выпадает 1000–1500 мм осадков в год, а продолжительность сухого периода около 2 месяцев. По долинам рек во влажной саванне развиты вечнозеленые галерейные леса, заходящие из основного массива соседних тропических лесов. Типичные саванны развиты в районах с годовой суммой осадков 750–1000 мм и засушливым периодом от 3 до 5 месяцев. Большинство деревьев и кустарников имеют приспособления для защиты от засухи и частых пожаров. Листья их обычно мелкие, жесткие, опушенные, стволы покрыты толстой корой, в древесине некоторых деревьев запасается вода. Не случайна зонтичная форма их крон: тень от таких крон прикрывает приствольную корневую систему от палящих лучей солнца. В дождливый период в саванне обильно вырастают сочные травы, деревья цветут и плодоносят; в сухой период саванна становится желтой и бурой: травы выгорают, листья с деревьев облетают. В опустыненных саваннах, где засушливый период продолжается до 8 месяцев и годовая сумма осадков

снижается до 300–500 мм, растут уже разнообразные древовидные суккуленты с мясистыми колючими листьями.

**Воздействие человека на животный мир саванн.** Коренное население Африки издавна занимается охотой. Однако пока человек обладал примитивным оружием, сохранялось своего рода равновесие между убылью животных и приростом их поголовья. С приходом европейцев, вооруженных огнестрельным оружием, положение коренным образом изменилось. Из-за неумеренной охоты численность большинства крупных животных быстро сократилась. Некоторые виды, например квагга, белохвостый гну, голубая лошадиная антилопа, были истреблены. Огораживание частных владений, прокладка дорог, степные пожары, распашка значительных площадей саванн и расширение скотоводства усугубили бедственное положение диких животных. Много животных погибло и от чумы, занесенной с рогатым скотом. Сейчас можно проехать сотни километров по африканским саваннам и не встретить ни одного крупного животного.

К счастью, были созданы особые природоохранные программы, которые ориентировались на создание заповедников (строгих резерватов), где всякая охота и хозяйственная деятельность были запрещены. Для сохранения природы саванн, защиты животных от полного истребления правительства африканских стран создают заповедники, резерваты, национальные и природные парки. Их активно посещают туристы из многих стран мира, и поэтому они приносят определенный доход. Наиболее популярны в Африке национальные парки Серенгети в Танзании, Вирунга в Заире, Крюгера в ЮАР. Некоторые национальные парки славятся специализацией по охране отдельных групп животных. Так, национальный парк Амбосели в Африке привлекает обилием копытных, Цаво – слонами, Мара-Масаи – львами, Науру – миллионной популяцией малого фламинго и других водных птиц.

## **5.8. Животный мир**

### **СЕЗОННЫХ ТРОПИЧЕСКИХ И СУБТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСОВ**

Районы, лежащие между 30-й и 40-й параллелями Северного и Южного полушарий, являются одними из самых разнообразных регионов с точки зрения мозаики природных зон. Рассмотрим подробнее животный мир сезонных тропических и субтропических лесов. Несмотря на их разнообразие и специфические особенности условий обитания,

население животных имеет много сходных черт в связи с высокой мозаичностью ландшафтов и с плавным переходом от одной группы лесных сообществ к другой.

**Распространение сезонных тропических и субтропических лесов.** Наиболее широко они распространены по побережью Средиземного моря, встречаются вдоль южных побережий Северной и северных побережий Южной Америки (а также в ее центральной части), в Северной и Восточной Австралии, в Центральной и Южной Африке. В Азии сезонные тропические леса распространены в муссонной области Индостана, Бирмы, Таиланда и некоторых других. На отдельных территориях сходные с ними биоценозы встречаются в горных системах (Гималаев, Абиссинского нагорья в Эфиопии), вдоль рифтовых долин Африки и на возвышенных участках тихоокеанских побережий от Азии до Австралии.

На многих территориях коренные древесные и кустарниковые сообщества сильно нарушены и замещены антропогенными. В настоящее время там, где нет посевов и плантаций, можно проследить различные стадии деградации жестколиственной древесной растительности, носящей специфические названия, например – маквис, гарига, бата и другие.

**Условия существования животных в сезонных тропических и субтропических лесах.** Одним из важнейших факторов, влияющих на животных рассматриваемых территорий, является влажность. Здесь, как правило, не бывает существенных и продолжительных понижений температуры. Для западных районов материков характерен так называемый средиземноморский тип климата с зимними дождями и жарким сухим летом. В восточных районах осадки распределены более равномерно в течение всего года и четко выраженный период летней засухи отсутствует. Климатические условия существенно различаются на западных и восточных склонах горных массивов, а также на территориях с изрезанным рельефом.

Ярусное распределение и сезонный ритм жизни животного населения напрямую зависят от сезонной динамики тепла и влаги. Для большинства животных характерен один или два пика активности, приходящиеся на весенний и осенний период. Жаркое и сухое лето и прохладная влажная зима приостанавливают активную жизнедеятельность животных. Сухой сезон может продолжаться от 2 до 5 месяцев в году. В этот период животные впадают в полный или частичный анабиоз (многие беспозвоночные, амфибии) или совершают кочевки и миграции (саранчовые, птицы, летучие мыши, копытные).

В летний период большинство влаголюбивых беспозвоночных обитает в почвенно-подстилочном ярусе, что связано с низкой влажностью воздуха. Обилие гумуса в почве, сухого травянистого и листового опада в субтропических биомах обеспечивает богатые кормовые ресурсы для животных-сапрофагов.

Сезонные тропические, субтропические леса и кустарниковые заросли граничат с тропическими лесами, с лесами умеренных широт, с саваннами и пустынями. Поэтому здесь встречаются представители, проникающие из других соседних биомов. Например, благодаря засушливому лету из соседних аридных (засушливых) областей сюда проникают пустынные и саванные виды животных. Видовой состав животных во влажных частях таких лесов близок к набору видов дождевых тропических лесов, а в наиболее засушливых участках – к представителям засушливых пустынных сообществ.

В наиболее засушливых кустарниковых сообществах беспозвоночные животные концентрируются в почвенно-подстилочном ярусе. При этом их распределение приурочено к произрастанию отдельных кустарников, где под их пологом накапливается отмершая растительность и сохраняются более комфортные для животных температура и влажность. Обилие травянистых кормов обеспечивает большее разнообразие крупных растительноядных животных даже по сравнению с дождевыми лесами. Однако ярусность в распределении животных выражена в меньшей степени, чем во влажных тропических лесах.

Для сезонно-засушливых сообществ характерно обилие видов петробионтов, адаптированных к жизни на скалах и каменистых осыпях. Наличие таких местообитаний связано зачастую со сложной пересеченной местностью в этих регионах, хотя такие каменистые участки составляют лишь незначительные вкрапления в ландшафт.

Для структуры населения животных характерна олигодоминантность: несмотря на высокое видовое разнообразие, в различных трофических группах преобладают всего несколько видов. Эти виды являются фоновыми, и они наиболее адаптированы к различным экологическим факторам в этой природной зоне.

**Особенности животного населения сезонных тропических, субтропических лесов.** Сапрофагами, обитающими в почвенно-подстилочном ярусе сухих субтропических жестколиственных лесов и кустарниковых зарослей, являются разные виды круглых червей – нематоды *Nematoda*, кольчатые черви – *Megascolecidae*, многоножки – кивсяки *Juliformia*, клещи-орибатиды *Oribatei*, коллемболы *Collembola* и тараканы *Dictyoptera*. Характерная черта средиземноморских ле-

сов – обилие наземных моллюсков, как слизней, так и раковинных. В капских субтропиках, а также в Австралии и Новой Зеландии встречаются хищные наземные улитки ритиды.

Ведущую роль в формировании ландшафтного облика играют термиты, но в большинстве регионов их роль по сравнению с влажными тропическими лесами понижается, за исключением Австралии и юга Африки. В отличие от влажных тропических лесов, термиты редко сооружают свои постройки на деревьях. Чаще они строят крупные наземные постройки, напоминающие башни, колонны или гигантские «грибы» (от 1 до 3 м высотой и от 2 до 3 м в диаметре). Наиболее крупные башни строят термиты *Nasutitermes triodiae* в Северной Австралии – до 8,5 м и 2 м в диаметре. Численность термитников может варьировать от одного до тысячи на 1 га. Как правило, их число и размеры зависят от количества и продолжительности осадков. Чем более влажный климат, тем количество термитников больше, а высота меньше. Термиты играют важнейшую почвообразующую роль в тропическом и субтропическом поясах. Большинство термитов питаются отмершей растительностью, но есть виды, потребляющие свежие растения, трупы и экскременты животных. Южноамериканский термит *Trinervitermes trinervoides* срезает зеленую траву, высушивает ее и только потом использует в пищу.

Широко представлены растительноядные насекомые сухих субтропических жестколиственных лесов и кустарниковых зарослей. Личинки цикад *Cicadidae* и жуков (хрущей, златок *Buprestida*, чернотелок *Tenebrionidae*) поедают корни растений. Гусеницы бабочек, палочники *Phasmoptera* и взрослые жуки (хрущи, листоеды *Chrysomelidae*, долгоносики *Curculionidae*) питаются листьями деревьев и кустарников. Взрослые цикады, клопы *Heteroptera*, тли *Aphidoidea*, червецы *Pseudococcidae* и щитовки *Diaspididae* сосут соки растений. Многие насекомые служат опылителями растений: характерной группой являются представители семейства пчелиных (пчелы-плотники *Xylосора*). Здесь встречаются разнообразные бабочки, так в Средиземноморье обычны бабочки-кавалеры *Battus philenor*, белянки *Pieridae* и сатиры *Satyrus*.

Очень широко распространена здесь группа саранчовых, питающихся травянистой растительностью. Многие виды часто объединяются в стаи и мигрируют на значительные расстояния, как, в частности, перелетная саранча *Locusta migratoria*, принося катастрофический ущерб посевам. Пустынная саранча *Schistocerca gregaria* размножается во влажных местообитаниях, а мигрирует в различные ландшафты от субтропических жестколиственных лесов и кустарниковых зарослей до пустынь. В субтропических лесах обитают

древесные виды саранчовых – бескрылые представители семейства Eumastacidae, крупные памфагиды Pamphagidae и мелкие прыгунчики Tetrigidae.

Хищные беспозвоночные представлены различными многоножками-сколопендрами Scolopendromorpha, пауками, скорпионами Scorpiones и хищными жуками. В кронах деревьев и кустарников охотятся пауки-нефилы Nephila, богомолы Mantidae, стрекозы Odonata, мухи-ктыри Asilidae, хищные клопы. У некоторых взрослых растительноядных насекомых бывают хищные личинки (мухи-жужжалы Bombyliidae, жуки-нарывники).

В сезонных тропических и субтропических лесах пресмыкающиеся представлены различными роющими и наземными ящерицами: сцинками Scincidae, амфисбенами Amphisbaenidae, древесными видами хамелеонов Chamaeleontidae и гекконов Gekkonidae. На севере Африки обитает выделяющаяся своими крупными размерами и окраской жемчужная ящерица *Lacerta lepida*. Многочисленны в сезонных лесах и редколесьях различные змеи. Некоторые из них живут на земле – южноамериканские гремучники *Crotalus durissus*, африканская шумящая гадюка *Bitis arietans*, гюрза *Macrovipera lebetina*, эфы *Echis*, крайты Bungarus, азиатские и африканские кобры *Naja*. В лесном почвенно-подстилочном ярусе обитают небольшие (от 10 до 80 см) слепозмейки Typhlopidae. Некоторые змеи ведут древесный образ жизни, таковы африканская мамба *Dendroaspis polylepis* и яичная змея *Dasypeltis medici*. Своими размерами выделяется обитающая в сезонных лесах Юго-Восточной Азии самая крупная ядовитая змея – королевская кобра *Ophiophagus hannah* длиной до 5,5 м. Ее яд очень сильный, а его количество, вводимое при укусе, велико. Известны случаи гибели слонов от укуса этих змей. По всей Австралии распространена тигровая змея *Notechis scutatus*, у которой наиболее сильный яд среди всех наземных змей. В субтропических лесах обитают различные черепахи. Так, греческая, или средиземноморская, черепаха *Testudo graeca* имеет очень прочный выпуклый панцирь, в котором спинной щит неподвижно соединен с брюшным. Голова рептилии полностью убирается внутрь панциря. На задних лапах в области бедра у греческой черепахи есть большая шпора, отсутствующая у ее ближайших сородичей. Пять пальцев ног сращены вместе и свободны только короткие когти.

В зоне сухих субтропических жестколиственных лесов и кустарниковых зарослей многочисленны и разнообразны птицы. Среди растительноядных групп характерны представители подсемейства настоящих ткачиков Ploceinae и африканские птицы вдовушки Viduinae.

В разреженных сезонных лесах встречаются различные воробьи. Например, в лесах Средиземноморья обитает черногрудый, или испанский, воробей *Passer hispaniolensis*, напоминающий обычного домового воробья. Нередко испанские воробьи гнездятся колониями, сооружая шарообразные гнезда на ветвях деревьев. В Юго-Восточной Азии обитает рыжий воробей *P. rutilans*, который гнездится в дуплах.

Обычны в субтропических лесах разнообразные голуби. На юге Африки обитает капская горлица *Oena capensis*, в Америке – плачущая *Zenaida macroura* и белокрылая горлица *Zenaida asiatica*, в Юго-Восточной Азии и в Австралии – изумрудный голубь *Chalcophaps Indica*, хохлатый бронзовокрылый *Ocyphaps Lophotes* и обыкновенный бронзовокрылый голубь *Phaps Chalcoptera*.

В муссонных лесах Южной Азии обитает предок домашних пород кур – дикая банкивская курица *Gallus gallus*, живущая небольшими группами из самца и нескольких самок. Здесь же встречается обыкновенный павлин *Pavo cristatus*. То, что у самца павлина обычно называют «хвостом», на самом деле является сильно развитыми и яркоокрашенными кроющими перьями хвоста, а настоящий хвост неяркий и короткий. Павлин разыскивает корм преимущественно на земле. При этом он превосходно бегает и, несмотря на свой огромный «хвост», легко пробирается среди густых зарослей кустарников.

Для жестколиственных субтропических лесов характерны различные виды попугаев. В Африке и на Мадагаскаре это неразлучники *Agarornis*. В сухих азиатских лесах широко распространены ожереловые попугаи *Psittacula*. В Австралии и на Новой Гвинее – несколько видов розелл *Platycercus* и розовый какаду *Eolophus roseicapilla*. В Южной Америке широко представлены амазоны *Amazona* и ара Ага, а также многочисленный мелкий попугай-монах *Myiopsitta monachus*. Последний вид строит коллективные гнезда в кронах деревьев диаметром около 1 м. Все попугаи превосходно лазают по деревьям, используя при этом не только ноги, но и клюв. Гнездятся попугаи в дуплах, в расщелинах скал, в норах, реже в гнездах термитов.

В Южной Америке обитает несколько видов тинаму-нотур, например – пятнистый нотура *Nothura maculosa*. Это наземные птицы, питающиеся семенами и плодами. У них активно токуют самки, а самцы насиживают кладку и выводят птенцов. В сезонных лесах, рядом с водоемами, встречаются американские родственники наших гусей и уток – хохлатая *Chauna torquata* и черношейная паламедеи *Chauna chavaria*. Внешне они больше напоминают некоторых представителей курообразных.



Как и в дождевых лесах, в сухих субтропических лесах обитают птицы, питающихся нектаром растений: колибри Trochilidae в Южной Америке, нектарницы Nectariniidae в Африке и Азии, медососы Meliphagidae в Австралии.

Очень характерны для тропических и субтропических лесов Африки, Мадагаскара, Южной Азии представители семейства бьюльбюлей Rucnonotidae. Это подвижные птицы, питающиеся разнообразными кормами и напоминающие по поведению синиц или дроздов. Смешанный тип питания характерен для птиц, принадлежащих отряду птицы-мыши Coliidae. Это мелкие птицы с длинным ступенчатым хвостом. Живут они небольшими стайками по 5–20 особей. Великолепно лазают по деревьям, помогая себе клювом так, как это делают попугаи.

В сезонных лесах и редколесьях многочисленны насекомоядные птицы. Это широко распространенные по всему миру представители семейства скворцовые. В азиатских лесах обитает наиболее мелкий представитель семейства – малый скворец *Sturnia sturnia*. В Австралии и на Новой Гвинее – блестящий скворец *Aplonis metallica*, строящий на деревьях из пальмовых листьев крупные куполообразные гнезда с боковым входом. В сезонных лесах и редколесьях хорошо представлены виды семейства славковые. Так, в субтропических лесах Средиземноморья обитает сардинская *Sylvia sarda* и средиземноморская славка *S. melanocephala*. Очень интересной особенностью гнездобстроения отличается славка-портниха *Orthotomus sutorius* из семейства цистиколовые. Из растительного пуха и паутины она делает короткие разной толщины ниточки, которыми при помощи клюва сшивает несколько листьев. Внутри получившегося мешочка эта славка устраивает гнездо. По всему миру, за исключением Европы и Америки, в различных типах лесов обитают представители семейства дронговые Dicruridae. Эти птицы великолепно летают, хватая насекомых в воздухе, в погоне за которыми часто сопровождают стада домашних животных. Насекомыми, а также мелкими позвоночными животными питаются различные виды сорокопутов. В сезонных лесах Африки – лесные Prionopidae и кустарниковые сорокопуть Malaeonotidae, в Юго-Восточной Азии – индийский *Lanius vittatus* и длиннохвостый сорокопуть *L. schach*.

Хищные птицы в сезонных тропических и субтропических лесах и кустарниковых зарослях представлены видами, проникающими из соседних природных зон (дождевых тропических лесов, саванн, полупустынь и т. п.). Нередко встречаются различные виды птиц-падальщиков. Например, в горных средиземноморских лесах это грифы, сипы и стервятники, которые относятся к подсемейству грифовые Aegypiinae.

Своеобразны представители класса млекопитающие. Наиболее многочисленной группой растительноядных зверей в сезонных тропических и субтропических лесах являются грызуны. На деревьях обитают различные представители семейства беличьи. В Африке это несколько видов кустарниковых белок. Самой многочисленной из них является сероногая кустарниковая белка *Paraxerus cepapi*. Несмотря на древесный образ жизни, во время зимней засухи эти белки много времени проводят на земле, питаясь различными беспозвоночными. В азиатских лесах живут пальмовые белки (северная *Funambulus pennanti*, трехполосая *F. pennanti* и другие). Они меньше по размерам, чем наша обыкновенная белка *Sciurus vulgaris*, и, как у бурундуков, у них есть светлые полосы на спине. В Индии этих зверьков можно увидеть прыгающими по ветвям деревьев во дворах селений и даже городов. В лесах Юго-Восточной Азии встречаются гигантские белки (кремовая *Ratufa affinis*, двухцветная *R. bicolor*) с массой тела до 3 кг. Они великолепно лазают по ветвям деревьев, совершая прыжки до 6 м. На земле у оснований стволов деревьев обитают представители семейства мышиные. Южнее Сахары распространены африканские лазающие хомячки *Dendromus*. Они хорошо лазают по кустарникам, деревьям и высокой траве, предпочитая большую часть времени проводить на земле. Здесь же по берегам водоемов и болотистым местам встречается лохматохвостая крыса *Dasymys*, которая ведет полуводный образ жизни, великолепно плавает и ныряет. В азиатских и африканских лесах обычны различные виды дикобразов. Большинство из них ведет сумеречный и ночной образ жизни. Некоторые виды, например африканский кистехвостый дикобраз *Atherurus africanus*, лазают по деревьям и великолепно плавают. В сезонных лесах Азии и Африки распространены бамбуковые *Rhizomys* и настоящие крысы *Rattus fuscipes*. В Юго-Восточной Азии многочисленны несколько видов бандикот *Bandicota*. Эти сумеречные животные выкапывают глубокие и сложные норы с несколькими кладовыми, где запасают плоды и семена растений.

В сезонных тропических и субтропических лесах Южной Америки, как и в дождевых лесах, встречаются крупные околотовидные грызуны – капибара *Hydrochoerus hydrochaeris*, пака *Cuniculus paca* и агути *Dasypus*. Характерны несколько десятков видов морских свинок *Cavia*. Некоторые из них были одомашнены еще во времена инков. Зверьков выращивали для домашнего содержания и ради мяса. Здесь же можно встретить похожего на крысу грызуна пунарес *Thrichomys*, питающегося в сухой сезон почти исключительно кактусами и орехами, и живущего под землей туко-туко. Многочисленными являются

акодоны *Akodon* (несколько десятков видов), относящиеся к семейству хомяковые. Одни из самых массовых млекопитающих в мире – рисовые крысы *Oryzomys* (около сотни видов) обитают в лесных и кустарниковых местообитаниях Центральной и Южной Америки.

В сезонных тропических и субтропических лесах Австралии обычны представители семейства мышинные (настоящие крысы, ложные мыши *Pseudomys*, австралийские полевые мыши *Gyomys*), а также разнообразные виды сумчатых. Последние в древесном ярусе представлены коалой *Phascolarctos cinereus*, кистехвостыми кускусами *Trichosurus* и гигантской сумчатой летягой *Petaurus australis*, а в наземном ярусе – лесными валлаби *Dorcopsis*, котехвостым кенгуром *Onychogalea unguifer* и вомбатом *Vombatus hirsutus*.

Крупные растительноядные млекопитающие Юго-Восточной Азии представлены индийским слоном *Elephas maximus*. Он меньше по размеру, чем африканский и населяет различные ландшафты, в том числе и лесные. Именно этот вид используется человеком для переноса тяжестей и перевозки людей. Один из самых распространенных и обычных оленей Индостана – индийский аксис *Axis axis*. Держится он небольшими группами, реже образует стада в 20–30 и более голов.

К млекопитающим, специализирующимся на питании термитами и муравьями, относятся яйцекладущие – проехидна *Zaglossus bruijni* в Новой Гвинее и более широко распространенная ехидна *Tachyglossus aculeatus*.

Как и в дождевых тропических лесах, в сезонных лесах встречаются различные виды приматов. Так, в Азии самыми обычными видами являются макак-резус *Macacus mulatta* и лангур хануман *Presbytis entellus*. Эти исходно лесные виды в настоящее время нередко поселяются вблизи человека и могут наносить серьезный урон посевам и плантациям.

Мелкие хищные млекопитающие в сезонных лесах Старого Света представлены прежде всего различными виверровыми (бинтуронг *Arctictis binturong*, мелкозубая циветта *Arctogalida trivirgata* и представители генетт *Genetta*), а также фоссой *Cryptoprocta ferox* и некоторыми мангустами *Herpestidae*. Эти животные, внешне напоминающие куньих, а иногда кошачьих, обитают в Африке, на Мадагаскаре, в Южной и Юго-Восточной Азии. Питаются они мелкими позвоночными и крупными беспозвоночными животными. Хорошо лазают по деревьям, проводя на них большую часть жизни. В Африке широко распространен представитель семейства куньих – зорилла *Ictonyx striatus*. Для защиты этот зверек выделяет секрет анальных желез, мало уступающий по силе выделениям скун-

са. Из крупных хищников в сезонные леса заходят: в Африке – леопард *Panthera pardus* и лев *P. leo*, в Азии – тигр *P. tigris* и реже леопард, а в южноамериканских сезонных лесах можно встретить пуму *Puma concolor*, оцелота *Leopardus pardalis*, ягуарунди *Felis yaguarondi* и других.

**Воздействие человека на животный мир сезонных тропических и субтропических лесов.** Воздействие человека на животных в этой природной зоне во многом сходно с таковым в дождевых тропических лесах. В большей степени угроза связана с уничтожением этих лесов и замещением их вторичными лесами, где животные часто не находят подходящих условий для жизни. Наиболее характерным примером являются леса Средиземноморья, которые сохранились в неизменном виде лишь на очень небольших участках. Однако следует отметить, что земледелие и плантационное хозяйство в области сухих листопадных тропических лесов развиваются с меньшей скоростью, чем в областях с распространением дождевых тропических лесов. Поэтому животный мир сезонных тропических и субтропических лесов пострадал здесь в относительно меньшей степени.

## 5.9. Животный мир дождевых тропических лесов

Дождевые тропические леса – ландшафтообразующие сообщества в зоне влажного экваториального климата со среднегодовой температурой +22–28°C (средней температурой самого холодного месяца не ниже +18°C), годовой суммой осадков не менее 1500 мм и относительной влажностью воздуха не менее 50% (Gloriod G., 1985).

**Распространение дождевых тропических лесов.** Дождевые тропические леса распространены в Центральной и Южной Америке (бассейн Амазонки), в Юго-Восточной Азии (Большие Зондские острова, полуостров Малакка, Филиппины), на Новой Гвинее, в Западной и экваториальной Африке (бассейн р. Конго, побережье Гвинейского залива), в Северо-Восточной Австралии (Квинсленд). Сильно вырубленные массивы таких лесов имеются в Индии, Бангладеш и на о. Шри-Ланка, на севере Индокитая, в Южном Китае, на о. Новая Каледония, островах Океании, на Мадагаскаре и некоторых других островах.

Потенциальная площадь современных дождевых тропических лесов оценивается в 17 млн км<sup>2</sup> (около 10% площади суши); реальная площадь значительно меньше и быстро сокращается под воздействием человека. Расчет потенциальной площади дождевых лесов основан на климатических, в том числе влажностных параметрах, и поэтому, возможно, его результат преувеличен.

**Условия существования животных в дождевых тропических лесах.** По общему облику и экологическим условиям все дождевые тропические леса очень похожи. Как одну из характернейших особенностей дождевых тропических лесов неизменно называют исключительное биологическое разнообразие. Современные сведения подтверждают это как для растений, так и для животных. Огромное разнообразие животных достигается здесь, в первую очередь, благодаря разнообразию флоры: число видов одних только деревьев на 1 га дождевых лесов зачастую превышает 100 (D. Walker, 1986).

Для дождевых тропических лесов характерна постоянная и достаточно высокая температура воздуха в течение года. При этом температура колеблется всего в пределах 1–2 градусов. Суточные колебания температуры выражены сильнее, чем сезонные. Соответственно, размножение животных происходит в течение всего года, реже привязано к более сухому или влажному периоду. Динамика численности животных, как правило, не имеет сильно выраженных пиков и спадов и достаточно равномерна.

Для дождевых тропических лесов характерен высокий уровень осадков – от 1500 до 12 000 мм в год. На одних территориях они равномерно распределены в течение года, но в отдельных районах присутствует сезонность выпадения осадков и, соответственно, доступность влаги для животных различна.

В экваториальных широтах длина светлой части суток примерно одинакова в течение всего года, что напрямую влияет на суточную активность животных. При этом под густым пологом леса днем всегда стоит полумрак.

Население животных, несмотря на свое в целом высокое обилие и разнообразие, распределено неравномерно – как правило, внутри массивов оно более бедное, так как большинство животных держится в кронах. Большому разнообразию способствует мозаичная структура биотопов, которые к тому же могут занимать меньшее пространство по сравнению с лесами умеренных широт. Обилие животных обеспечивается высокой влажностью, массой зеленых кормов, наличием «висящего» яруса почвы и большим количеством различных водоемов. В дождевых тропических лесах, особенно расположенных на островах, сохранились многие примитивные группы животных, что связано с их долгой изоляцией. Показатель зоомассы очень высокий: например, в центральной части бассейна Амазонки он составляет около 200 кг/га.

Многочисленные животные дождевых лесов четко распределены по различным ярусам леса, при этом для каждого яру-

са характерна полидоминантность (доминирование не одного, а многих видов). Ярусная структура этих лесов имеет специфические черты. Слои почвы слабо дифференцированы и в них концентрируется высокая фитомасса корней и зоомасса. Из-за быстрой переработки сапрофагами лесная подстилка очень тонка: ее масса в дождливый сезон уменьшается в несколько раз по сравнению с сухим. Так, в незатопляемых лесах Амазонии в сухой сезон половина всего опада разрушается за 218, а в дождливый – всего за 32 дня. Даже древесина более чем наполовину перерабатывается животными-сапрофагами в свежем состоянии. В других типах лесов животными потребляется менее 10% всей массы опада. Травяной и кустарниковый ярусы крайне редуцированы из-за дефицита света, зато верхние ярусы очень развиты (высота деревьев может достигать до 60–70 м), обладая сложной пространственной структурой и плотным пологом. Помимо самих деревьев, в них обильны лианы и эпифиты, возникают скопления «воздушной» почвы (в пазухах крупных листьев, в развилках ветвей и т. п.), подстилки и даже множество микроводоемов с богатым и специфическим населением животных. Большие и густые кроны деревьев препятствуют распространению ветра и, соответственно, его скорость в лесу незначительна. Все это приводит к низкой интенсивности транспирации и, как следствие этого, к сильной влажности, что создает благоприятные условия для обитания различных животных.

Обилие насекомоядных птиц в тропиках привело к высокому разнообразию защитных реакций у насекомых – в первую очередь защитной окраски и формы тела. Одни становятся ядовитыми, приобретая при этом яркую предупреждающую окраску тела, контрастно выделяющую их на основном фоне. Другие становятся менее заметными, подражая окраской, формой и поведением ядовитым особям. Третьи имеют покровительственную окраску (некоторые дневные бабочки) или маскирующую форму тела (палочники).

В целом в дождевых тропических лесах различные факторы среды, особенно погодно-климатические, более стабильны, чем в других регионах. И, соответственно, условия обитания для животных также постоянны и достаточно комфортны.

**Особенности животного населения дождевых тропических лесов.** Характерной группой беспозвоночных сапрофагов в дождевых лесах являются термиты семейства Termitidae. На долю термитов приходится свыше половины всего объема переработанной

отмершей массы растений, особенно в сомкнутых лесах, где роль остальных сапрофагов значительно меньше. Для термитов характерна сильно выраженная социальная структура семей и строительство иногда огромных гнезд (термитников) в виде гигантских грибов (такая крыша защищает от обильных дождей). Число термитников может достигать до 800–1000 штук на га, в которых может обитать до 10 000 особей на м<sup>2</sup>.

Функцию переработки и минерализации отмерших органических остатков в дождевых лесах выполняют разнообразные мелкие почвенно-подстилочные беспозвоночные. Это свободноживущие круглые черви – нематоды (на 1 м<sup>2</sup> почвы их может быть миллионы особей), мелкие клещи (в основном Oribatei) и разнообразные коллемболы. Сапрофагами являются дождевые черви семейства Megascolecidae, которые могут достигать нескольких метров длины, а также личинки и взрослые особи различных двукрылых, жуков (бронзовки Cetoniinae, жуки-олени Lucanidae, сахарные жуки Passalidae), тлей Aphidoidea, сенокосов Psocoptera и многоножек-кивсаяков Juliformia. В подстилочном ярусе обитают разнообразные тараканы Dictyoptera, сверчки Grylloidea, уховертки Forficulidae, крупные брюхоногие моллюски, например широко известные улитки ахатины Achatina.

Беспозвоночные животные-фитофаги представлены разнообразными жуками (хрущи, голиафы Goliathus, геркулесы Hercules, долгоносики Curculionidae, усачи Cerambycidae, златки Buprestidae, листоеды Chrysomelidae, долготелы), тлями, клопами Heteroptera, различными видами палочников Phasmoptera, двукрылых Diptera, цикад Cicadidae. В дождевых лесах обитают многочисленные бабочки: бабочка-монарх Danaus plexippus, различные парусники Papilionidae (например, махаон *Papilio machaon*), данаиды Danainae и другие. Многие виды ярко окрашены и имеют крупные размеры, например морфиды – гекуба *Morpho hecuba* и киссей *M. cisseis*. Размах крыльев этих бабочек достигает 17 см. У некоторых представителей этой группы ярко выражен половой диморфизм: у голубых и синих самцов самки часто иного цвета – охристо-коричневые, охристо-желтые или желто-бежевые (морфиды ретенор *M. rhetenor* и еугена *M. eugenia*). Другой характерной группой бабочек являются Heliconiinae. Они обладают резким запахом, который распространяется на расстояние до 5–7 м от сидящей или летящей бабочки и отпугивает насекомых-птиц и ящериц. Яркая окраска заранее предупреждает потенциальных хищников о том, что эти бабочки несъедобны. Опыляют растения дикие медоносные пчелы Apidae

и пчелы-древогрызы *Ceratina*. Живые растения используют в пищу многочисленные прямокрылые, особенно представители семейства эвмастацид *Eumastacidae*.

Другая важнейшая группа животных дождевых тропических лесов – муравьи. Большая часть из них хищники. Существует мнение, что именно высокая численность муравьев во всех ярусах тропического леса сдерживает деятельность различных фитофагов и тем обеспечивает равновесие между гибелью и ростом растений и животных. Из ярких и характерных представителей можно назвать муравьев-листорезов *Acromyrmex* (прежде всего живущих в Южной Америке) и муравьев-портных *Oecophylla* (Австралия, Африка и Южная Азия). В Южной Америке обитают своеобразные муравьи-бульдоги *Ponerinae* и бродячие муравьи (*Dorylinae*). Из растительноядных видов широко известен муравей сауба *Oecodoma cephalotes* (относится к муравьям-листорезам). Выгрызая из листьев кружочки, эти муравьи несут их в гнездо, шествуя широкой колонной, которая имеет вид потока живой листвы. Под землей они прорывают обширные галереи, выносят землю на поверхность и сооружают из нее гигантские кучи, а в подземные камеры собирают обильные запасы свежей листвы. Принесенные листья муравьи сауба тщательно пережевывают, смешивают со своими экскрементами и слюной и складывают полученную массу в специальные большие камеры. На этой массе они выращивают особые грибы, которыми питаются взрослые особи и их личинки.

Хищный образ жизни ведут крупные сколопендры *Scolopendromorpha*, черные скорпионы *Scorpiones*, пауки-птицеяды *Aviculariidae*, пауки-дамоны *Amblypygi*, жуки-жужелицы *Carabidae*, клопы редувии *Reduviidae*, а также охотящиеся в полете тропические осы, стрекозы *Odonata* и мухи-ктыри *Asilidae*.

Чрезвычайно многочисленны в дождевых тропических лесах земноводные. В Южной и Центральной Америке, Африке, Азии обитают различные виды червяг *Caeciliidae*, ведущие подземный образ жизни, прокладывая ходы во влажной тропической почве. Эти земноводные лишены конечностей и по внешнему виду напоминают крупных червей или змей. Питаются они разнообразными почвенными беспозвоночными. Некоторые виды могут обитать внутри муравейников и термитников. Для дождевых тропических лесов Америки характерно обширное семейство квакш *Hylidae*. Представители этой группы на концах пальцев имеют расширенные диски, способствующие прилипанию животного при передвижении по вертикальным плоскостям. Среди южноамериканских квакш есть очень интересные формы



заботы о потомстве: квакша-кузнец *Hyla faber* строит в водоеме небольшие бассейны, куда откладывает икру; бразильская квакша *Hyla resinifictrix* вымазывает дупло смолой при помощи передних конечностей, в нем скапливается вода, в которую откладываются икринки; сумчатые квакши *Gastrotheca* имеют выводковую сумку. В лесах Центральной и Южной Америки распространены представители семейства древолазов (красящий *Dendrobates auratus*, маленький *D. pumilio* и другие). Многие из них имеют яркую, бросающуюся в глаза окраску, предупреждающую о ядовитости амфибии. Некоторые безвредные амфибии маскируются под ядовитых древолазов, например свистуны *Leptodactylus*.

Среди других земноводных в Западной Африке распространена самая крупная среди известных видов лягушка-голиаф *Rana goliath* массой до 3,25 кг. В тропических лесах Южной и Юго-Восточной Азии и Малайском архипелаге экологическую нишу квакш занимают веслоногие лягушки. Между пальцами передних и задних ног у них развиты большие плавательные перепонки. Когда лягушка прыгает, она растопыривает пальцы и легко планирует вниз. У некоторых видов наблюдали прыжки длиной до 12 м.

Широко представлены в дождевых лесах пресмыкающиеся. Среди ящериц это всевозможные хамелеоны, ведущие почти исключительно древесный образ жизни (например, четырехрогий *Chamaeleo quadricornis*, гребенчатый хамелеон *Ch. cristatus* и другие). Внешне медлительные животные, они обладают чрезвычайно быстро выстреливающим языком, ловящим насекомых. Размеры хамелеонов могут колебаться от 4,5 до 50 см, а обитают они в Африке, на Мадагаскаре и в Юго-Восточной Азии. Другой характерной группой рептилий тропических лесов являются гекконы. Большинство из них имеет маскировочную окраску под цвет коры деревьев, а пальцы снабжены расширенными пластинками, на которых располагаются особые щеточки. Как правило, гекконы ведут сумеречный и ночной образ жизни. Распространение этой группы очень широкое: в тропических лесах Мадагаскара встречаются мадагаскарский дневной геккон *Phelsuma madagascariensis* и своеобразные плоскохвостые гекконы *Uroplatus*; в Юго-Восточной Азии обитает лопастнохвостый геккон *Ptychozoon lionotum*; во всех тропических регионах обычными являются полупалые гекконы *Hemidactylus*. Из других групп ящериц в амазонских лесах водится крупная (более 1,5 м длиной) зеленая игуана *Iguana iguana*. На Шри-Ланке в лесной подстилке обитают несколько видов роющих представителей семейства сцинковые *Scincidae*, питающихся

дождевыми червями. Из-за специфического образа жизни у них частично или полностью редуцируются конечности.

Многочисленные змеи, обитающие в дождевых лесах, часто имеют тонкое тело и зеленую маскировочную окраску. Для африканских лесов характерными представителями являются мамба Джемсона *Dendroaspis jamesoni* и несколько видов зеленых древесных змей *Atheris chlorechis*. В Южной Азии древесными видами являются бронзовая змея *Ahaetulla formosa*, древесная змея *Dendrelaphis pictus*, длиннорылая плетевидка *Dryophis nasutus*, остроголовая змея *Oxybelis fulgidus*, зеленая куфия *Trimeresurus gramineus*. Некоторые тропические змеи достигают очень крупных размеров. Например, в Южной Америке обитает крупнейшая в мире змея – анаконда *Eunectes murinus*. Ее длина может достигать более 10 м. Живет она в различных лесных водоемах и питается мелкими и средними млекопитающими (агути, пекари, собаками, грызунами), рептилиями и рыбой. Другая крупная змея, обитающая в лесах Центральной и Южной Америки, – это обыкновенный удав *Boa constrictor* длиной до 6 м. Большая часть подвидов этой змеи обитает в густых лесах. Удавы хорошо лазают по деревьям и встречаются нередко по берегам рек и ручьев. В экваториальной Африке встречается королевский питон *Python regius* длиной до 1,5 м. В Южной и Юго-Восточной Азии обитает сетчатый питон *Python reticulatus*, который соперничает с анакондой за право называться самой крупной змеей в мире. Несмотря на то, что он хорошо лазает по деревьям, сетчатый питон прекрасно плавает не только в реках, но и в открытом море. Видимо, поэтому он и расселился широко по всем мелким островам Зондского архипелага.

Очень широко представлены в тропических лесах птицы. Их можно встретить в различных ярусах леса, и они освоили разнообразнейшие трофические ниши. Среди фитофагов выделяются плоядные птицы. В Южной Америке это тулканы – древесные птицы с крупными яркоокрашенными клювами, хорошо лазающие по ветвям, но тяжело и плохо летающие (большой *Ramphastos toco*, радужный *R. sulfuratus*, белогрудый тулан *Ramphastos tucanus*). В Африке, Азии и Южной Америке распространены бородастики (тулканий *Semnornis ramphastinus*, малый зеленый *Megalaima viridis*, голуболицый *M. asiatica* и другие), так же, как и тулканы, питающиеся различными тропическими плодами и семенами растений. В тропических лесах Африки и Юго-Восточной Азии обитают птициносорогн, имеющие мощные клювы часто с большими роговыми

выростами (пальмовая цератогимна *Ceratogymna atrata*, рыже-шейная птица-носорог *Aceros nipalensis*, малайский калао *Buceros rhinoceros* и другие).

Нектаром цветов в тропических лесах питаются разнообразные колибри Trochilidae (Южная Америка), некоторые гавайские цветочницы Drepanididae (Гавайские острова), цветоеды Dicaeum (Океания, Австралия), нектарницы Nectariniidae (Африка, Юго-Восточная Азия, Малайский архипелаг и Австралия) и медососы Meliphagidae. Это разные в систематическом отношении группы, но всех объединяет то, что они пьют нектар цветов и питаются мелкими беспозвоночными. Многие из них совершают сезонные кочевки, но они носят локальный характер и приурочены к сезону цветения деревьев и кустарников. Некоторые виды экологически очень тесно связаны лишь с немногими видами растений.

Среди лесных растительноядных птиц характерной группой тропиков являются попугаи. Этот отряд включает более 300 видов, многие из которых связаны с тропическими лесами. Попугаи питаются плодами и семенами, а некоторые – пылью и нектаром. Большинство попугаев ведет исключительно дневной образ жизни, большую часть времени проводя в кронах высоких деревьев. В Африке обычными видами является серый попугай (жако) *Psittacus erithacus* и индийский кольчатый попугай *Psittacula krameri*, в Южной Америке – ара *Ara* и несколько десятков видов амазонских попугаев *Amazona*, в Юго-Восточной Азии – висячие попугаи *Loriculus*, на Новой Гвинее и прилегающих островах – лори *Loriinae*, несколько видов какаду *Cacatuidae* и дятловых попугайчиков *Micropsitta*.

В наземном ярусе дождевых лесов Австралии и Океании обитают сорные куры, принадлежащие отряду курообразные. Они известны благодаря уникальному способу инкубации яиц за счет тепла, получаемого от нагретой солнцем почвы, или тепла, выделяющегося при гниении растительных остатков. Пальцы ног у этих птиц длинные, приспособленные к разгребанию грунта и растительной подстилки. Для лесов Южной Америки из этого отряда характерны также представители семейства краксы (кракс-миту *Mitu mitu*, ночной гокко *Notocrax urumutu*, черный гуан *Aburria aburri* и другие). Они кормятся на деревьях и на земле, но в отличие от других куриных не разгребают почву ногами. Гнездятся краксы, в отличие от других курообразных, также на деревьях.

В дождевых лесах по всему миру обитают разнообразные представители отряда голубей, которые гнездятся на деревьях, а кормятся, как правило, на земле. Многие тропические виды голубей ярко окрашены.

Птенцов выкармливают оба родителя; кормом служат выделения слизистой оболочки зоба – «птичье молоко»; через 10–12 дней птенцы постепенно переходят на мягкую растительную пищу.

Своеобразная и характерная группа птиц дождевых лесов Новой Гвинеи, Австралии и прилежащих островов – это райские птицы (например, синяя *Paradisaea rudolphi*, королевская *Cicinnurus regius*, чудная *Lophorina superba*, великолепная *Diphyllodes magnificus* райские птицы и другие). У большинства из них самцы имеют яркую окраску с металлическим блеском и разнообразный набор украшающих перьев в виде хохлов, воротников, пучков на крыльях и т. п. Собираясь в кронах деревьев, они громко кричат, принимают разнообразные позы, демонстрируют декоративные перья. Для райских птиц характерна всеядность – едят они разную пищу: от мелких плодов и семян до насекомых, ящериц и лягушек. Другой характерной для дождевых лесов группой птиц являются представители отряда трогонов (различные представители настоящих Trogon, опаловых Apaloderma, азиатских трогонов Harpactes). Это яркоокрашенные птицы средних и крупных размеров. Все трогоны – дуплогнезники, занимающие для размножения естественные дупла, но некоторые виды используют пустоты в термитниках.

В дождевых тропических лесах широко распространены насекомоядные птицы. Например, в Африке это разнообразные пуховки *Bucconidae* и якамары *Galbulidae*. В Африке и Азии обитает своеобразная группа медоуказчиков *Indicatoridae*, которые питаются воском ос и пчел, переваривая его при помощи специальных бактерий в кишечнике. Под пологом тропического леса кормятся мелкими насекомыми, моллюсками и амфибиями представители семейств лысые «сороки» *Picathartidae* и питты *Pittidae*.

Крупными хищными птицами являются обыкновенная гарпия *Harpia harpija*, обитающая в Центральной и Южной Америке, и очень редкая в настоящее время гарпия-обезьянояд *Pithecophaga jefferyi*, встречающаяся на Филиппинских островах. Оба этих вида – крупные хищные птицы, длина тела самцов достигает 80–90 см. Корм гарпий – главным образом млекопитающие небольших и средних размеров (в том числе обезьяны) и реже рептилии и птицы. При этом гарпии долгое время – до 10–14 дней – могут обходиться без пищи. Многие хищные птицы специализируются по добыче определенных кормов. Например, хохлатый змееяд *Spilornis cheela* поедает древесных змей, широкооротый коршун *Macheirhamphus alcinus* охотится на быстролетающих летучих мышей, ласточек и стрижей.

Крупных млекопитающих, которые сумели приспособиться к условиям влажного тропического леса, здесь мало, причем большую группу составляют приматы. В Африке это обезьяны колобусы (королевский *Colobus polykomos*, черно-красный *C. badius*), мартышки (мона *Cercopithecus mona* и диана *C. diana*), шимпанзе *Pan troglodytes* и горилла *Gorilla gorilla*, в Южной Америке это обезьяны ревуны *Aloautta* и капуцины, в Азии – тонкотелы *Presbytis*, гиббоны *Hylobatidae*, орангутаны *Pongo*, на Мадагаскаре – низшие приматы – лемуры *Lemuridae*. В Австралии и на островах Океании приматов нет, а их экологическую нишу занимают древесные кенгуру *Dendrolagus*, кукусы *Phalanger* и другие сумчатые. Большая часть этих видов питается растительной пищей (плоды деревьев, листья и ветки), но могут и ловить насекомых и мелких позвоночных животных.

Другими характерными фитофагами в Южной Америке являются ленивцы (двухпалые *Megalonychidae* и трехпалый *Bradypus tridactylus*). Ленивцы чрезвычайно медлительные животные, спящие по 15 часов в сутки. Дыхание и кровообращение у них замедленное, а температура тела может опускаться до +24–33°C. Здесь встречаются представители отряда непарнокопытные – тапиры (чепрачный тапир *Tapirus indicus*, обитающий в Азии, и живущие в Южной и Центральной Америке равнинный тапир *Tapirus terrestris* и центральноамериканский тапир *Tapirus bairdii*). Это крупные растительноядные животные (массой до 300 кг), голова которых вытянута в небольшой подвижный хоботок. Тапиры очень подвижны, могут прыгать, проползать под упавшими деревьями, часто сидят на зад, что не свойственно другим копытным, хорошо плавают и ныряют, отыскивая подводные растения или спасаясь от врагов.

Парнокопытные представлены белобородым пекари *Tayassu albirostris*, внешне похожим на кабана, и мелкими спицерогими оленями рода *Mazama*. Из крупных грызунов в дождевых лесах Южной Америки встречаются пака *Cuniculus paca* и агути *Dasyprocta*. Внешне они похожи одновременно на короткоухих кроликов и лесных предков лошадей. В тропических лесах Юго-Восточной Азии, островов Океании и Африки обитают крупные плодоядные крыланы *Megachiroptera* (размах крыльев у них до 170 см). Это родственники наших летучих мышей, которые, несмотря на свой грозный вид, питаются сочными плодами деревьев. Питаются они, разыскивая пищу в сумерках и ночью при помощи зрения и хорошо развитого обоняния. В экваториальных лесах Африки с густым подлеском обитает

антилопа бонго *Taurotragus eurycerus*. Передвигаются сквозь густые заросли лиан эти антилопы очень быстро и почти бесшумно, заложив рога за спину, отчего у старых животных мех за лопатками оказывается вытертым. В экваториальных лесах Африки обитает лесной жираф окапи *Okapia johnstoni*. Это крупное и чрезвычайно скрытное животное с короткой шеей. Окрашен окапи необычно: тело красновато-бурое, ноги белые с темными поперечными полосами на бедрах и плечах. Из относительно крупных копытных здесь встречаются кистехая *Potamochoerus porcus* и большая лесная свинья *Hylochoerus meinertzhageni*. В медленно текущих водоемах африканских дождевых лесов можно встретить редкого карликового бегемота *Choeropsis liberiensis*. Масса тела у него до 250 кг, а длина до 150 см. Среди африканских лесных грызунов важно отметить болотную *Malacomys longipes* и ржавоносную крысу *Oenomys hypoxanthus*, конголезского дикобраза *Atherurus centralis*, а также представителей жесткошерстных мышей *Lophuromys*.

Некоторые виды млекопитающих специализируются на поедании многочисленных в тропических лесах муравьев и термитов. В Африке и Юго-Восточной Азии ими питаются панголины, или ящеры *Pholidota*. Сходную экологическую нишу в Южной Америке занимают муравьеды (тамандуа *Tamandua tetradactyla* и карликовый муравьед *Cyclops didactylus*).

Хищники в дождевых лесах представлены различными видами кошачьих. В Южной Америке это ягуар *Panthera onca*, предпочитающий густые леса. Добычей ему служат олени, пекари, агути и капибары. Здесь же встречаются более мелкие кошачьи – оцелот *Leopardus pardalis* и онцилла *Felis tigrina*. В африканских и азиатских тропических лесах водится леопард *Panthera pardus*. У этого вида встречаются особи меланисты, которых называют черными пантерами. Их особенно много на о. Ява. Для тропических лесов Африки и Юго-Восточной Азии характерны мелкие хищники, принадлежащие семейству виверровых. Это циветты *Viverra* и генетты *Genetta* – небольшие зверьки с тонким вытянутым телом и длинным пушистым хвостом. К этому же семейству относятся полтора десятка видов мангустов *Herpestidae*. Среди них есть виды, специализирующиеся на питании ядовитыми змеями. Мангусты невосприимчивы к змеиному яду и обладают силой и ловкостью, что позволяет им справляться даже с королевскими кобрами (например, серый индийский мунго *Herpestes edwardsi*, описанный Р. Кипплингом в рассказе «Рикки-тикки-тави»).

**Районирование дождевых тропических лесов.** Существуют различные типологические классификации дождевых тропических лесов. Терминологический разнобой, сохраняющийся в отношении названий даже главных типов лесов влажных тропиков – одна из причин отсутствия единой согласованной классификации. Ниже мы приводим пример районирования дождевых тропических лесов по М. Б. Горнунгу (1984). Согласно его классификации, первый тип – это *равнинные многоярусные дождевые леса*, не имеющие сплошного травянистого покрова, с высотой деревьев в верхнем ярусе более 30 м, с наибольшим видовым разнообразием растений и животных в среднем ярусе, с редким подлеском в основном из молодых крупных деревьев, немногочисленными пальмами и другими не ветвистыми растениями, с относительно небольшим числом древесных лиан. Далее выделяют *аллювиальные дождевые леса* – тоже многоярусные, но с более обильным травостоем, многочисленными пальмами, наличием воздушных корней у многих видов деревьев. Третий тип – «*туманные*» *леса*, в которых самые крупные деревья редко достигают свыше 20 м, в них часты прогалины, возникающие по естественным причинам, и исключительное обилие эпифитов, древесных и травянистых лиан; приземный ярус здесь богат мхами, невысокими папоротниками, широколистными травами. Следующий тип – *болотистые леса*, приуроченные к понижениям рельефа с переувлажненными почвами, большим разнообразием пальм, которые иногда даже угнетают широколиственные вечнозеленые деревья. Пятый тип – *горные дождевые леса*, где лишь немногие деревья выше 30 м, с густым подлеском, многочисленными папоротниками и пальмами, довольно обильным травостоем. По мере увеличения высоты над уровнем моря здесь появляются деревья с игловидными листьями и бамбуки. Последний тип – прибрежные мангровые леса, которые иногда рассматриваются отдельно.

**Воздействие человека на животный мир дождевых тропических лесов.** В последние 20–25 лет в пределах дождевых тропических лесов произошла значительная антропогенная трансформация естественных местообитаний животных при резком усилении хозяйственной деятельности человека. Основные изменения связаны с массовой вырубкой лесов для заготовки древесины, освобождения участков земли для сельского хозяйства. Это приводит к обеднению видового состава животного населения, и в случае освоения больших территорий происходит смена дождевых лесов древесно-травянистыми формациями саванного типа. Экстенсивное земледелие,

перевыпас скота и другое использование людьми тропических лесов чаще всего приводит к глубокой деградации почвенно-растительного покрова с последующей мощной эрозией вплоть до формирования бесплодных тропических пустынь, трудно поддающихся какой-либо рекультивации.

В современных условиях основные экосистемы влажных тропиков, древние и сложные, биологически наиболее продуктивные и ценные по своему генофонду экосистемы планеты, необратимо деградируют и уничтожаются такими темпами, что это заставляет рассматривать их как по существу невозобновимые биологические ресурсы. Без обеспечения действенных природоохранных мер возможно почти полное уничтожение первичных экосистем влажных тропических лесов в течение жизни всего двух-трех поколений людей. Сохранению животного мира дождевых тропических лесов должно способствовать изменение социально-экономической ситуации в тех странах, где распространены эти леса, а также создание различных резерватов, в том числе на базе существующих заповедников и национальных парков.



Шитиков Дмитрий Александрович,  
Шариков Александр Викторович,  
Мосалов Алексей Александрович,  
Бабенко Владимир Григорьевич

## ГЕОГРАФИЯ ЖИВОТНЫХ

*Учебное пособие*

Редактор *Дубовец В. В.*  
Оформление обложки *Удовенко В. Г.*  
Компьютерная верстка *Ковтун М. А., Дорожкина О. Н.*

Управление издательской деятельности  
и инновационного проектирования МПГУ  
119571 Москва, Вернадского пр-т, д. 88, оф. 446  
Тел.: (499) 730-38-61  
E-mail: izdat@mpgu.edu

Подписано в печать 25.08.2014.  
Формат 60х90/16. Объем 16 п.л.  
Тираж 500 экз. Заказ № 306.

ISBN 978-5-4263-0138-2

