## Закономерности географического распространения организмов и их комплексов

## 1. Факторы распространения организмов

Подробный анализ разных факторов, влияющих на живые организмы и их сообщества, приводится в курсах экологии и таких биологических предметов, как ботаника и зоология. Все они могут выступать по отношению к расселяющемуся виду либо как положительные, либо как отрицательные. Территория (или акватория) с отрицательными факторами среды представляет собой барьер, преграду для расселения. Территория (или акватория) с положительными факторами, напротив, способствует быстрому расселению вида. При этом в некоторых случаях речь может идти о мостах (особенно часто имеют в виду мосты суши при расселении сухопутных животных и растений). Пространство с комплексом как отрицательных, так и положительных факторов может выступать в качестве фильтра, пропускающего лишь какую-то часть наиболее приспособленных форм.

Изменение каждого из параметров окружающей среды, например температуры, с точки зрения влияния на жизнедеятельность и, соответственно, на способность к расселению проходит ряд этапов. Минимальное или максимальное значение данного фактора ограничивает распространение. В интервале между ними существует зона оптимального значения данного параметра, наиболее благоприятствующая данному виду при прочих равных условиях. Эта оговорка совершенно необходима, ибо в конкретной обстановке действует целый комплекс разнообразных факторов, часто противоположной направленности. В результате ареал какого-либо одного фактора в пределах его оптимальных значений может быть сдвинут по отношению к ареалу конкретного вида, а иной раз и вообще не совпадать с ним.

Весь набор факторов среды образует бесчисленное множество возможных сочетаний, и исследование отдельных "изолированных" воздействий часто представляет собой трудную задачу для эколога. Нам же важно иметь в виду правило минимума, которое гласит, что при определенном минимальном значении какого-либо одного существенного для организма параметра окружающей среды изменения в благоприятную сторону других факторов уже не оказывают ожидаемого положительного влияния. Впервые этот принцип был сформулирован физиологом растений Либихом и часто называется правилом минимума Либиха. Действительно, если показатель влажности или температуры упал ниже какого-то порогового значения, то удобрения или количество света уже не окажут положительного воздействия на какой-либо организм. Если в пределах оптимальных температур соленость воды будет ниже какого-то уровня, то кораллы не смогут существовать, и, наоборот, при благоприятной солености они почти не выходят за пределы тропических вод при понижении температур.

Строго говоря, правило минимума отнюдь не абсолютно. Ряд факторов может компенсировать отрицательное воздействие других в пределах некоторых амплитуд. Так, например, северные элементы фауны и флоры при движении к югу часто удерживаются в заболоченных, влажных условиях. Южные элементы при движении к северу часто поселяются на более легких (песчаных) грунтах или в более карбонатных условиях, на выходах известняков или мела. Такого рода перемещения известны как правило смены стации, или как принцип экологического эквивалента.

Факторы среды можно классифицировать с разных позиций. Для биогеографических целей наиболее важны условия тепла и влаги для наземных сообществ, условия солевого состава и обеспеченности кислородом - для водных сообществ. Иначе говоря, гигротермический и геохимический режимы - определяющие, важнейшие показатели, ответственные за наблюдаемое разнообразие живой природы.

Можно выделять факторы по различным компонентам ландшафта (климат, почвы, рельеф, биотические сообщества). Особое место занимают факторы исторические, корни которых кроются в геологической истории как территории, так и конкретных таксонов представленных здесь организмов.

Биотические факторы чаще всего проявляются в результате таких процессов, как конкуренция, симбиоз, антибиоз и т.п. В последние тысячелетия появился новый мощный фактор - деятельность человека.

Биотические факторы влияют не только через различные непосредственные взаимодействия разных видов организмов.

Очень часто они носят косвенный характер, воздействуя обычно через трансформации среды обитания (включая изменения абиотических факторов). Организмы, которые заметно изменяют среду своего обитания и тем влияют на остальных членов сообщества, называют эдификаторами. Так, в ельниках эдификатором является тот или иной вид ели, в сосняках - сосны и т.п. Таким образом, часто (хотя в не всегда) эдификатор господствует по своей общей массе или численности на единицу площади и объема данного сообщества. Иначе говоря, эдификаторы часто являются одновременно и доминантами по признаку суммарной биомассы или численности.

Основные факторы среды прежде всего (по крайней мере для наземных сообществ) определяются зональностью в распределении температур и осадков по земному шару. Как известно, результатом этого являются природные зоны, сменяющие друг друга по мере удаления от экватора. Важна также долготная провинциальность, обусловливающая степень континентальности климата. Большое усложнение в идеальную картину вносят, конечно, горные цепи, соотношение площадей суши и морей и т.п. В горах также выражена зональность, которую обычно именуют высотной поясностью. В южных горах в самом общем виде иногда можно обнаружить аналогию высотных поясов с широтными зонами, хотя эти аналогии все же достаточно ограничены принципиально различной сезонностью таких факторов, как режимы освещенности, температур, а иногда и влажности. На общем фоне зональных изменений факторов среды проявляются также так называемые экстразональные и интразональные влияния, обусловленные наличием горных поднятий, межгорных котловин, заболоченных низин, различной экспозицией склонов и т.п.

В наибольшей степени зональные условия выражены на плоских междуречьях в пределах небольших абсолютных высот (до нескольких сотен метров), в пределах "средних" эдафических норм (исключая плохо дренируемые, слишком засоленные, карбонатные, песчаные и т.п. места). Такие условия принято называть плакорными. Однако существуют и различные условия, уклоняющиеся от плакорных, в первую очередь в долинах рек и озер. Такие условия называют интразональными. Интразональные группировки и сообщества ни в одной зоне не образуют зональных (плакорных) биоценозов (это узкое понимание термина) либо выходят на плакор в других (обычно соседних) зонах, используя интразональные местообитания как убежища в пределах неблагоприятной для них зоны (долинные дубравы в степной зоне, выходящие на плакор севернее). В последнем случае иногда употребляют термин экстразональные сообщества. Здесь по сути дела мы сталкиваемся с проявлением правила смены стаций (местообитаний), о котором упоминалось ранее.

Иногда употребляют также понятие об азональных сообществах, широко распространенных в пределах разных зон в виде отдельных участков, которые ближе друг к другу, нежели к соседним плакорным местообитаниям. Таковы, например, сообщества пляжей морских и озерных побережий, некоторые мелководья, болота и т.п. Однако здесь все же лучше говорить об интразональных сообществах.

Естественно, что во всех случаях употребления приведенных терминов никто не отрицает влияния собственно зональных гигротермических факторов, однако они оказываются сильно трансформированы (иногда компенсированы) эдафическими (почвенными), геоморфологическими, гидрологическими и другими местными и мало связанными с зональностью факторами среды.

Наконец, возвращаясь к историческим факторам, влияющим на распределение организмов по лику Земли, можно определить их как комплекс прежде всего экологических факторов, которые действовали в прошлом. Из-за действия этих факторов некоторые организмы встречали соответствующие преграды (барьеры) в распространении либо, напротив, могли воспользоваться мостами распространения. Все это привело к усложнению современного распространения живых существ, понять которое можно только с учетом комплекса палеогеографических факторов. Эти факторы и привели к хорошо выраженной биогеографической региональности, которая хорошо проявляется при сравнениях разных континентов, лежащих в пределах сходных зональных условий. Биогеографу остается лишь расшифровать этот эксперимент, поставленный природой и длящийся уже несколько миллиардов лет.

## 2. Конфигурация и структура ареала

В пределах ареала любого вида не все пространство равномерно и сплошь заполнено соответствующими организмами. В одних частях ареала они концентрируются в большем количестве, в других их меньше или же вообще нет. Отсутствие представителей определенного вида на каком-то участке ареала может быть временным и случайным, временным и закономерным (например, при отлете птиц с мест гнездований). Оно может быть и постоянным, связанным с тем, что пригодные для вида местообитания в данном участке отсутствуют. В последнем случае при изображении точного ареала в достаточном масштабе внутри основного контура области распространения окажется лакуна, "дырка", соответствующая этому постоянно незаселенному участку. При достаточности исходных данных с укрупнением масштаба изображаемой на карте территории число таких "дырок" увеличивается, ареал приобретает вид кружева со сложным неправильным узором. Этот узор еще более усложняется, если изобразить соответствующими способами (например, штриховкой разной интенсивности) еще и численность вида внутри ареала. Именно такое "кружево ареала" отражает реальную ситуацию в природе.

Допустим, однако, что с течением времени общая численность вида в пределах ареала равномерно и повсеместно уменьшается. Места с высокой плотностью преобразуются в места со средней плотностью, участки с низкой плотностью оказываются вообще ненаселенными и т.д. Что же произойдет? "Кружево" станет утончаться, расползаться на отдельные куски. Ареал из сплошного превращается в прерывистый, разорванный, дизъюнктивный. Разные части дизъюнктивного ареала обособлены в такой степени, что обмен особями между ними обычно полностью прекращается. Некоторые исключения могут быть у хорошо летающих птиц и насекомых, но и они сравнительно редки.

Для большинства растений и животных отрыв части ареала на 100 км и более от основной части приводит к такого рода изоляции, образованию дизъюнктивных ареалов. Более того, у некоторых организмов вполне достаточным расстоянием для независимого (в генетическом смысле) дальнейшего развития могут стать и несколько сотен метров - при наличии преград (например, широкой реки или морского пролива).

Если не иметь в виду какие-либо специальные цели, то больше всего для изображения ареалов подходят мелкомасштабные карты (мельче 1: 1000 000, чаще от 1: 10 000 000 до 1: 50 000 000). На карте масштаба 1: 10 000 000 разрыв в ареале на 100 км имеет размер в 1 см, и этого вполне достаточно для наглядного показа особенностей распространения на больших территориях. Наиболее обычное и простое изображение ареалов - оконтуривание области распространения вида, другого таксона или сообщества линией, заштриховка или заливка этой области. Нередко применяют и значковый метод - нанесение на карту конкретных местонахождений, а также сочетание этого метода с оконтуриванием. Гораздо реже удается показать внутреннюю структуру ареала вида с выделением участков разного уровня численности. Для этого необходимы данные об обилии этого вида в разных местообитаниях и данные (картографические) о распределении их по площади ареала. На прилагаемых рисунках можно видеть не только разнообразие конфигураций ареалов, но и разные способы их изображения.

Ареалы родов и других более высоких по сравнению с видом таксонов строятся, естественно, при сложении ареалов всех видов, входящих в соответствующую систематическую категорию. Показ в пределах родовых, семейственных и т.д. ареалов участков разной видовой насыщенности дает много дополнительной информации. В частности, здесь выявляется географическая приуроченность центров видового разнообразия, очаги скопления наиболее древних видов, территории с развитием молодых видов и т.п. Нередко центры видового разнообразия совпадают у самых разных групп организмов, что также может быть показано в виде соответствующих картосхем, дающих богатую пищу для размышлений.

Ареалы разных таксонов или разных сообществ с течением времени изменяются. Эти изменения связаны с общими процессами филогенеза (включая филоценогенез - историческое развитие сообществ), с изменениями очертаний суши и моря, лесов и пустынь, с ростом и разрушением гор, колебаниями климата. Большое влияние на очертания и особенно на структуру ареалов оказывает деятельность человека.

Распространение организмов всегда соответствует их требованиям к условиям среды. В неподходящих условиях они не могут выжить и оставить потомства. В то же время очень, часто тот или иной вид заселяет лишь часть (иногда - очень малую часть) территории с подходящими для его жизни условиями. Эта подходящая область представляет собой потенциальный ареал, заселить который виду не позволяют какие-то преграды - площади суши или акватории с неблагоприятными экологическими условиями. Преграды могут создаваться и другими организмами с более высокой конкурентной способностью.

Преодолев однажды преграду, вид может расселиться на новую территорию, расширить свой ареал. Часто преодоление преград происходит с помощью человека в результате сознательной или случайной акклиматизации. Кролики и опунции в Австралии, олени в Новой Зеландии, элодея и ондатра и Евразии, домовый воробей в Северной Америке - таких примеров накопилось уже много сотен. Изменение условий среды из-за деятельности человека также может вызвать расселение видов, расширение первоначального ареала. Примером этого может служить распространение многих видов-синантропов, в частности недавнее расселение скворца манны из Индии в Среднюю Азию.

Преобразование фактического ареала в сторону его совпадения с ареалом потенциальным приводит к тому, что в одном месте (в условиях симпатрии) встречаются сходные по требованиям к жизненным ресурсам среды организмы. Это, в свою очередь, сопровождается конкуренцией из-за ресурсов и может закончиться полной "победой" одного вида и вымиранием другого. Следовательно, расселение видов, "ломка барьеров" (десегрегация) сопровождается одновременным уменьшением видового разнообразия и пределах всей нашей биосферы. Общий генетический фонд планеты обедняется. Именно поэтому с научных позиций необходимо всячески приветствовать мероприятия по реакклиматизации (т.е. восстановлению существовавшего недавно ареала) и, как правило, не допускать акклиматизации, т.е. завоза экзотических для данной территории видов. Особенно ощутимый урон от акклиматизации потерпел животный и растительный мир Австралии и различных островов. Примером реакклиматизации может служить восстановление в нашей стране ареалов соболя и сайгака; примером акклиматизации, имевшей сравнительно небольшие отрицательные последствия при большом положительном экономическом эффекте, - расселение в Евразии ондатры, которая происходит из Северной Америки. Противоположный результат вызвал завоз с Дальнего Востока в Европу енотовидной собаки.

Ареалы могут с течением времени увеличиваться, могут и уменьшаться. Область первичного возникновения вида - первичный ареал - может поэтому находиться в пределах какой-то части современного ареала, но может быть и вне его пределов. Поэтому территории повышенного видового разнообразия отнюдь не всегда совпадают с очагами происхождения этих видов. Нередко такие территории по существу лишь "очаги выживания", рефугиумы, убежища. К тому же становление вида может происходить на очень больших площадях, однородных по условиям среды, и лишь затем первичный ареал может уменьшиться. Именно такого рода редукционные процессы и были наиболее характерными для последнего периода геологической истории, особенно с конца неогена. Все это определяет невозможность в большинстве случаев без дополнительных палеогеографических данных уверенно указать очертания первичного ареала или же центр географического происхождения вида и тем более высших таксонов.

Необходимо ясно представлять себе, что пространственно-временная динамика ареалов в конечном счете определяется соответствующими изменениями в популяциях вида. Колебания общего поголовья популяции - результат изменения соотношений в интенсивности размножения и смертности. Когда сдвиг направлен в сторону размножения, плотность популяции увеличивается. Это, в свою очередь, приводит к появлению тенденции к расселению "избытка" особей в периферические участки. Последние обычно имеют такие условия существования, которые не обеспечивают положительный баланс только за счет размножения. Наши рассуждения приводят, таким образом, к следующему выводу. Внутри ареала вида обычно существуют три зоны с разным характером динамики численности. В зоне оптимума, которая часто (хотя и не всегда) располагается вблизи от центра ареала, преобладает положительный баланс численности и избыток особей расселяется. В зоне оптимума, которая обычно приурочена к периферии ареала, наблюдается отрицательный баланс и уровень численности поддерживается в значительной части за счет иммигрантов. В промежуточной зоне баланс близок к нулю в среднем за много лет. В отдельные годы он может выходить за этот уровень в отрицательную или положительную сторону. Если на большей части ареала начнет преобладать положительный баланс, ареал может расширяться. В противоположной ситуации он сужается. Этот процесс называют пульсацией ареала. Пульсация такого рода весьма обычна тогда, когда граница ареала не совпадает с каким-либо резким физическим рубежом (горный хребет, водная преграда и т.п.). Так, в равнинных областях степного и полупустынного характера (например, в Казахстане) малейшие сдвиги в увлажненности (засуха или же, напротив, повышенные осадки) приводят к тому, что границы ареалов многих птиц пульсируют на расстоянии в десятки и даже сотни километров. Разумеется, другие организмы могут иметь значительно большие периоды таких пульсаций, связанные, например, с циклами солнечной активности в сотни и тысячи лет (это приводит к соответствующим циклам в распределении осадков).

Соотношение площадей указанных трех зон может очень сильно меняться. Обычно большая часть ареала имеет уравновешенный баланс, близкий к нулю. В случае ограничения ареала жесткими рамками физических преград (например, озеро, горный массив, остров, межгорная котловина) практически вся его площадь бывает занята такой нейтральной зоной модуляционного баланса. Однако в большинстве случаев имеет место все же ясно выраженное разделение на зону оптимума, нейтральную зону и зону пессимума. У самой границы ареала встречаются лишь редкие особи, которые не оставляют жизнеспособного потомства.

Нередко отрицательный баланс в периферической части ареала связан не только с постепенным ухудшением физико-химических условий среды, но и с увеличением конкуренции со стороны других организмов. Обычно эти два фактора действуют совместно. Ослабление конкуренции (например, в результате избирательного влияния человека) вызывает расширение ареала. Это же позволяет в условиях культуры успешно содержать и разводить различные виды растений и животных далеко за пределами их естественных потенциальных ареалов.

Приведенные рассуждения позволяют уяснить, что расселение организмов происходит в направлении от оптимальных территорий к территориям с менее благоприятными условиями. В то же время при "равной благоприятности" после снятия каких-либо преград (например, после появления перешейка на месте Берингова пролива) происходит взаимный обмен особями разных видов. Однако в этом случае более интенсивен поток иммигрантов (вселенцев) из более многочисленных популяций. Следовательно, более активно расселяются процветающие виды, обладающие более высокой численностью на единицу площади. Далее можно предполагать, что активнее будут расселяться виды, распространенные на большем пространстве (на котором больше и их общая численность). Именно поэтому заселение островов с материка намного превосходит обратное движение. Вдобавок материковые (и вообще более расселенные по площади) популяции обладают более высокой способностью к конкуренции.

Наиболее благоприятна для жизни наземных организмов область влажных тропиков (зона влажных экваториальных лесов). Именно эта область и послужила источником расселения многих форм, живущих в более суровых аридных или приполярных районах. По мере расселения, разумеется, происходили процессы видообразования. Одновременно часть расселявшихся форм останавливалась на тех или иных рубежах. В результате число видов растений и животных неуклонно падало, хотя выживавшие и приобретали особые адаптации к новым условиям. Общее падение видового разнообразия в районах с заметными колебаниями факторов и с периодически наступающими неблагоприятными условиями среды объясняется также тем, что выживают здесь лишь достаточно многочисленные популяции. Во влажных тропиках, напротив, могут существовать малочисленные популяции, которые не вынесли бы сильных колебаний условий среды.

Во всех случаях для распространения наземных организмов главнейшими факторами выступают режимы тепла и влаги. Именно сочетание этих двух параметров и определяют потенциальные ареалы как отдельных видов, так и целых сообществ. Неблагоприятное сочетание образует барьер для расселения, благоприятное способствует размножению и расселению. Изменение на протяжении геологического времени климатических условий и очертаний суши и моря соответственно приводило к снятию одних барьеров и возникновению других. Все это оказывало влияние и на характер фактического распространения видов. Эти же события давнего прошлого вместе с современными экологическими условиями определяют очертания ареалов видов и таксонов более высокого ранга. Ареалы сообществ (особенно более крупного ранга) в большей степени соответствуют современному распределению экологических условий, определяемых режимом тепла и влаги. Именно поэтому в специальной части описания особенностей тех или иных сообществ мы предваряем краткими гигротермическими характеристиками территории.

## 3. Типизация ареалов

Несмотря на громадное разнообразие ареалов, некоторые из них очень похожи друг на друга. Поэтому целесообразно выделять группы сходных ареалов, типизировать ареалы по величине, характеру очертаний (и разрывов - для дизъюнктивных), географической приуроченности. Общая классификация типов распространения организмов пока отсутствует. Обычно такую классификацию проводят, исходя из конкретных целей исследования.

Самые большие ареалы часто называют космополитическими. В действительности же повсеместно распространенных видов нет, как нет видов, охватывающих всю сушу или все воды. Принято считать, что космополитические ареалы должны охватывать не менее трети суши или вод земного шара. Для признания наземных организмов космополитами требуется их обитание по меньшей мере на всех материках, не считая Антарктиды. Но даже и при таком "послаблении" число космополитических видов высших растений и многоклеточных животных составит очень малую часть от всего их количества. Значительно больше космополитических родов и других высших таксонов.

Противоположны космополитам эндемики, имеющие маленькие ареалы. Узкоареальных видов сравнительно немного, еще меньше - родов и семейств. Подавляющее большинство ареалов представляют собой разнообразные переходы между отмеченными двумя крайностями.

Некоторые дизъюнктивные ареалы и сами дизъюнкции носят специальные наименования. Так, выделяют биполярные ареалы, охватывающие северные и южные широты с разрывом в тропиках; амфипацифическое и амфиатлантическое распространение (соответственно, с разрывом в Тихом и Атлантическом океанах). В Евразии обычны примеры арктоальпийских ареалов, которые охватывают высокие широты и высокогорья на юге с перерывом в промежуточных равнинных и низкогорных территориях. Близки к ним ареалы бореально-монтанные, связывающие лесные северные (таежные) и горные (горно-лесные) южные территории с перерывом в аридных, семиаридных, а также иногда и в неморальных (широколиственно-лесных) районах. Термин "циркумполярный" применяют к ареалам, протянувшимся вдоль всего или почти всего полярного круга. Пантропические ареалы охватывают тропики всех континентов (или всех океанов - для морских организмов).

Обычно при классификации ареалов для конкретных исследовательских нужд применяют наименования в соответствии с зональной и региональной их приуроченностью. Так, могут быть ареалы тундровые (частный случай циркумполярных), таежные, степные. Могут быть ареалы тундровые или таежные евразиатские или только сибирские. В то же время очень часто ареал охватывает несколько зон в пределах какого-то крупного региона. Примером могут служить ареалы европейские, дальневосточные, евразиатские, палеарктические, голарктические и т.п.

Ареалы, очертания которых близки к очертаниям природных зон (или даже под зон), принадлежат обычно видам, приуроченным к наиболее типичным зональным ландшафтам (местообитаниям), связанным с плакорными сообществами. Экологически более пластичные (эвритопные) виды обычно имеют обширные ареалы. То же можно сказать и о некоторых водных и околоводных обитателях, поскольку водоемы и их окружение всегда отличаются более стабильной и выровненной средой. Например, обыкновенный тростник и некоторые виды рясок обладают очень большими ареалами. Маленькие ареалы чаще встречаются при наличии хорошо выраженных барьеров для распространения - на островах и в горах. Известны эндемики отдельных горных вершин, островков, пещер или водоемов. Широко известен своими многочисленными эндемичными животными Байкал - самое глубокое и полноводное пресное озеро в мире.