

П. П. Второв, В. Н. Второва

ЭТАЛОНЫ ПРИРОДЫ

(ПРОБЛЕМЫ ВЫБОРА И ОХРАНЫ)

к 990623



Москва «Мысль» 1983

57

~~ББК 28. 088~~

В 87

РЕДАКЦИИ
ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Рецензенты:

доктор биол. наук, профессор А. Г. Воронов,
кандидаты геогр. наук Н. Н. Дроздов и Р. И. Злотин

В $\frac{2001050000-112}{004(01)-83}$ 104-82

НЕОБХОДИМОСТЬ ЭТАЛОННЫХ УЧАСТКОВ ПРИРОДЫ

За последние годы в мировой природоохранной практике существенно изменились представления о целевых назначениях заповедных территорий. Все большую роль начинают играть концепции, связанные с общим развитием экосистемных работ. Широкое признание биогеоценотические и экосистемные направления получили в середине нашего столетия в период подготовки и реализации Международной биологической программы (МБП). Выяснилось, что без научно обоснованной сети охраняемых участков природы (биосферы), служащих эталонами ненарушенных, естественных сообществ, создание более или менее надежной теории биосферных процессов становится невозможным. В то же время такая теория совершенно необходима при всевозрастающем влиянии человеческой деятельности на природу, ибо метод проб и ошибок должен быть заменен научным прогнозированием и моделированием заранее планируемых воздействий. Требуемое жизнью интенсивное развитие теоретических направлений во всех науках, связанных с исследованием природы, сильнейшим образом зависит от наличия эталонных участков.

В этой связи встает задача оценки территорий как эталонов той или иной обитаемой части нашей Земли на основе биосферной бонитировки. В нашей стране проблема комплексного изучения территории для выбора и обоснования выделения охраняемых участков природы (биосферных заповедников) успешно решается объединенными усилиями многих научных учреждений и ведомств. В предлагаемом исследовании сделана попытка подхода к решению этой задачи с биогеографических позиций, ибо организмы не только составляют мощную геохимическую и энергетическую «силу», поддерживающую благоприятные для человека условия окружающей среды, но и представляют собой наиболее уязвимое звено, подверженное необратимой деградации при неправильном природопользовании. Велика также их индикационная роль, обусловленная высокой чувствительностью к различным воздействиям и огромным разнообразием форм организмов.

СИНТЕТИЧЕСКАЯ БИОГЕОГРАФИЯ И ОЦЕНКА ЭТАЛОННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Современное направление биогеографических, зоогеографических и фитогеографических исследований, характеризующееся привлечением идей и методов широкого круга научных дисциплин (географических и биологических) на базе комплексных количественных показателей, именуется нами синтетической биогеографией. Синтетическая биогеография рассматривает конкретные территориальные комплексы как бы

с разных сторон, освещая то одну, то другую их черту, выявляя разные их аспекты и особенности, которые даются в сравнимых показателях и в дальнейшем сопоставляются. Более полное выявление биогеографического своеобразия территории необходимо и для определения ценности территории, предполагаемой для включения в сеть эталонных участков биосферы. Тенденции развития теории синтетической биогеографии и ее современное состояние в значительной степени определяют и будут определять оценочную шкалу биосферных эталонов. Поэтому выработка принципов такого рода бонитировки неизбежно требует теоретического осмысления основ современной биогеографии, определения наиболее перспективных путей ее развития, «точек роста» новых жизнеспособных направлений.

Становление биогеографии как науки можно проследить на примере развития зоогеографии, которая формировалась в несколько этапов. Основные принципы ландшафтной зоогеографии, сформулированные А. П. Кузякиным (1951) и А. Н. Формозовым (1951), нашли затем сильную поддержку и продолжение в трудах коллектива кафедр биогеографии географического факультета Московского университета, а также отдела биогеографии Института географии АН СССР. В дальнейшем выявились некоторые расхождения между позициями ученых, хотя основные принципы и точки зрения остаются весьма близкими (Кузякин, 1951; Воронов, 1963, 1967, 1973, 1976; Чельцов-Бебутов, 1970). На развитие тенденции к синтезу в биогеографии сильное влияние оказали исследования по МБП, а также оформление в недрах ландшафтоведения геофизики ландшафта (Арманд, 1967). К сожалению, дать более или менее полный обзор хотя бы только основных публикаций здесь не представляется возможным. За последние годы появилось немало статей и книг, имеющих отношение к обсуждаемым вопросам (см. обзор А. Г. Воронова, 1976).

Начальный период исследований, проведенных авторами, характеризовался зоогеографическими работами, основанными на количественных учетах животных в разных природно-территориальных комплексах. При этом круг различных групп организмов все время расширялся: к позвоночным присоединялись беспозвоночные и другие многоклеточные обитатели почв и напочвенных ярусов. В качестве полноправных компонентов исследовались и растительные организмы. В результате оказалось возможным приблизительно оценить вклад различных групп организмов как в общие запасы биомассы, так и в потоки энергии в различных биотических сообществах. Первые этапы такого рода комплексных, в значительной степени уже синтетических биогеографических работ (Второв, 1968, 1971) привели к осознанию того, что количественные характеристики биотических сообществ могут быть получены при сравнительно малых затратах времени и силами немногих исследователей. Этого можно добиться путем некоторой генерализации результатов (напр., учитывая обилие и суммарный обмен — метаболизм — не отдельных видов, а целых групп), а также благодаря тому, что в большинстве сообществ на долю немногих видов и групп приходится большая часть особей, большая часть биомассы и большая доля от суммарного метаболизма. В дальнейшем указанную методику исследований использовал в своей работе Р. И. Злотин (1975), собравший исключительный материал в условиях экспедиций в труднодоступные районы сыртов Тянь-Шаня.

Развитие биогеоценотических (Сукачев, 1964, 1967; Дылис, 1975; Рафес, 1968) и экосистемных концепций, а также системных тенденций в физической географии (Арманд, 1967, 1975; Герасимов, 1976) повлияло на ряд теоретических установок биогеографии, внесло в них много ценного и полезного. В то же время, примерно к 1970 г., особенно явно обозначился разрыв, касающийся не только терминов (терминологический разрыв существовал всегда), но и сути некоторых важных понятий. Это объяснялось, видимо, тем, что под влиянием МБП комплексными проблемами изучения природы стали заниматься многие исследователи, до того мало связанные с такого рода изысканиями.

Принципы и методы оценок территорий эталонных участков биосферы пока еще окончательно не определены. Уже сейчас видно, что это сопряжено с решением многосторонних теоретических задач, а также требует постановки специальных полевых и экспериментальных работ. Важно подчеркнуть следующее. С одной стороны, большая часть проблем в той или иной степени совпадает с рядом направлений экологии и географии, призванных разрабатывать теоретические вопросы эволюции биосферы, а с другой стороны, специфика бонитировочных природных исследований выявляется благодаря разносторонней оценке изучаемой территории, которая часто отсутствует в академических разработках.

Указанное совпадение проблем представляется весьма положительным, поскольку оно гарантирует использование достижений многих биологических наук и наук о Земле, одновременно давая возможность участвовать в общем фронте комплексных исследований биосферы. Важность и актуальность таких исследований в настоящее время ни у кого уже не вызывает сомнений.

В последние годы значительно окрепло и добилось успеха направление в экологии и биогеографии, исследующее роль разных организмов в экосистеме. Результаты его особенно ярко показаны на ряде совещаний по проблемам роли животных в природных комплексах, созванных ИЭМЭЖ АН СССР, ИГ АН СССР и Московским обществом испытателей природы. Основное внимание в указанных исследованиях уделено влиянию деятельности животных на продукционную способность автотрофных организмов (зеленых растений), при этом показано, что это влияние реализуется главным образом косвенно. Роль животных в экосистемах, их средообразующая деятельность выявляются при комплексном и системном подходе. С таким же подходом связаны и более общие балансовые направления в экологии, получившие широкую известность во время МБП. В связи с этим встречается иногда и крайняя точка зрения, при которой всякие комплексные и количественные исследования сообществ и экосистем сводятся лишь к выяснению роли разных групп в функционировании всего комплекса. Сейчас все больше подтверждений находит мысль о том, что практически все группы организмов важны для правильного функционирования экосистем. Ценность почти всякого вида организмов как представителя общего генетического фонда биосферы также вызывает все меньше сомнений. Это само по себе уже свидетельствует о том, что нельзя однобоко подходить к комплексным характеристикам сообществ. Кроме того, такие характеристики имеют многостороннюю индикационную ценность, ибо живые организмы и их комплексы очень тонко реагируют на всевозможные изменения среды, а также долго



Лаборатория и жилье Тяньшанской высокогорной физико-географической станции АН Киргизской ССР расположены на высоте 2500 м над ур. моря

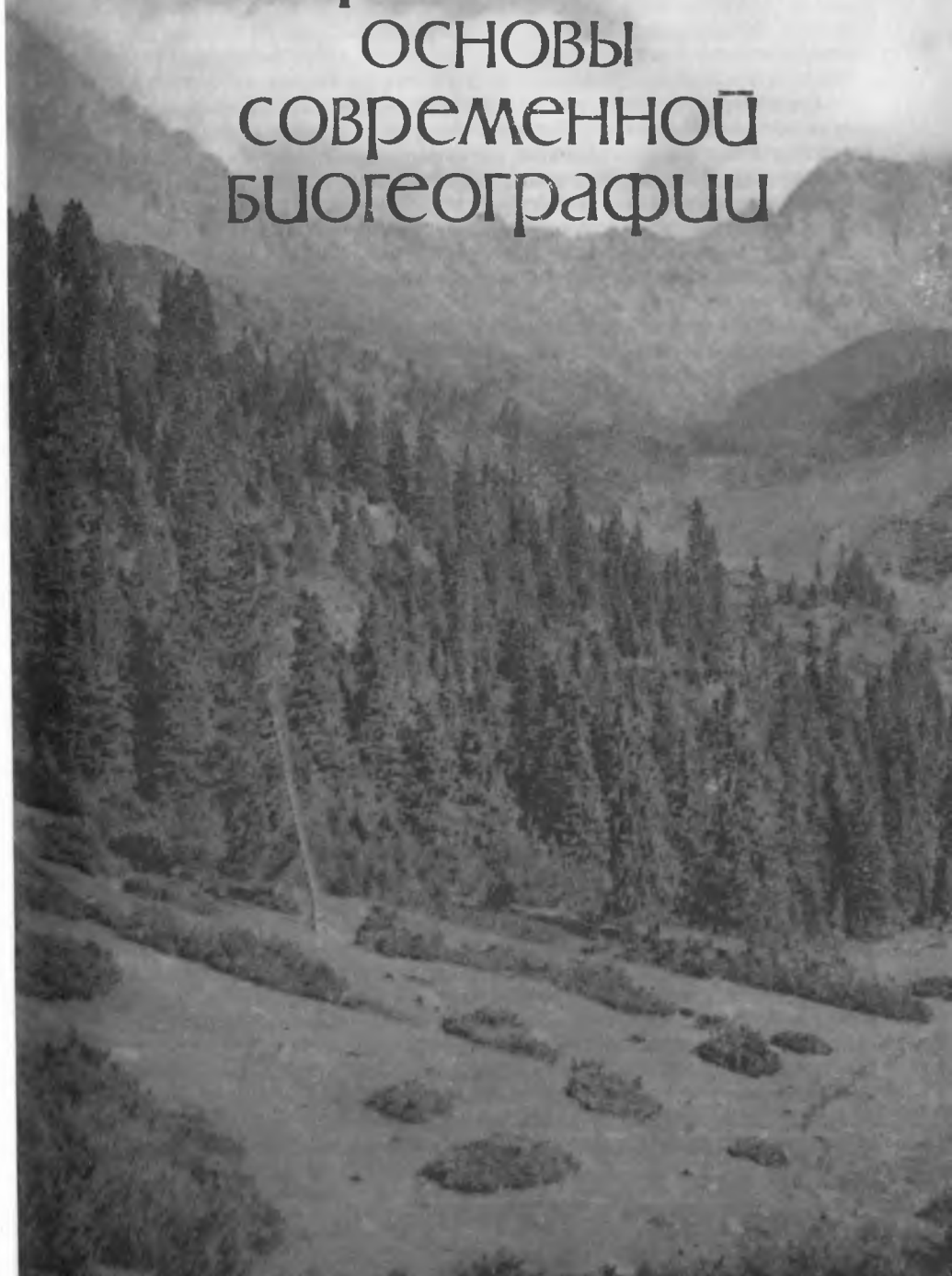
сохраняют в своей структуре «память» об уже прошедших, прошлых воздействиях, о минувших событиях.

Такого рода индикационные способности живых компонентов природы пока еще используются крайне недостаточно. Это и понятно, учитывая их весьма слабую изученность. Исследования по биогеографической бонитировке относятся к одному из аспектов, связанному с использованием высоких индикационных способностей организмов в специфических целях. При этом большая комплексность работы и полнота охвата всех групп все же не так велики, как в балансовых исследованиях. Это дает возможность более быстрого охвата широких территорий для сопоставлений. В данной работе отражено стремление в первую очередь показать то, что мало изучено и что остается еще для исследований широкое поле деятельности. Возможно, приведенные соображения, а также результаты конкретных полевых работ будут полезны для дальнейших разработок бонитировочных принципов.

В основе данного исследования лежат материалы многих лет стационарных и экспедиционных работ, охватывающих период с 1962 по 1973 г., вначале на базе Тяньшанской высокогорной физико-географической станции АН Киргизской ССР, затем на базе Центральной лаборатории охраны природы Министерства сельского хозяйства СССР. За большую помощь в работе и критические замечания авторы выражают глубокую благодарность А. П. Кузякину, А. Г. Воронову, В. И. Сычевской, Е. Ф. Мартыновой, Н. Н. Дроздову, Р. И. Злотину, Ю. И. Чернову, Ю. Г. Пузаченко, Е. З. Таскаевой, В. М. Макееву, С. Е. Карасевой.

На склонах гор вокруг отдельных деревьев или целых групп деревьев простираются луга. Так выглядит лесной биогеоценоз в горах Терской-Ала-Тоо

Некоторые
теоретические
ОСНОВЫ
современной
биогеографии



Биогеография занимается изучением географического распределения организмов и их сообществ. На основе знания этого распределения с учетом экологических особенностей и родственных связей разных видов и групп, с учетом современных физико-географических и палеогеографических характеристик территории биогеография призвана выявить закономерности распределения организмов и сообществ, вскрыть причины этого распределения, причины структурно-функциональных и исторических особенностей живого покрова нашей планеты.

Знание биогеографических фактов и закономерностей необходимо для решения сложных и ответственных проблем охраны и рационального использования ресурсов биосферы. В этом практические цели биогеографии смыкаются с задачами общей экологии, с задачами ряда других биологических наук и наук о Земле. Специфика синтетического биогеографического подхода состоит, с одной стороны, в получении комплексных, сопряженных данных об органическом мире той или иной местности, а с другой — в сравнительно-географическом подходе к анализу и интерпретации этих данных.

Биогеография с помощью сравнительно-географических методов исследования способна в принципе прогнозировать результаты различных планируемых и случайных воздействий на природу. При этом биогеограф выступает как бы в качестве наблюдателя и толкователя экспериментов, поставленных самой природой. Специально поставить такие эксперименты нельзя — это или слишком рискованно для биосферы, или же требует тысячелетий для получения окончательных результатов. Впрочем, биогеографическая интерпретация различных воздействий человека на живую природу также может дать ценные сведения, которые окажутся необходимыми в будущем.

Теоретически вполне оправданно, на наш взгляд, рассматривать зоогеографию и фитогеографию как части биогеографии (Воронов, 1963, 1973). При этом, видимо, целесообразно широкое понимание этой синтетической науки, что способствует более полному использованию достижений разных наук. Зоогеография и фитогеография в широком смысле этих понятий четко различаются по своим объектам изучения. В то же время закономерности распространения и процессы, вызывающие то или иное распределение организмов по лику Земли, имеют много общего. Существующие же различия в этом отношении между разными группами животных, пожалуй, превосходят по своей амплитуде соответствующее разнообразие в мире растений. Это обусловлено, в частности, значительно большим видовым (и вообще таксономическим) и экологическим разнообразием животных.

В современной зоогеографии сосуществует немало направлений и школ, основанных на весьма различных подходах к интерпретации

исходных эмпирических материалов о распространении животных. Эти направления развивались в значительной степени обособленно, по мере развития зоогеографии их число неуклонно увеличивалось, и только в сравнительно недавнем прошлом появились более или менее устойчивые попытки их сопоставления и взаимного синтеза теоретических достижений. Наиболее удачно осуществил такой синтез при рассмотрении конкретной территории Е. Н. Матюшкин (1972), работу которого можно считать крупным событием в отечественной зоогеографии за последние годы. Он выдвинул следующий план зоогеографического изучения любой территории: «... от классификации фаунистических элементов, с одной стороны, и типологии сообществ — с другой, через характеристику фаунистического «колорита» сообществ, объединяющую как в фокусе выводы двух предшествующих этапов анализа, к районированию и исторической интерпретации полученных данных». Иными словами, вначале на основе ареалологических данных и сведений о степени филогенетического родства разных таксонов выявляются «фаунистические элементы», т. е. географо-генетические группы. Затем выясняется удельный вес этих групп как в конкретных фаунах, так и в конкретных сообществах. При дальнейшем рассмотрении выявляется, что географогенетический и ценотический аспекты неразрывно связаны между собой и служат базой для районирования и исторических реконструкций. Последние представляют собой продолжение экологической зоогеографии в прошлое для объяснения современной картины строения сообществ и их состава, т. е. для вскрытия закономерностей филоценогенеза (Сукачев, 1964).

Как видим, эмпирическая основа современной зоогеографии формируется не только за счет традиционных фаунистических и ареалологических сведений, но и главным образом за счет данных об особенностях животного населения, за счет данных по сообществам организмов. При этом именно ценотический аспект разработан еще слабо.

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ СТРОЕНИЯ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМ И БИОСФЕРЫ В ЦЕЛОМ

КОНЦЕПЦИЯ ЭКОСИСТЕМЫ

Под экосистемой принято понимать природные комплексы, образованные живыми организмами и средой их обитания, связанными между собой обменом веществ и потоком энергии. Вещественно-энергетические потоки регулируются при участии информационных взаимодействий. Часто границы экосистемы выделяет исследователь, исходя из конкретных задач. При этом возникает необходимость классифицировать экосистемы на основе тех или иных принципов, с учетом конкретных задач. Классификация предполагает предварительное знание объектов. Однако исследователи часто находятся в таком положении, что могут классифицировать экосистемы лишь условно, на основании каких-то недостаточно установленных или гипотетических свойств. При этом можно как исходить из очень общих и поверхностных сведений, так и опираться на точные, но формальные критерии. Примером последних может служить произвольно принятая

масштабность, за пределами которой тот или иной компонент считается «элементом» системы, далее неделимым. В другом случае он может сам рассматриваться как система.

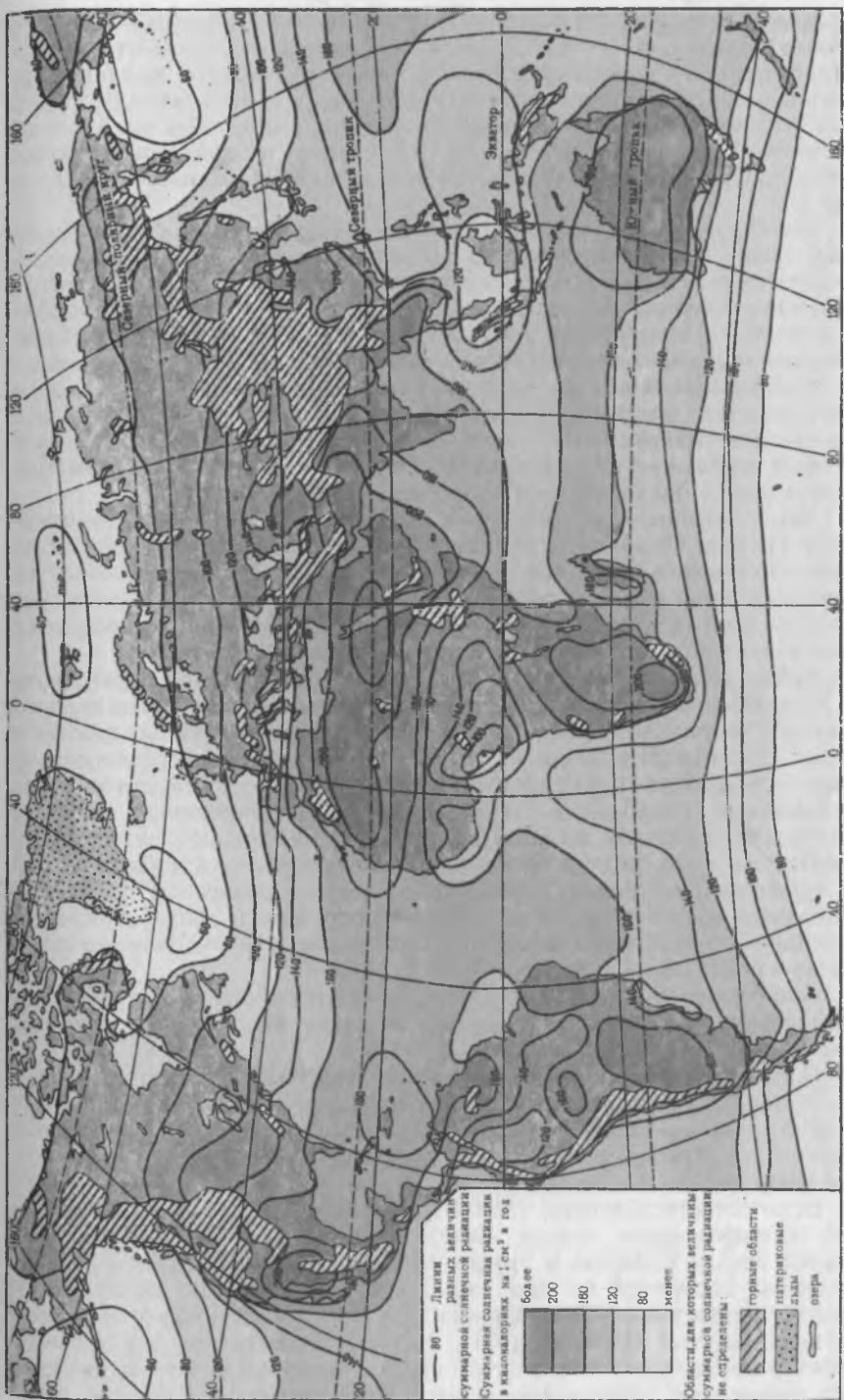
Очень близко к понятию экосистема стоит представление о биогеоценозе. При этом первоначально подчеркивалось, что биогеоценоз — специфически взаимодействующая совокупность однородных природных явлений на земной поверхности. Кроме того, часто указывалось, что биогеоценоз представляет собой наименьшую «самостоятельную» ячейку при подразделении биосферы (обитаемой части биосферы). Однако в определение не вводился в явном виде критерий однородности (неделимости). Неявно он присутствовал в примерах конкретных биогеоценозов в виде масштабно-пространственных придержек. Термины биогеоценоз и экосистема часто употребляются как синонимы, хотя биогеоценоз следует понимать как частный случай более общей и широкой концепции экосистемы, т. е. рассматривать его как экосистему определенного ранга в классификационной системе. Этот ранг соответствует наименьшей типологической единице фитоценозов — ассоциации. Таким образом, экосистема в границах растительной ассоциации и есть биогеоценоз (Дылис, 1975).

Часто биогеоценоз масштабно приравнивают к фации — наименьшей категории территориальных комплексов, обычно принимаемой в ландшафтоведении (физической географии). Понятие ландшафта территориально совпадает с экосистемой более крупного размера и большей сложности. Рассуждения о соотношении указанных терминов выходят за рамки настоящего труда. Подчеркнем лишь, что конкретные исследования, в которых эти понятия используются, часто дают очень ценный материал. Это же касается некоторых специфических методов (напр., картографический, аэрофотометоды и т. п.), привлечение которых необходимо при комплексном изучении экосистем.

Нам представляется, что концепция экосистемы — наиболее подходящий фундамент для развития синтетических биогеографических исследований биосферы с условием, что таковые будут включать в себя факты и методические достижения различных биологических и географических дисциплин (напр., таких, как общая экология, физическая география, геофизика и геохимия ландшафта, физика биосферы и т. п.). Преимущества этой концепции — в отсутствии жесткого пространственного и масштабного, генетического и геохимического критериев. Она свободна от априорных гипотетических положений о степени дискретности и «дальнейшей неделимости», о степени взаимной обусловленности компонентов и их организованности. Указанные характеристики можно получить только в результате интенсивных исследований.

РАЗДЕЛЕНИЕ НА БЛОКИ

При разделении экосистемы с функциональных позиций с учетом характера трансформации энергии и вещества выделим следующие блоки: А — радиация Солнца, В — атмосфера (конкретнее — определенная смесь газов, взвешенных твердых и жидких веществ, взаимодействующая с другими блоками экосистемы), С — почвогрунт (без учета живых организмов), D — фотоавтотрофные организмы,



Солнечная радиация

Е — хемоавтотрофные организмы, F — хемогетеротрофы — биофаги первого порядка, G — хемогетеротрофы-сапрофаги, H — прототрофы-сапрофаги, K — хемогетеротрофы — биофаги высших порядков (в основном второго и третьего). В некоторых случаях целесообразно выделять также блок L — фотогетеротрофы. Если первые три блока не требуют особых пояснений, то остальные нуждаются в более подробной характеристике (см. схемы солнечной радиации, осадков и др.).

Фотоавтотрофные организмы — зеленые растения, характеризуются тем, что в качестве источника энергии для построения органических веществ (для формирования биомассы) ими используется солнечная радиация, вода, источником углерода служит CO_2 атмосферы и почвы, а источником азота являются минеральные соединения. *Хемоавтотрофные организмы* в качестве источника энергии используют минеральные вещества (энергию химических связей), переводя их в более простые соединения. Эти же соединения используются и для пополнения значительной части вещественного бюджета, который целиком основывается на неорганических источниках. Группа состоит из некоторых бактерий (хемосинтезирующие бактерии).

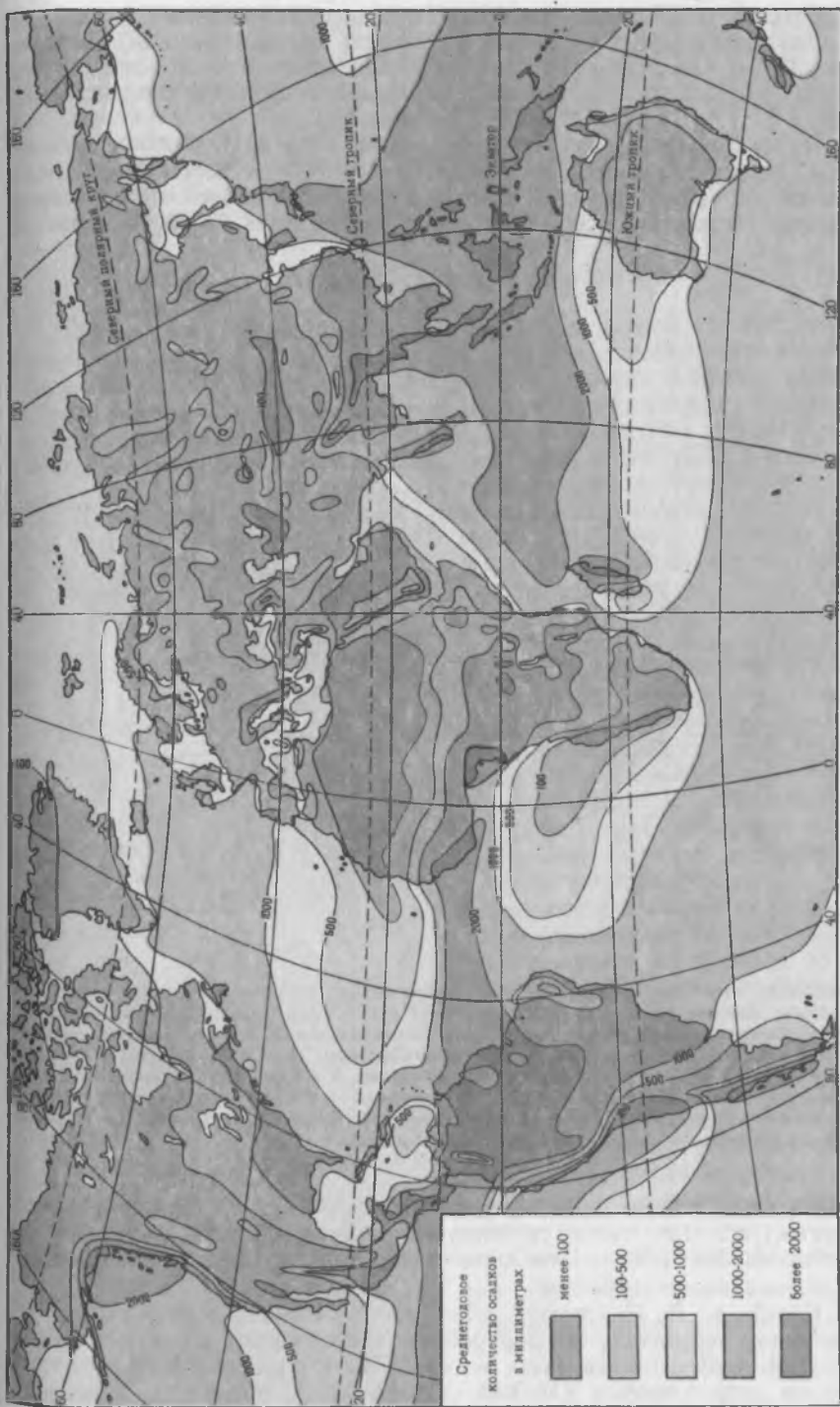
Хемогетеротрофы — наиболее сложная в функциональном отношении группа. Она же насчитывает значительно большее количество видов организмов, чем все остальные, вместе взятые. В качестве источника энергии, углерода и азота используются органические вещества других живых существ (включая их остатки после отмирания и метаболиты, выделенные во внешнюю среду).

Хемогетеротрофов можно на определенном этапе рассматривать как один блок, но мы показали их в виде нескольких: биофагов первого и высших порядков и сапрофагов. Указанные три группы занимают весьма различные позиции в системе трофических (энергетических) уровней и обладают разными регуляторными возможностями. Так, деятельность сапрофагов, приводящая к освобождению веществ минерального питания, положительно влияет на блок фотоавтотрофов. Влияние же на последних биофагов первого порядка, стоящих на том же трофическом уровне, гораздо сложнее и в общем отрицательно. Сложность взаимоотношений хемогетеротрофов и фотоавтотрофов постоянно приводит к своеобразию филогенетических особенностей живых организмов.

Фотогетеротрофы — организмы, промежуточные между хемогетеротрофами и фотоавтотрофами. К ним относятся некоторые простейшие и, видимо, лишайники.

Прототрофы в качестве источника энергии и углерода используют органические вещества. Основная масса их — сапрофаги. В качестве источника азота они способны довольствоваться минеральными веществами. Эта группа состоит из грибов, актиномицетов и некоторых бактерий.

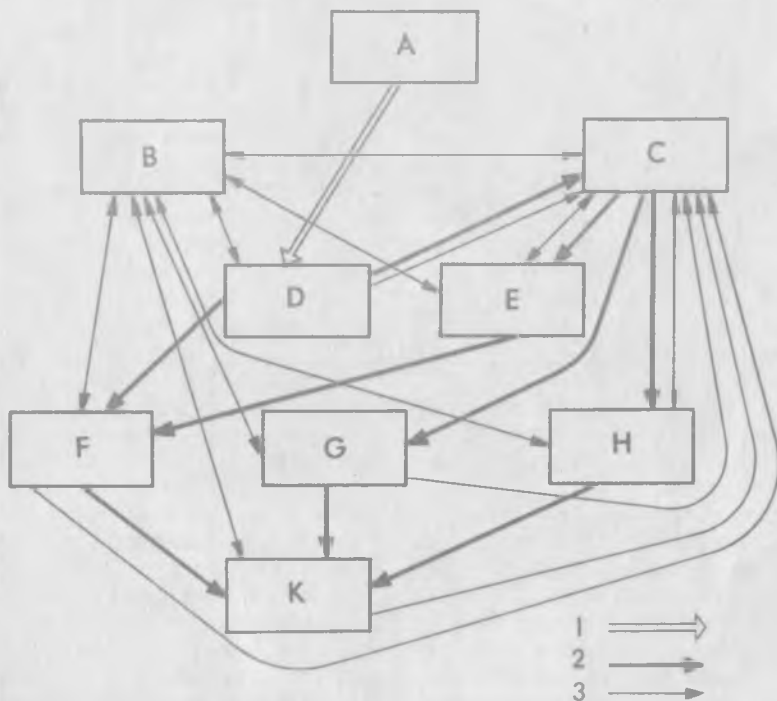
Если попытаться представить графически потоки энергии, вещества и информации между выделенными здесь блоками, то получится весьма сложная и трудно читаемая картина. Поэтому целесообразно сослаться на ряд схем, которые отдельно показывают характер вещественно-энергетических и информационных взаимосвязей в экосистеме (Второв, 1971). Потоки вещества не могут иметь характер круговорота в замкнутом цикле. Значительная часть химических элементов длительное время циркулирует с той или иной



Среднегодовое количество осадков

скоростью в экосистеме. Однако часть вещества из блока С переходит в геологические циклы с совершенно иной шкалой времени, часть из блока В выносятся за пределы биосферы. Элемент А, естественно, не связан вещественными взаимодействиями с другими блоками (см. схему).

Потоки превратимой энергии однонаправленны. Фотосинтетически активная радиация (ФАР) идет от А к Д, и затем происходит дальнейшая трансформация энергии химических связей органических веществ. Несколько особняком стоит взаимосвязь С—Е. Элемент В



Основные потоки превратимой энергии и потоки вещества между блоками экосистемы. 1 — энергия ФАР, 2 — энергия химических связей (органических веществ, а для Е — неорганических), 3 — потоки неорганических веществ. Блоки: А — радиация Солнца, В — атмосфера, С — почвогрунт, Д — фотоавтотрофные организмы, Е — хемоавтотрофные организмы, F — хемогетеротрофные организмы — биофаги первого порядка, G — хемогетеротрофы-сапрофаги, Н — прототрофы-сапрофаги, К — хемогетеротрофы — биофаги высших порядков

не участвует в трансформации превратимой энергии. Непревратимая энергия (тепло) не может служить источником для непосредственного использования организмами, однако обуславливает протекание многочисленных взаимодействий.

Блоки А, В, С служат источником сигналов, однако сами не способны к восприятию и переработке информации. Эта способность присуща живым организмам, которые имеют возможность реагировать на существенные для них сигналы, т. к. обладают «памятью»

(хранение и накопление наследственной информации в нуклеиновых кислотах, а для индивидуума — также в нервной системе и других образованиях) и имеют «программу» поведения. Кибернетические представления о процессах на уровне экосистемы и биоценоза пока мало развиты, но, вероятно, имеют перспективы стать инструментом исследования.

Все сказанное лежит в основе системного подхода, который ориентирует исследователя на раскрытие целостности объекта, на выявление в нем многообразных типов связей.

О ХАРАКТЕРЕ СВЯЗЕЙ В ЭКОСИСТЕМЕ

Выше уже упоминалось о трех типах связей (вещественные, энергетические и информационные) между компонентами любой экосистемы. Их изученность на разных уровнях подразделения по элементам еще очень недостаточна. Исторически прежде всего начали изучаться вещественно-энергетические взаимосвязи в рамках классической трофодинамики и моделей типа «хищник-жертва».

Кроме того, появились представления о группировках, сообществах отдельных групп организмов, связанных общностью местообитания. Последнее направление особенно интенсивно развивалось в рамках геоботаники (см. схемы). Некоторые черты сходства с геоботаническими концепциями можно усмотреть также в гидробиологических работах, посвященных бентосным группировкам (Виленкин, 1972). И в том и в другом случае исследователи имеют дело с группировками преимущественно одного трофического уровня, поэтому говорить о непосредственных энергетических связях между ними не приходилось. Что касается косвенных взаимодействий, то в ряде случаев было показано, что такая система стремится к их минимизации (Ивлев, 1962). Такие же выводы, касающиеся наземной растительности, появились позже и не нашли особого распространения. В последнее время выясняется очень большая роль трофических связей так называемого нехищного типа, которая особенно характерна для низших



Трансформация энергии в пищевой цепи или трофические уровни в экосистеме (по Дювиньо, Танг, 1968)

990623

организмов водной среды. Эти связи осуществляются путем выделения в раствор различных метаболитов (Хайлов, 1971). Несомненно, что такого рода «экологический метаболизм» происходит в почвах наземных экосистем.

Таким образом, для экосистемы характерно значительное разнообразие связей различной природы. Последнее время исследователи стремятся включить в сферу своих анализов новые их типы (напр., сенсорные связи). Все это, с одной стороны, открывает новые интересные перспективы, а с другой — все более проблематичной становится возможность отыскания неких универсальных единиц для измерения силы воздействия организмов и их связи друг с другом.

К ВОПРОСУ ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ, СТАБИЛЬНОСТИ И СТЕПЕНИ ОРГАНИЗОВАННОСТИ НА УРОВНЕ ЭКОСИСТЕМЫ

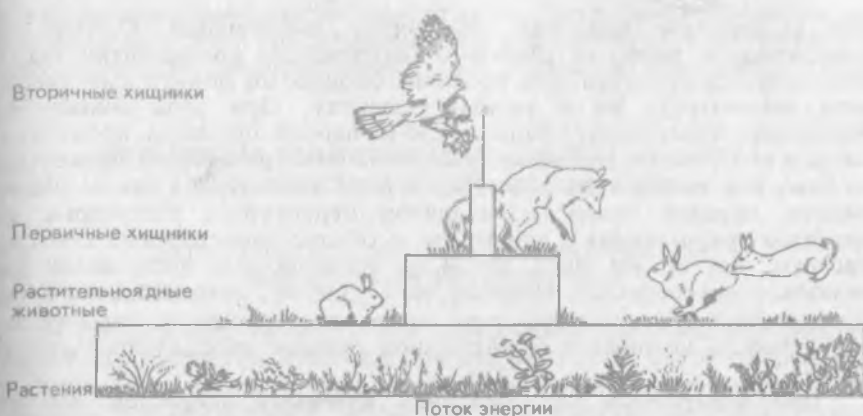
Указанные в заголовке термины не имеют однозначного определения, когда они касаются экосистем или их крупных блоков, однако эти понятия последнее время все чаще вводятся в орбиту наших обсуждений. Для выяснения эффективности функционирования, видимо, необходимо допустить наличие какой-то «цели» у системы (телеономический подход). Поскольку такие допущения могут быть различны, постольку и оценка эффективности функционирования также будет разной.

Говоря о живых организмах, часто предполагают их стремление «к максимизации биомассы», которое в крайних случаях приводит к так называемым «экологическим взрывам». С другой стороны, также подчеркивается их «стремление» к сохранению устойчивости, структурной организованности. Однако и та и другая «цель» требует соответствующих энергетических затрат, и, таким образом, в этом плане они конкурируют.

Большинство экологов считает разнообразие трофической сети, выраженное в информационных единицах (на базе оценки вероятности переноса энергии по тому или иному каналу), мерой стабильности сообщества (модели Р. Макарура и т. п.). Близка к этому и такая же оценка статической картины «видового» или «группового» разнообразия (через вероятность распределения биомассы или энергии по видам или группам сообщества). Результат оценки разнообразия будет, как и во многих других случаях, зависеть от числа и характера выделенных нами элементов экосистемы.

Известно, что при прочих равных условиях (отношение поверхности к массе, температура среды и т. д.) метаболизм покоя выше у более высокоорганизованных живых существ. Это показано при сопоставлении крупных филогенетических групп организмов (типов, классов) и при более дробном делении. Так, напр., установлено, что при прочих равных условиях обмен веществ у более высокоорганизованных плацентарных млекопитающих выше, чем у сумчатых. Указанное явление объясняется тем, что поддержание высокоорганизованной структуры требует дополнительных «вложений» энергии для противодействия закону необратимого рассеяния энергии.

Касаясь оценки степени организации на уровне сообщества, Б. Паттен (1966) утверждал, что «разумным способом количественной



Экологическая пирамида, отражающая чистую продукцию на каждом трофическом уровне. В данном случае эффективность использования энергии на разных уровнях равна 20,15 и 10%, но эти величины в разных сообществах сильно различаются (по Риклефс, 1979)

оценки степени организации сообщества может служить окисление соответствующей выборки в калориметре; количество выделяющегося отсюда тепла будет характеризовать степень внутренней сложности сообщества». Нам это утверждение представляется ошибочным. По-видимому, более правильно говорить о суммарном (аддитивном) потоке тепла на единицу поверхности за единицу времени. Тогда, исходя из закона необходимого разнообразия (Эшби, 1966) и введенного Б. Паттенном понятия «энергия как валюта», поток тепла (непревратимой энергии) при прочих равных условиях и будет характеризовать степень организованности. Другими словами, чем более организован биоценоз (и соответствующая экосистема), тем большую энергетическую плату он должен отдавать на поддержание этой организованности.

Отсюда следует, что высокоорганизованное сообщество вынуждено минимизировать энергетический вклад в накопление биомассы. Это в некоторой степени противоречит стратегии максимизировать биомассу, существующей в организмах и проявляющейся, в частности, в потенциально возможных всплесках размножения и экспансиях в свободные экологические ниши. Насколько это противоречие серьезно, пока не совсем ясно (см. схемы потоков энергии в степи, пустыне).

В заключение наших кратких заметок по поводу проблемы организации на уровне экосистем следует, видимо, подчеркнуть как наиболее важную задачу — количественное и качественное описание и анализ сложной совокупности компонентов и связей конкретных экосистем.

О ДРУГИХ ХАРАКТЕРИСТИКАХ БИОТИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТОВ

Выше разбирались некоторые подходы к разделению экосистемы на блоки, выделению связей и оценке этих особенностей. Такой анализ исходил прежде всего из участия разных компонентов в трансформа-

ции и передаче вещества, энергии и информации. Однако по отношению к наиболее сложным биотическим компонентам таких подходов недостаточно. Для познания биоценозов обязательно требуется рассмотреть их в разных аспектах. При этом множество организмов экосистемы (общее число их особей, биомасса, продуктивность и т. д.) как бы разбивается на различные группы (подмножества) по тому или иному признаку. Такого рода процедуры в самом общем смысле нередко именуют «анализом структуры». Некоторые из анализов традиционны и привычны, особенно качественные характеристики, другие же пока почти не проводились, хотя могли бы оказаться интересными. Наконец, по-видимому, целесообразно было бы апробировать новые подходы поискового характера, потенциальная ценность которых в значительной степени определяется интуитивно.

При конкретных исследованиях наземных экосистем или их крупных блоков (растительность, животное население и т. п.) всегда осуществляется таксономический анализ, т. е. указывается состав видов, семейств и других систематических категорий. Простейший вариант — составление списка имеющихся форм организмов и их таксономических групп. На следующих этапах на базе количественных учетов, проведенных в разное время, и знания различных экологических и физиологических параметров (индивидуальная биомасса; темпы роста, размножения, смертности; активность, энергетика и химизм метаболизма и т. д.) анализ дополняется соответствующими количественными показателями (численность, биомасса, продуктивность, участие в потоке энергии и круговороте вещества и т. д.). В настоящее время мы только начинаем (применительно к наземным экосистемам) этот второй этап, опираясь на методический опыт и факты целого ряда биологических и географических наук.

Примерно по такой же схеме может проводиться не только таксономический, но и другие анализы, группирующие биотические компоненты по иным признакам. В частности, большой интерес с точки зрения филогенеза на уровне сообщества представляют ареалологический (по признаку принадлежности к тому или иному типу ареала) и географо-генетический (по признаку общности территории возникновения) анализы (подробнее об этом см. в других разделах). Представляет весьма перспективным анализ, показывающий характер распределения организмов по признаку индивидуальной биомассы (размера). Интерес такого подразделения определяется, в частности, тем, что по размерным признакам можно сравнивать любые, даже самые далекие по облику и происхождению биоценозы. Помимо этого индивидуальные размеры организма можно выразить в энергетических единицах известным уравнением

$$M = k \cdot A^b,$$

где M — интенсивность метаболизма в данных условиях; A — индивидуальная масса организма; k и b — эмпирические коэффициенты. Это также показывает большую общность, в принципе допустимую при проведении размерного анализа разных биоценозов.

После накопления эмпирического материала разных анализов и сопоставления их результатов друг с другом (с помощью статистических и информационных методов) начнет выясняться степень зависи-

мости разных характеристик друг от друга. Это в свою очередь укажет рациональные пути экспериментальных разработок в сочетании с математическим моделированием для вскрытия механизмов таких взаимодействий.

ПРИНЦИПЫ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА НА ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ОСНОВЕ

НЕОБХОДИМОСТЬ ЗНАНИЯ СИСТЕМАТИЧЕСКОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ОРГАНИЗМОВ

В предыдущих разделах при обсуждении подходов к изучению структуры экосистем и биоценозов мы отмечали, что в конкретных исследованиях всегда осуществляется таксономический анализ, т. е. указывается состав видов, родов, семейств и других систематических категорий. После того, как выявлена принадлежность обнаруженных нами на территории исследования организмов к определенным видам, мы сможем затем найти в справочной литературе интересующие нас сведения. Так, для выделения различных трофических групп и уровней нас заинтересуют данные о характере питания. Для расчета чистой продукции — данные об интенсивности размножения, для расчета суммарного метаболизма и потока энергии — данные об особенностях обмена веществ в разных условиях. Практически любой структурный анализ, почти любые подразделения сообщества на блоки потребуют рано или поздно данных по видовому составу или хотя бы по составу родов, семейств и более крупных таксонов. Часто такие данные лежат в самом начале наших изысканий, даже в том случае, если основная цель — чисто функциональный аспект, призванный вскрыть особенности строения и поведения живой системы.

Между тем при всей огромной важности чисто системного, структурно-функционального аспекта, о котором достаточно говорилось уже в соответствующем разделе, существует и другая обширная область биогеографических подходов. Эти подходы в первую очередь рассматривают именно естественноисторические особенности разных участков биосферы. Пути и способы формирования современных комплексов видов (родов, семейств и т. д.), характерных для разных территорий (и акваторий), различия в генеалогии даже функционально сходных сообществ, закономерности пространственно-временных изменений в составе и соотношении разных видов и других систематических категорий — вот основные проблемы, составляющие филогенетическое направление биогеографии.

Направление это, представленное в биологии флористикой и фаунистикой, имеет большую историю и признанные достижения, неотделимые от истории биологической науки. В частности, учение Ч. Дарвина возникло и формировалось на этой базе после широких биогеографических исследований английского натуралиста во время путешествия на корабле «Бигль».

Современная систематика стремится отразить степень родственных отношений между видами и между высшими таксонами, т. е. она стремится к построениям на филогенетической основе. Поэтому состав и соотношение разных таксонов — то, что мы называли таксономической структурой, — по сути дела отражает филогенетиче-

ское своеобразие фауны, флоры или какого-либо сообщества. Исходя из этого целесообразно, на наш взгляд, употреблять также термин «филогенетическая структура» в том случае, когда нас специально интересует это филогенетическое своеобразие, характер генетических корней, уходящих в прошлые эпохи.

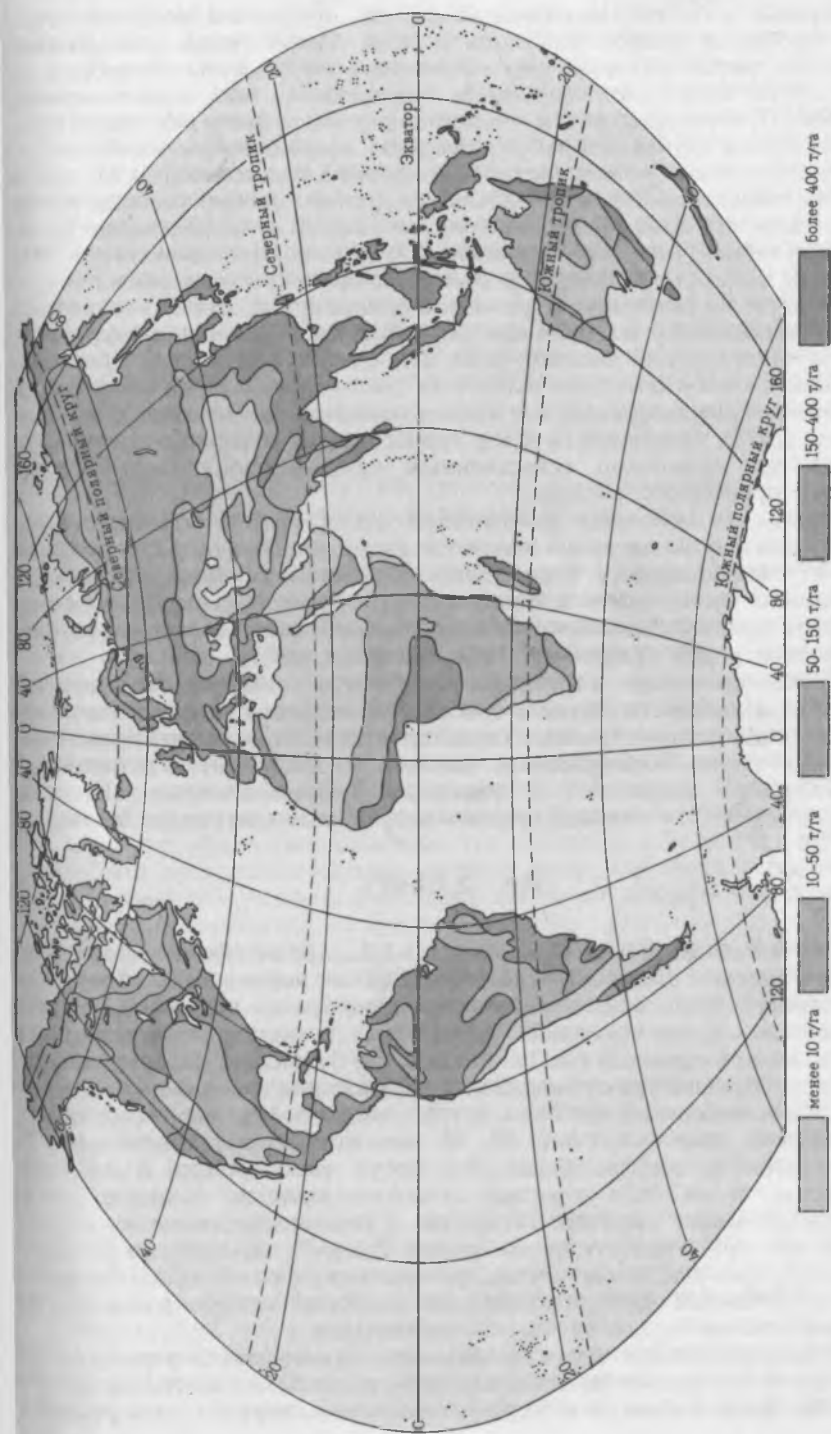
ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

Анализ филогенетической структуры равным образом приложим как к фаунам и флорам, так и к сообществам. В последнем случае участие того или иного таксона статистически взвешивается по обилию (численности), по биомассе или по участию в потоке энергии от всей анализируемой совокупности, от всего сообщества. Иными словами, при анализе списков каждый вид имеет равное представительство — в «один голос». При анализе же сообщества представительство прямо пропорционально участию вида в общем запасе особей, биомассе или суммарном потоке энергии в пределах данного трофического уровня.

Анализы филогенетической структуры раньше всего начали проводить на основе лишь списков видов, на уровне флор и фаун. Поэтому в этой области биогеографии и накоплено больше данных. Прежде чем перейти к обзору способов филогенетического анализа, нам потребуется несколько уточнить уже знакомые понятия о фауне и флоре.

Список видов организмов всякой ли территории можно считать фауной или флорой? Однозначного мнения здесь пока не существует. По отношению к понятию «фауна», пожалуй, наблюдается значительно большая вольность. Вполне обычны такие выражения, как фауна норы или нор; фауна древесины, почвы, подстилки; фауна луга, болота, ельника и т. п. Иногда даже слово «фауна» употребляют в общем виде, как «животный мир», или даже не делают различий между фауной и животным населением. Вряд ли целесообразно следовать последним двум примерам, а возможно, и всем остальным. Слово «флора» реже употребляется по отношению к совокупности видов растений одного фитоценоза или к еще более дробным образованиям («микрорфлора кишечника»). Более того, А. И. Толмачев (1974) и многие другие флористы не рекомендуют употреблять выражение «флора» к совокупности видов отдельного лесного массива, отдельно болота, луга и т. п. Этот термин применяется ими только к совокупности видов растений, встречающихся в данной области (местности, стране), слагающих все свойственные ей растительные сообщества. Таким образом, список видов только одного болота или даже всех болот в одном районе — это часть флоры этого района. Размер территории, на которой существует данная флора, практически не ограничен. Можно говорить о флоре тайги, флоре Европы, Евразии, Московской области и т. п.

Какова же наименьшая территория, на которой комплекс видов растений уже может быть назван флорой? Очевидно, эта территория должна включать в себя все типы местообитаний. В первую очередь представительность всех условий среды гарантируется тогда, когда в данном месте есть крайние варианты местообитаний и весь спектр переходов между ними. Напр., представлены самые сухие и самые влажные участки, склоны северной и южной экспозиции, долинные и



Распределение фитомассы (надземной и подземной)
 (по Н. И. Базилевич, Л. Е. Родину, 1969)

плакорные участки, вся амплитуда по признакам засоленности, кислотности и плодородия почв и т. д. Такого рода наименьший комплекс видов, который уже можно назвать флорой, по предложению А. И. Толмачева, называют конкретной, или элементарной, флорой. При выделении и изучении конкретных флор рекомендуется также, чтобы изучаемый район охватывал все многообразие местообитаний в некоторой повторности. При полевых исследованиях (лучше в течение нескольких лет и обязательно в разные сезоны) площадь работ с течением времени постепенно увеличивается и прекращение регистрации новых для района видов служит показателем того, что площадь конкретной флоры и она сама (флора) уже выявлены.

Обычно на равнинах умеренных и приполярных широт конкретная флора выявляется на площади 100—500 км². В горах конкретные флоры выделяются двояко: либо в пределах одного водосборного бассейна со всем спектром высотных зон, либо же в пределах одной или нескольких высотных зон такого бассейна. По мнению Р. В. Камелина (1973), сравнимости флор горных стран возможно достигнуть только при сравнении естественных флор—совокупностей видов данного природного региона.

Одним из основных показателей филогенетической структуры флоры или фауны является богатство видов, видовая (а также родовая и т. п.) насыщенность территории. Применяют также показатели отношения числа видов к числу родов и семейств. Особо большое значение придают спискам наиболее разнообразных в данном районе семейств и родов (Толмачев, 1974; Камелин, 1973).

Таксономическая структура сообществ помимо показателей общей насыщенности данного сообщества видами и другими таксонами включает количественные характеристики обилия видов и систематических групп. Обобщенные данные по видовому (групповому) разнообразию выражают с помощью информационных индексов разнообразия. Эти индексы принято рассчитывать на основе формулы

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \log P_i,$$

в которой P_i —доля особей i -го вида ($i=1, 2, \dots, S$) от общего числа особей сообщества. Доля эта—не что иное, как вероятность обнаружения данного вида, если мы начнем «перебирать» подряд все особи сообщества. Если основание логарифма 2, полученные величины выражаются в единицах бит (в «битах», что буквально расшифровывается как аббревиатура от английского выражения «двоичный разряд»). Нередко основание может быть другое, напр. основание натуральных логарифмов или основание 10. В последнем случае величина H выражается в хартли. Доли (P_i) могут вычисляться и на базе биомассы, и на базе участия в потоке энергии. Каждое такое выражение имеет свои преимущества и недостатки, поэтому лучше иметь все три показателя. Величину $P_i \log_2 P_i$ находят по особым таблицам, которые, в частности, приведены в работе Ю. Г. Пузаченко и А. В. Мошкина (1969). Существуют и другие способы расчетов, на которых мы не будем здесь останавливаться.

Информационные индексы видового разнообразия отражают не только степень разнородности, видовой пестроты, полидоминантности сообщества, но и в какой-то мере указывают на степень «спрессованно-

сти» экологических ниш. Далеко не всегда богатство списка видов сопряжено с высокими значениями индексов видового разнообразия (т. е. H не всегда сопряжено с S). Это несоответствие особенно проявляется в том случае, если сообщество сформировано лишь немногими фоновыми видами, но в то же время имеет особенно большой набор видов редких, малочисленных. Наоборот, при небольшом списке видов, но при наличии большого числа доминантов (при полидоминантности) индексы могут быть относительно большими. Во всех случаях желательно иметь в виду величины и H , и S .

Информационные индексы разнообразия применимы и на уровне крупных таксонов (родов, семейств, отрядов и т. п.). Только на таком уровне до сих пор возможно сравнивать разные биоценозы. Индексы видового разнообразия применяют пока лишь к «частным» сообществам, напр. к населению птиц, населению почвенно-подстилочных коллембол, панцирных клещей, амфибий и рептилий. По отношению к растительному миру примеров такого рода пока крайне мало.

АРЕАЛОЛОГИЧЕСКИЙ, ГЕОГРАФО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ И ВОЗРАСТНОЙ (СТАДИАЛЬНЫЙ) АНАЛИЗЫ

В любом районе, в составе почти любого сообщества присутствуют виды с разными очертаниями ареалов. Бок о бок могут сосуществовать и виды с широкими (космополиты) и очень ограниченными ареалами (узкие эндемики), охватывающими существенно различный набор стран, районов, природных зон. Разделение флор, фаун, их совокупностей биофилот (синоним термина биота, применяемого другими исследователями в этом же смысле), а также сообществ в соответствии с особенностями распространения включенных в них видов и представляет собой ареалологический анализ. Иначе говоря, проводится группировка всего видового состава по типам ареалов. Размер и ранг таких типов выбираются исходя из конкретных задач. В результате ареалологического анализа флор или фаун выявляются доли (проценты) разных ареальных групп от общего числа видов, которое и принимается за целое (за 100%).

Ареалологический анализ сообществ проводится сходным образом, однако за целое (за 100%) может приниматься и весь комплекс особей. Участие же конкретной ареальной группы выражается в долях (%), которые приходятся на всех особей всех видов, относящихся к этой ареальной группе.

Комплексы видов растений с одним типом ареала часто называют географическим элементом соответствующих флор (или фитоценозов). Нам представляется все же предпочтительным говорить об ареальных группах, ибо слово «географический» в данном случае менее определенно выражает суть дела.

До сих пор проводятся ареалологические анализы главным образом флор и фаун и значительно реже сообществ. Последние требуют данных о количественных соотношениях всех или большинства видов, входящих в сообщество, а пока таких данных крайне мало.

Результаты анализов сообществ (населения) и списков видов часто различаются очень сильно. Первые в большей степени отражают современные экологические условия и тенденции, над вторыми же довлеет груз истории, «воспоминаний» о давно прошедших днях, о

прошлых экологических особенностях территории, о процессах расселения и формообразования. Анализы биоценозов и биофилот или каких-то их частей, таким образом, дополняют друг друга, позволяют глубже осмыслить разные стороны единого явления — живой природы конкретного участка земной поверхности.

Наличие «памяти» об историческом прошлом, отраженном в ареалологической и филогенетической структуре, позволяет выдвигать гипотезы об этапах становления ареалов разных видов. На этой основе и на базе палеогеографических свидетельств выявляются территории становления тех или иных видов, выявляется их географический генезис. Виды, имеющие сходные черты географического генезиса, возникшие в одном «центре» становления, объединяются в одну географо-генетическую группу. Разделение флоры, фауны или сообщества в соответствии с такой принадлежностью на разные группы видов (или особей) и представляет собой географо-генетический анализ. Нам кажется, что такой термин более определенно указывает на суть производимых нами операций, нежели термин «генетический анализ», употребляемый флористами. При разделении флоры говорят о «генетических элементах» в том же смысле, что и мы говорим о «географо-генетических» элементах.

Одинаковые ареалы могут быть образованы по-разному, поэтому ареальные и географо-генетические группы могут совпадать лишь частично. При географо-генетическом анализе выделяются автохтонные виды, становление которых протекало на данной территории, а также аллохтонные виды, которые появились на данной территории из других мест за счет расселения. В ряде случаев правомерно говорить и об автохтонных и аллохтонных родах. Различные географо-генетические группы (в первую очередь аллохтонные элементы) нередко именуют термином флорула — для растений и фаунула — для животных. При этом, вероятно, целесообразнее эти понятия применять к самым простым, самым дробным подразделениям географо-генетических групп (Матюшкин, 1972). Термин «фаунистический комплекс», а также близкое понятие «тип фауны» обычно объединяют более широкие географо-генетические группы, включающие ряд близких по происхождению фаунул. Впрочем, достаточно обосновано и другое мнение, когда под фаунулой или флорулой понимают совокупности сходных географо-генетических элементов разного ранга.

Обитающие на определенном участке суши или моря виды организмов могут весьма резко различаться и по возрасту. При этом можно иметь в виду как абсолютный возраст существования этих видов с момента их возникновения, так и различную длительность их обитания в данном районе. Вопрос об абсолютном возрасте вида более интересует систематику, хотя может быть важен и для биогеографии. Данные же о времени заселения территории разными видами и их непосредственными предками весьма важны для понимания многих биогеографических закономерностей. При этом на первый план выходит относительный возраст, последовательность заселения интересующего нас района разными видами. Один и тот же вид или группа видов одного абсолютного возраста в разное время заселяет разные территории, а в один момент времени разные территории заселены организмами разного абсолютного возраста. На одной территории могут быть «спрессованы» многочисленные временные напластования, на другой же мы находим как бы «застывшее время» — сообщества и

состав таксонов длительное время остаются неизменными. Так, напр., лавровые леса зоны туманов на склонах вулкана Тейде (остров Tenerife) очень близки, видимо, к третичным лесам Европы и представляют собой ценотический реликт (Вальтер, 1974). Явление разной скорости временных изменений в группировках организмов на различных территориях называют метахронностью (в противоположность синхронности). Метахронность проявляется не только по отношению к живой природе, но также и в климатических флуктуациях, в изменениях геохимического режима и т. п. Можно говорить вообще о метахронности природных процессов.

Подведем итог сказанному в этом разделе. Любая флора и фауна, любое сообщество разнородны по ареалологическим, географо-генетическим и возрастным характеристикам составляющих их организмов. Объединение таких разнородных элементов в единые флоры, фауны, биофилоты, сообщества происходит в результате процессов флорогенеза, фауногенеза, биофилотогенеза и филоценогенеза. При биогеографических исследованиях любой территории такого рода разнородность, гетерогенность изучаемых биотических комплексов должна быть расшифрована для полного понимания сущности даже хотя бы только современных процессов. Каждый из элементов (географо-генетических, ареальных, временных) можно представить себе в виде нити определенного цвета, тогда даже небольшой набор таких переплетенных нитей в различных сочетаниях может дать огромное разнообразие узоров.

Постоянно меняющийся рисунок (в разных местах с разной скоростью и в разном направлении) приобретает все новые очертания и краски, одновременно теряя часть старых нитей. Тот факт, что любой обитаемый участок биосферы представляет собой всегда сложное сплетение элементов, неоднородных по пространственно-временному генезису, следует рассматривать как важнейший принцип развития живого покрова, живой «ткани» нашей планеты. Назовем его для краткости принципом гетерогенезиса (Второй, 1977).

По важности и всеобщности принцип гетерогенезиса сопоставим с принципом взаимоотношения энергии и вещества (материи) в живой природе. Односторонний поток энергии и круговорот вещества Ю. Одум назвал двумя великими принципами или законами общей биологии и экологии, непосредственно вытекающими из действия физических законов термодинамики. Принцип гетерогенезиса столь явно не вытекает из физических явлений и в большей степени ограничен «биологическими» рамками. При этом его действие проявляется в полной мере на высших ступенях, или уровнях, организации живой природы (надорганизменные уровни, в частности биоценотический уровень). Впрочем, современные представления о некоторых органеллах клеток вполне допускают действие принципа гетерогенезиса не только на организменном, но даже и на клеточном уровне.

КЛАССИФИКАЦИИ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК ОРГАНИЗМОВ

Под территориальными группировками организмов подразумеваются любые комплексы — флора, фауна, сообщества той или иной территории. Видимо, в значительной степени приводимые ниже

рассуждения применимы и к акваториям. Сравнить между собой территориальные группировки организмов возможно по разным наборам характеристик. Выбор основных параметров, сходство и различие которых исследуются, уже в значительной степени определяет исход, выявляет место этой группировки в классификационной системе. Различия в выборе главенствующих характеристик диктуются многообразием целей и вполне оправданны. При этом можно, однако, выделить два основных направления в классификации. Первое из них отдает приоритет сходству во внешнем строении и функционировании, второе — сходству в происхождении, кровному родству элементов.

Указанные два аспекта можно сопоставить соответственно с классификацией жизненных форм организмов и биологических групп, а также с филогенетической классификацией организмов. Первый аспект выдвигает во главу угла аналогические признаки, второй — гомологические признаки (Второв, 1977; Второв и Дроздов, 1976, 1978).

Классификация по аналогическим признакам более всего применима к сообществам, хотя логически столь же правомерно использование в ценологических классификациях и гомологических признаков. Последние уже, безусловно, доминируют при классификациях флор и фаун.

Всякая иерархическая классификация территориальных группировок организмов одновременно может быть представлена и в качестве



Низкотравной полусаванной или эфемеретумом называют такую растительность, которая занимает склоны террас и адыры хр. Бабатаг

соответствующей классификации самих территорий (в виде подразделения их на участки, в разной степени сходные по группировкам организмов). Подразделение территории, проведение границ (часто границы представляются в «размытом виде», в виде широких переходных полос), определение ранга разных участков в системе — все это и представляет собой биогеографическое районирование, один из видов частного физико-географического районирования (Воронов, 1976).

Имеет смысл говорить о районировании по аналогическим признакам и о районировании по гомологическим признакам. Примером первого может служить зональный подход, основанный на конвергентном сходстве многих параметров сообществ (продуктивность, господствующие жизненные формы у эдификаторов, соотношения биологических групп, сезонная ритмика и т. п.) в сходных климатических (гидротермических) условиях. Примером второго подхода могут служить флористическое и фаунистическое районирование (региональный подход). Оба они не отделены друг от друга стеной, и в принципе, вероятно, возможен их синтез, хотя до сих пор эта возможность допускается не всеми исследователями. Во всяком случае при выделении низших, наиболее элементарных категорий сообществ гомологический подход может даже преобладать (выделе-



Наиболее сохранившийся массив естественной растительности на п-ове Кара-Булу. Долина Чон-Кызыл-Су

ние ассоциаций и даже формаций по доминирующим общим видам). В равной мере аналогические и гомологические признаки используются при выделении такой категории классификации растительного покрова, как флороценотип (Овчинников, 1957), объединяющий физиономически и таксономически (филогенетически) сходные формации. Это же можно сказать о классификации типологических единиц растительности В. Б. Сочавы. Согласно этой классификации, «классы формаций объединяются в филоценогенетические ряды, которым можно присвоить название фратрий формаций. Фратрии включают в себя классы формаций, родственные филоценогенетически, но часто довольно резко отличающиеся физиономически» (Сочава, 1978). И все же при переходе к районированию, охватывающему большие территории, трудно избежать чередования разных принципов при попытке синтеза аналогии и гомологии. Впрочем, избегать этого и не следует (Dasmann, 1973).

ПОДХОДЫ К БИОГЕОГРАФИЧЕСКОМУ РАЗДЕЛЕНИЮ ТЕРРИТОРИИ

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ, КАРТОГРАФИРОВАНИЕ И РАЙОНИРОВАНИЕ ПО АНАЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Проблема биогеографического районирования весьма сложна и многогранна (Воронов, 1963, 1976; Александрова, 1969; Dasmann, 1973; Udvardi, 1975). Ниже мы остановимся лишь на некоторых ее аспектах.

Для классификации биоценозов часто используют уже разработанные в фитоценологии схемы, поскольку растительность выступает наиболее удобным индикатором всего биотического сообщества (Воронов, 1963, 1976; Второв и Дроздов, 1974). Таких схем существует довольно много, но обычно самой мелкой единицей признают ассоциацию (тип фитоценоза). Ассоциация вместе с соответствующими ей абиотическими компонентами соответствует самой мелкой единице классификации биогеоценозов — типу биогеоценоза. Ассоциация характеризуется одними и теми же видами — доминантами каждого яруса, сходной пространственной структурой и условиями существования. Отдельные фитоценозы, объединяемые в ассоциацию, могут иметь разный размер, но самые крупные из них обычно превышают сотни квадратных метров. Следующие за ассоциацией таксономические категории включают группы ассоциаций, формации, группы и классы формаций, тип растительности (Воронов, 1963).

К высшему таксону — биому (соответствующему типу растительности) очень близко стоит понятие «формация». Правда, некоторые исследователи считают термин «формация» таксономически неопределенным, приложимым к крупным таксонам разного ранга, вплоть до понятия «биом». Под биомом при этом чаще всего понимают климатический зональный класс или тип формации, свойственный региону с данными климатическими особенностями. Территориально, картографически классы и типы формаций и биомы совпадают с системой физико-географических (климатических и почвенно-растительных), или природных, зон. В последнее время А. Г. Воронов (1963, 1976) применяет термин «биом» в смысле «сообщество», противопоставляя его «биоте».

В классификационных категориях от группы формаций до биома (как зонального типа сообщества) включительно господствует принцип сходства по аналогии — обычно по эколого-морфологическим особенностям эдификаторных видов растений.

РАЙОНИРОВАНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ ПО ГОМОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Классификация по гомологическим признакам в принципе применима и к сообществам (до уровня формации она практически очень распространена), и к биофлорам. Как мы уже указывали, в таксонах растительности и вообще биотических сообществах низкого ранга (до формации) этот принцип вполне сочетается с характеристиками структурно-функциональных свойств. При переходе к таксонам растительности высокого ранга выдерживать его становится все труднее, и пока мы не имеем еще глобальной классификации

растительного покрова, в которой гомологические признаки хотя бы на равных присутствовали и в высших категориях системы. Нет и соответствующей глобальной системы районирования растительности, в которой филоценогенетический принцип выдерживался бы на всех ступенях региональной иерархии. Существуют лишь схемы, на разных уровнях которых чередуются то геоботанический, то флорогенетический принцип. По отношению же к животному населению и всему сообществу каких-либо полных систем классификации и районирования вообще пока не существует, хотя есть более частные, но многообещающие разработки в исследованиях Ю. С. Равкина (1973) по населению позвоночных животных Алтая и Западной Сибири.

До сих пор гомологический принцип разрабатывается и применяется главным образом для классификации флор и фаун и для целей флористического и фаунистического районирования. Результаты флористического районирования могут близко совпадать с результатами геоботанического (фитоценологического) районирования на самых низких ступенях классификации. Более крупные регионы обычно не совпадают, ибо на основе одной флоры в разных климатических условиях (при наступившей дифференциации таких условий) могут быть с течением времени сформированы любые физиономические типы растительности. Эти же рассуждения применимы и к животным компонентам органического мира.

Далее основной упор делается на районировании флор, фаун и биофилот на базе гомологических признаков, но при этом будем иметь в виду, что такое районирование всегда подразумевает соответствующую классификацию. При флористическом районировании обычно придерживаются следующего нисходящего по рангу ряда регионов: царство — область — провинция — округ — район — элементарный район (район конкретной флоры). Существует много разнообразных попыток флористического деления суши. Все они обычно имеют близкую основу в очертаниях различных границ и отличаются главным образом в понимании рангов тех или иных регионов. Упомянем для примера схемы А. Г. Воронова (1963), У. Нейла (1973), А. И. Толмачева (1974) и А. Л. Тахтаджяна (1974).

При фаунистическом районировании обычно начинают деление суши с областей, но иногда области объединяют в царства, или геи. Фаунистические царства занимают ранг более высокий, чем флористические, а число их меньше — обычно три или четыре. Фаунистические же области, приближаясь к флористическим царствам по своему рангу, все же несколько им уступают. Впрочем, в некоторых случаях указанное различие стирается. В качестве примера фаунистического подразделения суши на области и подобласти упомянем схему А. Г. Воронова (1963), а на области — схему Ф. Дарлингтона (1966). Сопоставляя имеющиеся примеры флористического и фаунистического деления, нетрудно обнаружить много совпадений не только в границах, но иногда и в рангах. Однако обнаруживаются и весьма типичные различия между флористическими и фаунистическими схемами.

Причины указанных несоответствий заключаются главным образом в том, что современное флористическое районирование (представляющее по существу различные модификации схемы А. Энглера) основывается на распространении преимущественно цветковых и в меньшей степени других сосудистых растений. Формирование этой

группы до ранга рода, общего с современным, произошло еще в меловой период. Фаунистическое районирование (представляющее по существу различные модификации схем П. Склетера и А. Уоллеса) основывается на распространении преимущественно птиц и зверей и в меньшей степени других позвоночных животных и отдельных групп беспозвоночных (дневные бабочки). Все указанные группы организмов на уровне семейств и родов значительно моложе сосудистых растений. Большинство современных родов птиц и зверей имеет всего лишь неогеновый возраст. Поэтому современное фаунистическое районирование в историческом аспекте имеет «более короткую память» о прошлом. Немногие пока еще факты по географическому распространению разных групп насекомых, наземных и пресноводных моллюсков, кольчатых червей, паукообразных, а также более внимательный анализ распределения и истории пресноводных рыб, амфибий и рептилий указывают часто на те же связи, что вскрываются и при современном флористическом анализе. В частности, отчетливее проявляется своеобразие южных внетропических районов по сравнению с соседними тропическими и одновременно намечаются связи этих южных регионов друг с другом.

Все это заставляет нас признать, что имеющиеся схемы флористического районирования в целом стоят ближе к единому флористико-фаунистическому, или биофилотическому (биотическому, по А. Г. Воронову, 1976), делению суши. Уместно здесь отметить, что называть такое районирование биогеографическим не стоит, так как понятие биогеографии не сводится только к флористике и фаунистике (и даже к их «синтезу»), оно значительно шире. Поэтому биофилотическое районирование лишь частный случай биогеографического разделения территории (и акватории).

Система современных фаунистических и флористических регионов отражает, таким образом, осредненный результат ареалологического и географо-генетического своеобразия соответственно позвоночных животных и сосудистых растений. Система биофилотических регионов должна отражать в идеале осредненный результат распространения и географического генезиса всех организмов. В полной мере мы не обладаем еще такой возможностью, но даже синтез существующих подходов и некоторые факты по распространению наземных беспозвоночных животных позволяют и сейчас приблизиться к решению этой задачи (Второв, Дроздов, 1978).

Кирпично-красные склоны выходов палеогеновых и неогеновых отложений в урочище «Красные глины» контрастируют с зелеными тугайными зарослями облепихи вдоль русла Чон-Кызыл-Су

Подходы
к бонитировке
и выбору
эталонных
участков
природы



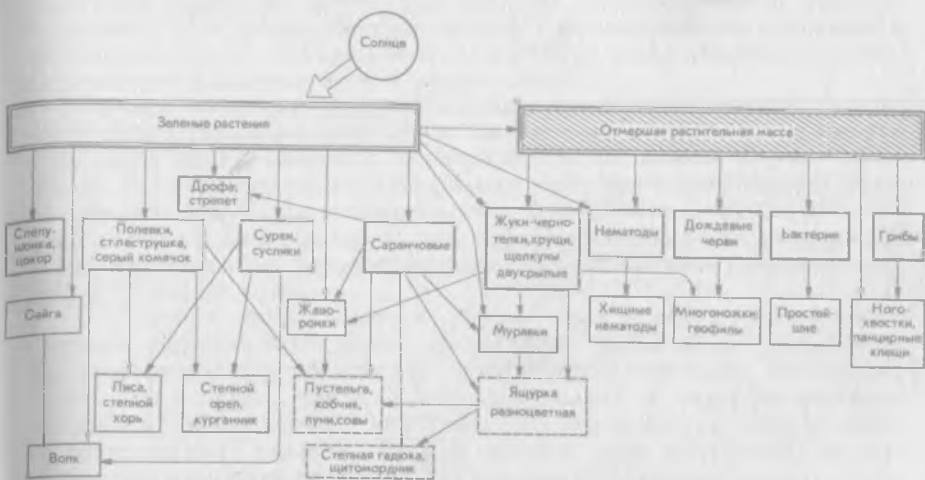
ХАРАКТЕРИСТИКИ И СОПОСТАВЛЕНИЕ ТЕРРИТОРИЙ

Одна из необходимых предпосылок оценки территории — ее характеристика, набор тех или иных параметров, который всегда бывает достаточно ограниченным. Если иметь в виду сравнительно-биоценотический и экосистемный аспекты, то такая характеристика обязана содержать комплекс количественных сравнимых показателей, отражающих структурно-функциональные особенности представленных на данном участке экосистем и их биоценозов. К ним относятся, напр., динамика биомассы и численности разных организмов на единицу площади, потоки энергии экосистемы, разнообразие по тем или иным признакам и т. д. Кроме того, безусловно, необходимы сведения о филогенетической и ареалологической структуре сообществ, о гидротермических и геохимических особенностях среды. Отбор конкретных параметров представляет собой весьма сложную и малоразработанную самостоятельную проблему, заслуживающую особого обсуждения. Бесконечное на первый взгляд разнообразие вариантов может быть ограничено за счет выявления индикационных свойств отдельных компонентов. Эти свойства и компоненты, однако, также не всегда достаточно хорошо исследованы. Отсюда важность для нашей задачи исследований взаимодействий, взаимовлияний и коррелятивных связей между разными параметрами экосистемы.

Пока важно лишь подчеркнуть абсолютную необходимость включения в характеристику территории количественных данных, соотносенных с единицей площади и единицей времени (Второв, 1975).

Любая оценка предполагает сравнение характеристик, полученных для ряда территорий. Таким образом, эта чисто биогеографическая задача рассматривается в качестве второй необходимой предпосылки. В конечном счете такие сравнения позволяют установить место конкретного участка земной поверхности в ряду других, расположенных по мере нарастания (убывания) их ценности как эталонов той или иной части биосферы. Допустим, участок А по своей ценности превосходит участок В и уступает С. В этом случае мы выделяем оценочный ряд: С — А — В. Здесь сами собой напрашиваются несколько путей к оценкам, на каждом из которых опять возникают свои проблемы.

В первую очередь кажется рациональной оценка через сравнение комплекса характеристик данной территории с заданным заранее эталоном. Этот эталон явится как бы точкой отсчета в многомерном пространстве. В качестве такой отправной точки возможно принять конкретный участок природы, напр., территорию уже существующего заповедника. Это отнюдь не обязательный путь. Вполне оправдан и более абстрактный эталон, созданный мысленно в результате идеализации и синтеза эмпирических данных. В сущности идеализация неизбежна и в первом случае, ибо даже на основе характеристик одной



Основные потоки превратимой энергии в экологической системе степи

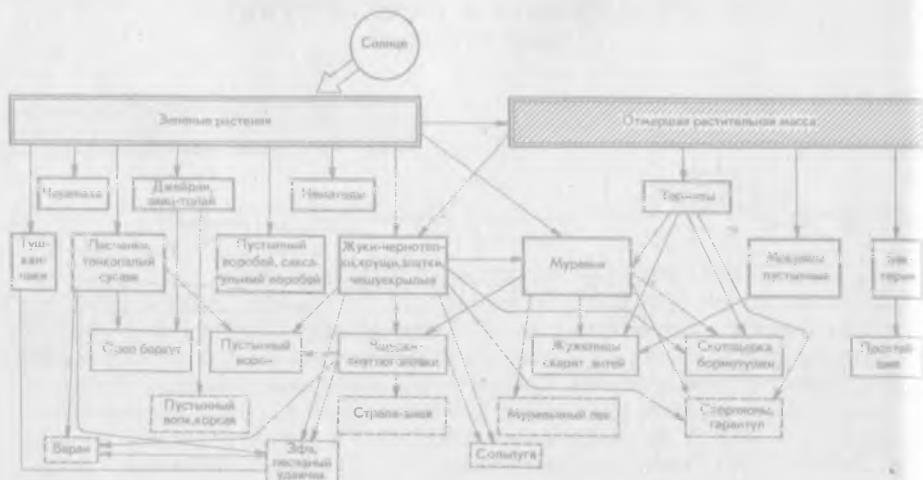
территории мы создаем более или менее правдоподобную модель, основанную на относительно ограниченном (по сравнению с реальностью) числе наиболее важных, на наш взгляд, параметров.

ПРОБЛЕМА КРИТЕРИЕВ

О МНОГООБРАЗИИ ОЦЕНОЧНЫХ КРИТЕРИЕВ

Проблема критериев представляется ключевой в разработке принципов и методов оценок территорий как эталонов природы. Какие именно показатели, полученные в результате сравнительного анализа, позволят указать место данного участка в ряду других? На чем должен быть основан поиск таких показателей? Может ли существовать лишь один критерий ценности участка биосферы? Эти вопросы требуют для ответа широких исследований и порождают новые вопросы, по большей части еще не открытые на сегодняшнем этапе развития науки. Попытаемся сформулировать основные задачи и наметить пути их решения.

Тут обойтись каким-либо одним критерием, видимо, невозможно. Следовательно, мы должны получить ряд оценок, которые не обязательно совпадут. Значимость каждой из них может меняться в зависимости от наших целей, от нашей позиции. Напр., оценка одной и той же территории в региональном, национальном и глобальном масштабе не обязательно совпадает, а, напротив, чаще всего будет различаться. Кроме того, каждый отдельно выбранный оценочный критерий может быть представлен в виде системы критериев (нередко иерархической, соподчиненной). При этом в разных ситуациях определяющими могут быть разные компоненты такой системы. Во всяком случае один и тот же компонент в системе критериев может менять свой ранг, свою весомость в зависимости от целей оперирующего с ним исследователя.



Основные потоки превратимой энергии в экологической системе пустыни

Сказанное выше не дает повода для субъективизма в оценке эталона, а лишь подчеркивает необходимость четкого и подробного определения всех исходных позиций, концепций и целей. Такое определение и гарантирует требуемую объективность окончательных заключений. Более того, многообразие оценок вообще необходимо для объективного рассмотрения представленных доводов и предложений об охране конкретного участка как эталона природы.

О НАПРАВЛЕНИЯХ И УРОВНЯХ ИССЛЕДОВАНИЯ

Приведенные выше рассуждения о возможности и даже необходимости различных оценок в зависимости от целей и позиции исследователя имеют принципиальный характер и нуждаются в специальном рассмотрении. Кроме глобального, общебиосферного в первую очередь нас должны интересовать следующие уровни: 1 — международный, 2 — национальный, 3 — местный. Последний можно отождествлять с региональным (краевым или областным). Указанный принцип положен, напр., в основу списка ООН национальных парков и равноценных им территорий.

Из важнейших направлений исследования и оценки упомянем биоценотический и физико-географический. Уровни первого из них — биоценотического — соответствуют типологической классификации биоценозов. Таких классификаций, правда, разработано достаточно много (первоначально для целей классификации растительного покрова). Можно рекомендовать рабочую классификацию, созданную специально для целей секции охраны наземных сообществ МБП. Кроме того, представляется перспективным принцип таксономической группировки биоценозов, предложенный А. Г. Вороновым (1963). Им выделены следующие категории: 1 — типы биоценозов (как указано выше, для биоценотической классификации предпочитаем термин «биом»), 2 — классы формаций (биоценозов), 3 — группы формаций, 4 — формации, 5 — группы ассоциаций, 6 — ассоциации. Последняя

категория принимается за наименьшую типологическую единицу биоценоза. Как видим, биоценотическая классификация совпадает с фитоценотической. На данном этапе развития науки это представляется наиболее рациональным и правильным.

Уровни второго — физико-географического направления также могут существенно различаться в зависимости от того, каких именно концепций придерживается исследователь. В любом случае здесь может преобладать региональный или типологический подход, хотя непременно будут присутствовать оба. В частности, это относится и к зональному уровню оценок, весьма перспективному и уже неоднократно использованному при составлении перспективных планов заповедной сети нашей страны.

Указанные направления и уровни исследования существенны главным образом на стадии оформления имеющегося материала. Некоторые же другие аспекты могут определять саму постановку работ, как полевых, так и экспериментальных. К этим последним и относится масштабный критерий исследования в картографо-географическом смысле. Весьма важная роль масштаба для выделения и рабочей типизации тех или иных природных территориальных комплексов уже рассматривалась (Второв, 1971, 1974). Масштабность просто и определенно позволяет оперировать со сравнимыми территориальными комплексами и соответственно может служить дополнительным критерием для выявления их ранга (Кузякин, 1951).

Масштабно-картографическое рассмотрение территории при ее оценке имеет три основных уровня: 1 — мелкомасштабный (мельче 1:1 000 000), 2 — среднемасштабный (мельче 1:100 000 вплоть до 1:1 000 000 включительно), 3 — крупномасштабный (1:100 000 и крупнее). Очевидно, что последний уровень при конкретных полевых работах экосистемного и оценочно-биосферного характера должен быть подразделен на ряд других (напр., от 1:100 до 1:10 000), в пределах которых совершенно необходимы параллельные комплексные исследования, ибо разные группы организмов требуют разного масштабного подхода. В дальнейшем же эти данные синтезируются и оформляются в одном более мелком масштабе или сразу на нескольких уровнях.

Таким образом, можно подчеркнуть, что одни и те же критерии могут привести к разным оценкам в рамках разных направлений и уровней. Наиболее важны, как нам кажется, приведенные выше примеры этих направлений. Все они в той или иной мере необходимы для выяснения степени ценности данного участка. Фактически биоценотический, физико-географический и масштабно-картографический аспекты значительно перекрываются, и их выделение имеет целью более четко определить исходные позиции при исследованиях и обработке материала.

После предварительных замечаний и разъяснений обратимся к некоторым критериям оценок, которые представляются сейчас наиболее важными для аттестации того или иного участка в качестве эталона природы.

СТЕПЕНЬ СОХРАННОСТИ И УГРОЗА УТРАТЫ

Вся биосфера подвержена в той или иной степени антропогенным влияниям. Влияние это постоянно увеличивается, что собственно и послужило основным стимулом для осознания необходимости сохра-

нения эталонов природы с целью их детального изучения. Естественно, степень сохранности биоценозов и экосистем на данной территории определяет и их эталонную ценность. В крайних ситуациях ценность участка возрастает пропорционально возрастанию угрозы его утраты (замены естественных сообществ антропогенными).

В качестве критерия степени сохранности можно, казалось бы, рассматривать степень отличия конкретного сообщества и их совокупностей на данной территории от аналогичных, сохраняемых в заповеднике (конечно, при условии, если такой заповедник с близкими или практически идентичными сообществами существует). Однако на практике использование этого критерия может встретить значительные трудности. Во-первых, большинство заповедников также испытывают общие глобальные воздействия антропогенного пресса (напр., загрязнение среды). Во-вторых, в отдельных заповедниках в течение длительного времени проводился специфический комплекс мероприятий, не совместимых с идеями и целями сохранения биосферных эталонов (напр., интродукция экзотических для данного места животных: акклиматизация пятнистых оленей, енотовидной собаки, ондатры или истребление хищников, расчистка леса и т. д.). Даже мероприятия, призванные (по замыслу их исполнителей) способствовать охране природных экосистем от «враждебного» влияния окружающих незаповедных участков, не всегда могут гарантировать действительную сохранность их в естественном виде. Тем не менее при учете указанных антропогенных изменений на территориях заповедников можно собрать много материала к созданию (моделированию) упомянутой выше «точки отсчета» для оценки степени изменения того или иного биоценоза и всей экосистемы под влиянием деятельности человека. Такую же роль могут играть и территории, по какой-либо причине оставшиеся пока неосвоенными.

УНИКАЛЬНОСТЬ, РЕДКОСТЬ, РЕПРЕЗЕНТАТИВНОСТЬ

Редкость и даже уникальность не всегда предполагают малую репрезентативность. Ведь по мере освоения под пахотные земли, скажем, европейских степей, американской пампы или прерий участки целины становились все более редкими, не переставая оставаться в той или иной степени репрезентативными для данной зоны или отдельного региона внутри зоны. Степень редкости пропорциональна здесь степени ценности. Под редкостью того или иного сообщества в этом случае мы интуитивно понимаем долю от площади всей зоны или части зоны (напр., европейской части), которая осталась еще не освоенной. Чем меньше эта доля, тем более редкими и соответственно более ценными становятся данное сообщество, данный участок. Естественно, что разные аспекты и уровни рассмотрения дадут разную степень редкости и соответственно разную ценность конкретной территории.

Понятие репрезентативности по отношению к эталонным территориям в биосферном плане еще мало разработано, и здесь возможны разные толкования. Во всяком случае нам кажется, что при определении степени репрезентативности следует иметь в виду не сохранившиеся к настоящему времени малоосвоенные участки, а всю территорию распространения сходных природных комплексов в прошлом (т. е. иметь в виду восстановленный их ареал, существовав-

ший до антропогенных воздействий). Следовательно, чем большая площадь занята (или была занята) теми сообществами, которые представлены на участке нашего исследования, тем более он репрезентативен, представителен как образец таких сообществ.

Уже весьма давно внимание исследователей обращено на выявление и изучение причин уменьшения численности редких видов растений и животных. В отношении редких биоценозов и экосистем этого внимания пока нет (Гиляров, Чернов, 1977; Второв, Степанов, 1978). Впрочем, работы по редким видам организмов в той или иной степени дают материал и по редким сообществам. Ведь по меньшей мере на уровне групп ассоциаций или даже формаций наличие или отсутствие какого-либо вида может изменять и таксономический статус всего биоценоза. Следовательно, в таких случаях наличие редкого вида (особенно если он обладает заметной эдификаторной ролью) может стать основанием для признания редким также данного биоценоза. Отсюда можно делать и более общий вывод: если в данном биоценозе (и экосистеме соответственно) присутствует редкий вид организма, ценность его (биоценоза) повышается. Остается проблема адекватного количественного выражения степени ценности экосистемы и всей территории с учетом ее уникальности, редкости, с одной стороны, и репрезентативности — с другой. Черты уникальности повышают в общем ценность участка, если они касаются существенных параметров биотических компонентов. Такие же уникальные образования, как скалы, водопады и т. п., в плане оценки участка как эталона природы играют явно второстепенную роль. Зато именно они весьма важны для рекреационных целей в качестве достопримечательностей национальных (природных) парков или памятников природы.

ЦЕННОСТЬ БЕДНЫХ И БОГАТЫХ ЭКОСИСТЕМ

Степень богатства в биосферном (экосистемном) плане может складываться из двух основных наборов параметров. Во-первых, это характеристики величин продукционной способности экосистем и средние (за год, за ряд лет) запасы биомассы. Во-вторых, это разнообразие сообществ в первую очередь по признаку числа видов и соотношения их обилия. Кроме того, показателем богатства сообщества служит и разнообразие таксонов более высокого ранга (родов, семейств и т. д.), и разнообразие жизненных форм и вообще биологических групп. При оценках разнообразия обязательным следует признать не только подсчет числа зарегистрированных видов растений и животных (флористическое и фаунистическое богатство), но и выявление их обилия. Такая синтетическая оценка разнообразия обеспечивается, напр., энтропийными (информационными) индексами и показателями, которые находятся по известным формулам К. Шеннона, Бриллюэна и т. п. Надо сказать, что в ряде случаев богатство в продукционном (и «биомассном») отношении и в смысле разнообразия как бы взаимно друг друга исключают, находятся в «антагонизме». Впрочем, зачастую это лишь кажущаяся взаимоисключаемость, которая может порождаться нечеткими представлениями о таких продукционных категориях, как чистая продукция, валовая продукция, урожай, одномоментная и средняя биомасса и т. д.

Можно ли приравнивать степень богатства (здесь под этим понятием мы подразумеваем интегрированный показатель, учитыва-

ющий как продукционные способности, так и разнообразие сообществ) какой-либо экосистемы или комплекса экосистем (и биоценозов соответственно) того или иного участка с его ценностью? Нам представляется, что *при прочих равных условиях* (главное из которых — степень сохранности от антропогенных влияний) это делать можно. Тогда, видимо, можно признать, что участок ненарушенного влажного экваториального леса (гилеи) ценнее такого же участка тундры или тундры. Думается, что эта мысль уже не покажется многим спорной, если исходить из внутризональных оценок.

Говоря о ценности богатых и бедных биоценозов, не следует упускать из вида одну существенную деталь. Известно, что в большинстве областей суши долинные и плакорные биотические группировки часто весьма резко отличаются друг от друга. При этом долинные сообщества обычно богаче и занимают значительно меньшую площадь (т. е. более редки). Если добавить к этому еще и тенденцию к первоочередному хозяйственному преобразованию долинных территорий, станет ясным, что именно они обладают повышенной ценностью как эталоны природы. С другой стороны, плакорные сообщества более репрезентативны (в зональном по крайней мере плане). И все же наибольшей ценностью обладают территории, включающие все варианты от долинных до плакорных. Ценность их, пожалуй, выше, чем сумма «цен» отдельно взятых долинных и плакорных комплексов. Это определяется выдающимся научным значением экотон, т. е. переходов от одних комплексов к другим вдоль градиента изменяющихся абиотических условий (чаще всего в нашем случае гидрологических и эдафических).

Следовательно, наибольшей ценностью обладают участки, на



Возникает обманчивое впечатление, что осенью склоны предгорий лишены жизни. На переднем плане фисташка и миндаль

которых представлен наиболее широкий спектр экосистем. Этот спектр определяется градиентом ведущих (гидротермических и в значительной степени связанных с ними эдафических и геохимических) факторов абиотической среды. То же утверждение справедливо и для ряда эталонных территорий при рассмотрении на уровне мелкого масштаба. Напр., если в пределах одной физико-географической страны существуют несколько заповедных территорий (эталонов природы), расположенных вдоль главных климатических градиентов, то ценность каждого из них повышается. В общем виде справедливо утверждение, что разнообразие градиентов физико-химических параметров увеличивает эталонную ценность территориального ряда (спектра) экосистем.

БЛИЖАЙШИЕ ЗАДАЧИ

Наиболее насущными представляются сейчас ответы на следующие вопросы. Какие именно характеристики биоценозов и экосистем разного ранга более всего удобны и перспективны для оценки участков суши в качестве эталонов природы? В принципе возможен весьма ограниченный круг таких характеристик, поскольку многие из них коррелятивно связаны друг с другом. Однако на первом этапе пока еще не выяснены такие корреляции, желателен возможно более широкий охват различных биотических и абиотических компонентов. Далее необходимо знать, каким образом от сопоставлений характеристик конкретных территорий с заданными «точками отсчета» можно перейти к количественным оценкам. Как известно, ценность вещей, произведенных в человеческом обществе, определяется количеством

Разнообразный спектр растительности встречается на пути от каменистых пустынь до высокогорий. На переднем плане эфедра с красными плодами
Фото С. Перешкольника



труда, его качеством и количеством рабочего времени, затраченного на создание этих вещей. Было бы заманчиво при известных допущениях попытаться использовать хотя бы частично эту аналогию и для оценки природных комплексов. В самом деле, сообщества, существующие длительный отрезок времени, представляют собой продукт столь же длительной «работы» природы. Они при прочих равных условиях не менее богаты и представляют собой исключительно тонкий и сложный механизм, изучение которого таит в себе открытие интереснейших явлений и закономерностей.

Это, однако, лишь один из возможных в будущем путей. К настоящему моменту важнейшими для оценки можно считать такие свойства экосистем, как степень их сохранности от антропогенных влияний и возможность утраты (последнее определяется также их устойчивостью и способностью к самовосстановлению), черты уникальности и редкости в сочетании с высокой степенью репрезентативности, богатство и насыщенность биоценозов. Существенно повышается ценность участка, на котором представлены значительные колебания гидротермических и геохимических характеристик и соответствующий им спектр экосистем. Ко всем приведенным положениям необходимо добавить: «при прочих равных условиях». Это заставляет четко освещать охваченные аспекты и уровни исследовательской работы. С какой стороны приступать к непосредственному осуществлению исследовательских проектов по разработкам методов и принципов бонитировки различных участков биосферы? Можно сказать, что мы уже подошли к первой фазе таких изысканий, одним из звеньев которой можно рассматривать и настоящую работу. Желательно не только обсуждать общую стратегию, необходим целеустремленный сбор и обработка эмпирического материала, определение характера полевых работ, которые в принципе должны строиться в плане общих биогеографических, биоценологических и экосистемных исследований. Наиболее подходящими территориями для подобных исследований могут служить области с контрастными природными условиями, с длительной геологической историей развития (без особых резких нарушений начиная с неогена), с сочетанием малоосвоенных и антропогенных природных комплексов,— такие, как Средняя Азия, Закавказье, Дальний Восток (включая острова), юг Сибири.

Семиточечная коровка питается мелкими насекомыми-вредителями

Биогеографическая
инвентаризация
трёх
избранных
районов



ПРИЕМЫ И МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ, ВЫБОР КЛЮЧЕВЫХ ГРУПП

Наилучшей базой для сравнения и оценки могли бы быть длительные комплексные исследования, охватывающие все компоненты живой и неживой природы. Однако этот идеал совершенно недостижим, так как реально требуется оценить и сопоставить между собой весьма разнообразные территории. Вероятно, наиболее целесообразно ограничиться исследованием только некоторых компонентов экосистем.

Основное внимание исследователя, безусловно, должно быть направлено на живые компоненты как обладающие высокими индикационными способностями и наибольшим разнообразием. По существу единственно реальным оказывается сравнительно-биоценотический, т. е. биогеографический, подход. При этом следует стремиться к сочетанию весьма генерализованного, но полного охвата всех организмов и более подробного изучения нескольких ключевых групп. Напр., на фоне обобщенных данных по запасам биомассы и первичной продуктивности сообщества, участия в его сложении крупных функциональных и таксономических групп исследуются более детально (с определениями до вида, с ареалологическим анализом и т. п.) некоторые группы организмов. Их набор должен быть достаточно разнородным. Видимо, в его состав должны входить как минимум высшие растения, позвоночные и ряд групп беспозвоночных животных. Из представленных видов организмов животных и растений обращается внимание, с одной стороны, на эдификаторные и доминирующие по численности и массе, а с другой — на характерные, специфические для данного сообщества виды. Подчеркнем, что, несмотря на безусловную необходимость комплексного подхода при оценках эталонной значимости экосистем и их сообществ, требования к полноте набора компонентов и охвату всех сезонов здесь значительно менее строгие, чем при балансовых трофодинамических исследованиях. Однако в отличие от последних большое значение имеют данные о таксономической (филогенетической) структуре, об ареалологическом и географо-генетическом своеобразии сообществ. Кроме того, предпочтительнее охватывать сезон максимального разнообразия, который обычно приходится на разгар вегетационного периода.

За последнее время появилось немало описаний методик исследования биотических компонентов экосистем. Такого рода руководства в первую очередь рассчитаны на длительные стационарные исследования, но и при кратковременных работах они полезны. Необходимо упомянуть книгу «Программа и методика биогеоценотических исследований» (последнее издание 1974 г.), ряд руководств, опубликованных на английском языке в связи с МБП. К целям настоящего труда близки и описания методик полевых работ по ряду групп организмов (Второв, 1968, 1971), а также методический раздел монографии

Р. И. Злотина (1975). Это позволяет ограничиться лишь кратким обзором приемов, которые были использованы на практике и могут быть рекомендованы при проведении бонитировочных исследований эталонных территорий.

Успех в сборе материала по обилию разных групп организмов, а также в его интерпретации и сравнительном анализе зависит и от данных по другим компонентам природы. Поэтому в хорошо исследованных регионах бонитировочные работы обретают более прочную базу. Особенно ценными представляются данные по ландшафтной структуре территории и по режиму тепла и влаги. Первые в оптимальном варианте получаются при крупномасштабном ландшафтном картографировании (с показом не только ландшафтов, но и внутриландшафтных категорий), вторые — при специальных микроклиматологических (биоклиматологических) изысканиях. К сожалению, указанный идеал часто оказывается недостижимым по техническим причинам. Приходится довольствоваться более общими сведениями, почерпнутыми из литературы и полученными при рекогносцировках. Данные по гидротермическому режиму предпочтительнее выражать в виде климадиаграмм, способ составления которых хорошо известен из переводных работ К. Вальтера (1968, 1974, 1975), а также изложен в первом томе издания «Жизнь растений» (1974).

После пояснений различного рода позиций остановимся на некоторых особенностях количественных учетов различных групп организмов.

Растительный покров. Как и при учетах других групп организмов, определения биомассы растительности в первую очередь проводятся в доминирующих по площади выделах, с одной стороны, и в крайних по условиям среды — с другой. Следовательно, кроме данных по самым распространенным фитоценозам необходимы и определения состава и обилия растений в условиях южных и северных экспозиций, на дне долин, на участках выхода скал, локального повышенного увлажнения и т. п. Однако характеристика крайних выделов, занимающих малую площадь, может быть значительно менее подробной.

В качестве примера приведем описание наших работ в условиях экспедиций с минимальной оснащенностью, которые выполнялись на хр. Бабатаг в апреле 1973 г. (Второв, Макеев, 1976). Растительный покров представлял собой эфемерово-эфемероидные сообщества трав, известные под названием «полусаванны», или (что представляется предпочтительным) эфемеретума.

На сериях случайно выбранных площадок по $1/16$ м² определялся запас растительной массы. Надземная ее часть выстригалась, а подземная до глубины 20 см выбиралась послойно из горизонтов 0—10 и 10—20 см. Обычно в первом из названных горизонтов было сосредоточено 70—90% корней и луковиц. Процедура изъятия подземных органов растений из субстрата состояла из двух частей. Во-первых, целиком выбирали руками крупные корни, луковицы и корневища (одновременно при такой ручной разборке учитывали мезофауну почвы). Затем измеряли объем разобранной таким образом почвы пол-литровой банкой и из 500 см³ перемешанной почвы промывкой на сите извлекали мелкие корешки. Их массу умножали на общее число банок субстрата, и полученное число принималось за общую массу мелких корней в пробе, суммировалось с уже определенным запасом крупных фракций.



Поверхность подгорной равнины р. Кафирниган покрыта луковичным мятликом и осочкой. Весной она изумрудно-зеленого цвета

Раздельный учет крупных и мелких фракций подземной фитомассы чрезвычайно облегчает трудоемкую операцию по промывке всей пробы. К тому же экономится много воды, что в ряде случаев также немаловажно при исследованиях аридных территорий. Прибавка за счет мелких корней обычно составляет по весу около 20%, поэтому даже отклонения в несколько раз от действительности (что вряд ли часто возможно) не окажут существенного влияния на окончательный результат. Это определяется тем, что коэффициент вариации средней для надземной фитомассы на базе наших серий из 8—16 определений обычно равен 10—15%, стандартная ошибка 3—5%, а доверительный интервал при уровне существенности 0,05 колеблется в пределах 10—20% от средней. Всю растительную массу взвешивали в сыром виде, а затем высушивали и определяли воздушно-сухой вес. Последний чаще всего составлял 30% от сырого веса. Всего надземная и подземная фитомасса определена в 40 пробах.

Беспозвоночные животные. При учетах беспозвоночных животных необходимо сочетание ряда различных методик, ибо разные по размеру, по обилию и по приуроченности почвенно-подстилочные, поверхностные обитатели травяного и древесного ярусов и т. п. группы требуют разных приемов. Подробное описание этих приемов и ссылки на другие руководства можно найти в уже приведенной литературе. При этом с увеличением степени подробности и точности требуемых данных резко возрастает сложность соответствующей аппаратуры, требующей хороших стационарных лабораторий. При рекогносцировочных экспедиционных обследованиях иногда можно взять некоторые пробы и сделать их анализ в камеральных условиях. В качестве примера исследований с минимальным оснащением продолжим здесь описание учетов на примере того же хр. Бабатаг, проведенных в апреле 1973 г.

Параллельно с выборкой из почвы крупных корней проводился и учет почвенных беспозвоночных животных размером более 3—5 мм.



Пестрый ковер из крестоцветных, маковых, сложноцветных и злаков появляется весной на террасах и склонах гор Кафирнигана

Найденные особи измеряли, подсчитывали, взвешивали. Мелкие почвенные членистоногие учтены с помощью вороночного термоэлектрора. Часть проб отработана подсушиванием на солнце (до 3 суток) прямо в поле. Другая часть отработана в ламповом термоэлектроре после предварительного хранения в течение 10—15 суток и транспортировки в виде монолитов по 2—3 дм³, которые помещали в полиэтиленовые мешки. Оба метода существенно не отличались по результатам.

Микроартроподы из каждой пробы просматривали под бинокляром и сразу же сортировали по группам. Все особи измеряли для того, чтобы можно было от размеров перейти к биомассе (Второв, Мартынова, 1974). Коллемболы, как наиболее распространенные из микроартропод, в дальнейшем специально исследовались с точки зрения их таксономии Е. Ф. Мартыновой. Из верхнего слоя почвы и подстилки (0—5 см) взяты 11 проб по 250 см³. Кроме того, сбор и учет коллембол на поверхности почвы и в траве проведены эксгаустером.

Коэффициенты вариации суммарной численности коллембол, а также почвенных клещей обычно при этом составляют 20—40%.

Беспозвоночных поверхности и травяного покрова учитывали несколькими методами. Крупные и хорошо заметные животные (напр., огромные сетчатые слизни) регистрировали на так называемых «мегатрансектах» — на полосах общей длиной не менее километра и шириной обычно в 1 м. Большую часть герпетобия, а также некоторых более крупных обитателей травяного яруса (прямокрылые, пчелиные и т. п.) подсчитывали на «мезотрансектах» протяженностью в сумме до сотен метров и шириной в 0,5 м. Мелких животных (напр., сминтурид, мелких цикад) учитывали на «микротрансектах» в несколько метров длиной и 10—20 см шириной.

Весь комплекс обитателей травяного яруса исследовался методом энтомологического кошения сачком сериями по 10 взмахов. Среднее число особей разных групп на укос пересчитывали затем на единицу



Муха-люциния на цветке миндаля. Она часто попадала в сачок исследователя

площади (1 м^2) по коэффициентам, определенным нами ранее для сходного по высоте травяного покрова (Второв, 1968). Кроме того, большая часть пересчетных коэффициентов уточнялась для отдельных групп, хорошо представленных как в укусах, так и на трансектах. Пересчет данных укусов на площадь опирается на сравнения серий укусов и проб, взятых биоценометром. Этот пересчет, даже весьма приблизительный, существенно изменяет соотношения обилия разных групп, наблюдающихся в укусе, приближает это соотношение к естественному. Дело в том, что улов в сачке для разных насекомых и других беспозвоночных различается в десятки раз, совершенно искажая первоначальные пропорции и истинные доли участия в группировке разных насекомых. Поэтому использование только данных укусов без внесения соответствующих поправок вряд ли целесообразно. Величины коэффициентов пересчета заметно изменяются при разной высоте и густоте травостоя, однако усилия, направленные на специальное их определение, полностью себя оправдывают.

Известно, что в разное время суток состав энтомологических укусов может сильно изменяться. Пробные круглосуточные укусы в апреле показали для эфемеретуна наличие двух основных аспектов — в середине дня (с 11 до 18 часов солнечного времени) и в ночное время. При этом первый аспект лучше выражен, и численность характерных групп максимальна в 11—12 часов, а второй — примерно через час после захода солнца. Наиболее представительны и богаты укусы второго, ночного, аспекта. Правда, после полуночи численность активных беспозвоночных несколько падает и становится минимальной к рассвету. Это совпадает с минимумом температуры на поверхности почвы.

В соответствии с двумя указанными аспектами при обобщениях данных укусов итоговые цифры опирались на среднемаксимальные величины обилия.

Кроме учета указанных выше групп весьма удобным является способ учета почвенных нематод, тардиград, отчасти коловраток и даже инфузорий, основанный на выходе этих животных из пробы

Туркестанская
агама —
обычная горная
ящерица. От-
лично лазает по
скалам, быстро
бегает и прыгает
на высоту 60 см
Днем туркестан-
ская агама до-
вольно часто
встречалась в
маршрутах



субстрата при погружении ее в воду. Обычно навеску 1—2 см³ в марлевом мешочке опускают в стакан с чистой водой, через сутки ее вынимают, верхние слои воды сливают, а осадок просматривают под биноклем. Живые нематоды и другие животные хорошо видны и могут быть измерены и подсчитаны, а затем зафиксированы для последующего определения. Однако надо отметить, что по видовому и групповому составу указанные группы («мезобиота» по Фэнтону; цит. по: Ю. Одум, 1975) имеют малое индикационное значение, ибо большинство видов космополиты. Впрочем, соотношения разных таксонов по численности уже существенно зависят от конкретной экологической обстановки.

Это еще в большей степени относится к микробному населению, требующему весьма разнообразных и специфичных методов и сложного оборудования при исследованиях, к которому поэтому вряд ли применимы бонитировочные и вообще биогеографические характеристики на современном этапе развития науки.

Позвоночные животные. Позвоночные животные лучше всего исследованы систематически, поэтому занимают очень важное место при бонитировочных изысканиях. Методике учета разных групп наземных позвоночных посвящена обширная литература. Следует отметить, что многие из приемов оказываются весьма трудоемкими. Особенно это касается определения обилия млекопитающих на единицу площади. Поэтому при рекогносцировочных работах часто приходится довольствоваться лишь косвенными и относительными цифрами. Большинство самых массовых групп амфибий, рептилий и птиц учитывается относительно просто (при достаточной квалификации учетчика), и поэтому эти животные играют существенную индикаторную роль в биогеографии. Особенно это касается птиц, которые в этом смысле во многом подобны булавоусым чешуекрылым среди насекомых (Кузкин, 1951 и др.).

Вернемся к методикам наших исследований в экспедиционном варианте на примере хр. Бабатаг, посвятив внимание учетам позвоночных животных. Рептилий и амфибий учитывали двумя способами. Во-первых, подсчитывали всех встреченных особей, постепенно



Редкая и удачная встреча натуралиста с коброй

осматривая площадку (размером в 10 га) террасы Кафирнигана. Такие обходы совершались в разные часы суток. При небольшой плотности животных общее их число без особых трудностей устанавливается за несколько посещений. Однако амфибиям и рептилиям свойственно весьма неоднородное распределение в пространстве. Поэтому даже абсолютно точные сведения об их числе и составе на ограниченном участке значительно уступают в ценности менее точным, но охватывающим все разнообразие вариантов местообитаний. Именно поэтому основным методом был учет на маршрутах. По существу это те же трансекты, что и для учета беспозвоночных, но более протяженные. Кроме того, ширина полос определялась особенностями рельефа и распределением растительности. В долине Кафирнигана длина учетов составила 7 километров, на высоких адырах — 33 км, а на предгребневом фисташковом плато — около 5 км.

Учеты птиц проводили также маршрутным методом с отдельным пересчетом на площадь в зависимости от дальности обнаружения. Птицы — единственная группа животных, учеты которых осуществляли по всему профилю. Общая длина всех пеших маршрутов — 130 км. Дополнительно на низких адырах у Сурхандарьи на расстоянии 40 км птиц учитывали с автомобиля. Минимальная протяженность маршрута в одном выделе — 10 км. Во время всех экскурсий отмечали также встреченных зверей и следы их пребывания. На опорных площадках выявляли колонии грызунов (в основном песчанок).

Как известно, в большинстве случаев учет мелких зверьков почти всегда сопряжен с их отловом. Чаще всего на линии проводили отловы-учеты с помощью обычных давилок и в ловчие цилиндры с канавками или заборчиками. Абсолютные учеты требуют длительных работ по отлову и мечению живых особей или же по сплошному вылову на ограниченных участках. В ряде случаев целесообразно использовать установленные ранее коэффициенты пересчетов относительных данных по численности особей на 100 ловушко-суток на единицу площади. За последние годы получили распространение весьма перспективные методы учета мелких зверьков способом «стандартного минимума», разработанным вначале в Польше.

Наконец, отметим, что для перевода данных о численности на единицу площади в показатели биомассы и метаболизма необходимы как минимум сведения о размерно-весовом составе исследуемых групп животных. Только в этом случае оказывается возможным по имеющимся таблицам и формулам высчитать хотя бы примерные величины требуемых параметров. Стремиться к этому необходимо в первую очередь потому, что основным условием сравнимости как разных групп внутри одного сообщества, так и разных сообществ следует считать наличие данных, выраженных в одной размерности. Наиболее универсальными показателями оказываются энергетические, позволяющие сравнивать не только биотические компоненты по интенсивности их жизнедеятельности друг с другом, но также и с потоком энергии солнечной радиации, с запасами энергии мертвого органического вещества и т. п. Данные такого рода из-за своего высокого уровня общности обладают соответственно высокими возможностями для сравнений даже удаленных и мало похожих друг на друга экосистем.

ЦЕНТРАЛЬНЫЙ БАБАТАГ

ВВОДНЫЕ СВЕДЕНИЯ

Наши исследования в хр. Бабатаг и прилегающем районе долины р. Кафирниган (Таджикистан и Узбекистан) приводятся в качестве крайнего примера применения экспресс-методик для быстрого сбора биогеографических характеристик, имеющих бонитировочную ценность. Работа выполнялась в течение всего апреля 1973 г., в разгар вегетации, до начала летнего иссушения и отмирания эфемеров и эфемероидов. Собранный материал почти полностью опубликован (Второв, Макеев, 1976), поэтому фактические данные приводятся только в качестве примеров.

В течение месяца экспедиционный отряд пешком пересек хребт от долины Кафирнигана до долины Сурхандарья. Наиболее интенсивно (по 10 дней) проводились исследования по террасам долины Кафирнигана (500 м) и на высоких адырах в районе ущелья Пада (1000 м). По всему профилю отмечался характер растительности, проведены учеты и сборы амфибий, рептилий, птиц и наблюдения за млекопитающими. Исследованы также почвенные и поверхностно обитающие беспозвоночные, определена надземная и подземная фитомасса.

Хр. Бабатаг вытянут в меридиональном направлении и окаймляет с запада район Юж. Таджикистана. Высшая вершина хр. Бабатаг — 2286 м входит в группу невысоких хребтов, которые веерообразно расходятся к югу и заполняют естественный прогиб между Гиссаром и Гиндукушем (см. профиль).

Климатические особенности района исследований (см. климатодиаграммы) определяются весьма малым количеством осадков. Годовая норма их в долине Кафирнигана и в прилегающей зоне низких адыров колеблется в пределах 200—250 мм. С подъемом в горы влажность увеличивается, особенно на дне ущелий и по склонам северной экспозиции. Годовое количество осадков в гребневой части хребта достигает 600 мм. Высокие температуры в районе исследований также

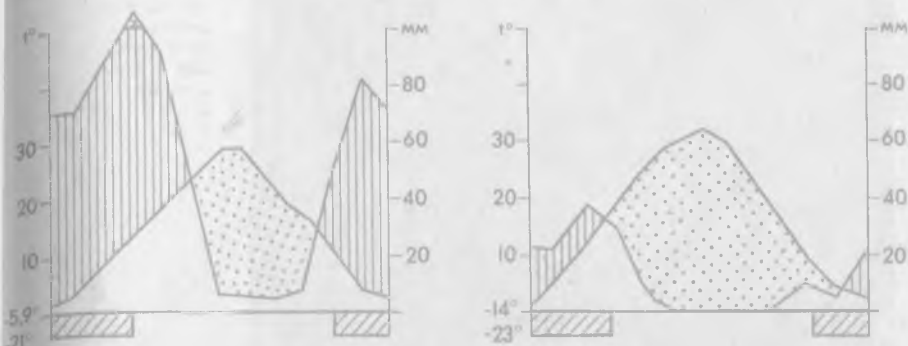


Горные хребты на юге Средней Азии. Район исследований в хр. Бабатаг заштрихован

являются определяющим абиотическим фактором. Средние температуры января в долине Кафирнигана от 0° до 5° , июля — от 25° до 30° . Максимальные температуры воздуха к окончанию периода наших наблюдений достигали 30° , а поверхности почвы — 40° . Обычно же в середине дня температура воздуха составляла 25° — 26° , на поверхности почвы — в пределах 30° — 36° .

Для всего района характерны высокие значения суммарной солнечной радиации. В Душанбе она составляет 145 ккал/см^2 в год. Радиационный баланс положителен во все месяцы, а в год равен примерно 70 ккал/см^2 (Шукина, 1971).

Маршрут через хребет охватывал район с примерными координатами 38° с. ш., 68° в. д. Природные условия Бабатага от Кафирнигана до Сурхандарьи изменяются в соответствии с высотой геоморфологическими особенностями территории. Наш маршрут проходил через участки, в разной степени затронутые хозяйственной деятельностью человека. Вместе с тем влияние человека носи



Климатдиаграммы района исследований хр. Бабатаг

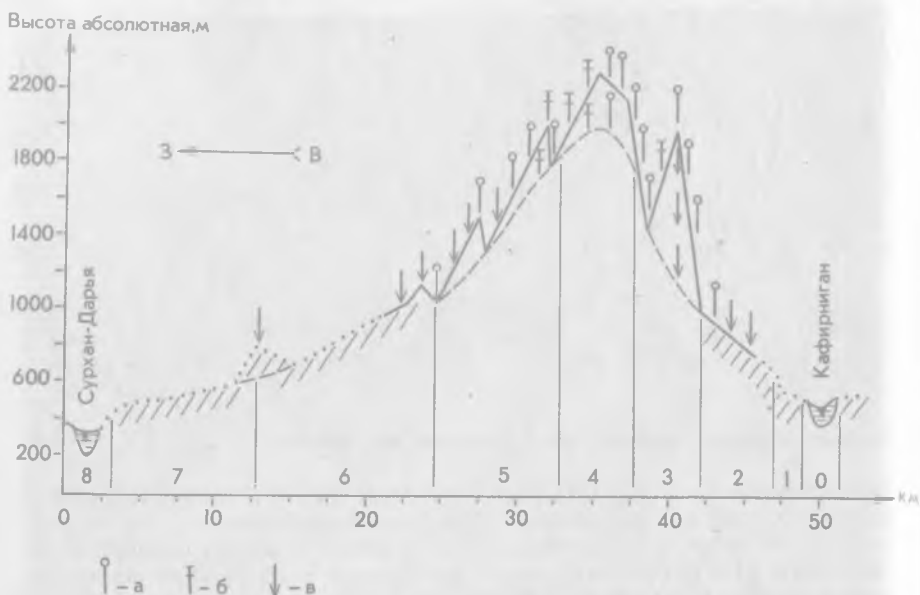
экстенсивный характер без коренной перестройки природных сообществ. Постоянных населенных пунктов в исследованном районе нет, существуют лишь временные стоянки чабанов. В долине Кафирнигана ближайшее селение находится в 30 км к северу — поселок Ак-Мачит. В низких адырах Сурхандарьи ближайший поселок — Ляльмикар расположен в 30 км к югу. Заселена и освоена под земледелие только долина Сурхандарьи.

Участки речных террас и низкие адыры (на профиле выделы 0, 1, 7, 8) характеризуются господством травянистых сообществ из эфемероидов с зимне-весенним периодом вегетации. В марте—мае здесь выпасается большое количество овец, а местами и крупного рогатого скота. Близки к этой полосе и высокие предгорные участки (2,6), в которые по долинам сверху проникают уже кустарниковые и древесные сообщества из парнолистника, фисташки, колючего миндаля. Продолжительность вегетации и продуктивность здесь несколько выше. Местами пастбища используются и в холодный период года. Только зимой скот выпасают в пригребневой части (4) на плато с фисташковыми редколесьями при участии бухарского миндаля, местами — арчи и кленов. Участок 3 также частично используется под зимние пастбища, хотя из-за сильной расчлененности пасторальная нагрузка здесь низка. Аналог участка 3 на западном макросклоне — участок 5. Он особенно интересен как эталон, ведь из-за крайне сложного скалистого рельефа (куэстовые гряды, прорезанные узкими каньонообразными долинами) скот здесь вообще не выпасается. Это способствует сохранению естественных экосистем в наиболее полном виде. Участок 5 без преувеличения может быть назван заповедным, так как пресс охоты здесь также сравнительно невелик из-за отсутствия троп для вьючного транспорта.

ХАРАКТЕРИСТИКИ ОТДЕЛЬНЫХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ

Растительность

Наиболее распространена синузия эфемероидов из луковичного мятлика и осочки (*Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*). На террасах Кафирнигана и на адырах она образует самостоятельную категорию



Поперечный профиль через хр. Бабатаг. 0—террасы Кафирнигана; 1 и 7—низкие адыры; 2 и 6—высокие адыры; 8—долина Сурхандарьи: а) фисташники, б) арчевники, в) заросли парнолистника, г) эфемеретум или сообщество осочки, мятлика и других видов растений.

растительности, называемую эфемеретумом или низкотравной полусаванной. Выше она входит в состав *фисташковых редколесий*, а ниже широко распространена в пределах южных туранских пустынь. В состав осочково-мятликовых ценозов входят также *Gagea*, *Allium*, *Tulipa* и другие геофиты, а также многочисленные эфемеры из крестоцветных, маковых, злаков, сложноцветных и других семейств.

На террасах Кафирнигана и на прилегающих низких адырах в первую декаду апреля запасы надземной фитомассы (все цифры—воздушно-сухая масса) составляли в среднем 70 г/м^2 , а подземной— 2500 г/м^2 . Именно такие значения характерны для 80—90% площади указанной территории и увеличиваются для надземной массы по дну неглубоких долин до 100 г/м^2 . В пределах той же осочково-мятликовой группировки, но на высоких адырах (куда проникают фисташники с кустами парнолистника и горького миндаля) запасы фитомассы растут. Рост этот в фоновых сообществах происходит главным образом за счет надземной части. По пологим склонам западной, восточной и частично северной экспозиции и на плоских поверхностях адыров надземная масса равна 220 г/м^2 , подземная— 2600 г/м^2 .

Таким образом, суммарная фитомасса плакорных местообитаний от террас Кафирнигана до высоких адыров изменяется с 2570 до 2820 г/м^2 (весьма мало), но при этом надземная фракция—от 70 до 220 г/м^2 . Еще заметнее возрастание пышности травостоя по долинам второго-третьего порядка (начиная от долины Пада в пределах высоких адыров). Здесь надземная масса равна 800 г/м^2 , подземная— 4200 г/м^2 (суммарная— 5000 г/м^2).

Крутые солнечные склоны хр. Бабатаг заняты сообществами из однолетних бобовых, крестоцветных и злаков



Разумеется, отдельные небольшие по площади местообитания могут существенно отличаться от фоновых. Так, на террасах Кафирнигана вблизи берега по краям кустов селитрянки запас фитомассы только травянистых растений возрастает до 5600 г/м^2 (1100—надземная, 4500—подземная). Столь же резкие изменения можно было бы обнаружить и в других местах.

Величина запасов надземной фракции травостоя, видимо, близка к цифрам чистой ее продукции. Прирост корней, согласно имеющимся данным для наших в сущности мезофитных и лугоподобных травостоев (Родин, Ремезов, Базилевич, 1968; Milner, Hughes, 1966), можно принять равным трети от их запаса. Отсюда легко вычислить и годовую чистую продукцию (т. е. продукцию без учета трат на дыхание). Она для фоновых местообитаний участков 0 и 1, а также 7 и 8 составит около 900 г/м^2 в год (70—надземная, 830—подземная масса). Для фоновых местообитаний участков 2 и соответственно 6 чистая продукция равна 1100 г/м^2 в год (220—надземная, 870—подземная масса).

Как видим, итоговые цифры отличаются мало, хотя соотношение надземной и подземной масс подчеркивает более мезофильный облик высоких адыров.

В энергетическом выражении чистая продукция низкотравных полусаванн оценивается соответственно в $4000—5000 \text{ ккал/м}^2$ в год, что равняется эффективности утилизации солнечной энергии в 0,3—0,4%. С учетом трат на дыхание самих растений (30% от валовой продукции) эффективность возрастает примерно до 0,5%.

В наиболее богатых фитоценозах низкотравных полусаванн — на дне долин, участок 2 (высокие адыры), — продукция возрастает до 3000 г/м^2 в год (800—надземная, 2200—подземная), что составляет около 12000 ккал/м^2 в год (около 0,9% от суммарной радиации). Эти сообщества во многом уже переходны к крупнотравным полусаваннам (появление ферулы, другого крупнотравья). Столь же велика продукция в умеренно унавоженных скотом участках за счет неподаваемых сорняков (биомасса соответственно 1900 и 3400, всего 5300 г/м^2 , продукция около 3000 г/м^2 в год). Однако на слое кизяка, заросшего



манжеткой, эти величины уже падают (биомасса — 320 и 1360, всего 1680 г/м², продукция около 800 г/м² в год).

Несколько особняком стоят сообщества преимущественно из однолетних бобовых, крестоцветных и злаков (*Taeniatherum*) на крутых солнечных склонах. Здесь при небольшой суммарной массе в 1120 г/м² (480 — надземная, 640 — подземная) вся она практически и формирует чистую продукцию.

Определений биомассы многолетних частей древесно-кустарниковых редкостойных группировок из фисташки, парнолистника, миндалей, арчи, кленов и т. п. мы не проводили. Текущий же прирост ассимилирующих (зеленых) органов у них только начинался. В травяном ярусе большинства указанных сообществ присутствуют низкотравные и высокотравные эфемеро-эфемероидные синузии. Кроме того, от участка 2 (высокие адыры) и выше весьма заметную роль играют полукустарниковые группировки из тонкорассеченной полыни (*Artemisia baldshuanica*, sp. *tenuisecta*). На высоких адырах это сообщество приурочено только к крутым северным склонам, а уже на высоте 1600—1700 м выходит на плакор. Для полынных весной характерна старика (отмершие побеги прошлого года), запасы которой оцениваются в 130 г/м². Многолетние надземные части имеют запас 1500 г/м². Вновь образовавшиеся побеги по массе превосходят запасы надземной фракции в осочково-мятликовых фитоценозах и в среднем дают 620 г/м², а подземная фитомасса оказывается сходной по запасам — 2400 г/м². Общая масса около 3000 г/м², она близка к фоновым значениям в низкотравной полусаванне. Расчет чистой продукции дает величину около 1400 г/м² в год, или около 6000 ккал/м² в год (0,5% от солнечной радиации с учетом экспозиции). Принимая во внимание большую долю многолетних неассимилирующих, но дышащих фракций, вероятно предположить, что валовая продукция достигает 1% от суммарной солнечной радиации.

Заканчивая обзор производительной способности различных растительных группировок хр. Бабатаг, обратим внимание на весьма близкие величины первичной продуктивности разных участков. От подножий к высоким адырам они увеличиваются на плакорах

Вес растений, покрывающих склоны террас Кафирнигана, невелик — всего 70 г/м², а вес корней в 35 раз больше

Склоны предгорий хр. Бабатаг покрыты редкими кустами миндаля, парнолистника и низкорослой фисташкой

Чтобы меньше испарять воды, все растения эфемереума как бы прижаты к земле



незначительно. Цифры для полынных, занимающих значительные площади в приребневой части, также близки к доминирующей в предгорьях низкотравной полусаванне. В долинах высоких адыров, в группировках шибляка (фисташники и т. п.) и, вероятно, в арчевниках продуктивность примерно в полтора-два раза выше.

Флористическое богатство и разнообразие ареальных групп описываемого района весьма велики, особенно если учитывать аридный характер большей части территории. Специальных флористических исследований здесь не проводилось, однако по аналогии с близкими территориями можно считать, что общее число высших растений хр. Бабатаг составляет не менее 800 видов. Для территории Ганджино к востоку от Бабатага известны по меньшей мере до 730 видов, что, по мнению Р. В. Камелина (1973), составляет примерно $\frac{4}{5}$ всей флоры. Из них 570 видов оказались общими с флорой Кугитанга, а 450 — с флорой р. Варзоб в Гиссарском хребте. Несмотря на это, в южных горных хребтах между Кугитангау и Вахшем отмечено множество локальных эндемиков (см. Камелин, 1973, с. 97), более или менее полное перечисление которых заняло бы слишком много места. Однако можно отметить встречающиеся только на хр. Бабатаг *Gyrsoiphila vedeneevae*, *Tetracmidion glochidiatum*, *Astragalus pseudorhacodes*, *Echinops babatagensis* и ряд узкоареальных видов кузиний, ферул, эремурусов, крестоцветных, тюльпанов, парнолистников, луков и т. п.

При ареалологическом анализе флоры бассейна р. Варзоб в Гиссарском хребте к северу от нашего района Р. В. Камелин (1973) выделил 48 типов ареалов. Можно утверждать, что для изучаемой территории известны виды, ареалы которых относятся к большей части этих типов (по меньшей мере к 40—45), а также и особым типам ареалов (взять хотя бы упомянутые выше эндемики). Доминирующими оказываются, во-первых, эндемичные для горной Ср. Азии виды, а во-вторых, виды области так называемого Древнего Средиземноморья, т. е. с ареалами, протянувшимися от Испании и Марокко до западных Гималаев и Синцзяна. При рассмотрении на родовом уровне роль древнесредиземноморских элементов повышается. Подробнее флори-



стические и флорогенетические особенности изучаемого района освещены в уже упомянутой работе Р. В. Камелина, а также в других трудах, приведенных в библиографии этой же книги. В заключение кратко охарактеризуем распространение лишь отдельных эдификаторных видов (названия типа ареала принимаются по Р. В. Камелину).

Луковичный мятлик и толстостолбиковая осока — основные эдификаторы низкотравного эфемеретума имеют соответственно понтиче-ско-древнесредиземноморский и восточнесредиземноморский ареалы. К последнему относится также ячмень *Hordeum spontaneum*. Луковичный ячмень (*H. bulbosum*), часто выступающий эдификатором травяного покрова в интервалах высот 1000—1800 м, принадлежит к типичным древнесредиземноморским растениям. Другой эдификатор этих же высот — образующая редколесья фисташка имеет ареал иранского типа (от Анатолии до Бадахшана и Тянь-Шаня). Из других древесных пород отметим кустарники колючего миндаля и парнолистника (*Amygdalus spinosissima*, *Zigophyllum gontscharovii*), имеющие южнопамяро-алайское распространение. При этом колючий миндаль отсутствует в долине Варзоба. Ареалы близких типов имеют два других эдификатора высоких адыров и фисташников — тонкорассеченная полынь и бухарский шемюр (*Phlomis bucharica*). Обычный среди верхних фисташников бухарский миндаль (небольшое дерево) имеет ареал западнопамяро-алайского типа. Занимающие теневые склоны в пригребневой части арчевники образованы преимущественно двумя видами арчи (*Juniperus semiglobosa*, *J. seravschanica*). Эти виды, а также эфедра (*Ephedra gerardiana*), характеризующая расположенное рядом с ними сообщество, имеют ареал пригималайского (горносреднеазиатско-гималайского) типа. К тому же типу принадлежат и эдификаторы среднегорного высокотравья из некоторых видов ферул и прангоса, ряд видов шиповников.

Легко видеть, что и данные по одним лишь хорошо выраженным эдификаторам (эти данные можно было бы расширить за счет других менее распространенных сообществ) дают столь же очевидную окраску растительного покрова с точки зрения ареалологии: преобладание горных среднеазиатских (включая пригималайские) и древнесредизем-

Весной каменистая поверхность почвы преобразуется



Не только цветы, но и грибы можно найти весной на террасах Кафирнигана

номорских элементов (включая восточносредиземноморские и иранские группы). При этом рассмотрение родственных связей и ареалов ближайших родственников приведенных выше видов еще более подчеркивает географо-генетическую связь с комплексами растений Древнего Средиземноморья.

Микроартроподы и близкие группы

Настоящий раздел посвящен характеристике численности и биомассы различных групп мелких членистоногих и энхитреид. Особое внимание уделено коллемболам. Изучены следующие местообитания: А. Предгорные (низкие и высокие адыры) группировки из пустынной осочки, луковичного мятлика и эфемерового разнотравья. Б. Куртины тонкорассеченной полыни по северным склонам высоких адыров. В. Подкروновые участки в редколясах из фисташки. Г. Тенетравный арочный лес по северному склону у дна ущелья, под кроной арчи.

Все учтенные особи протур относились к одному виду — *Acerella montana*, диплур — *Parajarux isabellae* (Второв, Макеев, 1976). Подробнее об их ареалах и родственных связях укажем ниже вместе с обсуждением видов ногохвосток.

Несмотря на малое число проб, всего отмечены представители 17 различных групп беспозвоночных животных (14 отрядов), причем в отдельных местообитаниях их отмечено от 3 до 14. Число групп в каждом выделе не связано с общим обилием. Так, в подстилке и почве под кустами тонкорассеченной полыни (Б) при самой высокой из всех местообитаний общей численности (более 70 тыс. экз/м²) обнаружено только 3 группы (коллемболы, клещи и энхитреиды). В то же время в почве под эфемеретумом (А) при самой низкой общей численности (21 600 экз/м²) выявлены 7 групп животных (клещи, коллемболы, пауроподы, япиксы, трипсы, мелкие личинки жуков и ктырей). Только в этом местообитании отмечены пауроподы и двухвостки-япиксы. Максимальное число групп (14) зарегистрировано в почвенно-подстилочной толще под кроной арчи (Г). Только здесь найдены

личинки хирономид и ликариид, мелкие моллюски, ложноскорпионы, бессяжковые, мельчайшие подстилочные пауки. Здесь среди клещей на долю орибатид приходилось более 60% от общего их числа (взрослых особей около 80%). В остальных местообитаниях панцирные клещи по числу особей хотя и доминировали, но составляли менее 50% от общей численности клещей. Под кроной фисташки (В) обнаружены 8 различных групп, причем только здесь учтены сеноеды. Личинки галлиц встречались лишь в подстилке под фисташкой и под арчой (В и Г).

По составу и количественным соотношениям разных групп мелких почвенных беспозвоночных животных весьма трудно найти особое сходство у какой-нибудь пары выделов из представленного А, Б, В, Г ряда. Это и неудивительно, ибо при отборе и анализе проб мы старались охватить наиболее контрастные местообитания, полнее отражающие всю амплитуду условий хр. Бабатаг.

Больше всего различаются по уровню обилия и биомассы микроартроподы эфемеретума (А), с одной стороны, и остальных местообитаний — с другой. Именно для Б, В, Г комплексов характерно наличие энхитрид, что придает им относительно мезофильный облик. Если принять во внимание значительную биомассу ногохвосток в поверхностном и травяном ярусах эфемеретума, то общая биомасса микроартропод возрастает со 140 до 780 мг/м². При этом указанное обособленное положение эфемеретума становится не столь резким.

Подводя итог сравнениям групповых комплексов мелких почвенных беспозвоночных хр. Бабатаг, можно констатировать, что охваченные исследованиями местообитания образуют ряд, крайние места в котором по усложнению занимают эфемеретум (А) и арчовый лес (Г). Столь же противоположны и наблюдаемые групповые композиции изученных организмов. В частности, велика доля взаимоисключающихся групп. Энхитриды, моллюски, ложноскорпионы, пауки, диплоподы, протуры, личинки длинноусых двукрылых обнаружены в Г и не найдены в А. Пауโรปоды и япиксы, не отмеченные в Г, как раз и обнаружены в А. Отсутствие в пробах под арчой пауропод, разумеется, случайно (это группа, проникающая глубоко в почву, обычно малочисленна в верхних слоях). Но этого уже никак нельзя утверждать о второй группе. Также, вероятно, не случайно в пробах из эфемеретума отсутствуют энхитриды, мелкие подстилочные моллюски, диплоподы, протуры и личинки хирономид. Комплексы А и Г полярны также по суммарной биомассе (140 и 2317 мг/м² соответственно). Группировки Б и В занимают промежуточное положение как в ряду условий среды, так и по степени своеобразия групповых сочетаний мелких почвенных микроартропод и энхитрид.

Перейдем к характеристикам видового и ареалологического состава первичнобескрылых насекомых. Всего выявлено 24 вида ногохвосток и по одному виду бессяжковых и двухвосток. Ногохвостки обнаружены во всех выделах, двухвостки (параяпикс) — только в А (эфемеретум), бессяжковые — только в Г (арчевник). Общее обилие коллембол не коррелирует ни с числом обнаруженных видов, ни с индексами видового разнообразия. При рекордной численности 46 тыс. экз/м² под фисташкой (выдел В) отмечены всего 3 вида. Резко доминирует один *Nypogastrura manubrialis* (86,6%). В результате именно здесь имеем самый низкий индекс видового разнообразия (0,583 бит). Этот же индекс выше всего в арчевнике (2,492), где

обнаружены 10 видов коллембол. Доминируют 4 вида: *Folsomides angularis*—30 (в % от общей численности), *Isotoma vtorovi*—25, *Onychiurus zschokkei*—21, *Folsomides parvulus*—12. Однообразный по групповому составу комплекс Б (тонкорассеченная полынь) весьма разнообразен по составу ноговосток. Здесь отмечено 9 видов, и индекс относительно высок (2,128), доминируют (в %) *Onychiurus zschokkei*—52 и *Isotoma olivacea*—23, к первому субдоминанту относится крупный по размерам *Orchesellides kabulensis*—8.

В почве эфемеретума (А) отмечены только 5 видов, разнообразие этой группировки сравнительно низкое—1,758. Доминируют (в %) *Onychiurus zschokkei*—59 и *Anurida* sp.—17. Несколько выше разнообразие поверхностнообитающего комплекса А (1,992). Здесь найдено 8 видов крупных по размеру, но малочисленных по сравнению с почвенным ярусом. Доминируют (в %) *Sminthurinus wakhanicus*—44 и *S. cf. multipunctatus*—37. Из 8 видов поверхностнообитающих коллембол в других местах не встречены 5 видов, что подчеркивает их значительную обособленность.

Как можно видеть из рассмотрения приведенных комплексов видов-доминантов и других сопутствующих им коллембол, все четыре изученных местообитания характеризуются резко различными видовыми композициями этих животных. Единственный вид, который входит в число доминирующих во всех выделах,—*Onychiurus zschokkei*. В эфемеретуме он же отмечен даже на поверхности почвы (А), хотя морфологически является типично почвенным представителем. Это к тому же вообще единственный вид, обнаруженный во всех без исключения местообитаниях. Среди других видов наиболее вероятно такое же распределение у *Hypogastrura manubrialis*, а также у сминтурид, которые легко могли быть пропущены при анализе проб в термоэлектроре. Местообитания А, Б, В, Г имеют соответственно по 2, 3, 0, 7 видов, которые в других выделах не встречены. Если отбросить малочисленных представителей, имеющих менее 1000 экз/м², то такими характерными видами в каждой группировке будут следующие: А—*Anurida* sp.; Б—*Onychiurus zschokkei*, *Entomobrya* sp.; В—нет; Г—*Folsomides parvulus*, *F. angularis*, *Isotoma vtorovi*. Показательно, что в местообитаниях А и Г все характерные виды одновременно являются доминантами, что особенно подчеркивает самобытность этих комплексов. Из 14 видов, встреченных в А и Г, только один (тот же онихиурус) отмечен и в одном и в другом местообитании: 4 вида—только в А и 9—только в Г. Группировки Б и В занимают в некотором отношении промежуточное положение между крайними А и Г. Сообщество А имеет особую ярусную приуроченность, поэтому сравнивать его с другими в данном случае можно лишь с большими оговорками. Надо отметить, кстати, что некоторые из встречающихся здесь коллембол отсутствуют в почве (А) и появляются в пробах из других местообитаний с развитой подстилкой (Б, В, Г).

Для выявления зоогеографических особенностей изученных комплексов коллембол и других первичнобескрылых насекомых необходимо рассмотреть характер их ареалов, а также установить родственные связи ряда видов. Последнее требует достаточно подробных таксономических замечаний прежде всего потому, что обращает на себя внимание большое число форм (18), для которых не представляется возможным дать точное видовое название. Лишь отчасти это обусловлено тем, что собранные особи представлены

только молодыми или единичными поврежденными экземплярами. По меньшей мере 5 форм представляют собой новые виды, а вид *Seira ferrarii* Parona (Entomobryidae) впервые встречен в СССР. Он был известен ранее из средиземноморских стран (центральная Греция и Родос, Иордания, Мальта, Италия, Южная Франция, Испания) и с черноморского побережья Болгарии. Это желтые, с яркой поперечной перевязью на 2—3-м сегменте брюшка ногохвостки, которые относятся к энтомобриоидной жизненной форме. У бабатагских экземпляров крупные макрохеты на дорзальной поверхности расположены так же, как у особей из Италии, Мальты, Испании (сообщено Е. Ф. Мартыновой).

Япикс *Parajapyx cf. isabellae* Cressi (Diplura, Parajapygidae) представляет новое для фауны СССР семейство. Единственный найденный экземпляр очень близок морфологически к типичному *P. isabellae*, который обычен в средиземноморских странах (юг Франции, Италия, Алжир, Тунис). Упоминается также для Китая и Аргентины, хотя, по мнению крупного специалиста по этой группе Паже (Pages), эти местонахождения требуют проверки (личное сообщение Е. Ф. Мартыновой).

Перейдем к группированию аптеригот по типам распространения, по характеру очертаний их ареалов. Прежде всего группу из 4-х явно новых видов, не встреченных в других районах Ср. Азии, мы условно относим к комплексу бабатагских, или локально-эндемичных, видов: *Friesea* (*Polyacanthella*), sp. n., *Isotoma* из группы "Tadzhika" желтой окраски *Sminthurus* sp. n., *Dicyrtoma* sp. n. Точно не определенные до вида 8 форм пока приходится рассматривать как виды с неясным распространением.

Следуя от распространенных локально к более широкоареальным видам, выделяем следующий ряд ареальных групп. Гиссаро-бабатагский (?Памиро-Алайский) лесной вид *Paruzelia tadzhika*. Афгано-бабатагский (?Памиро-Алайский) вид *Sminthurinus wakhanius* впервые обнаружен в СССР. Афгано-тяньшанский вид *Orchsellides kabulensis* занимает широкий спектр местообитаний от Афганистана до Тянь-Шаня включительно, избегает только самых крайних аридных и субнивальных местообитаний. Тяньшанско-бабатагские виды: *Acerella montana* (*Protura*) и *Isotoma vtorovi*. Первый вид встречен также в Иссык-Кульской котловине и прилегающих районах Центрального Тянь-Шаня, в Гиссаре пока не найден. Второй вид отмечен и в Гиссаре, и в Прииссыккулье. Альпийско-бабатагский дизъюнктивный ареал имеет *Onychiurus zschokkei*. Средиземноморско-бабатагские виды: *Seira ferrarii* и *Parajapyx cf. isabellae* (*Diplura*).

Остальные виды имеют весьма широкое распространение, однако и среди них можно выделить ряд ареальных групп. Южнопалеарктические виды: *Folsomides angularis*, *Sminthurus cf. multipunctatus*. *S. multipunctatus* — типичный элемент фауны открытых сухих ландшафтов Центральной, Южной и Юго-Восточной Европы. Встречается также в горах ГДР, Болгарии, Югославии, ФРГ. В СССР найден в Дагестане, Кабардино-Балкарии.

Выявленные группировки коллембол, а также сопутствующие им комплексы из иных групп мелких беспозвоночных животных имеют много специфических черт и существенно отличаются от изученных ранее в других горных и равнинных районах Азии. При этом, однако, выявляется и ряд элементов, свойственных иным, часто весьма

удаленным территориям (чаще в пределах области Древнего Средиземноморья). Некоторые черты такого сходства и отличия выявляются даже после первой рекогносцировки, материалы которой представлены выше. Для нас существенно, что представленность выявленных комплексов к северу резко ограничена по меньшей мере Гиссарской долиной. Это подчеркивает своеобразие юга Таджикистана в качестве особого биосферного района.

Более крупные почвенные животные

Более крупные, нежели микроартроподы, почвенные животные учитывались ручной разборкой. Этот размерный комплекс у нас в стране называют обычно «мезофауна» (а в других странах — «макрофауна»).

Три первых выдела характеризуют разные высотно-топические варианты формаций луковичного мятлика с осочкой. Сообщества плоских поверхностей террас Кафирнигана примерно вдвое уступают по биомассе и суммарному метаболизму сообществам плакорных участков высоких адыров. Особенно велики они по южным склонам с эфемерами из бобовых, злаков и других растений. Впрочем, такие участки занимают очень малую площадь. Суммарные характеристики почвенной «мезофауны» полынных близки к соответствующим цифрам для полусаванны на высоких адырах.

Во всех выделах резко доминировали по массе и метаболизму личинки пластинчатоусых жуков, преимущественно хрущей. Лишь в одном выделе близкую к последним биомассу имеют личинки чернотелок (преобладали представители родов *Gnathosia*, *Dailognatha*, *Centrocnemis* — определение Н. Г. Скопина). Еще один важный представитель животного населения, влияющий на почвы, — мокрицы из рода гемилепестус. Данные об этих животных приведены в главе о поверхностнообитающих беспозвоночных. Ксерофильную окраску сообществам придают личинки ктырей и чернотелок. Попадают также личинки усачей прионусов. О мезофильности условий, пожалуй, свидетельствуют личинки хрущей и щелкунов. Присутствие термитов подчеркивает южный облик.

Беспозвоночные поверхности почвы и травяного покрова

В табл. 1 (стр. 65) представлены данные по численности и биомассе разных отрядов и некоторых семейств беспозвоночных, обитающих на поверхности и в травяном ярусе фонового выдела — террас Кафирнигана с растительностью, типичной для низкотравных полусаванн. Во многом приближается к этому фоновому и второй выдел, протянувшийся узкой полосой вдоль внутреннего края второй террасы. Здесь к осочково-мятливому сообществу прибавляются отдельные кусты солянок и селитрянки. Групповой состав беспозвоночных в указанных двух местообитаниях во многом сходен: в обоих случаях первое место по массе занимают гусеницы бабочек (преимущественно пядениц и совок), сходно значение таких групп, как пауки, мухи, коллемболы (в основном сминтуриды и энтомобрииды, см. раздел о микроартроподах), ряд групп жуков.

В то же время обращает на себя внимание повышенное обилие во

втором выделе мокриц-гемилепистусов, щетинохвосток-махилисов. Клопы здесь представлены в основном миридами из рода *Murgmescophyes* и *Scirtetellus*, а в первом выделе — более «весомыми» (по массе) краевниками, щитниками и лигеидами. Среди жуков здесь же выделяются устраивающие норки навозники из рода гимноплеурус (*Gymnopleurus aciculatus*). Вообще внутренний край второй террасы заметно сильнее изрыт норками как гимноплеурусов, так и мокриц-гемилепистусов. В фоновом местообитании жуки не только обильнее (638 против 319 мг/м²), но и разнообразнее представлены преобладающими семействами. Особенно заметно участие долгоносиков, характерны также чернотелки, из хрущей преобладают виды *Hemictenius* (пластинчатоусых жуков определен В. В. Янушев).

Присутствие даже редких кустиков солянок привлекает немногочисленных, но характерных богомолов-ампуз (молодые особи), а



Энергично перерабатывают остатки растений и перемешивают их с почвой многочисленные мокрицы

также устраивающих открытые гнезда складчатокрылых ос. Только здесь встречены взрослые особи саранчовых — эдиподин и фитомастигин. Общая масса перепончатокрылых, и в частности муравьев-фуражиров, в обоих местах сходна. Однако в фоновом выделе преобладают мелкие формы (*Alaformica*), доли же муравьев-жнецов (*Messor* sp.) и фазтончиков (*Cataglyphis*) примерно равны (по 20% от всей массы муравьев). На прибрежных уклонах террасы фазтончиков почти нет, а доля жнецов возрастает до 50%.

На фоне близких значений биомассы пауков их состав различен. В первом случае преобладают пауки-прыгунчики (30% по массе), из ликозид встречаются малочисленные, но крупные тарантулы. Во втором случае прыгунчики не превышают 5%; из ликозид характерно присутствие видов *Pardosa*. В обоих местообитаниях большая часть мух представлена видами *Muscidae* и *Anthomyidae*, но в первом обычны также и ктыри. Среди редких групп отметим представителя особого отряда — эмбию (*Embia tartara*).

По общей численности и биомассе оба обсуждаемых сообщества сходны (780 и 801 экз/м²; 4,0 и 4,9 г/м²). Различия в групповой композиции беспозвоночных позволяют говорить о большей мезофильности второго комплекса. Это своеобразный олуговельный вариант фоновых местообитаний.

Крайне своеобразна группировка прирусловых песчано-галечниковых участков, почти свободных от растительности. Здесь

Таблица 1

Беспозвоночные поверхности почвы и травяного яруса.
Террасы Кафирнигана, плоские участки
(*Poa bulbosa*, *Carex pachystylis* и разнотравье)

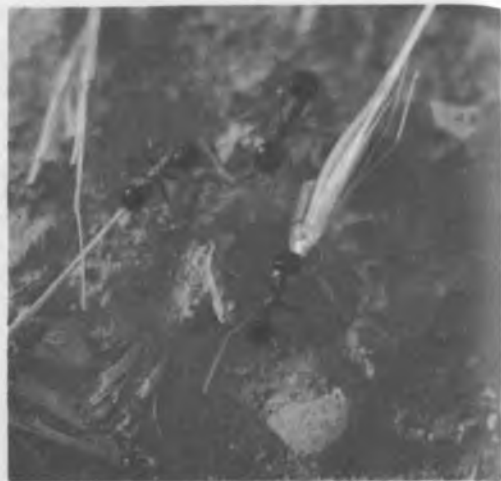
Группы животных	экз/м ²	мг/м ²	Участие по массе, %
Lepidoptera, larvae	18	760	19
Coleoptera:			
Chrysomelidae, 1	47	300	} 16
Curculionidae	23	185	
Meliridae	20	100	
Coccinellidae	3	18	
Scarabaeidae	0,15	14	
Tenebrionidae	0,2	12	
Carabidae	0,1	1	
Staphylinidae	0,04	0,03	
другие Coleoptera	3	8	
Araneida	32	634	16
Diptera, Brachycera	186	570	14
Heteroptera	11	446	11
Phalangida	10	400	10
Collembola	300	240	6
Orthoptera: Acrididae	30	150	} 4
Tettigoniidae	0,2	2	
Hymenoptera:			
Formicidae	6	35	} 2
Apoidea	3	34	
Parasitica	0,2	0,1	
Oniscoidea, Hemilepistus reticulatus	0,3	60	1
Mollusca, Deroceros,	0,005	26	1
Diptera, Nematocera	71	22	1
Cicadellidae	20	20	1
Embioptera	0,1	5	1
Всего	783,4	4 024	100

при сравнительно небольшом суммарном обилии (7,6 экз/м² и 3,4 г/м²) резко доминируют пауки-волки (*Pardosa*), а также своеобразные прибрежные виды жуужелиц и уховертков. Среди прямокрылых весьма характерны триперсты (*Tridactylis*).

В пределах долины выделяются также сильно каменистые склоны, поросшие редкими кустиками полыни и солянок. Именно здесь наиболее обычны крупные сетчатые слизни (*Deroceros reticulatus*), которые и выходят по массе на первое место. Только здесь учтены в сезон работы и термиты. Весьма характерны скрывающиеся под камнями сколопендры, эмбии, скорпионы. На голой поверхности почвы и среди камней весьма заметны щетинохвостки — махилиды и лепизматиды.

В комплексе пауков особенно выделяются по обилию обитающие под прикрытием камней виды, в частности из семейства Gnaphosidae (*Drassodes*). Отдельно стоящие полукустарнички дают приют богомолам-ампузам и мелким бабочкам-огневкам.

Почти полными аналогами сообществ фоновое местообитания долины Кафирнигана на высоких адырах выступают плакорные сообщества того же типа (низкотравная полусаванна с господством луковичного мятлика, осочки толстостолбиковой и эфемеров). Плакорные сообщества занимают плоские поверхности высоких адыров и пологие склоны восточной, западной и частично южной и северной



экспозиций. Травостой здесь несколько гуще и выше, чем на террасах Кафирнигана, более разнообразно разнотравье. По площади указанная группировка доминирует. В табл. 2 представлены комплексы поверхностнообитающих беспозвоночных дна долины Пада (приток Кафирнигана) с еще более мощным травостоем. В нем также доминируют эдификаторы низкотравных полусаванн, однако местами с уже заметной примесью ячменей и не поедаемого скотом разнотравья (лютики, крупные губоцветные и т. п.).

Если по общему одномоментному запасу зоомассы сообщества террасы Кафирнигана и поверхностей высоких адыров весьма близки (соответственно 4,0 и 3,0 г/м²), то долины высоких адыров (табл. 2) выделяются в этом отношении (9,8 г/м²). Групповой состав всех трех сообществ сходен, однако соотношения в обилии типичных представителей заметно разнятся. В сообществах поверхностей высоких адыров по сравнению с сообществами террасы Кафирнигана (табл. 1) обращает на себя внимание уменьшение массы гусениц бабочек (760 и 100 мг/м²), пауков (634 и 160 мг/м²). Здесь уменьшается доля сравнительно крупных представителей семейства мусцид, ктырей, саркофагид. Доминируют по массе и по численности мелкие представители разнообразных семейств (агромизиды, хлоропиды, сепсиды, тефритиды, антомииды, ципселиды и т. п.). Среди более крупных по размерам характерно появление (до 10% от общей массы мух) видов Empididae, а также единичных Rhagionidae.

Несмотря на повышенное общее обилие в долинах (табл. 2) и предгорьях по сравнению с террасами Кафирнигана (табл. 1), падает зоомасса гусениц (760 и 118 мг/м²) и пауков (634 и 64 мг/м²). Состав же их изменяется сходным образом: несколько увеличивается доля мелких видов из нескольких семейств, еще резче увеличивается доля эмпидид. По массе последние выходят на первое место (30% от всех мух), на втором остаются мусциды и близкие к ним группы. Характерно появление в очень небольшом числе кордилурид (*Scatophaga stercoraria*). Это может быть связано с воздействием выпаса, но указывает и на увеличение влажности.

Для плакорных и долинных местообитаний высоких адыров

в результате такой «работы» мокриц улучшается структура почвы, она обогащается ферментами и питательными веществами

Муравей-жнец несет зерно злака для пополнения запасов нищи в своей колонии

В зоне высоких предгорий р. Кафирниган промыла глубокое русло



Таблица 2

Беспозвоночные поверхности почвы и травяного яруса дна долины Пада. Высокие адыры, травостой (Carex, Poa bulbosa и разнотравье)

Группы животных	экз/м ²	мг/м ²	Участие по массе, %
Mollusca, Deroceros reticulatus	1	5200	53
Orthoptera:			
Tettigonoidea	120	960	1010
Acrididae	1	50	
Heteroptera	135	730	7
Collembola	700	640	7
Coleoptera:			
Melyridae	40	220	630
Chrysomelidae, Iazvae	20	200	
Chrysomelidae, Halticinae	20	20	
Curculionidae	22	180	
Staphylinidae	0,2	3	
Carabidae	0,1	2	
Другие Coleoptera	12	5	
Diptera, Brachycera	196	540	6
Oniscoidea	1	350	4
Hymenoptera:			
Apidae	12	248	269
Formicidae	6	20	
Parasitica	2	1	
Lepidoptera, larvae-imago	11	118	>1
Araneida	11	64	>1
Diptera, Nematocera	202	62	>1
Thysanoptera	160	32	>1
Phalangida	0,4	12	>1
Homoptera, Cicadodea	1	2	>1
Dermaptera	2	120	>1
Всего	1 664,4	9 779	100

Одновременно с падением зоомассы чешуекрылых, пауков, отчасти мух (которые доминируют около Кафирнигана) весьма показательно и сравнительное возрастание обилия некоторых других групп. В первую

Долгоносик —
типичный обитатель поверхности почвы



На сильно каменистых склонах, поросших редкими кустиками полыни и солянок, обычны крупные сетчатые слизни



Кузнечика, находящегося еще в ювенильной стадии развития, трудно отличить от окружающего щебня (пример мимикрии — приспособительной окраски насекомого)



очередь это касается полужесткокрылых, которые на плакорях выходят на первое место, хотя по абсолютным значениям биомасса клопов изменяется не очень сильно (683 и 730 против 446 мг/м² на террасах Кафирнигана). Заметнее соответствующие изменения для эпигейных ногохвосток (640 на адырах, 240 мг/м² на террасах), что явно коррелирует с увеличением пышности травостоя.

На плакорных и долинных участках адыров резкий подъем дают и прямокрылые за счет главным образом ювенильных стадий кузнечиков (соответственно 215 и 1010 против 152 мг/м²). Наконец, явно возрастает и обилие крупных сетчатых слизней (180 и 5200 против 26 мг/м²). По массе в долинах (табл. 2) они абсолютно господствуют (53% от суммарной зоомассы).

В долинах высоких адыров в большом числе скапливались на цветущем разнотравье малашки и различные мелкие пчелиные (12 экз/м², 248 мг/м²), которые в этом случае опережали обычно доминирующих по массе муравьев. Последние представлены на высоких адырах теми же двумя группами, но относительно повышается доля жнецов и слегка понижается доля фазтончиков. В остальном имеющиеся различия, вероятно, не столь важны, поскольку касаются они сравнительно малочисленных групп. Можно лишь обратить внимание на исчезновение на адырах эмбий и на увеличение массы длинноусых двукрылых за счет резкого возрастания численности разных видов из семейства Bibionidae и Lycariidae.

Сообщество полынников (из тонкорассеченной полыни) по суммарной массе стоит близко к плакорной низкотравной полусаванне, хотя по составу групп отличается значительно. На первое место за счет гусениц совок и имаго огневок выходят чешуекрылые (960 мг/м²). Занимающие второе место прямокрылые (620 мг/м²) представлены на 97% саранчовыми. На третье место выходят слизни (520 мг/м²). По сравнению с осочково-злаковым травостоем уменьшается запас коллембол и клопов, хотя эти группы по составу мало отличаются от других выделов высоких адыров. Характерно, что здесь уже присутствуют личинки богомолов и щетинохвосток-лепизматид, заметны мелкие муравьи-алаформики (род, эндемичный для юго-востока Ср. Азии).

Эфемерные злаково-бобовые сообщества крутых южных склонов имеют более бедные группировки беспозвоночных животных (суммарная масса всего 775 мг/м²). По составу этот выдел весьма своеобразен, доминируют прямокрылые, и опять за счет главным образом саранчовых. Затем следуют щетинохвостки-махилиды, связанные с оголенной поверхностью почвы. Под камнями обычны некрупные светлые сколопендры.

Среди муравьев преобладают фазтончики, а среди пауков — сальтициды. Численность эпигейных ногохвосток резко падает, зато становятся заметны бегающие по оголенной почве клещики-Тромбидииды. Своеобразен набор жуков. Преобладающая группа — слоники — представлена (в отличие от других выделов) мелкими видами, потребляющими семена бобовых (Ariop и др.). Весь облик группировки несет печать ксерофильности и термофильности, если сравнивать ее с соседними участками и даже с расположенными ниже плакорными выделами.



Чернотелки активно перерабатывают остатки растений, обогащая почву минеральными веществами. Адамсия плоскоспинная

Амфибии и рептилии

Для получения представлений о характере распределения и численности *амфибий и рептилий* в пределах обследованной территории основными выделами были избраны: террасы Кафирнигана до их перехода в низкие адыры; высокие адыры с включением скальных выходов по глубоким ущельям; фисташковое плато в пригребневой части хребта (соответственно на профиле выделы 0, 2, 4а). В силу того что наблюдения проводились в дождливый сезон, совпадающий с относительно низкими дневными температурами, максимальная активность была отмечена лишь для некоторых наиболее мезофильных видов.

Из амфибий во время наших работ активность проявлял только один вид — *зеленая жаба* (*Bufo viridis*). При этом взрослые жабы зарегистрированы во всех выделах, но для двух (высокие адыры и фисташковое плато) мы можем отметить только их присутствие, так как на маршрутах эти животные не встречены. Лишь в одном выделе — на высоких адырах отмечены головастики жаб, могущие служить своеобразным индикатором опресненности временных водоемов за счет дождевых вод. В сильно засоленных источниках головастики жаб полностью отсутствовали.

По разнообразию видов на первом месте находится второй выдел — высокие адыры (8 видов). Это объясняется разнообразием условий, связанных с сильной расчлененностью рельефа. Террасы Кафирнигана и фисташковое плато имеют по 5 видов.

Террасы Кафирнигана, несмотря на довольно тщательное обследование, оказались бедны пресмыкающимися. Это объясняется двумя обстоятельствами. О первом мы уже упоминали: активность рептилий была понижена из-за дождей и относительно низких температур. Второе и наиболее важное обстоятельство, определившее относительную бедность видового состава герпетокомплекса на террасах реки, — значительная монотонность (схожесть) условий. По численности на террасах Кафирнигана доминировала *таджикская ящурка* (*Eremias regeli*) — 2,4 экз/га, которая занимала наиболее опустыненные места

по границе с низкими адырами, населяя смытые, эродированные склоны. На втором месте была *среднеазиатская черепаха* (*Testudo horsfieldi*) — 1,2 экз/га. Близкую численность имели *черноглазчатая ящурка* (*Eremias nigrocellata*) — 0,2 экз/га и *стенная агама* (*Agama sanguinolenta*) — 0,25 экз/га.

Здесь же на специальных маршрутах, проведенных после захода солнца, была встречена зеленая жаба (0,4 экз/га). Суммарная биомасса амфибий и рептилий в этом выделе — 1222,8 г/га, но без учета черепах (представителей иного трофического уровня), масса которых равна 22,8 г/га.

Рептилии второго выдела на **высоких адырах** гораздо более многочисленны — 34,6 экз/га. Первое место среди них занимает *туркестанская агама* (*Agama lehmanni*), приуроченная к обрывистым берегам небольших соленых речек и к скальным обнажениям. Тут же держится и *туркестанский геккон* (*Gymnodactylus fedtschenkoi*), но в значительно меньшем количестве — 0,4 экз/га. Среднеазиатская черепаха имеет численность 11,2 экз/га. Численность таджикской ящурки составляет 5,0 экз/га, *азиатского гологлаза* (*Ablepharus rapronicus*) — 3,8 экз/га. Низкая средняя численность азиатского гологлаза объясняется в основном тем, что в большей части высоких адыров он отсутствует. На высоких адырах довольно обычен *желтопузик* (*Ophisaurus apodus*) — 2,1 экз/га. Вне маршрута встречены *среднеазиатская гюрза* (*Vipera lebetina turanica*) и *зеленая жаба*. Суммарная масса в этом выделе без учета черепах — 1502 г/га, что превышает соответствующий показатель для террас Кафирнигана в 65 раз.

На **фисташковом плато** на маршрутах встречены три вида. По численности азиатский гологлаз явно доминировал — 95 экз/га. Второе место, как и в других выделах, занимала черепаха — 15 экз/га, что при ее весе сразу же выводит вперед этот выдел по биомассе. Численность 6,2 экз/га имеет туркестанская агама. Как видим, общая численность пресмыкающихся на фисташковом плато самая высокая — 116,2 экз/га, но 81,3% из этого числа приходится на долю азиатского гологлаза. Вне маршрута отмечены здесь *разноцветный полоз* (*Coluber gavergieri*) и *зеленая жаба*. Суммарная масса пресмыкающихся без учета черепах — 481,5 г/га, что вдвое меньше, чем на высоких адырах.

На максимальных высотах в **пригребневой части западного макросклона** в активном состоянии нами обнаружены *туркестанский геккон* и *туркестанская агама*, державшиеся на скальных стенах; *азиатский гологлаз*, занимавший осветленные участки леса на промежуточных платформах и откосах ущелий; *разноцветный полоз* и *зеленая жаба*. В нижней части лесного пояса часто встречались среднеазиатская черепаха и *желтопузик*. Здесь же в сезон 1975 г. В. М. Макеевым была встречена *среднеазиатская кобра* (*Naja oxiana*). По границе лесного пояса с опустыненными участками высоких адыров отмечена таджикская ящурка.

Сравнивая показатели обилия животных и их массы в разных выделах, можем отметить, что два вида — среднеазиатская черепаха и зеленая жаба присутствуют везде. При этом черепаха, нигде не доминируя по численности, по массе занимает первое место в каждом выделе, что легко увязывается с ее положением в трофической пирамиде. Фитофагия черепах определяет ее высокую численность на больших, чем долина Кафирнигана, высотах в связи с лучшими



**Днем склоны гор
кажутся пу-
стынными,
ночью — они
полны жизни**



**По численности
на террасах Ка-
фирнигана пре-
обладала тад-
жикская ящур-
ка**



**Второе место по
численности на
террасах Кафир-
нигана занимала
среднеазиатская
черепаха**

Среднеазиат-
ская кобра очень
редка и была
встречена толь-
ко один раз



условиями увлаженности и более длительным периодом вегетации растений. Вместе с тем максимальные высоты хр. Бабатаг порядка 2000 м абс. не препятствуют нормальной жизнедеятельности черепахи, в том числе и размножению.

Зеленая жаба в Ср. Азии вообще демонстрирует поразительную пластичность, приспосабливаясь к широкому набору условий. В обследованной части хребта этот вид проникает всюду, используя для размножения любые водоемы с подходящей по солености водой. Даже небольшие лужи, оставшиеся после дождя, были заняты икрой жаб или головастиками. Однако без постоянного пополнения этих луж дождевой водой они высыхают за 2—3 дня, так что можно предполагать отсутствие условий для ежегодного размножения жаб. Взрослые жабы распределены достаточно равномерно на всех высотах хребта, мы встречали их и на самом гребне. Наибольшая их плотность (16 экз/га), по наблюдениям 1975 г., отмечена в лесных участках на западном макросклоне.

Птицы

За последние годы орнитологическое изучение горных районов Средней Азии существенно продвинулось за счет выхода в свет монографий по птицам Памиро-Алая (Иванов, 1969) и по птицам Таджикистана (Абдусаломов, 1973). Эти сводки охватывают и хр. Бабатаг, хотя непосредственных наблюдений именно в этом хребте почти не проводилось. Тем не менее сейчас уже можно в общих чертах представить себе видовой состав, характер пребывания и некоторые экологические особенности птиц Бабатага. Сведения о численности, биомассе, энергетике и составе группировок птиц различных типов территории Бабатага за осенний период приведены в статье П. П. Второва (1974а). Эти сведения относятся к тому же району, где выполнялись и наши весенние исследования. Кроме того, в обоих случаях одними методами получены соответствующие количественные показатели (Второв, Макеев, 1976).

В апреле проходил интенсивный пролет некоторых видов,



Судя по ареалу, гюрза должна быть в сухих предгорьях и на склонах гор хр. Бабатаг, но мы ее так и не увидели. Весной и осенью во время пролета птиц, забравшись на кусты, гюрза поджидает свою добычу

особенно заметный в долинных участках. При этом численность мигрантов нередко претерпевала сильные колебания даже в течение нескольких дней. Чрезвычайно высокая концентрация балобанов в низких адырах у Сурхандарьи, вероятно, образована пролетными особями, хотя в конце апреля пролет уже должен был прекратиться. В любом случае доля пролетных видов выше всего оказывается в долине Кафирнигана (около половины от всего списка и от всей численности), а также на низких адырах у Сурхандарьи. В конце октября и в ноябре интенсивный пролет отмечался также и в пригребневых фисташниках (Второв, 1974). В апреле здесь же не более четверти от всего набора отмеченных видов относились к пролетным. Метаболизм этих птиц не превышал 15% от суммарного для всего населения. Видимо, основной пролет у гребня проходит раньше.

Помимо присутствия транзитных пролетных птиц, обогащающих авифауну, некоторая часть известных для Бабатага видов к моменту наших учетов еще не прилетела. Так, не отмечены в учетах белогорлые соловьи. Однако у большинства массовых представителей гнездовой сезон был в разгаре (скалистый поползень, каменки, жаворонки и др.), а у воронов в середине апреля птенцы уже покидали гнезда. Обобщенные характеристики различных территориальных группировок представлены в табл. 3. Кроме суммарных значений численности, биомассы и метаболизма приведены показатели разнообразия сообществ.

Цифры обилия мало коррелируют с информационными индексами видового разнообразия (по участию в суммарном метаболизме). Эти индексы в соответствующих местообитаниях весной оказались выше, чем осенью. В то же время численность, биомасса и обмен весенних группировок птиц в два-три раза ниже.

Осенью большая часть населения была представлена фитофагами, весной же почти все виды переходят на зоофагию.

Наибольшее обилие птиц отмечено в арчевниках и фисташниках под гребнем уже в пределах западного макросклона. Близкие значения получены и для скалистых гряд как западного, так и восточного макросклонов. Меньшая их облесенность компенсируется

Таблица 3

Обобщенные характеристики весенних группировок птиц
хр. Бабатаг

Местообитания	Число отмеч. видов	Информационный индекс видов разн. (Н)	Суммарные значения на 1 км ²		
			ккал за сутки	кг	экз.
0. Долина Кафирнигана	28	3,1	1 564	4,7	80
1. Низкие адыры	19	2,4	1 033	4,0	41
2. Высокие адыры	24	3,9	2 518	6,3	160
3. Скалистые ущелья	31	4,0	4 350	14,5	237
4а. Фисташковое плато	31	4,2	3 447	10,6	203
4б. Арчевники и фисташники ущелий под гребнем	26	3,8	5 188	14,8	285
5. Скалистые ущелья и каньоны	21	3,9	4 312	13,4	202
6. Высокие адыры	19	3,5	2 143	7,5	102
7. Низкие адыры Сурхандарьи	21	3,6	4 329	14,2	203

сложным рельефом, увеличивающим ярусное разнообразие местообитаний. Существенно меньшее обилие имеют предгорные, сравнительно мало расчлененные территории. Нарушает это правило лишь последний выдел — низкие адыры у Сурхандарьи. Это объясняется в первую очередь заметным здесь влиянием синантропных элементов и более интенсивным пролетом.

Исследованные природные комплексы имеют весьма своеобразные количественные сочетания разных видов. Несмотря на то что доминирующие в каком-либо выделе виды обычно присутствуют и во многих других группировках, даже сочетания только из видов-доминантов (по участию в суммарном метаболизме превышающих 10%) и первого субдоминанта весьма специфичны. Перечислим такого рода ассоциации птиц в направлении от Кафирнигана до Сурхандарьи.

0. Долина Кафирнигана: хохлатый жаворонок — 42, майна — 13, белая трясогузка — 11, пустынная курочка — 5,6%.

1. Низкие адыры: хохлатый жаворонок — 23, пустынная курочка — 21, ворон — 19, каменный воробей — 11, черная каменка — 7,7%.

2. Высокие адыры: скалистый поползень — 14, черная каменка — 13, ворон — 10, лесной конек — 9,5%.

3. Скалистые ущелья: кеклик — 15, пустынная курочка — 13, скалистый поползень — 11, овсянка Стюарта — 8,6%.

4а. Фисташковое плато: кеклик — 14, горихвостка-чернушка — 14, бухарская большая синица — 11, скалистый поползень — 9,2%.

4б. Арчевники и фисташники ущелий под гребнем: кеклик — 19, овсянка Стюарта — 17, горихвостка-чернушка — 9,2%.

5. Скалистые ущелья и каньоны: сизарь — 23, пустынная курочка — 10, каменный воробей — 9,5%.

6. Высокие адыры: домовый воробей — 23, скалистый поползень — 13, пустынная курочка — 12, балобан — 12, лесной конек — 8,4%.

7. Низкие адыры: майна — 18, хохлатый жаворонок — 14, балобан — 11, каменный воробей — 11, деревенская ласточка — 9,2%.

В предгорных участках со стороны Сурхандарьи видно сильное влияние птиц-посетителей из расположенных рядом оазисов и

пролетных видов. Состав этих видов, видимо, зависит от многих случайных причин. В аналогичных участках со стороны Кафирнигана большую роль играют местные гнездящиеся птицы. Даже среди доминирующего состава по обеим сторонам хребта эти птицы представлены в основном одними и теми же видами. Так, напр., среди гнездящихся доминантов находим хохлатых жаворонков, пустынных курочек, скалистых поползней, каменных поползней, каменных воробьев, а среди пролетных — лесных коньков. В скалистых ущельях и каньонах с редкими древесно-кустарниковыми сообществами (выше адыров) по обеим сторонам склонов среди общих доминантов находим только пустынную курочку. Все же список для этих двух аналогичных выделов вполне показателен. Сизарь и каменный воробей более характерны для каньонов и глубоких ущелий, а кеклик, скалистый поползень и овсянка Стюарта более характерны для небольших расширений долин с редколесьями и кустарником. В таких местах среди куртин тростника и кустарников всего в 10—15 м длиной обитают даже широкохвостые камышовки, весьма необычные в окружении сухих скалистых гор. Пригребневые участки характеризуются повсеместным доминированием кеклика и горихвостки-чернушки, а также повышенной численностью синиц, поползней и овсянки Стюарта.

Ареалы птиц, отмеченных в районе исследований, крайне разнообразны. Поэтому, чтобы лучше ориентироваться в этом многообразии, когда трудно найти хотя бы пару видов с идентичным распространением, мы сгруппировали всех птиц в 14 ареальных групп. Нумерация групп следует от более узкоареальных и «экзотических» видов (основной ареал которых тяготеет к низким широтам) к более широкоареальным. Вот эти группы (русские названия птиц даны по Птушенко и др., 1972).

I. Среднеазиатско-гималайские (горно-лесные районы, Западный Тянь-Шань, Памиро-Алай, Гималаи, Вост. Тибет): рыжешейная синица, овсянка Стюарта.

II. Переднеазиатские и переднеазиатско-североафриканские: пустынная куропадка (пустынная курочка), бурый голубь, пустынный жаворонек, скалистый поползень, черная каменка, скотоцерка.

III. Южноазиатские: малый полевой жаворонек, майна.

IV. Южнопалеарктические горные (обычно дизъюнктивные ареалы): бородач, стервятник, белоголовый сип, черный гриф, кеклик, скалистая ласточка, клушица, пестрый каменный дрозд, синий каменный дрозд, горихвостка-чернушка, стенолаз, каменный воробей.

V. Южнопалеарктические (включая распространенные только в западной половине юга Палеарктики): курганник (канюк-курганник), степная пустельга, балобан, сизый голубь (сизарь), домовый сыч, хохлатый жаворонек, рыжепоясничная ласточка, ремез, черноголовый чекан, каменка-пleshанка, желчная овсянка, овсянка-просянка, испанский воробей, певчая славка.

VI. Западнопалеарктические: дрозд-деряба, широкохвостая камышовка (соловьиная широкохвостка), лесной конек, коноплянка (реполов), щегол.

VII. Срединнопалеарктические: славка-завирушка (мельничек)-желтоголовая трясогузка.

VIII. Восточнопалеарктические: пеночка-зарничка.

IX. Палеарктические (обычно не проникают севернее лесов):

перепелятник, обыкновенная пустельга, черный стриж, большой пестрый дятел (подвид — белокрылый дятел), varaушка, пеночка-теньковка, горная трясогузка, жулан, городская ласточка.

X. Палеарктически-эфиопские: кукушка, угод, белая трясогузка.

XI. Палеарктически-индостанские: большая синица, домовый воробей, буланный выюрок.

XII. Старосветские: болотный лунь.

XIII. Голарктические: полевой лунь, ласточка-касатка, сорока, ворон.

XIV. Космополитические: сапсан.

Из приведенного перечня видно, что наиболее весомый вклад в авифауну района вносят группы IV и V (12 и 14 видов). На их долю приходится 40% (18 и 22%) от всего списка из 65 видов. Следующие группы IX, II и VI имеют соответственно 9, 6 и 5 видов (14, 9 и 8%), т. е. охватывают еще 31% от всего списка. Остальные 9 групп малочисленны каждая в отдельности, но представляют весьма интересный, разнообразный и в сумме существенный набор видов.

Влияние разных ареальных групп в населении птиц того или иного местообитания мы показываем по участию соответствующей группы в суммарном метаболизме, в общем потоке энергии, проходящем через птиц. Такого рода показатели весьма близки к доле по численности или по массе, занимая промежуточное между ними положение. В принципе этот показатель при прочих равных условиях оказывается предпочтительнее, так как лучше отражает интенсивность жизнедеятельности и соответственно взаимосвязан с другими компонентами экосистемы.

В целом выявляется картина доминирования в населении самых низменных местообитаний (0, 1, 7) южнопалеарктических (группа V) птиц. В низкогорьях (выделы 2, 3, 5, 6) увеличивается доля переднеазиатских видов (II), которые часто доминируют вместе с горными южнопалеарктическими (IV). В гребневой части (4) последние явно преобладают, а в местах со значительным развитием арчевников (46) характерно также резкое увеличение наиболее узкоареального комплекса I.

Широко распространенные виды из ареальных групп IX—XIV в разных сочетаниях присутствуют всюду, но обычно на них приходится 20—25% от суммарного метаболизма. В скалистых ущельях по обеим сторонам хребта эта доля еще меньше (8 и 14%). Таким образом, помимо специфических сочетаний видов для разных местообитаний характерны и определенные сочетания ареальных групп. В этом смысле выводы, полученные для птиц, вполне согласуются с выводами, полученными для насекомых, в частности коллембол. Разумеется, при этом характер сочетания ареальных групп в группировках насекомых и птиц часто не совпадает.

Млекопитающие

В этом разделе мы приводим заметки о наиболее массовых видах, а также о некоторых редких и ценных, свойственных разным выделам из показанных на профиле.

Наиболее низменные выделы — долина и низкие адыры (0, 1, 7) населены самым бедным по обилию особей комплексом млекопитающих. Здесь спорадически встречаются колонии *краснохвостой* и

большой песчанок, отмечаются покопки *тушканчиков*. На экскурсиях изредка (раз в несколько дней) удастся увидеть *лису* или *зайца-толая*.

В полосе высоких адыров (2 и 6) отмечается резкий скачок обилия *краснохвостой песчанки*. Местами ее колонии смыкаются, занимая обширные участки склонов и долин. Склоны северной, северо-западной и северо-восточной экспозиций, занятые парнолистником, миндалем, фисташкой и тонкорассеченной полынью, населены *афганской полевкой*. В зоне высоких адыров чаще, чем в долине, встречается *лиса*; здесь же и выше отмечены *барсук*, *гиена* и *дикобраз*. На этих высотах и во всех выделах с большими высотами (3, 4, 5) по скалистым ущельям обитает *горный баран*. Гораздо более осторожный *мархур* держится только в скальниках лесного пояса, в основном в более глухих местах загребневой части. Там же, судя по многочисленным пороям, следам и встречам, наибольшая плотность кабана, который, впрочем, по ущельям спускается и в высокие адыры.

По опросным сведениям можно считать, что в загребневой части хребта еще сохранился *леопард*. В арчевниках и фисташниках доминирующее положение среди грызунов занимают *афганская полевка* и *лесная мышь*, здесь же встречаются *землеройки-белозубки*, отмечена *этрусская белозубка* (*Suncus etruscus* — определил В. А. Долгов). На границах выделов 5 и 6 нами отмечены также *джейраны*. Самки с детенышами держались в скалистых участках.

ВЛИЯНИЕ ЧЕЛОВЕЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НА СООБЩЕСТВА И ЭТАЛОННАЯ ЦЕННОСТЬ ИЗУЧЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Прежде чем переходить к непосредственным оценкам тех или иных признаков изученных сообществ с точки зрения их возможного эталонного значения, кратко остановимся на характере воздействий человека. Воздействия эти в большей или меньшей степени проявляются сейчас повсюду, поэтому при любых оценочных работах, видимо, необходимы данные о степени сохранности экосистем, о тенденциях антропогенных влияний на группировки организмов.

Изученная нами территория широко используется под экстенсивное скотоводство (выпасаются главным образом овцы). В комплексах по профилю 0, 1, 2, 6, 7 скот бывает весной, в марте — мае. Подгребневая зона (3 и 4а) используется под зимние пастбища. В отдельных местах фисташников (4а) ведется лесное хозяйство, сбор плодов фисташки. Участки 4б и 5 практически свободны от выпаса из-за сложного скального рельефа и полного бездорожья. Почти вся территория используется местным населением как охотничье угодье. Однако в заметной степени пострадали от неупорядоченного промысла лишь крупные копытные, исключая кабана. Резкое уменьшение запасов джейрана, горного барана и мархура (винторогого козла) не могло не сказаться и на крупных хищниках.

Пастбищное воздействие на растительность, почвы и на другие компоненты проявляется неравномерно даже в пределах одного выдела. Так, на высоких адырах с весьма интенсивным в апреле выпасом влияние повышенной унавоженности заметно лишь по днищам крупных долин около кошар. На таких ограниченных участках развивается совершенно специфическая сорная растительность. На



В зоне высоких
адыров чаще,
чем в долине,
можно встре-
тить ежа



Ушастый еж
наиболее акти-
вен в вечернее и
ночное время



Тревожный
и недоверчивый
взгляд самки
джейрана

большей же части территории степень пастбищной дигрессии умеренная. По крайней мере растительные сообщества при этом явно не теряют способности к самовосстановлению. Менее всего изменяется растительность на участках зимних пастбищ.

Присутствие скота даже в течение 2—3 месяцев в году, безусловно, отражается и на животных компонентах сообществ. Увеличивается доля копрофагов, среди которых доминирующее место занимают несколько видов жуков-афодиев, онтофагусы, гимноплеуруссы. Крупные копры и скарабеи сравнительно малочисленны. На коровьем навозе в апреле многочисленны и некоторые виды синантропных мух. В долине Кафирнигана они заметно уступают в обилии жукам. По сути дела на навозе многочисленны лишь мелкие мушки (определила В. И. Сычевская) *Paregle* sp., одиночно попадаются особи *Musca domestica vicina*, *M. larvipara*, *Myospila mediatubunda*, *Calliphora vicina*, *Sepsis* sp., *Dasyphora* sp. При этом большая часть указанных видов в основном держалась не только на навозе, но и на цветах тамарикса. Выше выделов 0, 1 *Musca domestica* и *M. larvipara* не отмечены, что прямо связано с отсутствием там постоянных поселений человека.

В полосе высоких адыров также на свежем навозе доминировали афодиеусы, однако здесь участие мух было заметнее. Самыми многочисленными оставались виды *Paregle* (*P. cinerella*), а также *Dasyphora asiatica* и *Calliphora vicina*. Отмечены *Lucilia sericata* из калифорид, *Pirellia* sp. из мусцид, а также единичные особи *Scatophaga stercoraria* — типичного гигрофильного элемента. Состав синантропных мух-копрофагов типичен для сравнительно мало освоенных человеком низкогорий Средней Азии.

В ближайших окрестностях кошар в густых зарослях сорняков сосредоточены совершенно своеобразные группировки наземных беспозвоночных. Однако по составу они образованы из тех же видов, что в иных комбинациях образуют естественные сообщества. В зарослях из лебеды, манжетки и другого разнотравья относительно уменьшается доля в биомассе прямокрылых и увеличивается полужесткокрылых (преимущественно за счет крупных *Pentatomidae*). Здесь же резко увеличивается численность трипсов и резко уменьшается численность и разнообразие жуков. Общая зоомасса несколько выше, чем на соседних слабоунавоженных участках.

Прямое и косвенное влияние выпаса на позвоночных животных не столь очевидно, как в случае с растительностью и беспозвоночными животными. Открыто гнездящиеся птицы (кеклик, пустынная куропатка) зачастую не строят гнезда в местах большой концентрации скота. С другой стороны, около кошар часто кормятся вороны, хохлатые жаворонки, полевые воробьи.

Анализируя влияние деятельности человека на сообщества Центр. Бабатага, можно заключить, что оно носит экстенсивный и сравнительно малоразрушительный характер. В наибольшей степени пострадали от неумеренной и незаконной охоты джейран, горный баран и винторогий козел, а также, вероятно, леопард. Это не повлекло за собой заметных изменений в экосистеме, хотя утрата столь ценных животных сама по себе крайне нежелательна. Вместе с тем следует отметить, что указанные копытные при строгой охране вполне могут значительно увеличить численность, поскольку конкуренция из-за водопоев с домашним скотом относительно невелика. В горах

Большая часть территории подгорной зоны используется как пастбища



достаточно маленьких родников, не говоря уже о Кафирнигане или о солёном ручье Пад.

Пока еще в пределах Ср. Азии проведено мало исследований, основанных на количественных учетах разных групп организмов. К их числу принадлежат работы, выполненные в течение ряда лет в центральной части Тянь-Шаня (сырты верховьев Нарына и Сарыджаза) и в Иссык-Кульской котловине.

Работы, выполненные в сходной манере исследования в Тянь-Шане и в Бабатаге, показывают значительную обособленность представленных в обоих районах экосистем, особенно с точки зрения их филогенеза, что выражается в различном характере ареальных групп, видовой и родовой композиции разных группировок. Большинство из представленных в Бабатаге биоценозов имеют неширокое распространение в пределах по крайней мере нашей страны, ограничиваясь лишь районом к югу от Гиссарского хребта и в промежутке от Вахша до хр. Кугитанг. Пока еще этот весьма своеобразный регион не представлен в заповедной сети нашей страны. Близкие по природе территории прилежащих стран также не имеют охраняемых участков аналогичного типа.

Несомненно поэтому, что описанный профиль может иметь высокую научную ценность в качестве эталонного участка и резервата ряда редких видов и сообществ. Предпочтительность именно этой территории определяется сравнительно хорошей сохранностью экосистем, широким набором их типов (из-за широкого спектра гидротермических условий и в особенности из-за наличия участков с очень теплой зимой), относительным богатством и разнообразием сообществ. Площадь, необходимая для сохранения и самоподдержания эталонных экосистем по всему профилю, ориентировочно оценивается в 60 тыс. га, причем 20 тыс. га с таджикской стороны (восточный макросклон и бассейны Пада — Кафирниган), 40 тыс. га с узбекской стороны (бассейн Сурхандарьи).

Представленные данные о количественных и качественных особенностях отдельных избранных нами групп охватывают широкий круг организмов. Эти данные уже позволяют подойти к предваритель-



На высоких ады-
рах среди осо-
ково-мятликовых
сообществ язы-
ками выклинива-
ются фисташни-
ки с кустами
парнолистника и
горького минда-
ля. В отдельные
годы здесь соби-
рают хороший
урожай орехов



Характерный
цвет воды Ка-
фирнигана после
ливня, когда
глина с поверх-
ности почвы
смывается пото-
ками воды

Запоминающийся
вид на Ка-
фирниган после
захода солнца

ной оценке эталонной биосферной значимости представленных экосистем. Окончательное суждение, однако, возможно лишь при сопоставлении с другими районами гор юга Средней Азии. До сих пор такое сопоставление возможно лишь по отдельным группам организмов и по немногим признакам, что существенно снижает точность и обоснованность заключений. Однако основная цель нашей работы — показ рациональных методических установок и приемов при непосредственном сборе материала для биосферной бонитировки, а не окончательная оценка конкретной территории хр. Бабатаг.

Именно создание простых, надежных и разносторонних разработок необходимо для осуществления своего рода «биосферной съемки» избранных территорий. Такая основа и может служить отправной точкой для оценок.

БАСЕЙН Р. ЧОН-КЫЗЫЛ-СУ, ХР. ТЕРСКОЙ-АЛА-ТОО

ВВОДНЫЕ СВЕДЕНИЯ

В пределах бассейна р. Чон-Кызыл-Су на северном склоне хр. Терской-Ала-Тоо (Тянь-Шань) и на прилегающей подгорной равнине котловины оз. Иссык-Куль разнообразные полевые исследования во все сезоны года проводились с 1962 по 1971 г. включительно (см. схему). Так что настоящий раздел коренным образом отличается от предыдущего, основанного на материалах кратковременных экспедиций. Значительное количество биогеографических сведений по территории бассейна р. Чон-Кызыл-Су приведено в уже опубликованных нами статьях и в отдельных изданиях (Второв, 1968; Второв и Мартынова, 1974). Этот район в течение вот уже трех десятилетий служит базой для проведения разносторонних физико-географических и биогеографических исследований, которые выполняются как приезжими, так и сотрудниками Тяньшанской высокогорной физико-географической станции АН Киргизской ССР.

Естественно, что охватить даже в кратком обзоре все выполненные работы по характеристикам биотических компонентов экосистем здесь не представляется возможным. Это невозможно даже для одних только количественных характеристик. В первую очередь ставилась конкретная цель выявить принципиальные характеристики, небольшое число которых позволяло бы проводить эффективный сравнительно-географический анализ.

При отборе материала для книги использованы данные для разгара вегетационного периода — май — август. Указанный промежуток времени наиболее сравним для большинства территорий умеренных широт. Там, где это было возможно, указывается весь период, для которого типичны приводимые конкретные сведения. Чаще всего данные за конец мая — июнь не слишком сильно отличаются от соответствующих характеристик за июнь или даже за июль и август. В этом отношении Центр Тянь-Шань сильно отличается от Ср. Азии с резко засушливым, продолжительным и знойным летом (см. климатодиаграммы).

Физико-географические условия района хорошо известны благодаря многочисленным публикациям работ, проведенных на Тяньшан-

ской высокогорной физико-географической станции, поэтому лишь кратко охарактеризуем их (см. профиль).

Иссык-Кульская котловина включает четыре крупных геоморфологических пояса — подгорную и приозерную равнину, предгорья, среднегорья и высокогорья. Им соответствует ряд высотных ландшафтных поясов.

Подгорная равнина (1600—1800 м абс.). Западная часть ее пустыня, здесь выпадает всего 100 мм годовых осадков. В восточной ее части — в бассейне р. Чон-Кызыл-Су годовое количество осадков на подгорной равнине увеличивается до 400 мм, тут расположены сухие злаково-полюнные степи. Большая их часть распахана. Преобладают поливные земли. Ширина равнины до 20 км.

Предгорья бассейна Чон-Кызыл-Су (1800—2200 м абс.) заняты горностепным поясом. В зависимости от высоты и экспозиции представлены полюнно-злаковые степи с караганой многолистной и разнотравно-злаковые луговые степи.

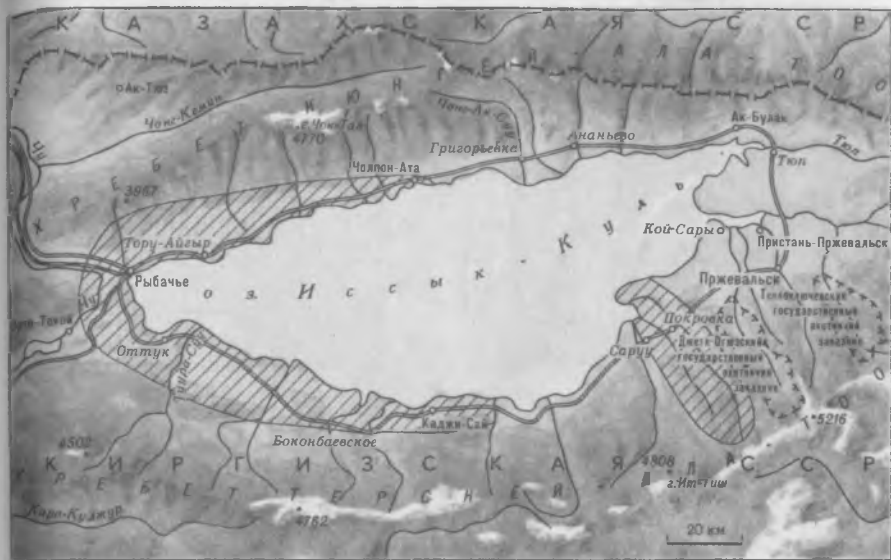
Среднегорья (2200—3200 м абс.) заняты лесо-луго-степным и субальпийским поясами. Нижняя граница лесо-луго-степного пояса примерно совпадает с границей предгорий и среднегорий на абс. высоте 2200 м. У нижней границы наблюдается широкое взаимопроникновение лесолуговых и горностепных сообществ по склонам разной экспозиции.

Осадки преимущественно летние, общее их количество с высотой увеличивается. Годовая сумма их колеблется приблизительно от 500 до 800 мм в разные годы и в зависимости от ширины и ориентации долин и хребтов (Климат..., 1962). Вегетационный период длится 6 месяцев. Средние температуры воздуха летом (июнь—август) составляют 8—11° С, на почве — 12—14° С, в почве до глубины 15 см — 10—12° С (см. климатодиаграммы).

В температурном режиме очень большую роль (особенно на поверхности почвы) играет радиационный фактор. Днем поверхность сильно нагревается, ночью же быстро остывает. Жизнедеятельность теплокровных наземных животных по этой причине протекает преимущественно в дневное время. В пределах лесо-луго-степного пояса (наблюдения у стационара 2600 м на дне долины Чон-Кызыл-Су) суммарная инсоляция равна 102,6 ккал/см² в год.

Лесо-луго-степной пояс подразделяется на два подпояса — нижний и верхний. В нижнем наблюдается большее развитие мягких почв на мощных наносах, сильнее выражено остепнение. Преобладают злаково-разнотравные сообщества. Верхний подпояс имеет маломощные рыхлые отложения. Остепнение небольшое, преобладают разнотравные (манжетка, герань) сообщества на дерновых горно-луговых почвах.

Субальпийский пояс идет выше лесо-луго-степного пояса. В нижней части его еще встречаются ели, но главная роль переходит к куртинам арчового стланика. Верхняя часть пояса соприкасается с областью современных ледниковых форм рельефа. Преобладают комплексы из криволесья и стланика и разнотравных лугов, но по южным склонам распространены и разнотравно-злаковые лугостепи. Радиационный режим близок к таковому в верхней части лесо-луго-степного пояса, осадков несколько больше, температуры немного ниже. Почвы под лугами часто с перегнойно-торфянистым дерновым горизонтом. Площади субальпийского пояса сравнительно не-



Прииссыккулье. Районы исследований в котловине оз. Иссyk-Куль заштрихованы

большие, он быстро переходит в альпийский, лежащий в высокогорье.

Альпийский пояс имеет сравнительно мало расчлененный рельеф. Характерны спускающиеся вниз из нивального пояса ледники, местами большие площади занимают каменистые россыпи. В ледниковых ущельях представлены мезофильные луга из альпийского разнотравья, кобрезии и осок. Почвы имеют сильно укороченный профиль с торфянистым горизонтом. Снежный покров лежит долго, вегетационный период короткий — около 3 месяцев. Нередки криогенные явления. На южных склонах снежный покров местами вообще не бывает, вегетационный период длительнее, заметно остепнение.

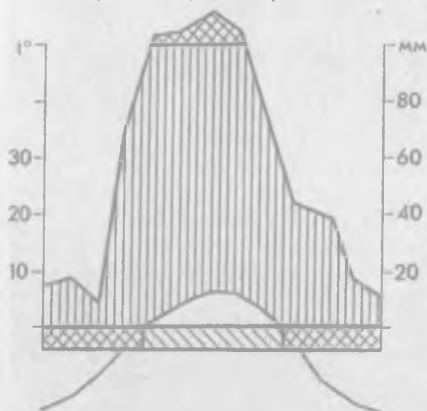
Для субнивального и нивального поясов характерны ледниковые формы рельефа с открытыми вершинами, обнажения палеозойских кристаллических пород, покрытые лишайниками, водорослями, высших растений очень мало. В наиболее возвышенных местах обитают лишь бактерии и водоросли.

ХАРАКТЕРИСТИКИ ОТДЕЛЬНЫХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ

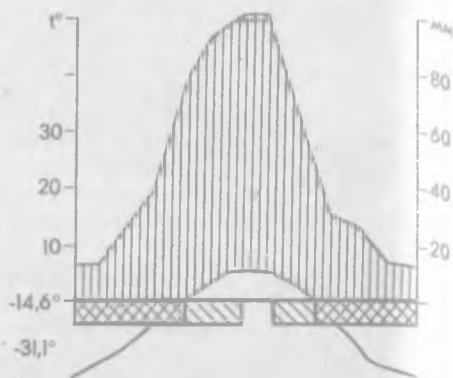
Растительность

В сравнительно недавно вышедшей книге Л. Н. Соболев (1972) в сжатом виде описывает все разнообразие растительного покрова Иссyk-Кульской котловины. Еще раньше он подробно характеризовал растительность отдельных поясов бассейна Чон-Кызыл-Су. Позже появились и другие работы, в которых так или иначе рассматривался продукционный процесс, химизм и средообразующая роль растительности района (Второва, 1974, 1975; Кожевникова, 1976; Кожевникова, Трулевич, 1971 и др.).

Кара-Баткак, 3300 м, -2,9°, 819

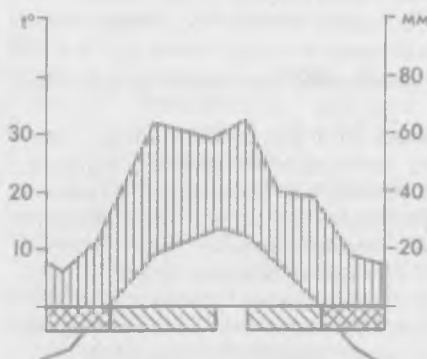


Чон-Кызыл-Су, 2555 м, 0,2°, 598

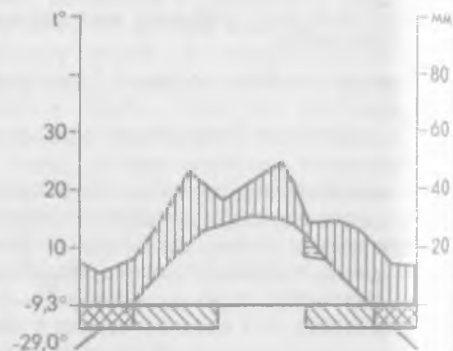


Климатдиаграммы альпийского (Кара-Баткак) и лесо-луго-степного поясов (Большая Кызыл-Су) в бассейне р. Чон-Кызыл-Су

Джеты-Огуз, 2200 м, 3,6°, 482



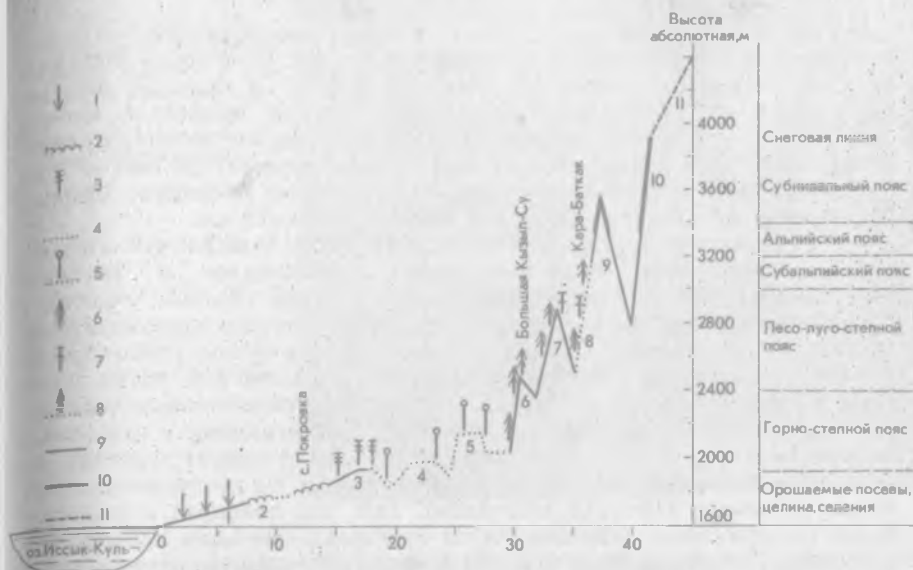
Покровка, 1740 м, 6,5°, 368



Климатдиаграммы пункта у нижней границы леса в долине Джеты-Огуза и в пределах степного пояса (с. Покровка) в бассейне р. Чон-Кызыл-Су

Разделение растительного покрова бассейна на высотные пояса производится на основе фоновых сообществ (см. профиль). В то же время отдельные формации (и тем более группы и классы формаций), как правило, не приурочены к одному какому-либо поясу. При изменении высоты над уровнем моря они лишь изменяют свое положение в рельефе, передвигаясь от теневых склонов к солнечным или наоборот.

Так, напр., различные варианты луговых степей атмосферного увлажнения могут встречаться в интервале высот 1700—3000 м и включаться соответственно в горно-степной (а западнее даже в полупустынный), лесо-луго-степной и субальпийский пояса. Указанная особенность существенно отличает наш район от многих других горных территорий.



Профиль долины Чон-Кызыл-Су: 1— заросли облепихи, сырые луга и лагуны; 2— селения, сады, орошаемые посевы; 3— караганники полынно-злаковые; 4— луговые разнотравно-злаковые степи; 5— то же с мезофильными кустарниками; 6— луговые разнотравные ельники; 7— арчевники с луговыми степями; 8— луговые и моховые ельники; 9— альпийские луга; 10— ледники; 11— скалы и осыпи

Глубокое взаимное проникновение резко различающихся типов сообществ влечет за собой возрастание устойчивости поясного спектра при глобальных флуктуациях климата (Второв, 1973). Действительно, данные палеогеографии (Алешинская и др., 1970) показывают, что даже последние эпохи оледенения не влекли за собой полной элиминации какого-либо пояса, а приводили лишь к некоторым изменениям в составе сообществ (как правило, к их упрощению). В пределах бассейна Чон-Кызыл-Су наибольшее разнообразие сообществ и наибольшее видовое разнообразие приурочены к высотам 2100—2200 м абс., где происходит контакт степных, лесных и луговых ценозов.

Рассмотрим некоторые растительные сообщества по поясам, отдавая предпочтение фоновым вариантам. От уреза воды оз. Иссык-Куль (1608 м абс. в период исследований) и до контакта с языками ельников, спускающихся из вышерасположенного лесо-луго-степного пояса, простирается степной пояс. Он занимает соответственно приозерную равнину (поверхность голоценовой озерной террасы) и подгорную равнину (поверхность плейстоценовой озерной террасы и делювиальные шлейфы), а также почти всю полосу предгорий до абс. высоты 2200 м. Приозерная равнина представляет собой сравнительно узкую полосу вдоль побережья шириной в несколько сотен метров. Лишь в устьях долин и на п-ове Кара-Булун (последний мы относим к бассейну Чон-Кызыл-Су с некоторой долей условности) ее ширина превышает 1 км. Приозерная равнина частью распахана, частью занята лесными полосами из карагача. Наиболее сохранный массив располо-

жен на п-ове Кара-Булун, хотя и здесь преобладают участки, измененные под влиянием пастбищной нагрузки. Подгорная равнина в пределах бассейна имеет ширину 10—20 км и большей частью распахана под поливные посевы. Небольшие целинные клочки сохранились на сильно каменистых участках или по обочинам дорог. Предгорья Терской-Ала-Тоо используются преимущественно под пастбища, участки посевов здесь сравнительно невелики. Ширина предгорной полосы колеблется в пределах 10—15 км.

Самые низкие территории пояса в пределах голоценовой озерной террасы сложены преимущественно песчаными и песчано-галечниковыми наносами, а вдоль берега озера обычны участки с близкими грунтовыми водами (обычно пресными или слабоминерализованными за счет подземного стока). Лучше всего разнообразие такого рода сообществ прослеживается на концевой части п-ова Кара-Булун. Здесь вдоль берега преобладают облепиховые заросли, или джерганак. Кроме кустов облепихи, достигающих в отдельных местах 3—4 м высоты, в этих сообществах присутствует тростник, по берегам — наземный вейник, гигантский элимус. На кусты наброшены плети ломоноса (*Clematis orientalis*). Там, где облепиха становится более разреженной, обычны кусты барбариса (*Berberis heteropoda*), шиповника Альберта (*Rosa alberti*), реже встречаются также отдельные кусты ивы и мирикарии (*Muticaria alopecuroides*). Характерно почти полное отсутствие тамарисков.

Прибрежные пески находятся в разной стадии зарастания. Иногда вновь освободившиеся пространства первой захватывает облепиха, иногда образуются сообщества с господством наземного вейника (*Calamagrostis epigeios*) или же других растений: низкорослой *Ephedra fedtschenkoi*, *Bromus tectorum*, *Aneurolepidium dasystachys*, *Elymus giganteus*, *Chondrilla juncea*. Пресноводные и слабосоленые лагуны, образующиеся вдоль побережья Кара-Булуна в связи с медленным падением уровня озера, зарастают главным образом *Heleocharis argyrolepis*, *H. euniglumis*, *H. meridionalis*, а также осоками (*Carex arctica*, *C. songorica*) и злаками (тростник, *Calamagrostis neglecta*, *Poa palustris*).

Пересыхающие лагуны могут превращаться в засоленные участки, где доминируют низкорослые побеги тростника с примесью различных галофилов. В менее засоленных участках типична бескильница (*Puccinellia tenuiflora*), а также образующая значительные по площади заросли солодка (*Glycyrrhiza uralensis*). Сообщества из указанных двух видов очень часто включают также куртины согдийского ириса (*Iris sogdiana*), чия (*Lasiagrostis splendens*). В более сухих и возвышенных участках, ближе к обрыву плейстоценовой террасы, отмеченные выше кустарниковые сообщества сильно изреживаются и оказываются приуроченными к низинкам. Становятся заметными куртины крупных эфедр (*Ephedra equisetina*, *E. intermedia*), вокруг которых нередко возникают эоловые песчаные бугры. Растительность носит уже безусловно степной характер. Из злаков обычна бескильница и чий, на выбитых скотом участках разрастаются однолетние костры, а также полыни Сиверса и австрийская (*Artemisia sieversiana*, *A. austriaca*). Впрочем, эти виды (исключая полынь Сиверса) в умеренном количестве характерны и для ненарушенных сообществ. Весьма показательно отсутствие компактной (тяньшанской) полыни (*A. compacta*=*A. tianschanica*) и малое количество

Вдоль берега
концевой части
мыса Кара-
Будун простира-
ются густые зар-
осли облепихи
или джерганака



типчака. Но на склонах и на поверхности плейстоценовой террасы эти виды сразу же появляются в большом количестве после смены песчаных и супесчаных почв лессовидными суглинками.

Пространства подгорной равнины и предгорий в отличие от только что описанной прибрежной полосы заняты преимущественно сообществами с атмосферным увлажнением. Наиболее сухие сообщества на южных склонах низких предгорий и на изолированной возвышенности Оргочор очень близки к полупустынным ценозам, обычным в более западных районах котловины.

Крутые смытые склоны на выходах палеогеновых и неогеновых отложений (часто с остаточным засолением) заняты очень разреженной растительностью с колючими подушками *Acantholimon alatavicum*, редкими кустиками *Artemisia compacta*, *A. fedtschenkoana*, *Anabasis macroptera*, *Salsola brachiata*. Такого рода комплексы занимают очень небольшую площадь и представлены, напр., в урочище «Красные глины». Большее распространение имеют горно-степные караганниковые группировки с караганой многолистной (*Saragana pleiophylla*). Карагана выдерживает широкую амплитуду условий. Внутри куста образуются более мезофильные условия, нежели в промежутках между кустами.

Самые сухие типы караганников с участием эфедры (*Ephedra intermedia*) по южным склонам и по крутым юго-западным склонам характеризуются злаково-полынным травостоем в промежутках между кустами, причем среди дерновинных злаков преобладает ковылок (*Stipa caucasica*) с небольшим участием типчака (*Festuca sulcata*). Обязательно также присутствие житняка (*Agropyrum pectiniforme*), тонконога (*Koeleria gracilis*), осоки (*Carex turkestanica*). Лишь изредка встречается луковичный мятлик, еще реже и только в нижних предгорьях можно обнаружить осочку (*C. stenophylloides*). На смытых щепнистых участках характерны суккуленты *Sedum alberti*, *S. eversii*, *Orostachys thyrsoiflora*.

В нижней половине предгорий, таким образом, наиболее обычны караганники из караганы многолистной, занимающей 20—50% площа-

Прибрежные
пески находятся
на разной стадии
зарастания ра-
стительностью



Там, где облепи-
ха становится
более изрежен-
ной, изредка
встречаются ку-
сты мирикарии



ди, и развитые в промежутках между кустами полынно-типчаковые и типчаково-полынные ассоциации. Эти сообщества связаны с почвами, очень близкими к светло-каштановым. Однако М. А. Глазовская (1953) называет их темно-бурыми горно-степными, так как они не обладают солонцеватостью, свойственной типичным светло-каштановым почвам. По большей части эти почвы карбонатны, в составе гумуса значительно участие фульвокислот. Позже А. М. Мамытов (1963) счел возможным отнести их к светло-каштановым. В любом случае это весьма своеобразные почвы.

Наибольшего развития кусты многолистной караганы достигают в несколько более увлажненных местообитаниях и называются *красочные караганники*. Они вплотную подходят к нижней границе ельников. Здесь высота отдельных кустов доходит до метра, карагана занимает не менее половины всей площади, наряду с ней обязательно

На кусты облепихи наброшены плети ломоноса

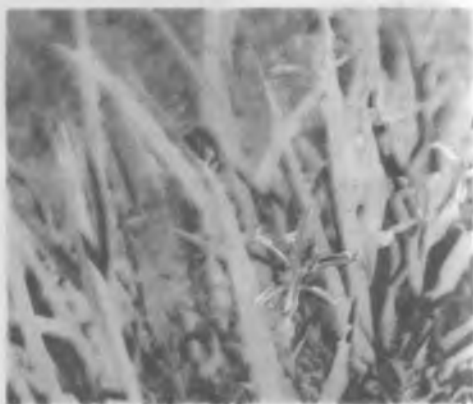
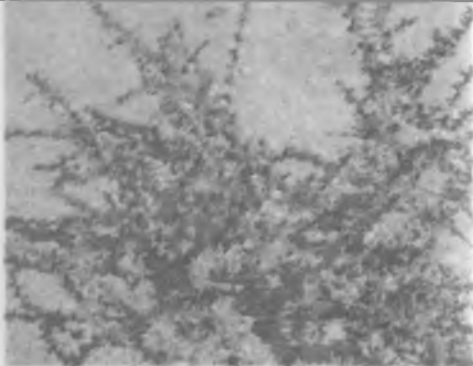
Осенью созревают плоды ломоноса и с помощью специальных шлейфов далеко разносятся скотом и ветром

Если грунтовые воды близко подходят к поверхности почвы, то первыми поселяются на песках облепиха и мирикария



присутствуют плотные и мощные кусты *Artemisia santolinifolia*. Кроме караганы многолистной, как и в более сухих вариантах, единично представлена *Saragana laeta*. В промежутках между кустами куртинки полыни компактной заменяются более мезофильной аянией (*Ajania fastigiata*). Кроме типчака обилен ковыль киргизский (*Stipa kirgisorum*). Кавказский ковылок выпадает полностью. Появляются и другие более мезофильные растения: из злаков — овсец пустынный (*Avenastrum desertorum*), из разнотравья — *Allium caesium*, *Galatella punctata*. Обильна туркестанская осочка, она особенно заметна весной и в начале лета.

Красочные караганники наиболее мезофильных вариантов развиваются на почвах, сходных с типичными сухостепными вариантами, описанными ранее. Они отличаются большей гумусированностью, большей выщелоченностью и по многим показателям приближаются к



Непроходимыми зарослями часто окружены лагуны

Фото С. Перешкольника

Типичный галофит — растение засоленного побережья оз. Иссык-Куль

Согдийский ирис овцы не едят и он, благодаря мощному корневищу, быстро разрастается, вытесняя полезные степные злаки

Куртины крупных эфедр предпочитают возвышенные участки побережья

темно-каштановым почвам (под кустами караганы) или к типичным каштановым почвам (в промежутках под злаково-аяниевыми травостоями).

По северным склонам низких предгорий и на плакорных участках на высотах 2100—2200 м абс. распространены *луговые степи*. Наиболее типичные сочетания состоят из довольно равномерной смеси сухолуговых и луговых трав, с одной стороны, и умеренно-ксерофильных трав — с другой. Среди первых чаще всего доминирует ирис короткотрубчатый (*Iris breviflora*), а среди вторых — овсец пустынный. Iris увеличивается в числе при пастбищной дигрессии, так же ведут себя характерные для многих вариантов луговой степи зеленая полынь (*Artemisia dracunculoides*), луговой шемюр (*Phlomis pratensis*), луговой мятлик (*Poa pratensis*). Впрочем, указанные виды участвуют, хотя и в меньшем количестве, и в коренном травостое. Более сухие варианты луговой степи в значительной степени сходны по видовому составу с красочными караганниками, хотя сама карагана в их пределах мало характерна. Чаще всего доминируют сообщества из овсеца пустынного, типчака, киргизского ковыля, тырсы (*Stipa capillata*), аянии и полыни (*A. santolinifolia*), ириса короткотрубчатого, эдельвейса (*Leontopodium campestre*). По мере улучшения условий увеличивается роль степной тимофеевки и костра безостого, коротконожки перистой, азиатского овсеца, ежи сборной. Обилие указанных злаков указывает также на сравнительно небольшой выпас. Местами характерно высокорослое разнотравье из лигулярий, аконитов, крестовников, чемерицы, конского щавеля. Сильное разрастание этих растений свидетельствует о перевыпасе.

Луговые степи развиты на хорошо гумусированных (6—10% гумуса) и мощных почвах, которые называют черноземовидными



Куст чия на
склоне второй
озерной террасы

(Глазовская, 1953) или же горными черноземами (Мамытов, 1963). Самые мезофильные варианты, переходные к сухолуговым, выщелочены, и содержание гумуса часто свыше 10%.

В пределах караганников и среди луговой степи по тальвегам лощин, но иногда и на пологих северных и северо-восточных склонах встречаются сообщества мезофильных кустарников. Кустарники развиваются на хорошо гумусированных выщелоченных черноземовидных почвах. Обычно преобладают шиповник Альберта, барбарис, различные жимолости (чаще *Lonicera microphylla*, *Cotoneaster melanosarpa*, *Spiraea hypericifolia*). На каменистых выходах встречается казацкая арча (*Juniperus sabina*). Под пологом кустарников накапливается обильная подстилка и образуются относительно влажные участки с травянистой растительностью неморального облика.

Лесо-луго-степной пояс выделяют выше степного, в нем участки ельников из *Picea schrenkiana* чередуются с лугами и степями. Последние в нижней части пояса практически мало чем отличаются от сообществ верхней части степного пояса. Самым характерным для степей лесо-луго-степного пояса следует считать отсутствие хорошо выраженных караганников. Сухостепные участки формируются преимущественно из дерновинных злаков — типчака, киргизского ковыля, тырсы, пустынного овсеца, житняка (*Agropyrum pectiniforme*) и ксерофильных мятликов (*Poa angustifolia*, *P. alberti*). Среди разнотравья в самых нижних частях пояса на крутых южных склонах еще заметна компактная полынь, хотя в большинстве случаев встречаются только более мезофильные виды (*A. santolinifolia*) этого рода, образующие разреженные куртинки. Куртинами и полосами, особенно часто вдоль скотобойных тропинок, здесь же встречаются луговой шемюр (флемис) и зизифора (*Ziziphora clinopodiodes*). Описанные варианты степей занимают южные или крутые юго-зап. склоны, часто смытые и каменистые. Местами разрастаются пятна казацкой арчи. Такого рода мозаику можно видеть, напр., по правому борту долины Чон-Кызыл-Су в интервале высот 2200—2400 м абс. Сухостепные участки формируют горные каштановые почвы. Сильный выпас ведет к относительному увеличению доли типчака из злаков, шемюра из разнотравья.

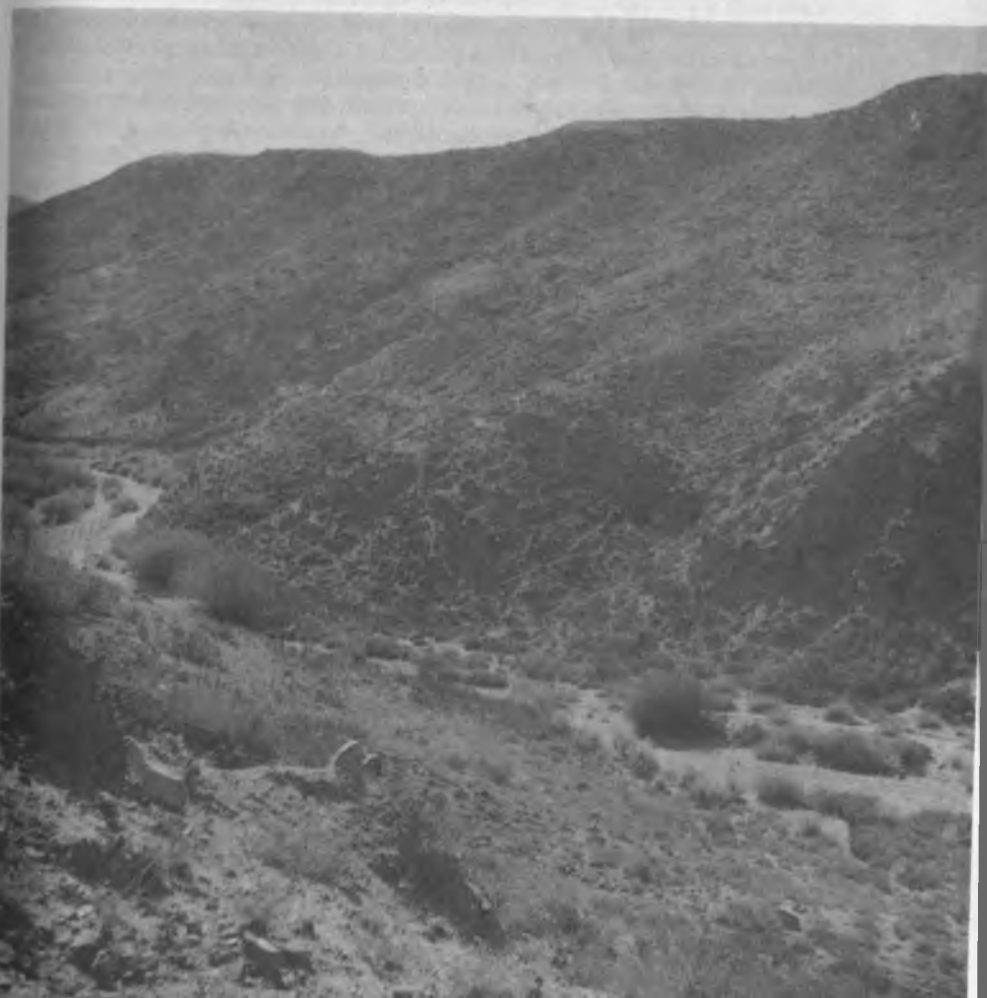
Шире всего распространены более мезофильные варианты — *горные лугостепи*. В нижней части пояса они близки к соответствующим расположенным ниже сообществам. Доминируют овсец пустынный и ирис короткотрубчатый, причем последний особенно разрастается вместе с зеленой полынью-экстрагоном при выпасе. С подъемом в горы лугостепи обогащаются альпийскими растениями, хотя общее число видов при этом неуклонно падает. Лугостепи также часто образуют мозаику с кустарниками, из которых шире распространен шиповник Альберта. Барбарис выше 2400 м в горы почти не идет, на этой же примерно высоте арчовый стланник из казацкой арчи сменяется арчой туркестанской (*Juniperus turkestanica*), которая проникает вверх к границе альпийского пояса на высоту 3200 м. Следует отметить, что представленные в бассейне Чон-Кызыл-Су экземпляры туркестанской арчи часто показывают черты перехода к другому виду — *J. pseudosabina*.

Наибольшее развитие фитомассы отмечается в самых мезофильных высокотравных луговых степях и в переходных сухолуговых сообществах. Эти травостои формируются чаще всего на хорошо

В нижней части предгорий 20—50% территории занимают караганники. Цветы караганы многолистной



По северным склонам предгорий и на плакорных участках до высот 2200 м расстилаются луговые степи



развитых мелкоземлистых толщах, на черноземовидных выщелоченных почвах. Для них характерно участие мезофильных неморальных злаков — коротконожки перистой (*Brachypodium pinnatum*), ежи сборной, трищетинников (*Trisetum virescens*, *T. sibiricum*), овсеца пушистого (*Avenastrum pubescens*). Разнотравье богато и разнообразно. Кроме короткотрубчатого ириса, шемюра полевого, зеленой полыни встречаются горный шемюр, холмовая герань (*Geranium collinum*), аконитумы, крестовники, глухая крапива (*Lamium album*), лигулярия персидская. Описанные ценозы занимают сравнительно небольшие участки у нижней границы пояса и места обычно малодоступные для скота. Интенсивный выпас существенно изменяет состав растений и снижает фитомассу.

Из травянистых сообществ в нижней части пояса до высоты 2300—2400 м шире всего распространены *разнотравно-злаковые луга*. Для них характерно обилие коротконожки перистой и ириса короткотрубчатого, участвуют также и другие виды, приведенные выше для высокоотравных луговых степей. Больше заметны мятлик луговой, герань холмовая. В состав травостоя включается манжетка (*Alchemilla sibirica*).

На лугах в верхней половине пояса манжетка обычно доминирует. Вместе с ней в состав доминантов часто включается и герань, причем вместо холмовой герани здесь (выше 2400 м) растет викарирующий вид — герань скальная (*Geranium saxatile*). Обилие манжетки и герани заставляет называть эти травянистые сообщества злаково-разнотравными или разнотравными лугами. Из злаков здесь наиболее обычны мятлики луговой и альпийский, овсяница красная (*Festuca rubra*), лисохвост джунгарский (*Alopecurus soongoricus*). На более сухих участках, часто по полянам на западных склонах местами доминируют ирис короткотрубчатый, душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum*), трищетинник (*Trisetum spicatum*), а из разнотравья характерна очанка (*Euphrasia* sp.). Повсеместно по каменистым местам обилен шемюр. Около реки и у родников обычны небольшие сазы, поросшие осокой (*Carex melanantha*).

Ельники в пределах бассейна р. Чон-Кызыл-Су представлены разреженными парковидными насаждениями с полнотой 0,2—0,4. Отдельные деревья и группы деревьев окружены луговыми участками. В соответствии с этим у нижней границы в пределах высот 2200—2400 м абс. преобладают луговые разнотравно-злаковые ельники, а выше — луговые разнотравные и злаково-разнотравные ельники. Более сомкнутые насаждения представлены тенетравными и моховыми ельниками. Чаще всего участки мохового и тенетравного ельников сменяют друг друга. Иногда моховые ельники развиваются и при менее сомкнутом древостое на крутых северных склонах в верхней половине пояса. В целом же мохово-тенетравные еловые насаждения сравнительно мало отличаются по структуре и составу на разных высотах. Однако по площади они преобладают в средней и верхней части, на высотах 2500—2700 м абс. Моховой покров ельников состоит чаще всего из двух видов — *Hylocomium splendens*, *Rhitiadelphus triquetrus*. Присутствует ряд напочвенных лишайников: *Cetraria islandica*, *Peltigera malacea*, *P. canina*, *Cladonia elongata*, *C. fimbriata*, *C. furcata*, *Physcia grisea*. Под слоевищами некоторых из них обильно разрастаются гифы грибов. Хорошо представлены эпифитные лишайники: *Ramalina asachinae*, *Physcia aipolia*, *Ph. pulverulenta*, *Evennia*

Пространства между елями часто заняты кустарниками: жимолостью, шиповником, смородиной, спереей. Цветущий куст шиповника Альберта



divaricata, *Caloplaca cerina*, *Lecidea glomerulosa*. Среди тенетравья наиболее многочисленны *Stellaria soongorica*, *Cicerbita azurea*, *Aegopodium alpestre* (цветет редко, размножается в основном вегетативно), *Pyrola minor* и др.

Под отдельными деревьями или группами елей в разреженных древостоях обычно образуется мертвопокровное пространство, лишённое растений. Такие пятна сухого опада окружают кольца тенетравья, а затем идут уже луговые участки.

Кроме описанных наиболее распространенных ассоциаций встречаются многочисленные варианты и типы, занимающие обычно малую площадь. На месте сведенных ельников в нижней половине пояса местами разрастаются кустарники в сочетании с низким древостоем из рябины тьяншанской (*Sorbus tianschanica*). Около русла реки и на осыпях под пологом ели местами растет верблюжник (*Caragana jubata*), ивняк из *Salix iliensis*, смородина Мейера (*Ribes meyeri*), жимолость Карелина (*Lonicera karelini*) и некоторые другие кустарники. Среди ельников обычны также куртины арчи.

Субальпийский пояс начинается у верхней части полосы выклинивания ельников, на высотах 2800—3000 м, а на высоте около 3200—3300 м (в зависимости от местоположения в рельефе) он уже сменяется альпийским поясом. В субальпийском поясе представлены луговые разнотравные (гераниево-манжетковые) и лугостепные участки, чередующиеся с куртинами арчового стланика. На северных склонах обычны тальники и влажные луга с добавлением к манжетке осок, а также разнотравья.

Самые сухие местообитания расположены по крутым южным склонам, часто на выходах глинистых сланцев. Здесь образуются сообщества из мелкодерновинных злаков — бороздчатого типчака, типчака Крылова (*Festuca kryloviana*), птилагростисов (*Ptilagrostis mongolica*, *P. purpureum*) и некоторых других. Разнотравье весьма изменчиво по составу: обычны шемюр, герань скальная, зизифора, в нижней части — ирис короткотрубчатый, а также *Pulsatilla companel-la*, *Saussurea sordida*, *Leontopodium ochroleucum*, *Thermopsis alpina*. Весьма характерны два вида кобрезий — *Cobresia humilis*, *C. capillifor-*

mis и *Festuca tianschanica*. На выровненных пологих южных и западных склонах кобрезии обычно преобладают, причем доминирует кобрезия волосовидная. Среди хорошо задернованной поверхности встречаются в небольшом количестве разнообразные высокогорные растения — эдельвейсы, термопсисы, астры, шемюр, некоторые осоки.

Субальпийские луга имеют сравнительно низкорослый травостой и весьма сходны с разнотравными лугами в верхней части лесо-лугостепного пояса.

Под пологом арчи почва всегда умеренно увлажнена, очень богата гумусом. Характерны мертвопокровные участки и разреженные группировки мезофильных трав. Фактически субальпийский пояс также можно назвать лесо-лугостепным, только вместо ельников «лес» представлен стланиками и криволесьем из арчи, а настоящие степи заменены горными лугостепями с большим участием мезофильных высокогорных трав.

Альпийский пояс расположен в интервале высот 3200—3500 м, а выше сменяется субнивальным и нивальным поясами. Преобладают различные *луговые сообщества*, наиболее ксерофитные из них могут быть названы остепненными высокогорными лугами. В местах, подверженных выпасу, возрастает роль манжетки, которая даже в альпике может образовывать ценозы с абсолютным преобладанием над остальными видами. Разнотравные луга очень характерны для замкнутых ущелий у ледников, например для ущелья Кара-Баткак. Обычно в альпийском поясе и литофильная растительность скал и осыпей. Характерны лишайники *Calopaca elegans*, *Rhizocarpon geographicum*, некоторые *Squamaria*. Немногочисленные высшие растения укореняются в трещинах и выемках, куда смывается мелкозем, и между камнями.

Субнивальн^{ый} пояс, в который входят скалы и осыпи на высотах 3500—3900 м, а также языки ледников, почти лишены растительного покрова. Он представлен фрагментами нижележащих ценозов. Очень широко распространены также и лишайники с водорослями. Одноклеточные водоросли проникают и в пояс вечного снега и льда.

Продукционные характеристики сообществ в соответствии с разнообразием растительного покрова имеют весьма широкие амплитуды. Самые высокие значения фитомассы обычно наблюдаются в начале июля, но к этому времени некоторая ее часть уже отмирает и поступает в опад. Все показатели максимальной фитомассы однолетних надземных побегов в ельнике примерно в полтора раза ниже продуктивности надземной части степной растительности.

Злаково-полынный и полынно-злаковый травостой сухих степей имеет среднюю надземную фитомассу в период наиболее развитого травостоя 90—100 г/м² сухого веса. Для луговых степей эта величина близка к 400 г/м² с амплитудой в пределах 300—600 г/м² от самых сухих к самым мезофильным сообществам. В приведенных цифрах не отражена величина надземных многолетних органов кустарников, главным образом караганы. Кроме «живой» фитомассы на протяжении всего периода вегетации в фитоценозах присутствует «мертвая» фитомасса, состоящая из отмерших частей растений: старики, ветоши трав, неразложившегося опада и отпада деревьев (в ельнике). Эта величина составляет для сухостепных злаково-полынных травостоев около 100 г/м², а для лугостепных — от 50 до 100 г/м² сухой массы.



На горных лугах рядом с манжеткой часто встречается герань скальная



Под пологом тенетравных и моховых ельников всегда влажно и темно

Величина подземной массы в сухостепных травостоях в 10—25 раз превышает надземную. Соответствующее отношение подземной массы к надземной для луговых степей близко к 10.

Надземная масса куртин караганы сравнительно велика за счет многолетних одревесневших ветвей, в то же время продуктивность ее листьев вместе с приростом древесины за год оказывается одного порядка с продуктивностью луговых степей и составляет 300—600 г/м² за год, увеличиваясь от самых сухих к самым мезофильным вариантам. По подсчетам Н. И. Базилевич (1962), доля ежегодной продукции подземных органов растительности от их массы составляет для луговых степей и остепненных лугов Евразии (Русская равнина, Зап. Сибирь, Алтай) от 40 до 65%, а для лугов обычно приводят цифру, близкую к 50%.

С учетом корневой продукции (30% от массы корней), а также надземной продукции величина первичной чистой продукции сухостепного травостоя в промежутках между кустами караганы составит около 700 г/м² в год сухого органического вещества, или соответственно около 3000 ккал/м² в год. Такие же показатели для кустов караганы и для лугостепных травостоев составят около 2000—7000 г/м² в год и соответственно 10—20 тыс. ккал/м² в год. С учетом около 30% трат на дыхание валовая первичная продукция в энергетическом отношении на базе выполненных расчетов составит для сухостепных травянистых участков около 4 тыс. ккал/м² в год, а для карагановых куртин и для луговой степи — 13—26 тыс. ккал/м² в год. Средняя амплитуда 10—20 тыс. ккал/м² в год составит почти 1—2% от суммарной солнечной радиации (точнее до 1,9%). Отметим, что расчеты для луговой степи, выполненные ранее (Второв, 1968), дали величину эффективности утилизации солнечной энергии в 1—1,6%. Для сухостепных злаково-попынных травостоев величина эффективности равна около 0,4%.



В местах с близким к поверхности зеркалом грунтовых вод и по берегам горных рек встречаются карагановые ельники

Отдать предпочтение какой-либо крайности из указанных амплитуд значений пока не представляется возможным.

Различные травяные (степные и луговые) сообщества лесолуго-степного пояса продуцируют каждый сезон вегетации надземную массу в количестве от 100 до 800 г/м². Лишь в локальных участках на смытых обнажениях эта величина меньше, а на других, столь же локальных участках, может повышаться до 1000 г/м². Величины около 200—400 г/м² в год характерны для сухостепных сообществ в нижней части пояса. Для этой же части лугово-степные и высокотравные сухолуговые ценозы дают величины в 400—800 г/м², достигая таким образом среднемаксимальных величин. Доминирующие же по площади разнотравно-злаковые и разнотравные луга характеризуются надземной продукцией 400—600 г/м² в год.

Чистая продукция разнотравных лугов определялась величиной 1200—1800 г/м² в год для лугов и не менее 1800—2500 г/м² в год для луговых степей и высокотравных сухих лугов. Это соответствует 5—8 тыс. ккал в год на м² для лугов и 8—12 тыс. ккал/м² в год чистой продукции для луговых степей. С учетом 30% на дыхание валовая первичная продукция оценивалась для луговых ценозов в 6—10 тыс., а для лугостепных — в 10—16 тыс. ккал/м² в год. Используя соотношение подземной массы и продукции (10:1), получим несколько более высокие значения, до 20 тыс. ккал/м² в год, однако это соотношение для мезофильных травянистых сообществ с мощным запасом корней представляется завышенным в 2—3 раза.

В общем можно принять, что максимальные величины фитомассы

Живописный
водопад на
р. Айлама у вер-
хней границы
распростране-
ния леса на вы-
соте 3000 м



и продукции в луговых степях и остепненных высокотравных лугах, сохранившиеся участки которых весьма малы по площади, в лесо-луго-степном и степном поясах примерно одинаковы. Валовая продукция достигает соответственно 20 тыс. ккал/м² в год, что соответствует эффективности утилизации суммарной солнечной радиации почти в 2% (эффективность использования ФАР примерно вдвое выше). Однако фоновые разнотравно-злаковые и разнотравные травостои характеризуются валовой продукцией примерно в два раза меньшей, соответственно достигая эффективности 1%. Именно эту эффективность и валовую продукцию около 10 тыс. ккал/м² в год следует считать, видимо, наиболее репрезентативными величинами продуктивности луговых сообществ среднегорий бассейна Чон-Кызыл-Су.

Продукционные способности тьяншанской ели, по материалам В. Н. Второвой (1975), максимальны у современной нижней границы ельников (2200 м) и в несколько раз превосходят соответствующие данные для лугов. Однако в конкретных сообществах, представленных древостоем с полнотой 0,3 при надземной биомассе 160 000 г/м², годовая продукция составляет для древесного яруса 800 г/м². С учетом корневой продукции это составит величину, близкую к 1000 г/м², а расположенный в этом же участке (площадь его 1 га) травостой также дает средневзвешенную продукцию 1000 г/м². Общая чистая продукция его — около 2000, а валовая — около 2500 г/м² в год, что соответствует около 12 тыс. ккал/м² в год. Следовательно, ельники в целом имеют продуктивность того же порядка, или всего на 20% выше, чем фоновые луговые сообщества. Общая биологическая продукция



Субальпийские луга состоят из низкорослого травостоя и сходны с разнотравно-злаковыми лугами лесолугостепного пояса. Цветут маки



Горные астры украшают альпийский луг

лесо-луго-степного пояса в среднем оценивалась в 5—10 тыс. ккал/м² в год с эффективностью соответственно 0,5—1% от суммарной солнечной радиации. Но более правильные значения составляют 0,8—1,2%, а для верхнего подпояса — от 0,5 до 1%.

Для субальпийских разнотравных лугов и арчевников продукционные характеристики близки к соответствующим данным по верхней половине лесолугостепного пояса, хотя показывают некоторую тенденцию к снижению максимальных величин. Величины наземных фитомасс и общей продукции субальпийских лугостепей и кобрезников уже в полтора-два раза ниже. В целом для субальпийского пояса можно принять, как и ранее (Второв, 1968), валовую продукцию в пределах 4—8 тыс. ккал/м² в год, что соответствует 0,4—0,8% от суммарной солнечной радиации.

Продуктивность сухой надземной массы растительности альпийских разнотравных и кобрезиевых лугов — до 350 г/м². Таким образом, даже в наиболее богатых альпийских сообществах продуктивность все

же ниже средних величин для субальпийского пояса. С высотой в пределах крайнего высокогорья продуктивность быстро падает, снижаясь до ничтожных значений. Если принять величину чистой продукции корней равной надземной продукции, а траты на дыхание в 30%, то значения валовой продукции альпийского пояса будут равны 500—800 г/м² органического вещества в год, что соответствует 2200—3400 ккал/м² в год, или 0,2—0,3% утилизации солнечной энергии.

Флористически Иссык-Кульская котловина относится к Центрально-тяньшанской провинции (Центральноазиатской подобласти, Ирано-Туранской области, Древнесредиземноморского подцарства, Голарктического царства), которая включает лишь немногим более 1500 видов высших растений (Тахтаджян, 1974). Подробное флористическое обследование всего бассейна Чон-Кызыл-Су (его можно рассматривать как конкретную флору) специально не проводилось, хотя во всех статьях по растительности отдельных поясов Л. Н. Соболев отмечает флористические и ареалологические особенности растительных сообществ. Общее число видов высших растений для всего бассейна указать точно нельзя, но можно определенно утверждать, что флора его в целом относительно небогата и носит черты островной флоры (видимо, общее число видов высших растений не превышает 500).

Для степного пояса пустынно-степных, сухостепных и лугово-степных местообитаний приводится соответственно 69, 80 и 116 видов сосудистых растений, а общее их число без сорных и заносных видов близко к 200. Для лесо-луго-степного пояса лугово-степных, луговых, лесных и болотисто-луговых группировок отмечается соответственно 120, 254, 185, 47 видов. Для субальпийского пояса в лугостепных, луговых и болотисто-луговых группировках отмечается соответственно 90, 134, 30 видов. Для альпийского пояса в луговых и болотисто-луговых группировках отмечается соответственно 127 и 32 вида высших растений (Соболев, 1972).

В своих статьях по растительности лесо-луго-степного и расположенных выше поясов Л. Н. Соболев выделяет 7 ареальных групп: аркто-монтанные, бореальные, средиземные, горно-евразийские, горные алтайско-среднеазиатские, памиро-тяньшанские, адвентивные. Средиземные (средиземноморские) виды в высокогорье отсутствуют, появляются в малом числе в лесо-луго-степном поясе и постепенно увеличиваются по мере движения к самым низким и сухим территориям, хотя даже и в пустынно-степных местообитаниях доминируют бореальные (преимущественно евразийские степные) виды. По мере движения в горы доля бореальных широко распространенных видов падает, они замещаются все более заметными аркто-монтанными. Во всех поясах среднегорий и высокогорий доля памиро-тяньшанских и алтайско-среднеазиатских видов весьма близка, эти две наиболее узкоареальные группы охватывают около трети видов.

Исходя из приведенных данных можно заключить, что в пределах бассейна Чон-Кызыл-Су средствами относительно бедной флоры формируется крайне разнообразный и контрастный растительный покров. Несмотря на сравнительно небольшое разнообразие видов, значительная их доля (около 1/3) в верхних трех поясах относится к узкоареальным горноазиатским представителям. Среди них большая часть — молодые формы, возникшие автохтонно в плейстоцене,

однако есть и древние своеобразные растения, включая такие эдификаторные виды, как тяньшанская ель и туркестанская арча. При относительном обилии бореальных представителей легко видеть отсутствие разнообразных видов и даже родов, широко распространенных в зональных хвойных и лиственных лесах и в степях Евразии. Это указывает на островное положение нашего района в течение длительного периода времени. В отличие от большинства других районов горной Средней Азии здесь очень мало выражено влияние флор Древнего Средиземноморья, особенно переднеазиатских и средиземноморских в узком смысле слова. Это влияние выше лесо-луго-степного пояса практически вообще отсутствует.

Микроартроподы и близкие группы

В результате работы составлен каталог группировок коллембол в разных местообитаниях бассейна Чон-Кызыл-Су. Отмеченные группировки *коллембол* и *микроартропод* занимают весьма различную площадь, однако все они, даже совсем малого размера, четко отграничены от соседних участков. Это определяется в основном крайне выраженной контрастностью условий увлажнения, запасов подстилки и сочетанием этих двух ведущих факторов, а также абс. высотой местности. Всего представлено 30 видов.

Встреченные *науки* относились преимущественно к семейству микрофантид (*Microphantidae*), *ложноскорпионы* включали три новых вида из трех родов: *Geogarypus*, *Dactylochelifera*, *Atemnus* (определение Фолкера Манерта, Женевский музей). Также тремя видами представлены *бессяжковые*: *Acerella montana*, *Hesperentomon tianschanicum*, *Eosentomon* sp. Ювенильные стадии *полужесткокрылых* принадлежали к семейству лигеид, все отмеченные в пробах *муравьи*—*Tetramorium caespitum*, мелкие *гусеницы бабочек*, главным образом чехлоносцы. Среди *клещей* доминировали орибатиды, по массе до 90%. Личинки *двухкрылых* чаще всего включали в себя многочисленных *галлиц*, во влажных местах—также *ликаршид*, *хирономид*, иногда *фунгиворид*. В степных участках отмечены мелкие личинки прямошовных мух, взрослые стадии их обнаружены и в пробах мезофауны.

Колебания общей численности микроартропод в значительной степени могут быть обусловлены долей мелких и крайне обильных ювенильных стадий *клещей*, поэтому в первую очередь на этом уровне рассмотрения мы будем ориентироваться на суммарную сырую биомассу. Крайние значения ее в пределах бассейна (для слоя 0—10 см) варьируют от 175 до 7851 мг/м². Сравнительно малая общая биомасса свойственна: 1) степным участкам с мелкими дерновинными злаками, тяньшанской полянью или пижмой (аянией)—175—488 мг/м²; 2) лугостепным и некоторым луговым травостоям: ирисовая лугостепь предгорий—1281, субальпийская лугостепь—840, разнотравный луг—602; 3) сухим мертвопокровным участкам под кронами густых елей, почти не пропускающих осадки—380—1511 у нижней границы, 872—1614 в средней части, 1648 мг/м²—у верхней границы ельников. В первом случае местообитания характеризуются почти постоянной засушливостью и малым развитием подстилки. Во втором случае—малым развитием подстилки, но более благоприятным режимом влаги. В третьем—мощной подстилкой, но с периодически

длительным дефицитом увлажненности. С подъемом в горы условия в подкрановом пространстве постепенно выравниваются по отношению к луговому окружению.

Общая зоомасса микроартропод более 2 г/м^2 свойственна главным образом гумидным участкам с хорошо развитой подстилкой или моховой дерниной. При этом самые богатые местообитания расположены не ниже средней части лесо-луго-степного пояса (выше 2500 м абс.), кроме того, они отличаются ровным благоприятным увлажнением в теплое время года и нередко мощным снежным покровом зимой, имеют толстую подстилку или моховую дернину. Запасы микроартропод более 6 г/м^2 характерны для мохового ельника, увлажненного подкранового пространства с мощной хвойной подстилкой и сходного участка под куртиной арчи. Эти три участка отличаются также рекордными зоомассами коллембол — $4,4, 3,4, 1,9 \text{ г/м}^2$, при этом в первых двух коллемболы по зоомассе превосходят всех клещей. Клещи в этих выделах показывают самую высокую суммарную массу — $2,2, 2,5, 2,6 \text{ г/м}^2$. В сухой подкрановой полосе среди хвойной подстилки многочисленны также *сеноеды* (выделы 14 и 15, названия выделов даны в табл. 4), они регулярно отмечались и под караганой в предгорьях. В арчовой подстилке становятся обычными почти везде редкие личинки первых стадий *кивсъяков*.

Разнообразие групп варьирует в больших пределах — от 2 до 16. При этом лишь в одном случае отмечено всего две группы (клещи и коллемболы, выдел 19) и в одном — три (выдел 18). (Обе пробы из выхохшей еловой хвои у стволов.) В остальных местообитаниях отмечается не менее чем по 5 групп. При этом разнообразие групп снижается, если отсутствует подстилка или моховая дернина. В то же время даже в относительно сухих участках под караганой в низких предгорьях это разнообразие резко увеличивается (16 групп). Отметим при этом, что высокое разнообразие групп сопровождается весьма малым запасом зоомассы клещей и коллембол. Напротив, в моховых и мохово-тенетравных ельниках на высоте 2600 м и под арчой большое число отмеченных групп (12—13) сопровождается большой зоомассой клещей и коллембол.

В целом групповые композиции в 30 выделах бассейна Чон-Кызыл-Су достаточно специфичны и отличаются друг от друга. Степень этого отличия, разумеется, весьма разная и при необходимости легко может быть показана количественными показателями сходства. При этом повсеместно доминирующие клещи и коллемболы имеют сравнительно небольшую диагностическую ценность, и тут на первый план выступают некоторые другие группы — маркеры, индикаторы сообщества. Так, мы уже упоминали о своеобразном распределении сеноедов, четко привязанных к сухой подстилке. Не менее своеобразно распределение симфил, особенно многочисленных в мохово-тенетравных ельниках (как на 2200, так и на 2600 м) и под арчой. Выделы 6—8, 10—13, 21, 24—28 характеризуются обилием бессаяжковых, при этом особенно выражен подъем их обилия в сообществе 27 (под арчой). В литературе отмечалось, что протуры — группа кальцефильная. Действительно, в ряде случаев эта связь прослеживается. Отчетливо выделяется повышенная численность и биомасса мелких гусениц-чехлоносцев под сухими караганниками. В сухой подстилке под караганами и под елью и в подстилке под арчой обнаружены ложноскорпионы. В других участках они отмечаются

Таблица 4

Каталог сообществ коллембол бассейна р. Чон-Кызыл-Су

Номер и название выдела	Доминирующие (имеющие более 10% от общей численности) виды и первый субдоминант. В порядке уменьшения обилия в слое 0—10 см на 1 м ²	Всего отмечено видов	Общая численность на 1 м ²
1. Увлажненный луг у кустов облепихи и ивы на берегу Иссык-Куля	<i>Onychiurus octopunctata</i> , <i>Hypogastrura manubrialis</i> (<i>Drepanura kirgisisca</i> , <i>Orchesellides kabulensis</i>)	7	21 400
2. Старый сад в с. Покровка, периодически заливаемый при орошении	<i>Ceratophysella denticulata</i> , <i>Folsomia fimetaria</i> , <i>Friesea</i> sp. n.	16	22 400
3. Типчаково-польная сухая степь, 1700—1800 м	<i>Onychiurus tianshanicus</i>	1	700
4. Типчаково-польные участки между кустами караганы, 1900 м	<i>Onychiurus tianshanicus</i>	1	11 200
5. Ковыльно-типчаково-аяниевые участки между кустами караганы, 2200 м	<i>Folsomia montana</i> , <i>Onychiurus</i> sp., <i>Pseudachorurus</i> sp.	4	15 800
6. Под караганой, низкие предгорья, 1900 м	<i>Xenylla schillei</i> , <i>Anurophorus montanus</i> , <i>Uzelia</i> (<i>Paruzelia</i>) <i>kondarensis</i> , <i>Folsomia</i> sp. (juv)	4	51 900
7. Под караганой, высокие предгорья, 2200 м	<i>Anurophorus montanus</i> , <i>Folsomia montana</i> , <i>Onychiurus tianshanicus</i> , <i>Xenylla schillei</i> , <i>Tomocerus minutus</i> , <i>Isotomodella pusilla</i>	16	49 400
8. Под кустами сандалолистной полыни, предгорья, 2200 м	<i>Folsomia montana</i> , <i>Onychiurus tianshanicus</i> , <i>O. kirgisticus</i>	15	52 800
9. Луговая степь с ирисом короткотрубчатый, 2200 м	<i>Onychiurus kirgisticus</i> , <i>O. tianshanicus</i> , <i>Folsomia anomala</i> , <i>Isotoma notabilis</i> , <i>Hypogastrura manubrialis</i> , <i>Tullbergia</i> sp.	12	41 600
10. Мезофитные кустарники предгорий, 2100 м	<i>Onychiurus kirgisticus</i> , <i>Folsomia montana</i> , <i>Isotoma notabilis</i> , <i>Tullbergia</i> sp.	10	19 200
11. Мохово-тенетравные ельники, 2200 м	<i>Folsomia vtorovi</i> , <i>Onychiurus kirgisticus</i> , <i>Isotoma notabilis</i> , <i>Oncopodura</i> sp.	16	15 800

12. Моховой ель- ник, северный склон, 2600 м	<i>Folsomia tianschanica</i> , <i>F. quadrioculata</i> , <i>Isotoma notabilis</i> , <i>Tomocerus minutus</i>	16	121 280
13. Мохово- тенегравный ельник, север- ный склон, 2600 м	<i>Onychiurus kirgisticus</i> , <i>O. tianshanicus</i> , <i>Folsomia quadrioculata</i> , <i>Isotoma notabilis</i> , <i>Tomocerus minutus</i>	13	75 000
14. Под кроной ели (I) (сухая подстилка у ствола), 2200 м	<i>Onychiurus kirgisticus</i> , <i>O. tianshanicus</i> , <i>Folsomia tianschanica</i> , <i>F. montana</i> , <i>Xenylla schillei</i>	8	12 000
15. Под кроной ели (II) (в центре мертво- покровной зо- ны), 2200 м	<i>Xenylla schillei</i> , <i>Folsomia ti- anschanica</i>	5	23 500
16. Под кроной ели (III) (край мертвопокров- ной зоны), 2200 м	<i>Onychiurus kirgisticus</i> , <i>Xenylla schillei</i> , <i>Folsomia montana</i>	8	7500
17. Внешний край проекции кро- ны ели (IV), разнотравье, 2200 м	<i>Folsomia montana</i> , <i>F. tianshani- ca</i> , <i>Onychiurus kirgisticus</i> , <i>O. tian- shanicus</i>	9	109 300
18. Под кроной ели (I), 2600 м	<i>Xenylla schillei</i> , <i>Onychiurus kirgi- sticus</i>	3	3 800
19. Под кроной ели (II), 2600 м	<i>Xenylla schillei</i> , <i>Entomobrya tur- kestanica</i>	3	960
20. Под кроной ели (III), 2600 м	<i>Folsomia quadrioculata</i> , <i>F. ti- anschanica</i> , <i>Isotoma notabilis</i> , <i>To- mocerus minutus</i>	11	201 500
21. Внешний край проекции кро- ны (IV), разнотравье, 2600 м	<i>Onychiurus tianshanicus</i> , <i>Folso- mia quadrioculata</i> , <i>F. tianshani- ca</i> , <i>Isotoma notabilis</i> , <i>Isotomiella minor</i>	14	84 600
22. Под кроной ели (I—III), 2800 м	<i>Folsomia tianschanica</i> , <i>Onychi- urus kirgisticus</i> , <i>O. tianshanicus</i> , <i>Tullbergia sp.</i>	7	34 000
23. Разнотравно- злаковый луг с ирисом, 2200 м	<i>Onychiurus kirgisticus</i> , <i>O. tiansha- nicus</i> , <i>Folsomia sp.</i> , <i>F. montana</i>	9	58 000
24. Разнотравные поляны (ман- жетка и ге- рань) в ельни- ке, 2600 м	<i>Onychiurus kirgisticus</i> , <i>Folsomia quadrioculata</i> , <i>F. anomala</i> , <i>F. vto- rovi</i> , <i>F. fimetaria</i> , <i>Isotoma notabi- lis</i>	19	32 000

Номер и название выдела	Доминирующие (имеющие более 10% от общей численности) виды и первый субдоминант. В порядке уменьшения обилия в слое 0—10 см на 1 м ²	Всего отмечено видов	Общая численность на 1 м ²
25. Мезофитные кустарники на лугу, 2200 м	<i>Onychiurus tianshanicus</i> , <i>O. kirgicus</i> , <i>Isotomodella pusilla</i> , <i>Folsomia montana</i>	5	48 200
26. Разнотравный луг, 2600—2800 м	<i>Folsomia fimetaria</i> , <i>Proisotoma asiatica</i> , <i>Ceratophysella denticulata</i> , <i>Onychiurus kirgicus</i> , <i>Deuterominthurus repanda</i>	6	12 800
27. Под арчей, подстилка из хвои, 2800—3000 м	<i>Onychiurus kirgicus</i> , <i>Folsomia quadrioculata</i> , <i>Isotoma notabilis</i> , <i>I. decorata</i>	13	64 800
28. Лугостепь на крутых южн. склонах, 2900 м	<i>Onychiurus kirgicus</i> , <i>Ceratophysella armata</i> , <i>Folsomia vtorovi</i> , <i>Isotoma notabilis</i>	7	26 700
29. Осоково-разнотравный луг, 3200 м	<i>Onychiurus kirgicus</i> , <i>Folsomia quadrioculata</i> , <i>Hypogastrura manubrialis</i> , <i>Proisotoma tianshanica</i>	9	45 000
30. Криофильные подушки дриадоцвета на плоских гребнях, 3800 м	<i>Folsomia quadrioculata</i> , <i>Isotoma notabilis</i> , <i>Hypogastrura manubrialis</i> , <i>Tetracanthella sexsetosa</i> , <i>Corynothrix borealis</i> , <i>Onychiurus kirgicus</i>	13	34 800
31. Языки ледников и щебнистые отложения, 4000 м	<i>Vertagopus tianshanicus</i>	1	100

лишь при большом числе проб (не менее 30—35, как в выделе 24 и 13).

Наиболее своеобразны групповые композиции в трех типах выделов с богатым населением микроартропод. Это караганники (выделы 6—8), влажные местообитания ельников (11—13), луговые ельники и поляны в ельнике (24) и участки под арчевым стлаником (27).

Обратимся теперь к табл. 4 и представленному в ней видовому составу коллембол и к доминирующим в разных выделах представителям, образующим основу населения этой группы. В 30 основных выделах отмечено около 70 видов. Вряд ли конкретная фауна ногохвосток бассейна Чон-Кызыл-Су окажется намного богаче и превысит 85—90 видов. Родовой статус коллембол последнее время часто изменяется после ревизий, но все же отметим, что весь список включает представителей 36 родов из 14 семейств. Наиболее разнообразны роды фользомия (9 видов), онихиурус и изотома (по 6), сминтуринос (5). Значительная доля видов отмечена в единичных пробах или сборах и лишь около 40 отмечались регулярно в том или ином месте. Наиболее широкое распространение по разнообразным выделам показывает: *O. kirgicus* (25 выделов), *I. notabilis* (22), *O. tianshanicus* (17), *T. minutus* (13), *Tullbergia* sp., *F. quadrioculata*, *F. montana*, *X. schillei* (по 12), *Orchesellides kabulensis* (10). Даже среди

доминирующих видов можно отметить локально распространенных. Напр., *A. montanus* весьма многочисленна в караганниках (выделы 6—8), но в других местах вообще не встречена ни разу. Лишь в криофильных подушках дриады найдена весьма там обильная *T. sexsetosa*.

В наибольшей мере характер группировки определяется комплексом наиболее многочисленных видов ногохвосток. Такие комплексы, включающие доминанты (более 10% от общей численности каждого) и первого по численности субдоминанта, приведены в табл. 4. Набор таких фоновых видов колебался от 1 до 6 представителей, причем сочетания их в порядке убывания обилия весьма разнообразны и по существу уникальны для каждого из приведенных выделов. В то же время некоторые виды входят в состав «фона» во многих местообитаниях. Напр., киргизский онихиурус выступает в этом качестве в большинстве группировок от 8 до 30 включительно, Тяньшанский онихиурус входит в фоновую часть сообщества как в самых засушливых участках (3, 4), так и в более увлажненных и возвышенных.

По набору и сочетаниям фоновых видов наиболее своеобразны и мало сходны с другими сообщества 1, 2, 31. Большинство же из них обычно имеет много общего с некоторыми сходными или рядом расположенными группировками. В этих случаях можно видеть постепенное изменение, увеличение роли одних и уменьшение других видов. Так, напр., *Folsomia quadrioculata* становится более многочисленной выше 2500 м, а ниже этого уровня обильнее *F. montana*. Выше 2600 м быстро убывает обилие у *F. tianschanica*, хотя под кроной ели на высоте 2800 м этот вид единственный раз становится доминантом.

Большинство из представленных группировок коллембол остается весьма стабильным по видовым композициям в течение всей теплой части года. Лишь ограниченные по площади подкроновые мертвопокровные участки в ельниках отличаются хорошо выраженной сезонной изменчивостью (Второв и Мартынова, 1974). Эта изменчивость определяется не столько балансом размножения и гибели коллембол, сколько вселением с окружающих луговых полей после того, как подстилка из-за дождей становится влажнее. В результате с апреля до июня численность и биомасса нарастают за счет нескольких влаголюбивых форм — киргизского онихиуруса и двух видов фользомий в первую очередь. Одновременно несколько уменьшается роль устойчивой к высыханию ксениллы (*X. schillei*). Кроме того, почти во всех местообитаниях к середине вегетационного периода увеличивается число и особенно масса наземных и подстилочных видов — энтомобриид, томоцерусов, сминтурид.

По характеру ареалов отмеченные в таблице виды коллембол распределяются в ряд групп. Прежде всего значительная доля падает на виды с неясным распространением, к которым относятся точно не определенные формы, еще не описанные новые виды или только что описанные новые виды из групп, нуждающихся в таксономической ревизии. Далее выявляем следующие наборы ареальных комплексов от эндемичных, узкоареальных к широко распространенным видам.

1. Тяньшанские виды — *Onychiurus kirgisticus*, *O. tianshanicus*, *Tetracanthella sexsetosa*, *Folsomia montana*, *F. tianschanica*, *F. vtorovi*, *F. anomala*, *F. kirgistica*, *Proisotoma asiatica*, *P. tianschanica*, *Entomobrya turkestanica*, *Drepanura kirgistica*, *Vertagopus tianshani-*

cus. Указанные 13 видов распределены в пределах уже исследованной территории Сев. и Центр. Тянь-Шаня весьма неравномерно, что дало нам основание в ранних публикациях особо выделять группы тяньшанских низкогорных, среднегорных и высокогорных видов. Однако последующее накопление данных показывает, что лучше говорить лишь о тенденции отдельных видов обитать преимущественно на том или ином высотном уровне. Так, ранее выделявшаяся в группу низкогорных тяньшанских видов *D. kirgisisca* чаще всего и в большем числе отмечается в степных предгорьях, но найдена в отдельных учетах также и под арчей на высоте 2800 м. Пока еще ниже 3000 м не найдены виды высокогорной «подгруппы» *T. sexsetosa*, *F. kirgisisca*, *V. tianshanicus*. Большинство же видов отмечено в широком диапазоне высот в пределах 1600—3200 м.

2. Тяньшанско-памироалайские обитают в степях, эфемеровых сезонно-засушливых местах, лесах и иногда также в высокогорье. Это — *Uzelia* (*Paruzelia*) *kondarensis*, *Anurophorus montanus*, *Isotomodella pusilla*, *Isotoma* (*Desoria*) *tadzhica*, *Tomocerus asiaticus*. Подчеркнутый вид представляет эндемичный монотипический род.

3. Тяньшанско-афганские (близкие к предыдущей группе, найденные также и в горах Афганистана) — *Onychiurus sakatoi*, *Isotoma decorata*, *Orchesellides kabulensis*.

4. Центральноазиатские — один вид, найденный пока на Тянь-Шане в ельнике и в степных местообитаниях в Туве, — *Uzelia* (*Paruzelia*) *furcata*.

5. Дизъюнктивные аркто-монтанные или бореально-монтанные (найденны в высоких широтах и в горах на юге Палеарктики) — *Isotoma fennica*, *Corynothrix borealis*. Многие высокогорные эндемики Тянь-Шаня также имеют родственников на севере, поэтому группы 5 и 1 частично сходны.

6. Широкоареальные виды — остальные 26.

Если выразить долю каждой группы в процентах от общего числа отмеченных видов, то обобщенная ареалогическая характеристика будет выглядеть следующим образом. Общее число видов конкретной фауны коллембол — 68 (100%). 1. Тяньшанские виды — 19%. 2. Тяньшанско-памироалайские — 7%. 3. Тяньшанско-афганские — 4%. 4. Центральноазиатские — 2%. 5. Аркто-монтанные — 3%. 6. Широкоареальные — 38%. 7. Виды с неясными ареалами — 27%. Первые три группы естественно объединяются в более крупный комплекс видов, распространенных в горах Ср. и Центр. Азии, к ним весьма близок также один пока малоизученный центральноазиатский вид. Поэтому можно выделить относительно узкоареальный комплекс из 22 видов (32% фауны), которому противостоит относительно широкоареальный комплекс из групп 5 и 6. Последний включает 28 видов (41% фауны).

Большая часть естественных местообитаний имеет значительно более выраженное влияние узкоареальных (преимущественно горно-азиатских) групп, ибо на общий состав фауны сильно повлияло обилие группы 6 в садах селений (как уже указывалось, 8 видов из 26 этой группы отмечено только в одном этом выделе). В то же время участие по числу видов или по числу особей для разных выделов часто различно.

Проведенный анализ участия видов и особей разных ареальных групп оказывается не менее показательным, чем сопоставление

видовых композиций, он позволяет выявить и оценить еще одну сторону своеобразия каждого сообщества. Кроме того, материалы анализа выявляют тенденции при движении снизу вверх, все выше в горы. Хорошо заметно усиление памиро-алайского и «афганского» колорита в высоких предгорьях. Знаменательно, что относительно высокое влияние широко распространенных форм в горах и еще более выраженное их доминирование в окультуренных участках (сады) близки, как правило, совершенно различным видам. В пределах близких высот в разных местообитаниях представлен нередко крайне различный спектр ареальных групп. Это особенно показательно в среднегорье с его большим разнообразием конкретных местообитаний. В большинстве естественных участков основу по числу видов и особой составляют полярные группы — узкоареальные (1—3) и широко распространенные (6). Промежуточные группы 4 и 5 представлены всего лишь в двух местообитаниях — в моховых и мохово-тенетравных ельниках на высотах около 2600 м и не отмечались в моховом ельнике у нижней границы леса (2200 м). Группа 5 (аркто-альпийцы) вновь появляется в заметном количестве (по числу особей) лишь в крайнем высокогорье (выдел 30, криофильные подушечники дриаданты, выше 3500 м). Наконец, необходимо отметить, что группа тьяншанских видов чаще всего доминирует в большей степени по числу особей, чем по числу видов. Группа широко распространенных видов, напротив, чаще преобладает по числу видов. Иными словами, процент участия в сообществе в первой группе обычно выше, чем процент участия в списке видов. Исключения нередко относятся к крайним по условиям среды местообитаниям, занимающим по площади небольшие доли, а также свойственны крайнему высокогорью (выдел 30).

Процент участия эндемичных для нагорной Азии видов в списках разных местообитаний колеблется от 12% в садах до 80% в одном из подкрупных участков ельника.

Более крупные почвенные животные

Более крупные, чем микроартроподы, почвенно-подстилочные животные учитывались раскопками обычно до глубины не более 30 см, поскольку глубже идет почти незаселенная толща. Ранее были опубликованы методика и результаты таких работ по среднегорным и высокогорным поясам (Второв, 1966, 1968) и по равнинно-предгорным поясам котловины Иссык-Куля в пределах бассейна Чон-Кызыл-Су.

Всего для бассейна Чон-Кызыл-Су использованы данные 451 пробы с площади 66,5 м². Проведем краткий обзор некоторых основных групп беспозвоночных животных. Из группы малощетинковых червей определялись до вида лишь *дождевые черви*. Во влажных участках приозерной равнины (заросли облепихи, луга грунтового питания) обнаружен только *Octolasmus lacteum*, хотя у нас имеются также сборы (без учетов) с заболоченных пресноводных местообитаний, в которых доминировали *Eiseniella tetraedra* (по определению И. И. Малевича). В окультуренных почвах также преобладал (до 80%) *O. lacteum* с примесью *Dendrobaena octaedra* и *Eisenia nordenskiöldi*. Последний абсолютно господствовал во всех предгорных и горных местообитаниях. В луговых степях и лугах предгорий и среднегорий к нему примешивались отдельные особи *Eisenia kucenkoi*. Среди моллюсков в зарослях облепихи господствовали крупные *Bradybaena*

duplocincta, *B. faeozona*. Они же весьма обычны в караганнике и среднегорьях. Впрочем, в последних главная роль переходит к более мелким видам *Succinea oblonga*, *S. altaica*, в ельниках обычна *Pupilla muscorum*, в моховых участках особенно характерны полупрозрачные *Vitrina rugulosa* и небольшие *Ruconulus fulvus*. Подстилочные клопы относились обычно к семейству лигеид. В степных участках чрезвычайно типично присутствие личинок *ктырей* (*Asilidae*), а из других семейств двукрылых здесь обычны *Therevidae*. В относительно влажных местообитаниях господствуют личинки *типулид* (*Tipulidae*). На подгорной равнине это главным образом *Tipula sp.* и *Anomaloptera nigra*, в степных и лугостепных участках — *T. virgatula montivaga*, на разнотравных лугах и в луговых ельниках — *T. kashkarovi*, в тенетравных и моховых ельниках и под арчей — также крупные личинки *T. leucoprocta*. В среднегорьях отмечено еще около 10 видов типулид, обычно ограниченных специфическими местообитаниями (моховые ельники, у ручьев и т. п.). Более обычен здесь и в высокогорье только *Pales pamirensis*.

Личинки двукрылых из других семейств, как правило, сравнительно немногочисленны (напомним, что среди микроартропод весьма обильны личинки галлиц, а в ельниках и на лугах также личинки сциарид и непигментированных хирономид). В мезофильных участках наиболее обычны прямошовные — рагиониды, эмпидиды, во влажных — долихоподиды. Изредка, но сразу в большом числе обнаруживаются личинки толстоножек (*Bibionidae*), которые в ельниках уступают по биомассе лишь типулидам.

Личинки жуков также весьма разнообразны, хотя доминирующих по обилию семейств не так уж и много. В степных выделах это долгоносики, пластинчатоусые. В лесных и луговых обилие чернотелок падает, но других массовых семейств возрастает, хотя видовой состав и обновляется. На сухих лугах и в олуговелых степях заметны щелкуны. Лишь в аридных выделах отмечены личинки усачей-корнеедов (главным образом это *Dorcadion semenovi*).

За счет подстилочных обитателей пробы обогащаются разнообразными, но не слишком многочисленными группами. Из них по массе местами заметны *уховертки*, все принадлежащие к одному виду *Oreasiobia fedtschenkoi*. Хищные *многоножки* примерно поровну представлены геофилами и литобиоморфными видами. Крайне редкие *кивсяки* включали виды *Turanodesmus* и представителей группы *Nematophora*.

Личинки долгоносиков в степных сообществах в значительной мере относились к видам родов *Ptochus*, *Phacephorus*, а в луговых и лесных доминировал более крупный *Trichalophus limbomaculatus*. В сухих степях чернотелки представлены преимущественно личинками рода *Scythis*, судя по собранным здесь же в течение ряда лет имаго, это *S. gracilis* (по определению Н. Г. Скопина), ранее С. И. Келейникова определяла этих жуков как *S. pseudoscithis* (см. Второв, 1968). В предгорных участках, кроме того, обычны крупные *Prosodes* нескольких видов и *Blaps caraboides*. Последний очень характерен (в стадии личинки) для сухих подкronовых участков в нижней части ельников. Для широкого круга местообитаний в основном мезофильного характера (в подстилке кустарников от облепихи до караганы и арчи) весьма типичны личинки и имаго *Oodoscelis pseudotibialis*. В интервале высот 1600—2200 м среди личинок пластинчатоусых нередки *Amphi-*

Зимой вода в Иссык-Куле не замерзает, но активная деятельность почвенных и поверхностных насекомых замирает
фото Л. Бондарева



mallon solstitialis, на подгорной равнине к нему прибавляются также *Anisoplia*. Здесь же местами обычны афодиусы, в основном *Aphodius fimetarius*, *A. scuticollis*, *A. melanoscictius*, а также *Onthophagus sibiricus*. Выше афодиусы преобладают, причем в среднегорьях появляется, а в высокогорьях доминирует *A. przewalskyi*. Личинки старшего возраста этих жуков — типичные почвенные ризофаги и детритофаги, однако общее высокое обилие афодиусов связано с выпасом коров. Лугостепные и луговые щелкуны представлены в основном небольшими *Anostirus schaeardlini* и более крупными *Selatosomus auronebulosus*.

В общем комплекс почвообитающих животных бассейна Чон-Кызыл-Су сложен тремя главнейшими ареальными группами — тяньшанскими (в том числе эндемичными для небольших районов Центр. Тянь-Шаня), горными центральноазиатскими и среднеазиатскими, широко распространенными (преимущественно палеарктическими) представителями. Последние в нижних поясах включают в основном южнопалеарктические (степные и средиземноморские) виды и роды, а в верхних поясах — бореальные и аркто-альпийские виды и роды. Доля наиболее узкоареальных видов возрастает по мере подъема в горы за счет молодых эндемиков. Наиболее древние реликтовые формы отмечаются чаще на уровне 2200 м в зоне контакта лесо-луговых и степных участков и в нижней части пояса арчи по южным склонам субальпийского и лесо-луго-степного поясов. В целом указанная картина весьма напоминает то, что уже сказано для растительного покрова и для коллембол среди микроартропод. Все же на видовом уровне степень эндемизма почвенных обитателей мезофауны более выражена. Сходство со странами Средиземноморья и Перед. Азии проявляется только ниже лесо-луго-степного пояса и в подавляющем большинстве случаев лишь на уровне родов.

Общая численность особей на единицу площади колеблется в весьма больших пределах и часто зависит от наличия или отсутствия многочисленных, но мелких форм (напр., энхитрид, муравьев). Колебания суммарной зоомассы не столь резки, хотя и этот показатель нередко определяется наличием или отсутствием таких

групп, как дождевые черви, крупные личинки хрущей, наземные моллюски из рода брадибена. На приозерной равнине ранее фоновое по площади местообитание — типчаково-полынная сухая степь — сейчас представлено лишь небольшими участками целины, придорожными лентами, каменистыми долинными участками. В этом исходном ценозе общая биомасса почвенных животных мезофауны равна $3,6 \text{ г/м}^2$, причем более 60% ее приходится на крупных личинок хрущей. Вторые-третьи места занимают наиболее многочисленны, но сравнительно мелкие группы — личинки долгоносиков и ктырей. На эти две группы приходится более четверти всей биомассы. Наконец, последняя из фоновых групп — личинки чернотелок из рода сцитис, биомасса которых равна около 5% от суммарной. Надо отметить, что первая (скарabeiды) и последняя (чернотелки) группы в пробах встречаются более спорадически, отдельными сгущениями. В то же время долгоносики и ктыри распределены очень равномерно и встречаются практически в каждой пробе величиной $0,25 \text{ м}^2$ на уровне, близком к среднему. Коэффициент вариации их численности обычно не превышает 10%, что весьма редко можно видеть, изучая почвенное население.

В сущности весьма близки по уровню атмосферного увлажнения к сухим злаково-полынным степям остепненные луга и луговые степи приозерной равнины п-ова Кара-Булун. Однако они развиты на песчаных и супесчаных субстратах, что резко выделяет их по характеру растительности и по населению почвенными животными. Впрочем, мы не находим лишь резкого доминирования по массе скарabeiд, роль личинок долгоносиков и ктырей сохраняется на том же примерно уровне. Общая биомасса падает примерно вдвое ($1,6 \text{ г/м}^2$). Характерная отличительная черта — масса мелких почвенных муравьев. Местообитания с грунтовым увлажнением выделяются весьма резко. В плохо дренируемых сырых лугах резко господствуют личинки типулид (почти 90% всей зоомассы), запас массы невелик — $1,6 \text{ г/м}^2$. Зато в зарослях облепихи с хорошей подстилкой и благоприятным увлажнением этот показатель достигает рекордной величины $53,5 \text{ г/м}^2$. Это происходит за счет совместного присутствия сразу двух групп крупных животных — дождевых червей и моллюсков-брадибен (соответственно 60 и 37% от общего запаса). В культурных почвах (все орошаемые из арыков) максимум массы за счет тех же дождевых червей приходится на огороды (наиболее удобренные земли) и многолетние травы. В садах и на полях зерновых суммарная зоомасса относительно невелика ($4—5 \text{ г/м}^2$), причем в первых она на 94% сформирована дождевыми червями, а во вторых — червями и личинками хрущей (48 и 45% соответственно).

В предгорьях также типичны степные типчаково-полынные группировки, причем нижние их варианты (на высотах около 1800 м) крайне близки к аналогичным участкам на подгорной равнине. Это сходство проявляется в практически идентичной суммарной зоомассе педобиионтов из состава мезофауны ($4,0 \text{ г/м}^2$ по сравнению с $3,6 \text{ г/м}^2$ на подгорной равнине) и сходном участии доминирующих групп (личинки пластинчатоусых около 60%, далее долгоносики 17, ктыри 15 и чернотелки 5%). Несколькo увеличивается масса долгоносиков и ктырей. Тенденция к дальнейшему возрастанию по принципу подобия хорошо выражена в следующем выделе — типчаково-полынных группировках у верхнего предела их распространения (2200 м) в пределах бассейна (имеется в виду участие полыни компактной, выше она

заменяется в густостепных сообществах полынью сантолинолистной). В этом выделе общая биомасса возрастает вдвое, слагаясь теми же доминирующими группами. Наконец, при еще большей увлажненности в сообществах с господством типчака и аянии появляются уже дождевые черви, хотя на их долю приходится лишь менее 15% и третье место. Первые две доминирующие по массе группы — личинки пластинчатоусых (хрущей с участием афодиусов) и чернотелок — соответственно 55 и 20% от суммарного запаса.

Плотные куртины низких (около 50—80 см) кустов караганы многолистной — неперенный элемент горностепных предгорных сообществ. Под кустами караганы создаются особые условия — затененность, слой развитой подстилки, отсюда лучшая увлажненность и оструктуренность почвы, существенно меньше и нарушающее влияние пастбищных нагузов. Мозаика куртин караганы и разнотравно-злаковых промежутков формирует типичную картину узловой биоценотической структуры со сгущением животного населения под кустами караганы.

Так же как и в промежуточных пространствах между кустами, общее обилие и зоомасса существенно изменяются при подъеме в горы, увеличивается богатство почвенного населения под караганой у верхнего уровня 2200 м по сравнению с уровнем 1800 м. Суммарная зоомасса возрастает с 2,8 до 2,9 г/м². Такое увеличение ее сильно изменяет также и соотношения главных групп (принцип подобия нарушается). В нижних сухостепных караганниках на светло-каштановых почвах летом верхний слой почвы может быть совершенно иссушенным. Поэтому, видимо, и отсутствуют дождевые черви. По массе доминируют, как и в сухостепных типчаково-полынных сообществах, скарабейды (44%), долгоносики (10%). Заметно участие подстилочных гусениц чехлоносцев (почти 11%). Следующие по зоомассе группы — личинки чернотелок (7%) и ктырей (5%). Групповая композиция в общем близка к открытым сухостепным комплексам с добавлением подстилочных обитателей. Появляются личинки наиболее ксерофильных типулид (*Tipula virgatula montivaga*). В верхних караганниках на темно-каштановых почвах за счет доминирования дождевых червей (44,5%), крупных личинок чернотелок (18,5%), личинок скарабейд (до 15%) формируется рекордная для предгорий зоомасса (27 г/м²). Личинки долгоносиков и ктырей также вполне обычны, но относительная их роль падает. Мезофильный облик сообществу придают весьма заметные личинки типулид, наземные моллюски, другие личинки двукрылых (включая впервые появляющихся рагионид). Обильны в мощной подстилке ухвертки, хищные многоножки, в небольшом числе отмечены и диплоподы. Как и в случае микроартропод, резкое возрастание обилия зоомассы в верхнем караганнике сопровождается ее разнообразием.

Заметим, что в пределах бассейна луговые степи заметно изменены пастбищной дигрессией, которая выражается в усилении роли зеленой полыни (эстрагона) и ириса короткотрубчатого. Общий запас массы довольно высок, превышая, как правило, 10 г/м². Пожалуй, черноземовидные почвы — единственные, для которых глубина взятия проб до 30 см может быть недостаточной. Глубже также обитают отдельные особи из отмеченных групп, хотя вряд ли такая «добавка» может превысить 10—20% по отношению к приведенным цифрам. Повсеместно доминирует группа дождевых червей



Крутые смытые склоны выходов палеогеновых и неогеновых отложений покрыты разреженной растительностью из колючих «подушек»

(58—71%), затем следуют личинки пластинчатоусых жуков—как хрущей, так и навозников (11—27%), постоянно присутствуют личинки чернотелок (3—4%). В кустарниках за счет развитой подстилки попадают разнообразные группы, из них типичны мокрицы и моллюски. Надо сказать, что население почвенных животных закустаренной луговой степи весьма изменчиво. Дело в том, что местами кустарники растут на сильно эродированных участках, с которых смывается подстилка. В сериях таких проб разнообразие резко падает, доминируют дождевые черви и личинки скарабейд. Напротив, в местах накопления подстилки и мелкозема находим богатое и разнообразное население, включающее мокриц, уховерток, моллюсков, большое число личинок типулид и мезофильных чернотелок (преимущественно *Oodoscelis pseudotibialis*).

Общий запас зоомассы мезонаселения луговой степи составляет около 9 г/м², при этом 70% составляют дождевые черви, а 18%—личинки скарабейд. Следующая группа—типулиды (до 7%), затем чернотелки—1,2%, остальные же не превышают 1% каждая. Весьма сходна картина и на сухих остепненных лугах с господством ириса короткотрубчатого и злаков. При усилении выпаса на почти чистых сухих ирисовых лугах доминирование дождевых червей сменяется резким доминированием личинок скарабейд (в основном навозников) и усилением роли личинок чернотелок (10%).

Наибольшую площадь лесных местообитаний занимает парковый **разнотравно-ирисово-злаковый ельник**. Здесь сразу же происходит возрастание численности энхитреид и некоторое падение люмбрицид. Доминируют три группы—личинки хрущей и навозников (42%), личинки слоников (21%) и дождевые черви (22%). Общая зоомасса (7.1 г/м²) близка к расположенным рядом луговым участкам. Резкое обеднение населения в сухих подкروновых мертвопокровных участках коррелирует с падением влажности (зоомасса 2,3 г/м²). Эти участки занимают ничтожный процент территории, но интересны своеобразным составом педобионтов. Дождевые черви полностью исключаются из сообщества, энхитреиды и типулиды также появляются лишь после

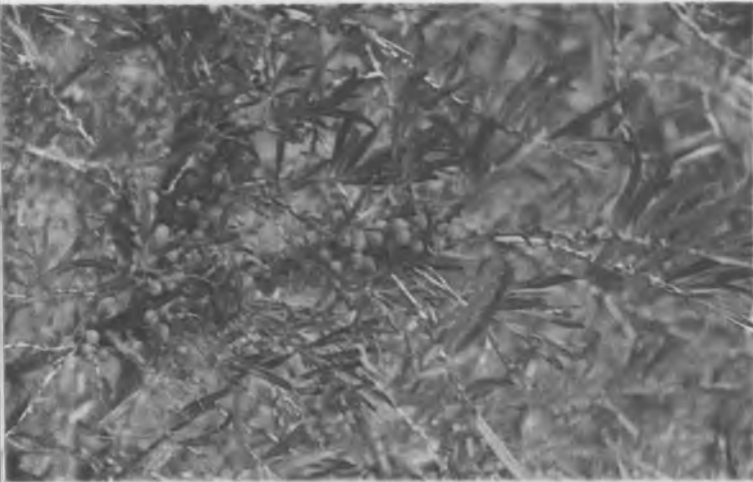
начала летних дождей. Чрезвычайно характерна повышенная численность и зоомасса личинок чернотелок (в основном это *Blaps caraboides*)—до 23%. Весьма удивительна на первый взгляд та же тенденция в тенетравных ельниках (участие в населении по массе—18%), однако у нижней границы этот тип местообитания испытывает периодическое иссушение верхних горизонтов почвы (в конце лета), что, видимо, дает некоторые преимущества чернотелкам в сравнительно малой степени мезофильного вида. В остальном же тенетравный ельник имеет вполне «влагообеспеченные» черты. По массе доминируют дождевые черви (до 42%), далее следуют скарабеиды (в основном афодиусы)—около 20%, а после чернотелок идут слоники—13,5%. **Моховой ельник** обеспечен влагой еще лучше, хотя сама дернина мхов может на короткое время высыхать. Здесь более выражено доминирование люмбрицид (42%) и весьма велик вклад в зоомассу личинок типулид (25%), причем уже появляются единичные крупные личинки *Tipula leucoprocta*. Общая зоомасса мохового ельника немного не доходит до 7 г/м². Этот же тип местообитания на уровне 2600 м очень хорошо обеспечен влагой круглый год, и суммарная масса там достигает 11 г/м², и это происходит несмотря на уменьшение влияния люмбрицид. Резко преобладают личинки типулид нескольких видов, характерно также возрастание суммарной массы и разнообразия наземных моллюсков мелких и средних размеров.

Влажные тенетравные ельники характеризуются уменьшением роли различных личинок и резким доминированием червей (70 и 19%—люмбрициды и энхитреиды). Следующей по зоомассе группой выступают личинки типулид—всего 5,2%.

Разнотравный (гераниево-манжетковый) луг также отличается резким доминированием типулид, особенно велика роль небольших личинок массового вида *Tipula kashkarovi*. В близком по характеру травяного яруса разнотравном ельнике этих же высот типулид становится меньше. Почти поровну участвуют в общей зоомассе дождевые черви и личинки различных афодиусов (по 35% каждый), а третье место занимают многочисленные энхитреиды.

Разнотравные субальпийские луга высокогорий лесо-луго-степного пояса почти сходны. В субальпийских лугостепях беден комплекс педобионтов, что связано в основном с тем, что они приурочены к крутым эродированным южным склонам. Напротив, весьма богаты и своеобразны сообщества в подстилке и почве под арчовым стлаником на уровне 2800 м. Особенно выделяются группы люмбрицид и энхитреид, напоминая этим тенетравные ельники. Третье место приходится на типулид, которые включают несколько видов. Заметно присутствие наземных моллюсков, многоножек-хилопод и даже редких в этом районе диплопод, личинки же основных семейств жуков—скарабейд и куркулионид сравнительно малочисленны.

Альпийские остепненные луга, как и субальпийские лугостепи, приурочены к весьма смытым крутым склонам, что и отражается в бедности их населения. Напротив, влажные осоково-разнотравные альпийские луга приурочены к пологим склонам и днищам трогов, имеют хорошо развитую подстилку из отмершей травы, в них суммарная зоомасса достигает 6,4 г/м² на высоте 3200 м у ледника Карна-Баткак. Наиболее отличительная их черта—высокое обилие относительно крупных энхитреид, которые и по массе становятся лидерами ценоза (почти 48% общего запаса). На втором месте—



Целебные и вкусные плоды облепихи привлекают к себе насекомых и птиц. В них содержится много витаминов А, В₁, В₂, В₆, С, Е и жиров, широко используемых в медицине.

дождевые черви (31,5%), третьем — личинки типулид, представленные преимущественно долгоножкой Кашкарова и памирским палесом. Долгоносики резко снижают обилие, однако численность и зоомасса личинок пластинчатоусых остается на относительно высоком уровне за счет *Aphodius przewalskyi* — наиболее высокогорном виде семейства в пределах бассейна. Криофильные подушечники из дриаданты во многом сходны с влажными альпийскими лугами — здесь также доминируют энхитреиды и люмбрициды, затем идут личинки долгоножки Кашкарова. Однако личинки жуков из почвы исчезают.

Здесь уместно отметить, что, по данным исследований Р. И. Злотина (1975), на сыртах Внутр. Тянь-Шаня (т. е. в бассейнах Нарына, Кокшаала и прилегающих районах) в криофильных подушечниках (автор называет их тундровидными) представители почвенной мезофауны отсутствуют на полигонах (оголенных участках) и сосредоточены только в подушках. Резко доминируют энхитреиды, затем идут типулиды и дождевые черви (эйзения Норденшельда, как и у нас). При этом общая зоомасса, по нашим данным (5,7 г/м²) и по данным Р. И. Злотина (5,8 г/м²), практически совпадает. Приведенный пример изменчивости по степени доминирования и по характеру пространственной приуроченности весьма характерен для описываемых высокогорных сообществ. В таких экстремальных условиях малейшее изменение условий среды ведет к изменению обилия и доминантной структуры. Поэтому даже неодинаковые уклоны, разная степень щебнистости и т. п. могут заметно изменять общую картину.

Беспозвоночные поверхности почвы и травяного покрова

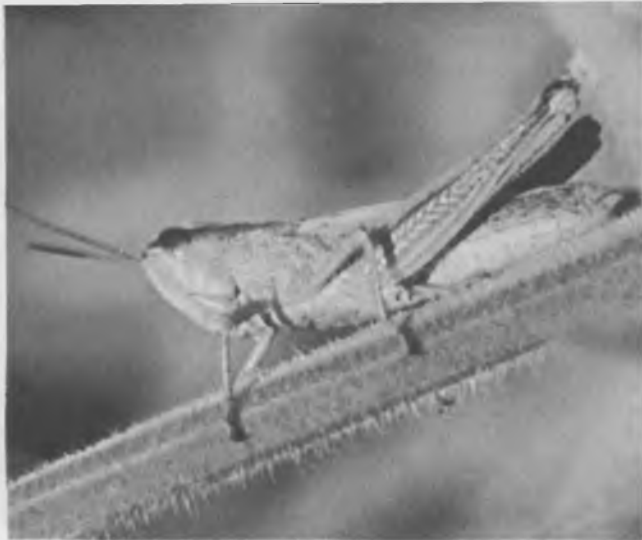
Обитающие на поверхности беспозвоночные животные — едва ли не самая динамичная, изменчивая во времени и в пространстве, богатая по набору видов и групп часть биоценоза. Особенно быстрые сезонные изменения здесь происходят в апреле — июле, когда через 10—15 суток появляется новый аспект (вылет имаго новых видов и групп).

учеты в разное время суток также выявляют большую изменчивость в обилии и составе обнаруживаемых групп. Напомним также (см. методические разделы), что в большинстве местообитаний с хорошо развитым травостоем необходимо сочетание разных методов учета (трансекты, биоценометрирование, укусы сачком с последующими пересчетами по раздельным коэффициентам). Наиболее стабильны крайние варианты высокогорья и некоторые лесные местообитания. Обычно максимум обилия приходится на начало — середину июля в среднегорьях и в высокогорье и на июнь в горностепных поясах.

В учетах наземных беспозвоночных моллюски занимают доминирующее положение по массе в сообществах облепихи и высокотравных лугов грунтового питания по берегу Иссык-Куля. В этом случае, а также в луговых степях в караганнике и в арчевниках абсолютно господствовали крупные *Bradybaena duplocincta* и *B. faezona*. Таким образом, эти виды одновременно учитывались как в почвенно-подстилочных пробах (см. предыдущий раздел), так и на транsekтах или в биоценометрах. Для получения данных по общим запасам наземных моллюсков, видимо, следует складывать результаты почвенно-подстилочных учетов с приведенными в этом разделе. Крупные брадибены, следовательно, представляют собой промежуточную, переходную группу по своей ярусной приуроченности. Лишь во время дождя практически все особи становятся активными и покидают подстилку, ползая только на поверхности.

Черты такого рода промежуточности можно видеть и среди мокриц и паукообразных, хотя отдельные группы последних никогда в подстилке не встречаются. Количественно преобладают относительно немногие группы. Для пауков это прежде всего такие семейства, как *Lycosidae*, *Thomisidae*, *Gnaphosidae*, *Salticidae*, *Theridiidae*. Видовой состав в равнинных и предгорных поясах весьма разнообразен, а выше лесо-луго-степного пояса очень быстро сокращается (доминирует лишь один вид ликозид из рода *Pardosa*). В наиболее засушливых полынных и злаково-полынных сухих степях также можно видеть резкое сокращение видового состава, при этом часто доминируют виды *Xisticus*, *Thanatus* из томизид.

Прямокрылые в подавляющем большинстве представлены саранчовыми. Только около воды на побережье Иссык-Куля отмечены триперсты *Tridactylus variegatus*, а среди высокой травы — кузнечики, преимущественно *Conocephalus discolor*. Здесь же среди саранчовых в большом количестве попадались тетрикссы (*Tetrix* sp.), не отмеченные более нигде. Горно-степные местообитания характеризуются весьма богатым комплексом саранчовых, среди которых можно выделить такие массовые виды, как *Oedipoda caerulescens*, ряд видов из рода *Chortippus* (напр., *Ch. mollis*, более крупные *Ch. apricarius*), *Oedaleus decorus*. На орошаемых полях, в особенности на полях с эспарцетом или клевером, многочисленны *Chortippus angularis* и *Ch. dichrous*. На лугах и луговых степях в пределах лесо-луго-степного пояса, появляются в большом числе сибирские кобылки (*Gomphoceris sibiricus*), начинают встречаться крупные эндемичные бескрылые конофимы Пржевальского (*Conophyma przewalskyi*). Эти два вида проникают вплоть до самых верхних альпийских лугов и часто там доминируют над всеми наземными беспозвоночными по массе. На полянах в ельниках и арчевниках весьма обильны разнообразные виды хортиппусов, а также *Omocestes viridulus*, *O. haemorrhoidalis*.



Кобылка из сем. саранчовых питается листьями растений
Фото П. Мариковского

Отряд равнокрылых представлен весьма многочисленными семействами цикад, листоблошек, тлей. Остальные группы относительно редки. Листоблошки (*Psyllinea*) наиболее обильны в зарослях облепихи и солодки на побережье Иссык-Куля. Здесь абсолютно господствует *Psylla nasuta*, хотя постоянно отмечаются и некоторые другие виды этого рода. Как в сухих, так и в мезофитных участках обычны разные виды рода *Trioza*, в наиболее аридных участках на полынях обычны 4—5 видов родов *Bactericera* и *Craspedolepta*, в луговых степях нередки *Aphalara longicaudata*. Этот же вид характерен и для луговых степей субальпийского пояса. Кроме того, на разнотравных лугах и кустарниках пояса арчового стланика отмечены *Psylla memor*, *P. vondraceki*, *Trioza dispar*.

Столь же постоянно и в самых различных местообитаниях встречаются тли и цикадовые, общее количество видов которых в бассейне Чон-Кызыл-Су составляет многие десятки. Отметим некоторые массовые или характерные виды цикадовых. Из настоящих цикад в небольшом числе отмечались только *Cicadetta prasina* в караганиках и виды *Tibiger* в садах и у нижнего края ельников с участием рябины и других кустарников. Подавляющее большинство видов и особей представляло семейство цикадок (*Cicadellidae*), лишь в степных участках подгорной равнины и предгорий найдены местами весьма многочисленные *Hysteropterum montanum* (*Issidae*) и относительно редкие *Calligypona* sp. (*Delphacidae*), а на лугах — *Philaenus spumarius* (*Aphrophoridae*).

В июне—июле сообщество цикадок типчакково-злаковых участков подгорной равнины включает 9 видов, по численности участие (в %) разных видов дает следующее распределение: *Psammotettix comitans*—47, *Handianus, imperator*—28, *Stenometopiellus tesquorum*—11, *P. provincialis*—7, *Chlorita* sp. и *Laburrus* sp. (juv.)—по 2, *Batrachomorphus irroratus*, *Doratura exilis*, *Agallia* sp.—менее 1% от общей численности. По биомассе доминирует второй из названных видов, имеющий крупные для цикадок размеры, в остальном распределение остается сходным. Во второй половине июля компози-

Певчая цикада почти незаметна в траве, но как громко ее пение в сумерках
Фото П. Мариковского



ция сообщества несколько меняется: *Laburrus handlirsch*—61%, *Euscelis seriphidii*—13, *Chlorita* sp.—10, *Handianus imperator*—8, *Psammotettix comitans*—7, *Doratura exilis*—1%. По участию в биомассе гандианус император передвигается на второе место. В посевах многолетних трав набор видов меньше, резко доминирует *Aphrodes bicinctus* с участием *Psammotettix provincialis*.

В течение июня—июля в караганиках наблюдаются следующие соотношения численности у цикадовых: *Psammotettix provincialis*—45% *Hysteropterum montanum*—21, *Ribantodelphax pallens*—16, *Stenometopiellus tesquorum*—13, *P. comitans*, *Calligopona* sp., *Cicadeta prasina*—менее 10% каждый. На лугах и луговых степях выше лежащих поясов все указанные виды также встречаются, но в малом числе (исключая лишь первый вид, нередко весьма обычный). Здесь доминирование переходит к крупным двуцветным *Diplocolenus tianshanicum* (неоэндемик, близкий к бореальному *D. abdominalis*). Вторые-третьи места по численности занимают различные виды, обычно заметно уступающие первому доминанту. Чаще всего это *P. provincialis*, *Calligopona* sp., *Macrosteles nigrifrons*, *Deltocephalus pulicaris*, *Linnavuoriana taschkentica* приурочена к зарастающим осыпям и нередко там доминирует. К концу июля и в августе на лугах лесо-луго-степного пояса нередко на первое место по численности выходит *Scleroracrus plutonius*.

На альпийских лугах также весьма обычен указанный выше диплоколенус, но на остепненных склонах его заменяет *Psammotettix lividellus*. Напротив, на заболоченных осоковых лугах и сазах с черноцветковой осокой весьма характерны и многочисленны *Macrosteles alpinus*, *Adaerus oshanini*.

Одним из самых разнообразных и богатых видами (около сотни) является отряд наземных беспозвоночных в бассейне Чон-Кызыл-Су—полужесткокрылые или клопы (*Heteroptera*). Видовые композиции этой группы весьма динамичны во времени и в пространстве, мы ограничимся лишь немногими примерами для июня—июля и будем отмечать в основном самых многочисленных представителей. В

пределах бассейна собраны виды 15 семейств, но подавляющее число видов и особей приходилось на мирид, лигеид, щитников и ропалид.

Заросли облепихи привлекают большое разнообразие полужесткокрылых, из которых к июлю (а также позже, в августе) начинает резко доминировать мелкий (2 мм) длиннокрылый *Orthotylus paradoxus* из мирид. Обычен здесь же и другой представитель семейства — *Deraecoris punctulatus*, который нередок и в траве на лугах. Многочислен также мельчайший (около 1 мм) клопик *Orius vicinus* из антокорид, который, вероятно, ведет хищный образ жизни и питается обильными в облепихе листоблошками. Относительно редки крупные по размерам (10 мм) щитники *Rhaphigaster brevispinus* (в июле попадались еще неполовозрелые стадии) и *Picromerus bidens*. Травяной ярус злаковых и осоковых сообществ по краям пресноводных лагун образован такими чрезвычайно массовыми представителями, как мелкие *Trigonotylus* sp. и более крупные (7—8 мм) удлинненные *Stenodema calcaratum*. Оба эти вида принадлежат к миридам, несколько реже отмечались виды *Lygus* и *Adelphocoris lineolatus*, причем последний особенно часто встречался в зарослях солодки в более сухих местах. На слабозаросших песчаных побережьях держались клопы-сальдиды: *Salda littoralis*, *Saldula variabilis*, *S. orthochila*. В подстилке и на поверхности постоянно встречались ювенильные стадии мелких лигеид.

Более сухие участки приозерной и подгорной равнин, а также горностепные караганники предгорий характеризуются особыми комплексами полужесткокрылых. Так, напр., в июне в травяном ярусе типчаково-полынной степи подгорной равнины (фрагменты целины) встречался следующий комплекс клопов (% от общей численности): *Plagionathus* (?) *albipennis* — 73, *Solenoxynus lepidus* — 7, *Chorosoma schillingi* и *Leptopterna ferrugata* — по 6, *Stictopleurus nysioides* — 3, *Deraecoris* (*Camptobrochis*) *punctulatus* — 1. Распределение по биомассе более равномерно, при этом на первое место (около 40% от общей массы клопов) выходит крупный длинный *Ch. schillingi* из ропалид. Ему немного уступает представитель мирид *L. ferrugata*, затем следует *Plagionathus*. Часть отмеченных видов, вероятно, попадает на небольшие целинные участки с соседних полей многолетних трав (эспарцет, клевер с тимофеевкой). Это легко видеть из следующей картины населения клопов эспарцетных полей в июне: *Lygus pratensis* — 22%, *Chlamydatus pullus* — 20, *Adelphocoris lineolatus* — 18, *Lygus punctatus* — 14, *Stictopleurus* — 10%. В наземно-подстилочном ярусе, кроме приведенных видов, отмечены весьма редкие лигеиды. Несмотря на численное доминирование мирид, по биомассе на первое место выходят щитники за счет «тяжелых» остроголовых клопов (*Aelia*). Среди типичных обитателей полей — лигусов, остроголовых клопов попадались на куртинах конского щавеля краевика *Coreus marginatus*. Весьма типичны на зерновых также *Anthocoris pilosus*, *Trigonotylus* sp. Значительно разнообразнее население рудеральных сорняков и зарослей полыни-эстрагона вдоль арыков. Для смешанного сообщества сорных крестоцветных, бобовых, маревых в июне отмечена следующая группировка (в%): *Lygus demellatus* — 25, *Emblethis denticollis* — 19, *L. punctatus* — 12, *Nabis brevis ferganensis* — 10. В этот же период укусы на зеленой полыни (эстрагоне) дают несколько иное сочетание (в%): *Lygus pratensis* и *L. sp. (juv.)* — 54, *Dictyla echii* — 19. На эстрагоне можно заметить значительно большую

роль ропалид, более типичных для степных участков с тяньшанской полынью.

Для всего комплекса полынно-злаковых караганников и куртин сантолинолистной полыни с аянией высоких предгорий отметим из самых массовых видов весьма характерных ропалин *Stictopleurus crassicornis*, *Myrmus miriformis*, последний как бы замещает похожего на него *Chorosoma schillingi*, обилие которого в высоких предгорьях падает. Мирмусы особенно обильны в сообществах с господством аянии (пижмы), а также среди куртин короткотрубчатого ириса. В степных участках становятся также многочисленными лигеиды травяного яруса — *Ortholomus punctipennis*, а также более мезофильные *Nysius groenlandicus*. В подстилочном ярусе из этого семейства обычны широко распространенные *Rhyarochomus pini*. По числу особей повсеместно господствуют мелкие и средние мириды. В различных местообитаниях постоянно присутствуют хищные набида *Nabis brevis ferganensis*, *N. feroides*. На лугах и луговых степях обычны мелкие щитники *Zicrona caerulea*, *Eurydema oleracea*, *Graphosoma lineatum* (-italicum), а также близкие к ним цидниды (личинки) из рода *Canthophorus*. Из более редких можно упомянуть крупного *Alydus calcaratus* из особого семейства *Alydidae*, иногда включаемого на уровне подсемейства в семейство краевиков.

Вышерасположенные луга и лугостепи в пределах лесо-лугостенного и субальпийского поясов имеют довольно бедную фауну полужесткокрылых, среди них сравнительно немногие виды доминируют в тех или иных сообществах. На лугах в июне — июле наиболее обычны *M. kiritshenkoi*, *Nysius groenlandicus*, *Lygus pachycnemis*, *Berytinus montivagus*, эти же виды, а также *S. seminitens*, *Nabis feroides* обычны в лугостепях субальпийского пояса. На арче характерен *Dichroscytus pseudosabinae*. В подстилке луговых ельников постоянно встречаются лигеиды *Rh. pini*, *Trapezonotus dispar*. К концу июля и в августе становится многочисленным *S. seminitens*, *M. kiritshenkoi*. В это же время на альпийских лугах обитают два вида мирид, внешне сходные с муравьями. Относительно редкие виды часто приурочены к специфическим местообитаниям. Напр., хищный *Orthops montanus* был приурочен к зарослям конского щавеля, *Stenodema turanicum* — к субальпийским лугостепям на крутых южных склонах с выходами сланцев, *Myrmus miriformis* — к сообществу с господством короткотрубчатого ириса по солнечным полянам среди ельника.

Отмеченные в учетах в горной части бассейна уховертки были представлены единственным горноазиатским видом — уховерткой Федченко (*Oreasiobia fedtshenkoi*). Вне учетов на побережье Иссык-Куля (в сухих участках) и в караганниках собраны отдельные экземпляры *Anechura asiatica*. Для ельников Терской-Ала-Тоо известно также указание на обитание там эндемичной для Тянь-Шаня *Mesasiobia hemixanthocara*.

Один из самых разнообразных и зачастую количественно обильный особями отряд насекомых бассейна Чон-Кызыл-Су — жесткокрылые или жуки. В зарослях облепихи весьма обилён единственный обнаруженный вид семейства лагриид — *Lagria hirta*. Там же характерен, хотя и не столь многочислен, единорог обыкновенный (*Notoxus monoceros*) с длинным выростом переднеспинки. В более засушливых участках с зарослями солодки в большом числе встречаются личинки, а затем и жуки пустынной хальтики (*Haltica deserti*). В

наиболее сухих песчаных участках (с полынями, эфедрой) в небольшом числе попадаются чернотелки, найденные также в более западных засушливых районах котловины. Это в первую очередь *Anatolica impressa*. Постоянно попадаются также отдельные особи сравнительно крупных и долгоживущих *Blaps caraboides* и *Prosodes megalosa*, изредка — мелкие *Melanesthes subcoriacea*. В участках с развитой подстилкой и под камнями всегда отмечалась вездесущая в бассейне *Oodoscelis pseudotibialis*.

В целинных участках с типчаком и тяньшанской (компактной) полынью на подгорной равнине в окрестностях Покровки по биомассе выделяются семейства пластинчатоусых, долгоносиков и чернотелок. Первые представлены главным образом различными навозниками, из которых весной и в течение лета преобладает по массе гимноплеурус (*Gymnopleurus aciculatus*), обычны также некоторые афодиусы (*Aphodius scuticollis*), с начала июня отмечен ночной лет хрущей (*Amphymallon solstitialis*), личинки которых приурочены также и к относительно мезофильным условиям. Долгоносики отличаются, пожалуй, наибольшим видовым разнообразием из всех жуков в пределах подгорной равнины. Большая часть видов пока еще не определена, можно лишь сказать, что они имеют распространение преимущественно в пределах подгорной равнины и предгорий. Комплекс доминирующих видов семейства включает прежде всего *Xylinophorus (Eutinopus) sp.*, а также один вид *Barynotini gen. sp.* — возможно, новый род.

Безусловно фоновой группой в степных участках с полынью и типчаком выступают чернотелки. По числу особей и по биомассе резко преобладают *Scythis gracilis (S. pseudoscythis)*, *S. tatarica* в прежних публикациях по Иссык-Кульской котловине), в отдельные периоды и места обычные *Opatrum sabulosum*, *Oodoscelis pseudotibialis*, *Paracolpocelis hauseri* (обычна весной, редка летом). В относительно мезофильных участках (заросли у арыков) доминирует отмеченная выше оодосцелис, встречается также *Blaps caraboides*, *Prosodes megalosa*. Обычная в апреле — мае *Platyscelis striata* (встречается также и на полях) к июню уже становится чрезвычайно редкой.

Из других семейств жуков отметим златок *Acmaeodera taeniata*, которые главным образом и представляли все семейство редких усачей *Leptura levida* (обычные весной имаго *Dorcadion semenovi* уже в конце мая исчезают). Среди листоедов преобладали, с одной стороны, крупные и немногочисленные *Galeruca nigrolineata*, а с другой — очень мелкие хальтицины нескольких видов рода филлотректа. Среди коровок чаще всего встречалась обычная семиточечная и ее личинки, а также несколько мелких представителей семейства.

Зерновки (брухиды) были представлены единственным видом — *Euspermophagus sericeus*, который попадался также и на полях.

Кроме уже отмеченных отдельных видов, общих для полей и целинных участков подгорной равнины, для посевов эспарцета характерны долгоносики *Phytonomus variabilis*, *Sitona flavescens*, *Chloebius angustirostris*. Последний доминирует в зарослях полыни-эстрагона вдоль арыков. Доминирование по массе коровок на эспарцете прежде всего обяzano семиточечной *Coccinella septempunctata*, а также *Halyzia sedecimguttata*. Из зерновок, кроме уже отмеченного выше вида, местами на полях обычны *Bruchus sp.* Из жужелиц здесь же преобладали *Pseudophonus rufipes*.

Полынно-типчачковые участки караганников предгорий имели почти тот же набор видов, что и перечисленный выше для таких же сообществ подгорной равнины.

Внутри кустов караганы и в лугостепных комплексах состав преобладающих видов значительно меняется. Чернотелки из родов сцитис, анатолика почти исчезают, на первое место выдвигается уже отмеченный вид оодосцелис, мезофильные бляпсы и просодесы (*B. caraboides*, *P. megalosa*). В ирисовых луговых степях, как и на лугах вышерасположенных участков, появляются в большом числе *Trichalophus limbatomaculatus*, *Catapion intermedium*, *Apion* (*Kalacapion*) sp. из долгоносиков. Весьма характерно резкое увеличение обилия щелкунов, которые выше опять становятся редкими. Это семейство в высоких предгорьях представляют в основном *Anostrirus schaedtlini*, *Selatosomus auronebulosus*.

В районе высоких предгорий значительно повышается численность семейства мелоид за счет жуков-нарывников *Mylabris quadrisignata*, *M. quadripunctata*. Это прямое следствие богатого населения саранчовых. Сообщество листоедов складывается, во-первых, из очень крупных видов — *Galeruca nigrolineata*, *G. tanacetii*, *Pallasiola absinthii*, а во-вторых, из очень мелких хальтицин *Chaetocnema*, *Longitarsus*, *Phyllotreta*, *Psylliodes*. Лишь в наиболее влажных местах в небольшом числе отмечены также *Haltica* sp., *Chrysomela nigrovittata*, *Ch. aurichalcea*, которые имеют средние размеры.

В пределах лесо-луго-степного пояса луговые степи с сантолинолистной полынью сходны по составу с подобными же комплексами высоких предгорий. Луговые и лесо-луговые сообщества характеризуются относительно меньшей численностью и биомассой жуков по сравнению с высокими предгорьями. Почти полностью исчезают чернотелки, столь обильные в более сухих условиях. На первое место выдвигаются листоеды и долгоносики.

Разнотравные луга субальпийских арчевников по составу видов весьма сходны с такими же лугами лесо-луго-степного пояса. Более своеобразна субальпийская лугостепь, которая при этом обнаруживает некоторое сходство и с горностепными предгорьями. Последнее особенно подчеркивает высокую численность нарывников (тех же двух видов). Представленные здесь долгоносики также частично общие со степными участками предгорий. Доминирует *Rhynocyllus oblongus*, обычен также *Otiorrhynchus balassogloi*, чаще встречавшийся в сообществах шемюра. Весьма показательно также присутствие чернотелки *Oodoscelis pseudotibialis*.

Альпийские луга (сухие и влажные), и в особенности высокогорные подушечники, имеют крайне обедненную фауну и население жесткокрылых.

Весьма разнообразные и местами многочисленные представители отрядов чешуекрылых и перепончатокрылых изучены в систематическом отношении крайне неудовлетворительно и неровно. Для бассейна Чон-Кызыл-Су мы могли бы привести лишь довольно полный список дневных бабочек, которые, однако, по своей биомассе весьма незначительны на фоне остальных групп. Ограничимся указанием на преобладающие виды этой группы, а также других представителей двух отрядов насекомых.

В пределах мезофильных участков приозерной равнины из чешуекрылых наиболее значительная доля приходится на совок,

пядениц, огневок. Для куртин согдийского ириса весьма характерны многочисленные гусеницы чехлоносцев. В зарослях облепихи обычны немногочисленные, но крупные гусеницы бражников. Фон среди булавоусых составляют *Coenonympha pamphilus*, *Synchlloe daplidicae*, *Pieris parae*. Эти же три вида, но в меньшем числе летают в пределах наиболее сухих участков приозерной равнины. В прибрежных зарослях облепихи муравьев относительно мало, обычны широко расселенный в пределах бассейна *Formica fusca*. В несколько более сухих песчаных участках с солодкой крайне многочисленны *F. picea*, *F. canicularis*. Пчелиные (в широком смысле) представлены различными в общем малочисленными представителями. Более заметны домашние пчелы и шмели (*Bombus terrestris*).

Подгорная равнина в своих мезофильных местообитаниях (вдоль арыков, на полях эспарцета) весьма сходна с соответствующими комплексами приозерной равнины. На полях многолетних трав возрастают разнообразие и численность дневных бабочек за счет капустной и рапсовой белянок, крапивницы, желтушек, нескольких голубянок. В типчаково-полынных сообществах основу биомассы чешуекрылых составляют гусеницы совок, а в более мезофильных участках — совок с большим участием пядениц и низших чешуекрылых. Наиболее массовый вид муравья здесь — мелкие всеядные *Tetramorium caespitum*, а также зерноядные жнецы *Messor clivorum* и хищные *Cataglyphis aenescens*. Местами попадаются также муравейники мелких почвенных лазиусов (*Lasius alienus*). Из других перепончатокрылых наиболее заметны домашние пчелы (влияние развитого пчеловодства), а также уже отмеченные для приозерной равнины земляные шмели. Более мелкие пчелиные представлены немногими особями *Halictus*, *Anthophora*, *Medachile*. Несомненно, что фрагментарный характер целинных участков заметно сказывается на обилии мелких пчелиных.

Караганники предгорий во многом обнаруживают сходство со степными участками подгорной равнины. На самих кустах караганы местами многочисленны мелкие гусеницы чехлоносцев, хотя преобладают совки и пяденицы. В середине июля в караганниках на высоте 1800—2000 м за час встречается 250—300 экземпляров булавоусых чешуекрылых. На этом же высотном уровне среди луговой степи без кустарников (с доминированием ириса, эстрагона) за час можно отметить на маршруте от 100 до 250 экз. этих насекомых. Процентное участие разных представителей выявляет для караганников следующую картину: *Epinephele* (главным образом *lycaon*) — 55%, *Lycaena* (главным образом *argys*) — 30, *Melitheia didyma* — 6, *Satyrus hippolitae* — 2, *Coenonympha pamphilus*, *Melangria galathea* — по 1%. В луговой степи видим другое сочетание: *Triphysa phrine* — 35%, *Lycaena* (*argys*, *icarus* и др.) — 26, *Epinephele lycaon* — 22, *Satyrus hippolitae* — 5, *Synchlloe daplidicae* — 3, *Arginnis adippe* — 3, *Pieris brassicae* — 2%. Среди мезофильных кустарников (шиповник, жимолость) медленно летающие белые *Leucodicae*, а также *Pararge eversmanni*, *Erebia turanica*, *Satyrus regeli*, *S. briseis*, *S. hippolitae*. Последний вид наиболее обычен в сухих участках.

В промежутках между караганой среди типчаково-полынного травостоя наиболее многочисленны те же три вида муравьев (тетрамо-риум, мессор и катаглифис), что и на подгорной равнине. Местами многочисленны также крупные *Formica sanguinea*, а в луговых



В пределах всего лесо-луго-степного пояса на цветах встречается жук-бронзовка

Фото П. Мариковского



Жук-нарывник очень красив и широко распространен в горах

Фото П. Мариковского

степях — *Lasius flavus*, *L. nigera*. У границы с ельниками встречается *Formica fusca*. Местами обычны различные семейства ос, немки, пчелиные. Распределение их весьма спорадично, поэтому не всегда они попадают в универсальные учеты наземных беспозвоночных. Из пчелиных число домашних пчел снижается, относительно повышается роль мелких пчелиных. В луговых степях часто встречаются виды *Andrena* и *Halictus*, а кроме обычного земляного шмеля появляются также *Bombus tianschanicus*, *B. armeniacus*, *B. serrisquama*, *B. lucorum*, *B. asiaticus*. В горностепных предгорьях обитает не менее 13 видов шмелей, причем лишь 3—4 вида проникают выше в горы.

Лесо-луго-степной пояс, видимо, обладает максимальным экологическим разнообразием, однако значительные снижения температур определяют сравнительно малое разнообразие видов чешуекрылых и перепончатокрылых. При этом происходит довольно резкая смена фаун, хотя у нижней границы пояса среди луговых степей состав очень похож на фауну луговых степей высоких предгорий. Среди гусениц по биомассе на лугах начинают доминировать пяденицы и огневки. Пяденицы очень заметны и в стадии имаго, это главным образом *Cidaria tianschanica*, *Rhodostrophia vibicaria*, *Aspilates acuminaria*. Эти виды свойственны в равной мере также субальпийским и альпийским лугам. То же можно сказать про булавоусых — *Coenonympha sunbecca*, *Brenthis pales*, *B. hegemone*, *Parnassius apollo*, *Lycaena astrarche*.

Из муравьев в пределах пояса повсеместно доминирует мелкий *Formica fusca*. В нижней части пояса многочислен *F. sanguinea*, *F. canicularia*. В разных типах ельников заметны крупные муравьи-древоточцы *Camponotus herculeanus*. Обычны на лугах дерновые муравьи *Lasius niger*. Только в луговых степях нижней части пояса среди массовых видов находим *Tetramorium caespitum*. Среди



На горных лугах весьма разнообразны и местами многочисленны бабочки (представители отряда чешуекрылых)



Цветы и листья согдийского ириса с удовольствием поедают мелкие гусеницы чехлоносцев

пчелиных весьма резко доминируют различные мезофильные шмели, в первую очередь — *Bombus lucorum*, *B. leucurus*, *B. hortorum*, *Psithyrus branickii*, *P. redikorzevi*. Остальные представители этой группы редки.

Высокогорье характеризуется еще большим обеднением фауны, хотя при этом одновременно появляются и отдельные характерные (чаще всего эндемичные для Тянь-Шаня) виды. На альпийских лугах обращают на себя внимание особые виды булавоусых, напр. очень красивая *Erebia kalmuka*, крупные *Parnassius discobolus*, *Erebia sibo*, *E. meta*, *Oeneis hora*. Среди травы наиболее многочисленны мелкие мохнатые *Anartomorpha picteti* и *Cidaria tianschanica*. В июле еще весьма заметны различные настоящие пилильщики (*Tenthredinidae*). Эта группа на лугах в поясе ели бывает многочисленна в конце мая — июне, а к июлю уже почти исчезает. Преобладают виды рода *Thentredo* (*T. turkestanica*, *T. centrorufa*). Из пчелиных фон составля-

ют шмели, главным образом особые высокогорные виды — *Bombus takarjini*, *B. biroi*, *B. lapponicus*, *B. defector*. В субальпийских лугостепях отмечаются сравнительно ксерофильные виды, чаще всего *B. melanurus*. Во время цветения лютиков на лугах среднегорья и высокогорья встречаются мелкие пчелки *Anthidium reichardtii*. В альпийском поясе муравьи практически исчезают выше уровня 3200 м. При этом по солнечным склонам выше всех поднимаются *L. niger*, *Mirmica* sp., *F. lehmani*.

Видимо, самым массовым и разнообразным в горах как на уровне видов, так и на уровне семейств является отряд *двукрылых*. Относительная роль его увеличивается с высотой местности. В систематическом плане двукрылые бассейна Чон-Кызыл-Су исследованы крайне недостаточно. Более или менее полные сведения есть по синантропным мухам (Сычевская, Второв, 1969), остальные же группы известны весьма слабо. Все же попытаемся отметить некоторые из доминирующих форм, двигаясь от приозерной равнины к высокогорьям.

Влажные луговые участки населяют тупилиды *Anomaloptera nigra* и *Tipula* (s. str.) sp., лимонииды *Dicranomyia* sp., зеленушки (долихоподиды) *Medetera micacea* и *Dolichopus* sp., кордилуриды *Scatophaga stercoraria*. Типчаково-полынные сообщества подгорной равнины и предгорий сходны по составу двукрылых. Заметно участие ктырей, из них преобладали виды родов *Stenopogon* и *Asilus*. Весьма характерны также мухи-пестрокрылки из рода *Tephritis*, злаковые мушки трех видов *Chlorops*, *Dicraeus* sp., *Oscinella* sp. Встречавшиеся в небольшом числе зеленушки принадлежали к одному виду *Chrysotus*, который встречался и на расположенных поблизости полях эспарцета. Эти поля, а также группировки эстрагона, крестоцветных и зонтичных вдоль арыков населяли более богатые комплексы двукрылых. Из злаковых мух здесь отмечены *Thaumatomyia glabra*, *Dicraeus kirgizhorum*, *Chlorops scalaris*, *Oscinella* sp., *Aphanotrigonum fasciella*, *Chlorops* sp. и др. Двукрылые наблюдались в высоких предгорьях на лугоstepных местообитаниях и на сухих лугах нижней части лесо-лугоstepного пояса с коротконожкой, короткотрубчатым ирисом, регнерией и т. п. Весьма показательное появление здесь рагионид и эмпирид (соответственно *Rhagio scolopaceus*, *Empis* нескольких видов). На возрастание мезофильности указывает и наличие *Scatophaga stercoraria* из скатофагид (кордилурид). Впрочем, этот вид указывает и на наличие выпаса. На разнотравных лугах он бывает весьма обильным, уступая по биомассе лишь тупилидам.

Последние на луговых участках лесо-лугоstepного, субальпийского и альпийского поясов представлены в первую очередь долгоножкой Кашкарова (*Tipula kashkarovi*), особенно многочисленной в июле. В июне и начале июля обычен *T. virgatula montivaga*. Эта более ксерофильная форма доминирует в караганниках и в луговой степи предгорий. Для всех лугов вплоть до крайнего высокогорья и для субальпийской лугостепи характерен *Pales pamirensis*. В ельниках и арчевниках местами обилён крупный вид — *Tipula leucoprocta*, а также еще более крупные, но относительно редкие *T. (Bellardina) hutshinsonae*.

В мае попадает еще один пока не описанный вид из этого же подрода. Несколько более редкие виды приурочены к различным типам ельников, включая моховые и мохово-тенетравные. Это, напр.,

Tipula luteipennis, *T. indifferens*, *T. vermiculata*. На альпийских лугах среди влажного травостоя и скал обитают лимонииды, в частности почти бескрылые *Dactylolabis* sp.

В среднегорьях и в субальпийском поясе большая часть мух (кроме доминирующей по массе *S. stercoraria*) имеет мелкие или средние размеры (до 3 мм), при этом трудно говорить о заметном преобладании каких-то немногих видов. В июне, во время цветения лютика Альберта, правда, явно преобладает *Pogonomyia alpina* из мусцид, в местах с сильным выпасом становятся обильными антомииды *Paregle cinerella*. Постоянно встречающиеся в укусах зеленушки по большей части относились к двум видам: *Chrysotus neglectus*, *Dolichopus plumipes*. Сравнительно крупные мусциды (*Orthellia caesarion*, *Hydrothaea dentipes*, *Myiospila medietabunda*), каллифориды (*Calliphora uralensis*, *C. vicina* и др.), сирфиды (*Eristalis tenax*, *Melastoma ambiguum*, *Paragus tibialis*, *Eumerus* sp.), хотя и часто попадают на глаза, но все же имеют относительно небольшую биомассу, не говоря уже о численности. В крайнем высокогорье происходит резкое обеднение состава и численности двукрылых, в криофильных подушечниках при этом отмечен характерный для высокогорий вид — *Scatophaga magnipennis*. Доминируют типулиды, представленные долгоножкой Кашкарова.

Общая картина распределения видов разных сообществ по ареальным группам для наземных беспозвоночных сходна с той, что уже отмечалась для растений и почвенных обитателей. Равнинные и предгорные пояса населяют главным образом широко распространенные южнопалеарктические виды, заметна доля форм, тяготеющих к Средиземноморью. Отмечаются эндемики гор Ср. и Центр. Азии, но их доля меньше, чем в среднегорьях и высокогорьях. В последних резко уменьшается участие средиземноморских видов, зато увеличивается бореальный колорит. Эндемизм растет в относительном исчислении по мере движения в горы за счет неэндемиков, близких к бореальным видам. Здесь же отмечены аркто-альпийские и бореально-монтанные виды. Реликтовые формы сосредоточены часто в кустарниковых лугостепных сообществах, в поясе арчи, в караганниках верхних предгорий. Прибрежные сообщества у Иссык-Куля образованы преимущественно широко распространенными видами.

В пределах каждого высотного-геоморфологического пояса можно видеть довольно пеструю картину общей численности и запасов биомассы наземных беспозвоночных в зависимости от влагообеспеченности. В то же время обеспеченность теплом в целом падает от приозерной равнины к высокогорьям, что и сопровождается при прочих равных условиях уменьшением обилия этой части животного населения. Наиболее благоприятны сочетания гидротермического режима в прибрежных сообществах у Иссык-Куля, а также в районе контакта ельников и лугостепных предгорий. При этом общая зоомасса наземных беспозвоночных особенно велика (за счет моллюсков в первую очередь) в прибрежных ценозах ($17-29$ г/м²), зато разнообразие в сочетании с высоким обилием присуще сообществам высоких предгорий. Здесь запасы биомассы рассматриваемой группы колебались от 3 до 8 г/м². Около 5 г/м² имели травянистые сообщества нижней половины лесо-луго-степного пояса, около 2 г/м² — доминирующие по площади разнотравные луга среди ельника и арчевника (2400—2800 м). В самих ельниках обилие наземных беспоз-

Узорчатый по-
доз предпочита-
ет засушливые
места
Фото П. Мариков-
ского



воночных падало до $0,5—1 \text{ г/м}^2$. В лугостепных участках на солнечных склонах отмечается подъем биомассы до 4 г/м^2 (за счет саранчовых), на альпийских лугах эти цифры быстро снижаются до $0,3—0,6 \text{ г/м}^2$, а в зарослях дриады — до $0,03 \text{ г/м}^2$.

Амфибии и рептилии

Амфибии представлены зеленой жабой и сибирской лягушкой, приуроченных к ограниченным участкам мокрых лугов и пресноводных лагун на берегу Иссык-Куля. Основу массы составляет зеленая жаба. За счет этого вида влажные прибрежные местообитания (п-ов Кара-Булун) и оазисные комплексы имеют наивысший запас зоомассы — $300—800 \text{ мг/м}^2$, что является рекордным показателем для всех групп позвоночных животных. Данные по прибрежным мезофильным участкам у пресноводных лагун включают множество недавно вышедших на сушу сеголеток, а данные по культурному ландшафту формируются преимущественно за счет взрослых и полувзрослых особей.

Численность и зоомасса рептилий в пределах бассейна Чон-Кызыл-Су низка по сравнению с данными по западной части котловины или по низинным районам Ср. Азии. Эти животные обычно имеют спорадичное, пятнистое распространение и нередко отсутствуют в, казалось бы, подходящих местах. Отсюда и низкие средние показатели. Внутри конкретного обитаемого «пятна» площадью от $1—2 \text{ га}$ до 10 га обилие может быть выше примерно на один порядок и более. Наиболее заметны рептилии в горностепных караганниках возвышенности Оргочер, где доминирует глазчатая ящурка, но регулярно встречаются отдельные особи разноцветной ящурки, а также щитомордника и узорчатого полоза. Общая масса несколько превышает 10 мг/м^2 . Примечательно, что в таких же караганниках к югу от Покровки обилие рептилий снижается в $5—10$ раз, причем причину этого снижения указать трудно.

В пределах культурного ландшафта и в луговых степях низких предгорий изредка встречается прыткая ящерица (1 мг/м^2). Примерно

такая же зоомасса в луговых степях среднегорий (в пределах лесо-луго-степного пояса) отмечена у *алайского гологлаза*. Этот же вид проникает выше всех в горы и регулярно встречается в субальпийской лугостепи на высоте 2800—3000 м. Здесь, как, впрочем, и в предыдущем поясе, гологлаз придерживается поросших оstepненным травостоем каменистых россыпей и особенно охотно — сланцевых. Высоко в горах эта ящерица нередко почти не выходит из своих убежищ под плоскими хорошо прогреваемыми камнями, где она подстерегает добычу. В пределах обитаемых пятен численность гологлаза может быть весьма высокой и превышать средние цифры в 10—100 раз. Это вполне понятно, если учесть повышенное обилие герпетобия из беспозвоночных животных в таких местах. В небольшом числе гологлазы ловились в предгорных караганниках, а в литературе отмечается, что на подгорную равнину эти ящерицы выходят только в восточной части Иссык-Кульской котловины.

В заключение нашего краткого очерка населения амфибий и рептилий бассейна Чон-Кызыл-Су следует отметить недавнего вселенца — *озерную лягушку*. Впервые сеголетки этого вида пойманы С. Л. Перешкольниковом (1975) в 1971 г. в районе Койсары, на берегу Иссык-Куля, к востоку от нашего района. Там же отмечены и крупные взрослые особи. Лягушек, видимо, завезли на разных стадиях развития (икра, головастики, взрослые) вместе с мальками и икрой рыб при интродукции последних. Эти завозы проводились около с. Липенка к востоку от исследуемого нами района. Новый вселенец пока расселяется в радиусе около 15 км от этого места, и не исключена возможность появления его и в бассейне Чон-Кызыл-Су на мелких прудах подгорной равнины, которые создаются для хранения поливной воды.

Птицы

Наиболее показательно так называемое гнездовое население, т. е. комплекс гнездящихся птиц. В то же время в любой сезон почти всегда какая-то доля особей представлена видами-посетителями, не гнездящимися в данном выделе, а зачастую и вовсе не гнездящимися в данном районе. Совсем не учитывать данные по таким птицам представляется неправильным. Для характеристики мы избрали сезон с наибольшей долей гнездящихся птиц: период с 15 мая по 15 июня в равнинной и предгорной части и с 15 мая по 1 июля в среднегорной и высокогорной части. Наиболее резкие и быстрые перемены в весенне-летний период отмечены для прибрежных зарослей облепихи с тростником на п-ове Кара-Булун, поэтому для этого выдела приведены дополнительные данные по динамике во времени. В ряде участков уже в конце мая были заметны первые слетки, которые особенно часто начинают попадаться в июне. Это касается в первую очередь равнинно-предгорных частей бассейна (каменка-плясунья). Такие недавно вылетевшие и еще опекаемые родителями выводки мы не принимали во внимание для того, чтобы обеспечить сравнимость данных по разным поясам. Однако самостоятельные молодые птицы включены в учеты. Доля пролетных и кочующих птиц была невелика. Так что приведенные цифры очень близко отражали действительное население гнездящихся птиц.

Распределение общего обилия зависит от степени развития древесно-кустарниковых зарослей. Поэтому в прибрежных зарослях облепихи, в ельниках, в арчевниках как и в пределах освоенных земель численность оказывается максимальной. Напротив, открытые поля, степные участки имеют сравнительно малочисленные группировки птиц. Это же отмечается на альпийских лугах, и особенно в крайнем высокогорье на выровненных сыртовых участках с подушками дриады. Скально-луговые комплексы оказываются более заселенными птицами, чем выровненные луговые местообитания или подушечники. И даже не столько численность велика, сколько заметно видовое разнообразие населения, которое хорошо коррелирует с геометрическим (ярусным и парцеллярным) разнообразием местности. Складистость в данном случае выступает как бы аналогом ярусности в древесно-кустарниковых местообитаниях (Подробнее об этом см. Второв, 1977).

Иногда значительная доля населения может приходиться на птиц-посетителей, которые гнездятся хотя и в пределах тех же высот, но в иных местообитаниях. Напр., скворцы в прибрежных зарослях облепихи и на полях только кормятся, а гнездятся главным образом в обрывах террас или в селениях. Кстати, в период наблюдений скворцы уже вывели птенцов, и слетки превратились в самостоятельных птиц. Так что численность возросла примерно в три раза по сравнению с периодом начала гнездования. Также в три раза за счет молодых возросла численность фазанов, однако мелкие размеры молодых особей ведут к снижению «среднего размера» популяции и соответственно к сравнительно небольшому росту биомассы и суммарного метаболизма по сравнению с периодом начала гнездования (март—апрель). Несмотря на указанные сдвиги, большая часть учетных материалов отражает численность приступивших к гнездованию популяций.

Видовые композиции птиц вполне специфичны для каждого выдела, при этом большая часть отмеченных видов распределяется по широкому спектру местообитаний. По участию (в %) в общем метаболизме для основных выделов выявляются следующие комплексы доминантов (доля участия каждого свыше 10%) и первого субдоминанта.

1. Прибрежная полоса облепихи: обыкновенная чечевица — 20,8; фазан — 19,9; ястребиная славка — 19,0; скворец — 7,6.
2. Окраинные участки села: полевой воробей — 36,9; домовый воробей — 23,4; скворец — 10,4; овсянка-просянка — 6,0.
3. Пахотные земли (поля): полевой жаворонок — 34,1; грач — 18,6; скворец — 9,0.
4. Караганники предгорий (1800—2200 м): каменка-плясунья — 24,0; полевой жаворонок — 15,2; горная овсянка — 6,8.
5. Караганники на террасах в долине (2000—2200 м): каменка-плясунья — 31,5; горная овсянка и серая славка — по 9,3.
6. Основная часть лесо-луго-степного пояса (2300—2900 м): пеночка-зарничка — 13,1; зеленая пеночка — 11,5; дрозд-деряба — 9,6.
7. Субальпийский ардовый стланик с лугами (2800—3100 м): черногорлая завирушка — 16,7; гималайский вьюрок, корольковый вьюрок — по 11,6; ардовый дубонос — 14,4; розовая чечевица — 10,3; красноспинная горихвостка — 8,3.
8. Сухие альпийские луга и кобрезиевые пустоши (3200—3500 м):



В густых тугаях
часто еще мож-
но вспугнуть
фазана

Зимой фазаны
питаются плода-
ми облепихи, и в
урожайные годы
их много собира-
ется на п-ове Ка-
ра-Булуи



гималайский вьюрок — 37,8; альпийская галка — 15,0; клушица — 10,5; горный конек — 10,4; гималайский улар — 9,7.

9. Влажные луга и скалы в ущельях (3200—3400 м): гималайский вьюрок — 24,6; горный конек — 17,2; краснобрюхая горихвостка — 16,4; гималайская завирушка — 9,8.

10. Подушечники из дриадоцвета на сыртах (3600—3800 м): ворон — 39,1; рогатый жаворонок (рюм) — 27,4; жемчужный вьюрок (вьюрок Брандта) — 10,8; альпийская галка — 7,1.

Приведенные данные представляют собой как бы краткий диагноз населения птиц в отличие от подробного описания в таблицах, которое позволяет представить себе ту основу, на которой строится население. Действительно, суммарное участие доминантов плюс первый субдоминант в общем потоке энергии колеблется в пределах от 34,2 до 84,4%. Самый низкий показатель приходится на лесо-лугостепной пояс, имеющий обширную группу субдоминантов с почти равным обилием (деряба — 9,6%; черногорлая завирушка — 9,2; джунгарская гаичка — 8,2; обыкновенная чечевица — 6,6; московка — 5,6; королек — 4,9; корольковый вьюрок — 4,7% и т. д.). В этом единствен-

Таблица 5

Обобщенные характеристики весенне-летнего сезона населения птиц бассейна р. Чон-Кызыл-Су

Местообитания	Число отмеченных видов	Индекс видового разнообразия, бит	Суммарные значения на 1 км ²		
			ккал за сутки	кг	экз.
Полоса облепихи у озера, 1610 м	43	3,52	22 861	69,1	1 163
Окраина села с полями, арыками, кустами, 1750 м	32	3,11	16 668	32,0	1 004
Поля, 1700—1750 м	27	3,30	5 806	16,9	254
Караганники, склоны и вершины предгорий, 1800—2200 м	42	3,88	3 544	8,5	195
Караганники на террасах и склонах речной долины, 2000—2200 м	33	3,76	6 484	13,4	393
Основная часть лесо-луго-степного пояса, 2300—2900 м	51	4,24	8 518	16,2	774
Пояс стелющейся арчи, 2800—3100 м	33	3,80	7 786	16,3	514
Сухие луга и кобрезники, 3200—3500 м	23	2,90	6 739	25,5	300
Влажные луга и скалы ледниковых ущелий, 3200—3400 м	18	2,87	4 877	13,0	281
Криофильные подушечники из дриадоцвета на сыртах, 3600—3800 м	19	2,38	788	3,7	26

ном случае, пожалуй, комплекс доминантов плюс первый субдоминант может показаться недостаточным даже для «диагноза». В остальных же случаях участие этого комплекса не бывает ниже 46% и вполне достаточно для краткой характеристики сообщества.

Табл. 5 с обобщенными характеристиками населения птиц в различных местообитаниях бассейна Чон-Кызыл-Су представляет собой набор аналогических показателей, которые отражают наиболее универсальные черты, связанные с функционированием биотических компонентов экосистем. Обращают на себя внимание высокие цифры суммарного метаболизма и биомассы в приозерных зарослях облепихи, которые быстро падают в относительно засушливых условиях предгорий, а затем снова начинают расти. Здесь максимальные значения потока энергии приходятся на лесо-луго-степной пояс (8518 ккал в сутки/км²), затем постепенно падают в субальпийской и альпийской зоне и резко в криофильных подушечниках (до 788 ккал в сутки/км²). Стоит отметить, что ход суммарной биомассы с высотой несколько иной и максимум приходится на сухие альпийские луга за счет весьма резкого укрупнения средних размеров особи в сообществе (улары, альпийские галки и клушицы, крупные падальщики). Указанный «парадокс» также разрешается и за счет большего участия преимущественно растительоядных (гималайский вьюрок, улар) и всеядных (альпийская галка, клушица, гималайская завирушка) видов (Vtorov, 1970). Таким образом, большие запасы биомассы птиц в

альпийском поясе требуют относительно меньше энергии. К тому же часть ее регулярно изымается также и из нижерасположенных поясов.

Индексы видового разнообразия практически мало связаны с такими показателями, как обилие, и весьма слабо зависят даже от общего числа отмеченных видов. Правда, наиболее богатый отмеченными видами выдел (лесо-луго-степной пояс — 51 вид) имеет также самый высокий индекс видового разнообразия — 4,24 бит. Следующие два выдела (караганники) имеют очень близкие индексы (соответственно 3,88 и 3,76), но существенно разные показатели видового богатства — 42 и 33 вида. Это различие связано в первую очередь с числом редких и малочисленных птиц и в значительной мере зависит от общей длины маршрута, от общей площади местообитания. Самые низкие индексы (менее 3) приходится на крайнее высокогорье с простым строением сообществ.

По характеру ареалов отмеченные в пределах бассейна Чон-Кызыл-Су птицы крайне разнообразны. Это разнообразие, естественно, сильнее всего проявляется при рассмотрении всей авифауны района, который имеет экологически весьма разнородный набор местообитаний от приозерных кустарников и горностепных караганников до высокогорий. Всего зарегистрировано 119 видов 81 рода, из которых 81 вид и 50 родов приходится на долю отряда воробьиных. Отмечены многие водные птицы (крачки, чайки, цапли, утки и т. д.), обитающие на оз. Иссык-Куль и на других водоемах, хотя некоторое количество околородных представителей попало в учеты в пределах таких сложных «комплексных» выделов, как полоса облепихи с участками заболоченных лугов и лагун. Отмеченные виды распределяются по следующим ареальным группам (от наиболее узкоареальных к широко распространенным).

1. Тяньшанско-джунгарские: джунгарская гаичка (ранее этот вид включался в *Parus montanus* с палеарктическим распространением). 1 вид.

2. Тяньшанско-гималайские: гималайский улар, седоголовая горихвостка, черногрудая красношейка, расписная синичка, красный вьюрок, арчовый дубонос. 6 видов.

3. Горные центральноазиатские (включен Алтай и восток Ср. Азии): гималайский вьюрок, жемчужный вьюрок, розовая чечевица, бледная завирушка, гималайская завирушка, индийская пеночка, краснопинная горихвостка, кумай (снежный гриф), горный гусь, черногорлая завирушка (последний вид имеет также реликтовый ареал на Сев. Урале). 10 видов.

4. Горные среднеазиатские и южноазиатские (до Индонезии): синяя птица. 1 вид.

5. Горные среднеазиатские, центральноазиатские и восточноазиатские (на юг до Индокитая): бурая оляпка. 1 вид.

6. Горные южнопалеарктические: бородач, белоголовый сип, черный гриф, кеклик, скалистая ласточка, клушица, альпийская галка-стенолаз, пестрый каменный дрозд, горихвостка-чернушка, альпийская завирушка, горная овсянка, снежный вьюрок, каменный воробей. 14 видов.

7. Горные кавказско-центральноазиатские: краснобрюхая горихвостка, корольковый вьюрок (последний также в Малой Азии). 2 вида.

8. Южнопалеарктические: сизый голубь, домовый сыч, хохлатый жаворонок, черноголовый чекан, каменка-пleshанка, черный дрозд.

Удод очень красив, близко подпускает человека, доверяет ему



индийская камышевка, овсянка-просянка, огарь, степная пустельга. 10 видов.

9. Южнопалеарктически-палеотропические: удод, малая горлинка. 2 вида.

10. Западнопалеарктические: коростель, козодой, дрозд-деряба, серая славка, лесной конек, скворец, коноплянка; более южная подгруппа включает также вяхиря, иволгу, южного (западного) соловья, ястребиную славку, розового скворца, широкохвостую камышевку (соловьиную широкохвостку). 13 видов.

11. Срединнопалеарктические: славка-завирушка, желтоголовая трясогузка; более южная подгруппа: солончаковый жаворонок, седоголовый щегол, каменка-плясунья. 5 видов.

12. Восточнопалеарктические: трехпалый дятел, белая лазоревка, зеленая пеночка, пеночка-зарничка, белощапочная овсянка, обыкновенная чечевица; в более южную подгруппу включается также даурская (бородатая) куропатка, фазан, большая (восточная) горлинка, красноухая овсянка. 10 видов.

13. Палеарктические (панпалеаркты, обычно не заходят в тундру): обыкновенная пустельга, тетерев, чибис, перевозчик, травник, бекас, филин, стрижен, полевой жаворонок, городская ласточка, грач, галка, кедровка, московка, оляпка, варакушка, пеночка-теньковка, садовая камышевка, горная трясогузка, жулан, полевой воробей. 21 вид.

14. Голарктические (преимущественно бореальные и бореально-монтанные): беркут, чеглок, ушастая сова, мохноногий сыч, рогатый жаворонок (рюм), береговая ласточка, ласточка-касатка, сорока, ворон, обыкновенная пищуха, крапивник, желтоголовый королек, горный конек, клест-еловик (горный конек образует горную голарктическую подгруппу). 15 видов.

15. Палеарктически-эфиопские (Палеарктика и тропическая Африка): перепел, кукушка, белая трясогузка. 3 вида.

16. Палеарктически-южноазиатские (включая всю тропическую Азию или только Индостан): домовый воробей, малый зуек. 2 вида.

17. Старосветские (все материка Старого Света): коршун, болотный лунь. 2 вида.

Таблица 6

Участие разных ареальных групп в населении птиц бассейна Чон-Кызыл-Су
(в % от общего метаболизма)

Ареальные группы	Основные местобитания (по табл. 5 и в тексте)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Тяньшанско-джунгарские	0	0	0	0	0	8,2	0,4	0	0	0
Тяньшанско-гималайские	0	0	0	0	0	3,9	14,5	9,7	4,5	+
Горные центральноазиатские	0	0	0	+	+	14,0	46,9	43,6	42,4	10,8
Горные среднеазиатские и южноазиатские	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0
Горные среднеазиатские, восточноазиатские	0	0	0	0	0	0,04	0	0	0	0
Горные южнопалеарктические	0	0	0	14,1	9,8	3,1	6,2	28,7	17,9	17,6
Горные кавказско-центральноазиатские	0	+	0,7	3,1	4,6	4,7	11,6	2,1	16,4	4,1
Южнопалеарктические	3,9	7,0	10,5	13,7	11,1	1,1	0,4	3,6	0	+
Южнопалеарктические палеотропические	0,8	0,4	2,8	0,6	0,6	0	0	0	0	0
Западнопалеарктические	35,4	12,8	9,7	13,1	18,0	11,8	8,9	0,5	0,4	0
Срединнопалеарктические	1,4	5,4	5,1	25,5	34,0	3,0	0	0,04	0	0,9
Восточнопалеарктические	45,5	2,4	1,1	4,0	2,9	32,2	7,4	+	0	+
Палеарктические	6,6	43,6	60,4	20,5	13,2	7,0	1,3	+	0,5	+
Голарктические	4,7	3,5	2,1	4,8	4,0	10,4	2,6	11,8	17,9	66,6
Палеарктически-эфилонские	0,4	1,4	5,4	0,2	1,6	0,3	+	0	0	0
Палеарктически-южноазиатские	1,2	23,5	2,0	0	0	0	0	0	0	0
Старосветские	+	+	0,2	0,3	0,2	0	0	0	0	0
Космополитические	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0
Индексы разнообразия, в бит	1,95	2,31	2,07	2,79	2,74	3,00	2,39	2,06	2,11	1,03

Славки —
мелкие птички с
невзрачной ок-
раской, хорошо
поют и редко по-
кидают заросли
кустарников
Фото С. Пере-
школьникова



18. Космополитические (на всех материках кроме Антарктиды): сокол-сапсан (иногда рыжеголового сапсана выделяют в особый вид). 1 вид.

Приведенные ареальные группы характеризуют всю наземную авифауну бассейна Чон-Кызыл-Су. Для основных местообитаний этого района соотношения ареальных групп могут значительно отличаться от общих для всего бассейна. В то же время такие соотношения весьма показательны для раскрытия эколого-географической специфики территории. Более всего при этом актуальные экологические условия отражают участие разных ареальных групп в населении конкретных выделов. В табл. 6 и представлен такой ареалогический анализ по участию в общем потоке энергии населения разных ареальных групп для основных 10 выделов в пределах бассейна Чон-Кызыл-Су.

Данные табл. 6 вскрывают крайнюю разнородность основных местообитаний бассейна по участию ареальных групп. Выделы приозерной, подгорной равнин и предгорной полосы практически лишены представителей первых пяти наиболее узкоареальных групп. В равнинных местообитаниях отсутствуют также особи группы 6 (горные южнопалеарктические виды), которые сразу же появляются в заметном количестве в предгорьях (выделы 4 и 5) — соответственно 14,1 и 9,8% от общего потока энергии сообщества. Крайне своеобразна ареалогическая структура населения прибрежной полосы облещихи. Здесь буквально «запад встречается с востоком» — абсолютно доминируют восточнопалеарктические (45,5%) и западнопалеарктические виды (35,4%). Относительно небольшая доля приходится также на панпалеарктов (6,6%), голарктов (4,7%) и южнопалеарктов (3,9%). Остальные группы имеют ничтожный процент. В местообитаниях культурного ландшафта (2 и 3) резко преобладают палеарктические представители (соответственно 43,6 и 60,4%). В селениях за счет домового воробья на второе место выходят палеарктически-индостанские представители (23,5%). Во всех выделах культурного ландшафта заметно также участие западнопалеарктических и южнопалеарктических элементов. Роль восточнопалеарктов резко падает.



Ровная черная окраска оперения отличает черную ворону от серой. Черная ворона на берегу лагуны
 Фото С. Перешкольника



Любопытный птенец ушастой совы только что вылетел из гнезда

Как мы уже видели, в предгорьях в горностепных караганниках (выделы 4 и 5) впервые по мере движения в горы становятся заметными горные южнопалеарктические виды (обычно с дизъюнктивным распространением по горам юга Палеарктики). Однако первое место здесь занимает группа срединнопалеарктических южных элементов за счет каменки-плюсуни (соответственно 25,5 и 34,0%). Второе же место в фоновых выделах приходится на панпалеарктов (20,5%), а в долинных выделах — на западнопалеарктов (18,0%). Восточнопалеарктические элементы и здесь второстепенны, как, впрочем, и голарктические, палеарктически-эфиопские, старосветские, горные кавказско-центральноазиатские. Достаточно весомо лишь участие южнопалеарктических представителей (13,7 и 11,1%). Суммарное участие этих элементов и южнопалеарктических горных, пожалуй, лучше всего выражает ареалологическую сущность горностепных предгорий. Эта сумма равна 27,8% в фоновых участках и 20,9% в долинных участках. Вместе с доминирующим южным срединнопалеарктическим комплексом это составит более половины от всего потока энергии сообщества.

Крайне своеобразен следующий выдел 6 — основная часть лесо-

Филин всюду редок, сторовится освоенных районов, гнездится в укрытиях между скал. Охотится на мышей, мелких птиц, зайцев



луго-степного пояса. Здесь впервые и сразу в большой мере обнаруживается влияние наиболее эндемичных, узкоареальных и во многом экзотических комплексов 1—5. Всем им в целом принадлежит контроль над более чем 26% от общего потока энергии. Одновременно доля горных южнопалеарктических элементов становится весьма небольшой (3,1%). Это же относится и вообще к южнопалеарктам (1,1%). Следовательно, эти две группы, которые в значительной степени определяют сходство горных фаун на протяжении от Атласа до Гималаев и Алтая, демонстрируют явную редукцию по сравнению с горностепными предгорьями и, как мы увидим далее, также по сравнению с альпийским высокогорьем. Описываемое местообитание получает дополнительное своеобразие за счет доминирующего (32,2%) восточнопалеарктического комплекса. Следовательно, эта группа вкупе с группами 1—5 имеет почти 60% от общего потока энергии населения птиц. Кроме того, весьма заметна также роль западнопалеарктического элемента (11,8%). Здесь также, хотя и в меньшей степени, наблюдается взаимодействие западных и восточных палеарктических элементов, на которое мы уже обращали внимание применительно к сообществу полосы облепиховых зарослей. Впервые доля голарктических видов превысила 10% (10,4%) за счет преимущественно голарктических бореальных (таежных) представителей. В общем население птиц лесо-луго-степного пояса предстает как одно из самых разнородных и сложных в ареалогическом отношении. Из 18 групп здесь участвуют 14; это больше, чем в любом другом выделе.

Не меньшее своеобразие показывает также и следующий выдел 7—пояс субальпийского арчового стланика. При этом значительная потеря восточнопалеарктического влияния возмещается особым преобладанием горноазиатских элементов 2 и 3. Эти элементы достигают максимума участия именно в арчевнике (14,5 и 46,9%, всего 61,4%). Можно также отметить несомненную географо-генетическую связь с горными тропическими формами у многих видов из групп 2 и 3, представленных в арчевнике. Участие горных южнопалеарктических элементов весьма слабое (6,2%), зато более узкоареальные кавказско-центральноазиатские виды представлены уже лучше (11,6%). Роль других групп небольшая, при этом отметим особенно малое участие палеарктов и голарктов (всего 1,3 и 2,6%). В арчевнике эти две группы ощутимы меньше, чем в любом ином местообитании.

В двух выделах альпийского пояса роль горных центральноазиатских представителей сохраняется на высоком уровне, на второе место выходят горные южнопалеарктические птицы. В сумме эти две группы имеют около 60% и больше от суммарного метаболизма. На третьем месте находятся голаркты. Тяньшанско-гималайские элементы остаются еще довольно заметными за счет гималайского улара. Наконец, в последнем выделе крайнего высокогорья (выдел 10—сыртовцы поверхности с подушками дриадоцвета выше 3500 м) акцент резко сдвигается на голарктическую группу (ворон, рогатый жаворонок, горный конек) — почти 67%. Затем идут горные южнопалеарктические (17,6%) и горные центральноазиатские представители (10,8%). Остальные 4 группы малочисленны.

Ареалогические анализы представленных сообществ птиц заставляют по-новому увидеть, казалось бы, знакомые сочетания видов, почувствовать специфику связей с подчас удаленными территориями. Разнородные в ареалогическом отношении сообщества (особенно при сравнениях в пределах одного региона) соответственно более разнородны и в географо-генетическом отношении. Степень гетерогенезиса можно выразить в данном случае через индексы ареалогического разнообразия на основе функции К. Шеннона, так же как это делается для оценки информационных мер видового разнообразия сообщества. Индекс ареалогического разнообразия колеблется (табл. 6) от 1,03 бит в криофильных подушечниках из дриадоцвета в крайнем высокогорье до 3,00 в лесо-луго-степном поясе. Весьма высоки его значения для караганников (2,79 и 2,74). Другие выделы дают величины около 2—2,4 бит.

Картина географических взаимосвязей разных местообитаний, рисуемая на орнитологическом материале, во многом совпадает с таковой для сообществ коллембол. Однако совпадение наблюдается не всегда. Так, напр., значительное восточное влияние в полосе облещики и в лесо-луго-степном поясе видно только в населении птиц. В комплексе коллембол значительнее роль узкоареального тяньшанско-памиралайского или афганско-тяньшанского элемента в горных местообитаниях. Если же обратиться к растениям-эдификаторам, то нельзя не отметить, что доминирующая древесная порода в лесо-луго-степном поясе — ель Шренка имеет явно восточные родственные связи и ареал, простирающийся к юго-востоку, в Наньшань. В целом картина по всем компонентам биотического сообщества оказывается много сложнее, нежели для какой-то одной группы организмов.

Млекопитающие

Изученность млекопитающих бассейна Чон-Кызыл-Су весьма неравномерна. С одной стороны, именно на этой территории в течение многих лет и во все сезоны года специально изучалась эта группа животных (особенно отметим работы Р. П. Зиминной, 1964). С другой стороны, многие виды охарактеризованы лишь отрывочными наблюдениями, явно неполны данные количественных учетов и особенно определения числа особей и биомассы на единицу площади. Точнее данные по обилию получаются при маршрутных учетах ряда зверей, хорошо заметных наблюдателю (суслики, сурки, иногда зайцы-толай, белки), или по подсчетам нор (узкочерепная полевка). Очень важны

Лисица живет в самых различных условиях от лесотундры до пустынь, на равнинах и высоко в горах. Истребляет вредных грызунов
Фото Б. Коробейникова



также данные по троплению и учетам следов на снегу в холодный период года.

Выделы культурного ландшафта, караганники предгорий вне долины, клочки луговых степей и кустарников низких предгорий (до 2100 м абс.) имеют запасы биомассы зверей в десятки кг/км². Главные доминанты по массе в указанных участках — *домовая и лесная мыши, слепушонка, реликтовый суслик*. Оба последних вида характерны для целинных земель. Вторая группа выделов имеет запасы биомассы зверей более сотни, а иногда и несколько сотен кг/км². Это преимущественно древесно-кустарниковые участки (облепиха на побережье, ельники, арчевники), но также и богатые травяные экосистемы: луговые степи высоких предгорий, субальпийские и альпийские разнотравные луга. В облепихе основу зоомассы образуют *лесная мышь и заяц-толай* (тибетский заяц), в долинных караганниках и в луговых степях — *реликтовый суслик и слепушонка*, в ельниках — *тяньшанская полевка*, в остальных выделах высокогорий — *серый сурок*. Около крупнообломочных осыпей заметны также *серебристые полевки и большеухие пищухи*, на влажных альпийских лугах — *узкочерепные полевки*. В крайнем высокогорье характерны также *горные козлы — тэке*.

На всех уровнях в естественных местообитаниях велика доля участия относительно узкоареальных азиатских видов: толая на приозерной равнине, сурка и тэке в высокогорье, тяньшанской полевки в ельниках и реликтового суслика в предгорьях. Доля широко распространенных видов (*домовая и лесная мыши*) особенно заметна в культурном ландшафте и в равнинных участках с мезофильными кустарниками.

В альпийском поясе существенна также роль узкочерепной полевки, которая относится к арктоальпийской ареальной группе (скорее даже к бореально-альпийской). Наиболее широко в пределах бассейна распространены такие убиквисты, как лиса, толай, лесная мышь. Белка и ондатра — недавно внедрившиеся интродуценты, чуждые естественной фауне лесо-луго-степного пояса и прилежащих высокогорий.

**ВЛИЯНИЕ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА
НА СООБЩЕСТВА**

В соответствующих разделах, касающихся разных групп организмов, уже приводились данные по сообществам измененных человеком территорий, а также отмечались тенденции и сдвиги при экстенсивных антропогенных преобразованиях. Здесь мы кратко осветим самые общие черты влияния деятельности человека, а также специально остановимся на комплексе копрофильных и саркофильных насекомых (мух и жуков)—индикаторов процессов синантропизации. В конце этого очерка также упомянем редких и уменьшающих свою численность крупных диких животных бассейна Чон-Кызыл-Су.

Разные части бассейна неодинаково изменены деятельностью человека. Интенсивно преобразованные территории включают селения, сады и пахотные поливные земли, которые сосредоточены главным образом на подгорной равнине (с. Покровка) и в нижней части долины реки в пределах полосы предгорий (с. Чон-Кызыл-Су). Подгорная равнина представляет собой по существу почти сплошной массив возделанных земель. Лишь небольшие участки целины (типчакково-полынные сухие степи) ютятся вдоль обочин дорог, у изгородей, среди каменистых наносов долины реки и у границы с предгорьями. Тем не менее на таких небольших клочках площадью иногда 0,1—0,3 га частично сохраняется естественный комплекс из более мелких животных (беспозвоночных) и основных видов растений. Правда, ранней весной и осенью некоторые из обычных обитателей полей переходят на участки целины, где также зимуют. Это касается, напр., некоторых клопов-щитников, люцернового клопа. Все же роль таких стихийно сложившихся резерватов целинных сообществ весьма велика для сохранения существенной части первичных биоценозов, включая крупных чернотелок и пчелиных, тюльпан Колпаковского, киргизский ковыль, лук Королькова и лук Палласа, восточную лапчатку и т. д.

На приозерной равнине с песчаным грунтом (п-ов Кара-Булун, зап. оконечность) довольно хорошо сохранилась еще полоса зарослей облепихи, местами с тростником, чередующаяся с открытыми участками лугов, пресноводных и соленых лагун, луговых степей и зарослей эфедры. Местами заросли облепихи уже заменены посадками карагача, который уже успел образовать сомкнутые насаждения. Несмотря на это, лесопосадки резко обеднены многими видами птиц (в частности фазаном) и не могут к тому же выполнить важную роль мест зимовок некоторых редких горных видов (краснобрюхой горихвостки, розовой чечевицы и др.). В пределах приозерной равнины широко практикуется выпас овец, особенно ранней весной и осенью, когда высокогорные пастбища становятся непригодными. Выпас более заметен на сухих луговых и лугово-степных участках, увеличивается доля участия в травостое джунгарского ириса, уральской солодки, полыни Сиверса и австрийской. Вокруг кошар травостой превращается в сплошные заросли рудеральных сорняков, но такое коренное перерождение растительности отмечается только локально. Местами сбой приводит к некоторому развеванию песков и образованию небольших дюн вокруг кустов эфедры хвощелистной и средней. На песках поселяется также низкорослая малая эфедра.

В предгорьях на лугово-степных выровненных местах (обычно выше 2000 м абс.) отдельными массивами расположены богарные посевы ячменя и кормовых трав. На остальной территории ведется выпас овец, лошадей, коров. Пастбищная дигрессия в той или иной мере заметна почти повсюду и выражается в относительном увеличении доли типчака за счет овсецов и ковыля киргизского, а также в увеличении малопоедаемых видов разнотравья (в луговых степях — эстрагон, сантолинолистная полынь, короткотрубчатый ирис). Вокруг кошар и около селений на выбитых скотом и унавоженных участках развиваются бурьянистые группировки (чернобыльник, полынь Северса, маревые). Подробные исследования пастбищного воздействия на горностепную растительность специально проводились Н. Д. Кожевниковой и Н. В. Трулевич (1971). Авторами установлены два основных ряда сукцессии с общими компонентами травостоя, но с разным их количественным соотношением. Каждый из рядов состоит из 7 ступеней пастбищной дигрессии (первая ступень — невыпасаемые или почти невыпасаемые участки). Для бассейна Чон-Кызыл-Су наиболее типичен следующий ход сукцессии под влиянием увеличивающейся пастбищной нагрузки: 1 ступень — карагановая (из караганы многолистной) злаково-типчаково-ковыльно-полынная степь, 2 — карагановая злаково-типчаково-полынная, 3 — карагановая типчаково-злаково-полынная, 4 — карагановая злаково-полынная, 5 — злаково-полынная с караганой, 6 — прутняково-мятликово-полынная, 7 — сбой с сорняками. На шестой ступени появляется луковичный мятлик, сообщество явно несет черты сильной аридизации. По мнению Н. Д. Кожевниковой и Н. В. Трулевич, третья ступень соответствует предельной пастбищной нагрузке, а дальнейшее развитие сукцессии ведет к резким фитоценоотическим (и кормовым) изменениям и к существенному падению жизнестойкости степи.

В пределах лесо-луго-степного пояса летом ведется выпас коров (преимущественно вдоль долины в нижней части пояса). В это же время на субальпийских и отчасти альпийских лугах выпасают овец. В результате даже при средней нагрузке на разнотравных и разнотравно-злаковых лугах происходит увеличение роли манжетки, фломиса, герани, очанки, короткотрубчатого ириса. Несколько уменьшается доля мезофильных злаков, напр., коротконожки в нижней части пояса. При сильной пастбищной дигрессии, которая проявляется локально, обильно разрастаются конский щавель, однолетний мятлик, лютик Альберта. Выпас дает преимущества также таким видам разнотравья, как акониты (2 вида), персидская лигулярия. Значительная часть лугов по днищам и нижним склонам долин развивается на месте сведенных ельников. Плотная дернина и выпас препятствуют восстановлению леса. На вырубках часто возникают сообщества рябины и мезофильных кустарников (жимолости, шиповник Альберта, барбарис).

Большая часть ельников верхней половины пояса и куртины арчового стланика сравнительно хорошо сохранились и слабо страдают от выпаса. Все же в придолинных частях и у нижней границы пояса еловые леса в прошлом были заметно разрежены рубкой и сейчас представлены средневозрастными и молодыми древостоями. Нижняя граница ели, по всей видимости, в историческое время переместилась вверх по крайней мере на 100—200 м по высоте. Сейчас выборочные рубки очень небольших участков или отдельных деревьев существенно не изменяют лесопокрытой площади бассейна. На каменистых склонах

в ряде мест наблюдается хорошее естественное возобновление ельников.

Прибрежные скалистые участки *альпийского пояса* до сих пор пребывают в почти нетронутom состоянии. Сюда не добираются отары и лишь изредка охотники добывают горных козлов (тэке). Долинные альпийские луга около спускающихся ледниковых языков также мало изменены выпасом, ведь почти 9 месяцев в году они покрыты снегом.

Комплекс копрофильных и саркофильных насекомых представляет собой весьма чуткий биогеографический индикатор степени антропогенного, и в особенности пастбищного, воздействия. Составляющие этот комплекс виды (главным образом двукрылые и жуки) дают весь спектр степени синантропизации от обитателей, привязанных к жилищу человека, до полностью диких форм. Последние легко переходят на питание навозом скота и отбросами при освоении местности. К тому же разные местообитания имеют четко выраженные комплексы видов с разной экологией, распространением и происхождением. Поэтому исследование указанной функционально-биоценотической группы животных имеет также общий биогеографический интерес и дает материал для различных оценок территории.

Весьма интенсивные сборы и их таксономическая обработка (определены более 15 тыс. особей и 120 видов) позволили в свое время дать картину распределения разных видов синантропных и пастбищных двукрылых и отчасти других насекомых в пределах бассейна Чон-Кызыл-Су и в прилегающих районах горной Киргизии (Сычевская и Второв, 1969). Здесь мы лишь кратко остановимся на некоторых чертах состава и обилия пастбищных и синантропных двукрылых и жуков.

Приозерная и подгорная равнины характеризуются преобладанием панпалеарктических видов пастбищных насекомых с некоторой



Чтобы закрепить прибрежные пески от развевания, лесоводы высаживают деревья. Карагачовая роща недалеко от мыса Кара-Булун
Фото С. Перешкольника

В начале лета чабаны вместе с отарами овец перекочевывают в горы на свежие луга



заметной примесью южнопалеарктических степных и полупустынных форм. В жилищах в массе встречается космополит — комнатная муха номинального подвида. У берега озера в наибольшем числе на навозе встречаются мухи, лишь в середине лета в жаркую сухую погоду существенную конкуренцию им составляют жуки-афодиусы. В степных участках в весенне-летний период заметны также катающие шары гимноплеурусы (*G. aciculatus*). Наиболее многочисленна группа пастбищных мух на п-ове Кара-Булун (примерно из 50 отмеченных видов), она включает *Muscina stabulans*, *Musca autumnalis*, *Ravinia striata*, *Paregle cinerella*, *Lucilia sericata*, *Calythea albicincta*, *Eristalis tenax*, *Lyperosia irritans* (список дан в порядке убывания численности). Указанные 8 видов включают около половины всего числа особей этой группы. Только в степных выделах отмечены немногие особи *Dasyphora asiatica*, *Belleria maculata*, *Parasarcophaga barbata*. В окрестностях Покровки среди поливных земель значительно возрастает как общее число, так и доля гигрофильных видов. Всего же отмечено 62 вида синантропных мух.

В лугостепных предгорьях состав пастбищных двукрылых весьма близок приведенным данным по окрестностям Покровки. В сухостепных караганниках число мух уменьшается, зато возрастает роль указанных выше видов афодиусов и гимноплеуруса.

Наиболее разнообразны и многочисленны пастбищные двукрылые лесо-луго-степного пояса. Всего здесь отмечено около 90 видов этих насекомых. Ранней весной и даже в оттепели зимой часто попадают геломизиды (*Levia alpina*, *Scoliocentra nigrinervis*). На навозе многочислен один неопределенный вид из семейства *Cypselidae*. На пасущийся скот нападают жигалки (*Haematobia stimulans*).

Субальпийский пояс арчового стланика во многом очень близок к лесо-луго-степному, хотя некоторые черты придают ему переходный характер к альпийскому. В альпийском поясе собрано около 30 видов пастбищных мух. Большая часть их связана с деятельностью сурков и ведет полностью «дикий» образ жизни, укрываясь в норах этих грызунов и выплаживаясь в их помете. Часть видов держится у

временных поселений человека (юрты, домик гляциологов у лед. Кара-Баткак). Пояс дриаиданты на сыртах крайне беден пастбищными мухами, но среди них отмечены весьма узкоареальные тяньшанско-памирские эндемики, напр. *Scatophaga magnipennis*, *Onesiomima pamirica*.

В среднегорьях и в высокогорье роль жуков-навозников по сравнению с ролью мух снижается. В ельниках и в высокогорье наиболее обычным становится афодиус Пржевальского (подвид Громбчевского), в небольшом числе встречается крупный *Geotrupes impressus*. Отметим также обитающего в коровьем навозе представителя водолюбов *Sphaeridium scarabaeoides*. Помимо копрофагов, подобных *S. stercoraria*, в комплекс копрофилов входят также некоторые хищники, приуроченные к навозу. Это преимущественно жуки-стафилины и карапузики.

По характеру ареалов равнинные и горностепные выделы в основном заселены панпалеарктами и южнопалеарктами. В лесо-лугостепном и субальпийском поясе хорошо выражен комплекс бореальных палеарктических форм в сочетании с тяньшанскими и тяньшанско-памирскими видами.

За последние годы малоконтролируемая охота привела к резкому сокращению некоторых видов птиц и зверей в пределах бассейна Чон-Кызыл-Су. Так, еще 20 лет назад фазаны заселяли не только прибрежную часть зарослей облепихи, но регулярно заходили также и на окраины селений на подгорной равнине. Снизилась также численность кекликов. В ельниках полностью истреблен марал, очень понизилась численность косули. Кабаны никогда не были особенно многочисленными, а сейчас попадают и совсем редко. Поголовье горного козла из-за больших трудностей охоты на него пока еще находится на высоком уровне. До недавнего времени в высокогорьях Чон-Кызыл-Су регулярно отлавливали снежных барсов (ирбисов) для зоопарков (до 1—2 особей ежегодно), что свидетельствовало о регулярном присутствии в этом районе указанного редкого вида кошачьих. Сейчас отлов прекращен и есть основания надеяться на стабилизацию популяции ирбисов.

Истребление облепиховых зарослей из-за усиленного выпаса на территории Иссык-Кульского заповедника отрицательно влияет на зимующих там краснобрюхих горихвосток, которые гнездятся высоко в горах. Этот вид представлен на Тянь-Шане особым подвидом и имеет сравнительно небольшое общее поголовье. Сказанное можно также отнести к розовой чечевиче, отчасти к красноспинной горихвостке.

За последнее время усилилось внимание к охране отдельных видов (особенно охотничье-промысловых животных) в пределах бассейна Чон-Кызыл-Су. Неотделима от охраны сообществ и охрана почти всех видов растений и беспозвоночных животных, среди которых множество форм малоизучены и имеют ограниченные ареалы.

ЗАПАДНАЯ ЧАСТЬ ИССЫК-КУЛЬСКОЙ КОТЛОВИНЫ

ВВОДНЫЕ СВЕДЕНИЯ

Зап. часть котловины оз. Иссык-Куль, включая склоны хребтов Терской-Ала-Тоо и Кюнгей-Ала-Тоо, отличается большой засушливостью. Равнинная часть котловины занята каменистой пустыней.

которая в виде узких прибрежных полос протягивается к востоку до междуречья Тона и Ак-Терека (район оз. Каракуль) на южном берегу и примерно до села Тамчи — на северном. Предгорья в пределах этого района заняты комплексом пустынных и полупустынных участков; в зависимости от высоты и положения в рельефе соотношение их меняется. Расположенные выше горноstepные (сухостепные) группировки могут непосредственно граничить с горными лугами, часто остепненными и во многом сходными с соответствующими сообществами сыртов за гребнем Терскея. Эта граница обычно проходит на высотах от 2500 до 2700 м абс. По сравнению с восточной половиной хр. Терскей-Ала-Тоо снеговая линия на западе проходит выше. Соответственно концы ледников с высоты 3200 м поднимаются на 3600 м. Природа аридных районов котловины неоднократно исследовалась (Соболев, 1972; Криницкая, Кожевникова, 1970 и др.), сведения по климату района взяты из сборника «Природа Киргизии» (1962). На основе сведений из этого справочника построены климадиаграммы, характеризующие общие гидротермические показатели.

Исследования на западе котловины проводились главным образом к северу от оз. Иссык-Куль и по склонам Терскей-Ала-Тоо, а также в крайнем западном участке региона у входа в Боомское ущелье. Эти работы проводились с 1962 по 1971 г. включительно во все сезоны года путем кратковременных выездов на 2—3 недели. В данном разделе использованы в основном данные учетов и сборов за первую половину и середину лета. Значительная часть материалов по рептилиям, птицам и беспозвоночным животным была опубликована ранее (Второв и Перешкольник, 1970; Второв и Мартынова, 1974 и др.).

Регулярные метеорологические наблюдения ведутся лишь на немногих станциях побережья. Наиболее показательны из них сведения по станции Рыбачье на западной оконечности Иссык-Куля. Среднегодовая температура здесь $6,6^{\circ}$ (январь самый холодный — $4,4^{\circ}$, август самый теплый — $18,6^{\circ}$), а среднегодовая сумма осадков 106 мм с максимумом в июне — июле. Зима бесснежная, с ноября по март осадков практически нет. Эти данные и приведенные климадиаграммы показывают существенное отличие режима тепла и влаги от среднеазиатских пустынь (зимне-весенний пик увлажнения) и большое сходство с центральноазиатскими. Такого же типа климат свойствен и полупустынным участкам (выше по профилю и дальше к востоку), хотя общее количество осадков возрастает до 200—250 мм в год. Более увлажненные территории носят уже скорее сухостепной облик. Граница между ними и более аридными участками хорошо видна зимой, ибо более или менее выраженный снеговой покров появляется только на степных территориях.

Почвы пустынь котловины М. А. Глазовская (1953) рассматривает как серо-бурые и пустынные светло-бурые, их аналогии она находит в котловинах Джунгарии и южной Монголии. В отличие от типичных серо-бурых почв Казахстана иссыккульским свойственна большая доля фульвокислот в гумусе, меньшая гипсоносность и большее количество водно-растворимых солей.

Растительность

Пустынный пояс занимает приозерную и подгорную равнину западной части котловины и проникает в предгорья до высоты 2000 м, а по солнечным склонам — до 2200 м абс. Большая часть представлена каменной поверхностью с разреженными полукустарничками (полнота 3—7%), из которых чаще преобладают симпегма (*Sympegma regelii*) и реомюрия (*Reamuria soongorica*). Каменные пустыни того же состава, но еще более разреженные отмечены в Кашгарии еще А. Н. Красновым в 1888 году. В большинстве типов каменных пустынь обычны также ковылки кавказские пустынной формы (*Stipa caucasica* f. *desertorum*), компактная полынь (*Artemisia compacta* = *A. tianschanica*), эфедра средняя (*Ephedra intermedia*), анабазис (ежовник) — *Anabasis macroptera*. Последний особенно заметен на смытых поверхностях гипсоносных неогеновых пород с очень редкой растительностью. Кроме анабазиса для таких местообитаний характерны кермек (*Limonium myrianthus*) и поташник (*Kalidium caspicum*).

По небольшим врезам и руслам временных водотоков протягиваются цепочки кустарников, где кроме эфедры обычны пустынные караганы: карагана белокожая (*Caragana leucophloea*) и карагана киргизская (*C. kirghisorum*). Характерны более многочисленные ковылки (кавказский и редкий галечниковый — *S. glareosa*) и компактная полынь, а также представлены зайцегуб (*Lagochilus pulcher*), терескен (*Eurotia ceratoides*), по более врезанным пролювиальным ложбинам — чий (*Lasiagrostis splendens*), перовския полыннолистная



Поверхность почвы каменной пустыни покрыта щебнем и галькой почти черного цвета от «пустынного загара»

(*Perovskia abrotanoides*), гармала (*Peganum harmala*), прутняк (*Kochia prostrata*), джунгарский клематис (*Clematis songorica*), бородач (*Andropogon ischaemum*).

Местами по каменистым склонам и ровным участкам обращают на себя внимание колючие подушки *Convolvulus tragacanthoides*, кустики *Nanophyton erinaceum*, *Salsola rigida*.

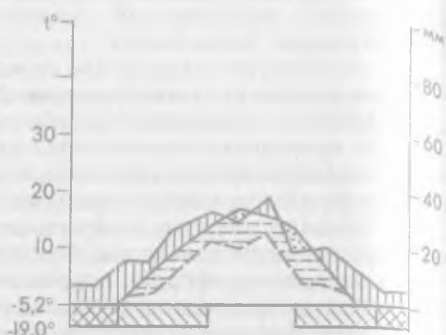
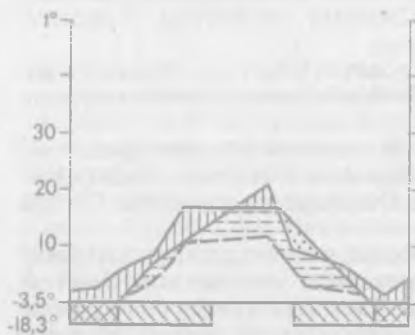
В *предгорных каменистых пустынях* местами обильно представлен своеобразный корневищный лук Вешнякова (*Allium veschnjakovii*), а из злаков помимо ковылка также *Cleistogenes squarrosa*. Здесь уже больше эфедры и караганы.

На аллювиальных и приозерных песках многочисленны куртины чия, терескена, эфедры, перовский. Засоленные участки выделяются обилием поташника и других солянок. Типичны кусты селитрянки (*Nitraria sibirica*) и дерезы (*Lygium flexicaule*). У берега обычны заросли солодки и реже облепихи.

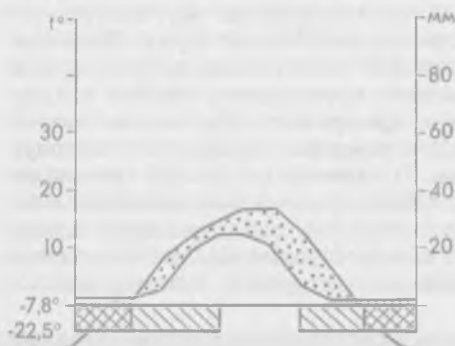
Полупустыни располагаются выше пустынь, а по небольшим прибрежным равнинным участкам протягиваются на восток до Чолпон-Аты на севере и до Тоссора на юге Иссык-Куля. Большая часть отмеченных для пустынь растений может быть встречена и в полупустынях, иногда даже в близких пропорциях, однако общее обилие и покрытие увеличиваются (покрытие обычно не менее 10—20%). Чаще всего в растительном покрове доминируют компактная полынь и кавказский ковылок. В отличие от степей типчак не встречается в большом количестве. Общее флористическое богатство растительности полупустынь выше, чем пустынь, примерно вдвое (Соболев, 1972). Очень характерно высокое разнообразие сочетаний разных видов, следующих по обилию за двумя доминантами—



Пустынный пояс занимает приозерную и подгорную равнины. Большая часть каменистой почвы покрыта разреженными полукустарничками



Рыбачье, 1620 м, 6,9°, 119



Климатодиаграммы запада котловины оз. Иссык-Куль для пустынной зоны

Климатодиаграммы равнинных станций в переходной полосе между сухими степями и полупустынями

полыню и ковылком. Весьма типичны, как и в пустынях, караганы, эфедры, которые в полупустынях образуют значительно более густые и развитые в высоту сообщества. Также весьма характерны по пролювиальным наносам куртины перовский, терескена, клематиса джунгарского, а в еще более влажных и засоленных местах — селитрянки. В отличие от пустынь в некоторых типах полупустынь уже появляются сухостепные растения, хотя чаще всего в малом числе (типчак, зизифора, некоторые луки, житняк гребенчатый, карагана многолистная). Наиболее же характерно резкое падение обилия пустынных растений — симпегмы Регеля и реомюрии джунгарской.

В западной части хр. Терской-Ала-Тоо среднегорья заняты главным образом поясом степей. В отличие от расположенных восточнее сухих степей здесь они почти не имеют в своем составе караганы многолистной (в аналогичном поясе Кюнгя в бассейне Торуайгыра, напротив, карагана многолистная обычна). Сухие степи встречаются в преобладающем по площади количестве в амплитуде от 2000—2100 до 2500—2600 м абс. Степи лучше выражены на главном макросклоне, к югу от невысоких поперечных гряд Терской-Ала-Тоо. Они характеризуются резким возрастанием типчака, который доминирует вместе с компактной полыню. Общее проективное покрытие обычно равно 50%. По северным склонам здесь встречаются лугово-степные травостои с овцем пустынным (*Avenastrum desertorum*), а также кустарниковые мезофильные сообщества из

шиповника Альберта, жимолостей и барбариса, но они занимают сравнительно малую площадь. На высотах около 2500 м еще хорошо заметно остепнение, обилён типчак, но в состав травостоя уже включаются высокогорные элементы — кобрезии (*Festuca kryloviana*, *F. tianschanica*), некоторые осоки и разнотравье. Склоны хорошо задернованы. Отсюда уже начинается пояс высокогорных лугов, где увеличивается роль кобрезий, осок, исчезает типчак. Среди разнотравья появляются уже знакомые нам по восточной части хребта шемюр, герань холмовая, эдельвейсы, горец живородящий, купальница джунгарская и целый ряд других видов. Верхняя часть лугового пояса характеризуется обилием скал и каменистых осыпей, почва обычно сырая, многочисленны осоки (*Carex stenocarpa*, *C. melanantha*) и кобрезии. В более сухих участках также обильна кобрезия (*F. kryloviana*), появляется беломятлик Ольги (*Leucorhoa olgae*), всюду характерно альпийское низкорослое разнотравье. На высоте более 3500 м растительность фрагментарна, на участках с мелкоземом характерны подушки дриаданты (*Dryadante tetrandra*). Языки ледников имеют высоту около 3600 м, а выше 4000 м начинается нивальный пояс.

На всех участках высотного профиля через западную оконечность Терской-Ала-Тоо фоновые растительные сообщества имеют меньшую массу и продуктивность, нежели соответствующие по высоте части бассейна Чон-Кызыл-Су. Даже сухостепенные группировки западной части хребта уступают в среднем на 20—25% по продуктивности соответствующим сообществам востока за счет выпадения караганы многолистной. Продуктивность злаковых луговых высокогорных сообществ также в среднем ниже и более соответствует субальпийской лугостепи бассейна Чон-Кызыл-Су. Более или менее близки лишь кобрезники и осоковые ценозы высокогорий.

Полупустынные ценозы имеют сухую надземную фитомассу порядка 30—50 г/м² (без учета кустарников), а пустынные — обычно от 10 до 30 г/м². Сухой вес подземной фитомассы в полупустыне и пустыне колеблется в пределах 1000—2000 г/м². Расчеты продуктивности этих сообществ связаны с большим числом допущений и поэтому весьма приблизительны. Все же можно утверждать, что для полупустыни продуктивность вряд ли выше 2000 ккал/м² в год, а для пустыни — 1000 ккал/м² в год. Средние же значения для полупустыни, вероятно, составят 1000—1500, а для пустыни — около 500 ккал/м² в год. Это соответствует эффективности утилизации солнечной энергии порядка 0,1—0,15 и 0,05% от годовой суммарной радиации. От суммарного потока фотосинтетически активной радиации (ФАР) указанные проценты примерно вдвое выше, т. е. 0,2—0,3 для полупустыни и около 0,1 для пустыни.

Для степного пояса среднее значение продукции должно быть порядка 3000 ккал/м² в год, а для нижней и средней части субальпийского горнолугового пояса (до высоты в 3000—3100 м) — 4000 ккал/м² в год. Выше продуктивность постепенно падает и в пределах дриадантовых подушечников становится меньшей, чем в пустынях, а в верхней полосе альпийских лугов соответствует продуктивности полупустынь.

Флористически пустыни и полупустыни котловины весьма небогаты. Число видов высших растений в пустынях, не считая заносных и околородных, близко к 60. В полупустынях примерно вдвое больше



**В каменной
пустыне обычна
попынь компак-
тная или тьян-
шанская**

**По небольшим
врезам и руслам
временных водо-
токов протяги-
ваются цепочки
кустарников.
Здесь кроме
эфедры харак-
терны пустын-
ные караганы**



В полупустынях богаче растительный покров, чем в пустыне

Сухие степи западной части котловины встречаются в интервале высот от 2000 до 2600 м. Благодаря растительности склоны хорошо задернованы
Фото С. Перешкольника



(Соболев, 1972). Несмотря на малое разнообразие, пустынная флора представлена многими чрезвычайно специфическими формами, которые сильно отличаются по родственным связям и распространению от форм более мезофильных сообществ. Преобладают низкие ксерофильные полукустарнички из солянковых, роль однолетников (особенно эфемеров) мала, разгар вегетации приходится на июнь—июль. Чрезвычайно характерно для полупустынь, и особенно для пустынь, почти полное отсутствие бореальных видов. Большая часть видов, включая почти все эдификаторы, демонстрирует отчетливые центральноазиатские связи. Так, симпегма Регеля в пределах иссык-кульских аридных районов достигает своих западных пределов, а основная часть ареала приходится на восток — Джунгарию, Кашгарию и Гоби. В этих восточных областях симпегма также входит в число доминантов. Такого же рода распространение имеет карагана белокорая. Весьма близкий, хотя и несколько расширенный к северу, ареал имеет реомюрия. Прииссыккульско-Кашгарско-Джунгарский ареал имеет киргизская карагана и эфедра средняя.

Значительная доля видов представлена эндемиками Тянь-Шаня или имеет памиро-тяньшанское распространение, однако по своим родственным связям большинство из этих форм тяготеет к центральноазиатской флоре. Как и в Центральной Азии, в иссык-кульских пустынях и полупустынях часто обильно представлены луки, однако в большинстве своем они не родственны. Наконец, небольшая часть флоры указывает на переднеазиатское влияние. Многие виды с такого рода ареалами находят здесь свою северо-восточную границу. Тяготеют к иранской части области Древнего Средиземноморья виды родов *Perovskia*, *Lagochilus*, *Dracocephalum*, *Acantholimon*, *Andropogon*, *Schismus*. Однако все указанные виды или малочисленны, или же приурочены к специфическим местообитаниям — пролювиальным наносам, смытым и засоленным субстратам и т. п. Небольшая группа эндемичных видов ближе всего к видам переднеазиатского распространения. Это — *Helianthemum soongoricum*, *Glaucium squamigerum*, *Brachanthemum kirgisorum*, *Naplophyllum latifolium*. В отличие от предыдущей группы они более обильны в типичных местообитаниях, т. е. уже обладают по сравнению со своими предками новыми адаптациями к специфическим условиям исследуемого района.

Таким образом, в условиях весьма жесткого режима тепла и влаги в аридном западном Прииссыккулье существует небогатая флора и относительно малоразнообразный растительный покров. Однако преобладающее значение имеют чрезвычайно своеобразные формы, в большинстве своем широко представленные лишь к юго-востоку от котловины, уже за пределами нашей страны.

Микроартроподы и близкие группы

Данные по микроартроподам сгруппированы по 6 основным местообитаниям, распределяющимся по высотному интервалу от 1600 до 3800 м абс. и охватывающим фоновые и крайние варианты условий среды:

1. Каменистая пустыня и полупустыня подгорной равнины и низких предгорий (1600—1700 м), сухая подстилка под кустами эфедры, белокорой караганы, селитрянки, симпегмы.

Пустынные сообщества имеют запас надземных органов растений всего 10 г/м^2 , а в полупустыне — 40 г/м^2 . Корни же растений весят в 30—40 раз больше

Для степного пояса средние значения продукции близки к 3000 ккал/м^2 в год за счет лучших условий существования растений. Огромный куст эфедры с плодами





Число видов высших растений в пустынях близко к шестидесяти, в полупустынях — примерно вдвое больше

2. Каменистая полупустыня предгорий, под компактной (тяньшанской) польнейю (1600—1700 м).

3. Каменистая полупустыня предгорий, на дне сухих долин, под кустами перовский польннolistной (1600 м).

4. Остепненные низкотравные субальпийские и альпийские луга и лугостепи с типчаком (горные каштановые почвы), 3000—3200 м абс.

5. Влажный альпийский луг с осокой, злаками и разнотравьем на задернованной морене (3600 м).

6. Незадернованная современная морена у ледникового языка (3800 м).

Значительная часть собранных данных была опубликована в статьях совместно с Е. Ф. Мартыновой, которая определила коллембол (Второв, Мартынова, 1974 и др.).

Несмотря на различие сроков и местообитаний, общий облик населения (сообщества) *микроартропод* подстилки эфедры, селитрянки, симпегмы и караганы весьма сходен. Это сходство заметно нарушается лишь резким доминированием по биомассе *гусениц бабочек-чехлоносцев* под караганой. Степень распространенности и типичности этого явления пока еще совершенно не ясна. Не исключено, что в этой серии проб мы имеем дело всего лишь с локальным пятном повышенного обилия этих насекомых. Если это так, можно говорить о весьма постоянных соотношениях биомассы основных групп микроартропод в подстилке пустынных кустарников и полукустарников в летний период (июнь—сентябрь): клещи — в пределах 140—200 мг/м², коллемболы — 22—25 мг/м², сеноеды — 1—3 мг/м², остальные группы — 50—100 мг/м². Указанные местообитания имеют наиболее жесткие аридные условия из всего набора проанализированных образцов. Подстилка в июне и в сентябре находилась в очень сухом состоянии, глубже шла также сухая плотная почва. В сентябре и июне среди клещей этой сухой подстилки преобладали различные, в основном хищные, группы — гамазиды и тромбидиды. Орибатоидные клещи представлены менее чем половиной от всех особей. Возможно, что одной из причин малой численности коллембол может быть сильный пресс хищных форм микроартропод.

Пробы под полынью (2) отчетливо выделяются иным соотношением численности и биомассы разных групп. По биомассе начинают доминировать коллемболы, хотя численность клещей остается большой. Последние представлены значительно более мелкими особями, чем в группировке 1. Отмечены типичные глубинные представители — пауроподы. За счет резкого снижения биомассы клещей общая сумма для всех групп также снижена по сравнению с подстилочными комплексами.

В подстилке перовский (3) находим наиболее богатое население микроартропод. Особенно резко повышается численность и биомасса ногохвосток (71 800 экз. и $1,7 \text{ г/м}^2$ соответственно), которые занимают первое место в группировке (60% по биомассе). Второе место по этим двум показателям занимают клещи (15 600 экз., $0,3 \text{ г/м}^2$, 14% от общей биомассы), среди которых более половины относятся к панцирным. Обращают на себя внимание весьма многочисленные личинки галлиц, которые выходят на третье место (5540 экз., $0,2 \text{ г/м}^2$, 9,5% от общей массы микроартропод). Указанные особенности выделяют группировку 3 из всей изученной серии и сближают с другими мезофильными сообществами древесно-кустарниковой подстилки. Подстилка под кустами перовский хорошо развита и затенена, а поэтому долго сохраняет влагу от коротких летних ливней. В период взятия проб она была заметно влажной в отличие от расположенных здесь же скоплений опада под эфедрой и симпегмой. Кусты перовский (вернее их цепочки вдоль пролювиальных русел), таким образом, представляют собой небольшие островки мезофильных условий, окруженные более сухими местообитаниями. Видимо, сходные условия формируются и под густыми кустами терескена.

Хорошее развитие подстилки в горных участках (4, 5, 6) весьма ярко отражается на богатстве набора различных микроартропод. Так, если на сухих лугах с маломощной подстилкой (4) присутствуют кроме двух основных групп — клещей и ногохвосток лишь личинки двукрылых (хириномид), то на влажных альпийских лугах с развитой подстилкой из старики (5) находим личинок двукрылых (галлиц и хирономид), мелких гусениц, тлей, клопов, трипсов, а также протур. На лугах до 3200 м (4) биомасса и численность клещей и коллембол примерно равны. На лугах 3600 м (5) коллемболы преобладают и по биомассе, и по численности.

Вначале наблюдается постепенное, а затем резкое нарастание численности, биомассы и видовой насыщенности сообществ коллембол в ряду местообитаний от сухих к мезофильным (1—3). Соответственно растет и доля коллембол по биомассе от всех микроартропод (7—54—69%). В сухой подстилке пустынных кустарников и кустарничков преобладают два вида рода ксенилла. Широко распространенная *X. schillei* известна также из тяньшанских ельников (в сухой хвойной подстилке). Второй вид — *X. obscura* относится к гималайско-тяньшанской ареальной группе. В пределах котловины Иссык-Куля он встречен только в аридных условиях.

Из двух отмеченных в почве под полынью (2) видов резко доминирует (92%) онихиурус из подрода *Onychiurus* s. str., описанный в качестве нового вида. В небольшом числе отмечен и *Folsomides angularis*, распространенный на всех материках, кроме Антарктиды. Однако этот вид не идет в крайние холодные и влажные местообитания, но широко проникает в теплые засушливые районы. Именно этот



В пустынных и полупустынных сообществах преобладают ксерофильные полукустарнички из солянковых, под пологом которых находят приют и пищу микроартроподы и близкие к ним группы животных

вид и доминирует (65%) в группировке подстилки перовский (3), которая выделяется среди других богатством и разнообразием. При этом численность *F. angularis* возрастает с 510 до 46 670 экз/м², т. е. на два порядка. Несмотря на малое число проб, из 11 видов, отмеченных в выделах 1—3, под перовский найдены 8, из них 5—только здесь. Вторым доминантом выступает новый вид ксенилл—*X. kirgisica* (28%). В качестве субдоминантов (2,8 и 2,3% соответственно) зарегистрированы также два новых, недавно описанных вида: *Hypogastrura tianshanica* и *Folsomides asiaticus*. Оба они пока больше нигде не найдены, несмотря на имеющиеся сборы из ряда районов Тянь-Шаня, Памиро-Алая и других горных стран. Всего из 8 видов к таким локальным эндемикам относятся 4 вида, на которые приходится 34% от всех особей группировки коллембол.

Кроме представителей широко распространенных относительно сухолюбивых видов и локальных эндемиков в группировку 3 включаются тьяншанско-гималайские *X. obsura* и ряд форм с окончательно не установленной видовой и соответственно ареальной принадлежностью (*Pseudachorutes*, *Entomobrya*). Таким образом, явно прослеживается горноазиатское (включая сюда и наших условных эндемиков) влияние с одной стороны, и влияние широко распространенных групп, экологически тяготеющих к ксерофильным местообитаниям, с другой стороны.

Однако по особенностям строения вновь описанные локальные эндемики *H. tianshanica* и *F. asiaticus* обнаруживают некоторое сходство соответственно с *H. serrata* и *F. navacerradensis*. Особенно это касается второй пары родственных видов. Отсюда можно заключить о косвенном влиянии также и средиземноморских ареальных элементов. Это влияние еще более подчеркивается родственными связями *X. kirgisica* и *X. uniseta*.

Всего в пробах почвы и при сборах эксгаустером в высокогорье (4, 5, 6) зарегистрирован 21 вид коллембол. Из них как в почве на лугах до 3200 м (4), так и на лугах 3600 м (5) в состав доминантов входит весьма характерный для высокогорий почти космополитический вид—*Hypogastrura manubrialis*. Известные пока только в горах Средней

В области перехода от сухих местообитаний к влажным резко нарастает численность, биомасса и видовая насыщенность коллембол



Азии *Proisotoma tianshanica*, *Onychiurus kirgisticus*, *O. tianshanicus*, *Folsomia montana*, *Isotomodella pusilla* входят в состав доминирующих видов по одному разу. Пока еще не встречались ниже 3000 м также горноазиатские виды *Isotoma zlotini* и *Orchesellides poli*. До недавнего времени отмеченный только лишь на севере Сибири и в горах Тянь-Шаня выше 3000 м *Corynothrix borealis* был встречен и в ельниках бассейна Чон-Кызыл-Су. Из зарегистрированных видов семь обнаружены только лишь в сборах эксгаустером. Из них все 5 видов крайнего высокогорья, собранных под камнем на свежей морене (6), а также доминировавший в сборах эксгаустером в самой нижней точке выдела 4 (субальпийская лугостепь 3000 м абс.) *Tomocerus asiaticus* и найденная здесь же в одном экземпляре *Drepanosira* sp.

Приведенный материал по микроартроподам крайнего по степени аридности региона Иссык-Кульской котловины (1—3) хорошо демонстрирует высокую степень дискретности группировок микроартропод, которые образуют пространственно ограниченные куртинами разных макрофитов сгущения на фоне почти незаселенных щебнистых участков горной пустыни. Сгущения эти существенно различаются в зависимости от степени развития подстилки и степени увлажненности последней. Под кустами с хорошо развитой, но сухой подстилкой (выдел 1) формируются относительно малочисленные и с малой суммарной зоомассой комплексы, но тем не менее своеобразные и представленные большим числом разных групп. При этом находим весьма заметную долю хищных форм. Под кустами с хорошо развитой и более влажной подстилкой (3) отмечается резкое увеличение обилия и биомассы. Это происходит главным образом за счет сапрофагов и близких к ним трофических групп (напр., сапромицетофагов), к которым относятся, в частности, коллемболы, личинки галлиц и орибатонидные клещи. Одновременно возрастает видовое разнообразие именно этих групп. В то же время общий набор представителей микроартропод на уровне отрядов и семейств изменяется несущественно.

В сравнительно засушливых лугостепных низкотравных высоко-

горях (4) с малоразвитой подстилкой общий запас микроартропод невелик, хотя по сравнению с наиболее близким полупустынным выделом 2 (куртины компактной полыни) его обилие и масса возрастают примерно вдвое. Еще выше в горах в условиях достаточного увлажнения с хорошей подстилкой масса и обилие приближаются к максимальным значениям (выдел 3), несмотря на низкие температуры. И лишь на границе субнивального пояса обилие микроартропод опять, и притом значительно, падает (6).

Гомологические черты строения выявленных сообществ коллембол свидетельствуют о глубоком их своеобразии на всех высотных уровнях. В самых низких местообитаниях (1—3) кроме локальных эндемиков заметна роль южнопалеарктических ареальных групп разного ранга. Высоко в горах основу населения составляют тяньшанские и горные средне- и центральноазиатские формы. Заметны также и широко распространенные (почти космополитические) виды, но в аридных равнинных и предгорных выделах это *Folsomides angularis*, а в горах — *Hypogastrura manubrialis*. Следовательно, даже такие формы весьма четко распределены по разным высотным поясам. Высоко в горах относительно повышается значение голарктических и палеарктических бореальных и бореально-монтанных (включая сюда и арктоальпийцев) видов.

Более крупные почвенные животные

Более крупные, нежели микроартроподы, почвенные животные учитывались в аридных равнинных и предгорных участках запада котловины Иссык-Куля. Большая часть приведенных данных собрана в июле и в самом начале августа.

Приведем краткий обзор состава некоторых основных групп беспозвоночных животных. Прежде всего можно отметить отсутствие *дождевых червей* и *энхитрид* — отражение весьма жестких условий обитания — пересыхание почвы летом и промерзание зимой (напомним, что тонкий снежный покров появляется лишь в сухостепных секторах котловины Иссык-Куля). В значительной степени общее разнообразие групп животных повышается за счет подстилочных обитателей. Это *мокрицы*, *хищные многоножки* (как литобиоморфные, так и мелкие сколопендры), *пауки* (особенно много по зоомассе гнафозид, заметны также редкие, но очень крупные *тарантулы* из ликозид). Для полупустынных участков характерно присутствие не только махидид, но и лепизматид из щетинохвосток. Чрезвычайно типично нахождение в эоловых песчаных бугорках под кустиками симпегмы не только личинок, но и имаго *чернотелок*. Это в первую очередь *Anatolica impressa* и еще один новый вид из этого рода (описывается Н. Г. Скопиным), а в начале лета также и *Paracolposcelis hauseri*. В полупустынных районах в подстилке проводит значительную часть времени также *Scythis gracilis*. Изредка в таких условиях можно обнаружить также *Penthicus* (*Lobodera* — в более ранних публикациях) *tuberculosis*, которые намного чаще укрываются под камнями (как, впрочем, нередко делают и упомянутые выше виды). Личинки всех указанных видов — неперенменный компонент почвенно-подстилочной толщи аридных западных районов котловины. Кроме того, постоянно встречаются крупные личинки *Prosodes dilatocollis*, *Blaps pterosticha*. Впрочем, личинки и жуки последнего вида часто

приурочены к норам краснохвостой песчанки. В участках с большими наносами песка становятся обычными чернотелки *Pterocoma ganglbaueri*. В сухостепных каменистых предгорьях среди чернотелок становятся обычными *Penthicus vulneratus*, *Oodoscelis turue*, *S. gracilis*, *Paraplatyscelis sinuata*, *Scythis saturalis*. Особенно разнообразны комплексы чернотелок Боомского ущелья, где в близком соседстве имеются степные и пустынные местообитания.

Помимо личинок чернотелок одно из главных мест в комплексе почвенных обитателей аридных местообитаний принадлежит личинкам долгоносиков нескольких видов (преимущественно мелким *Otiorrhynchus*, много реже крупным из рода *Stephanocleonus*). Весьма типичны также подстилочные и даже почвенные гусеницы (из первых обычных чехлоносцы, из вторых — подгрызающие совки), а также мелкие муравьи нескольких видов (в том числе вездесущий *Tetramorium caespitum* в пустынно-степных и сухостепных участках). В почве (и нередко глубже 10 см) повсеместно встречаются разнообразные по возрасту и размеру личинки мух-ктырей, ведущие хищный образ жизни. В несколько более мезофильных условиях весьма заметны по зоомассе также хищные многоножки-геофилы. Весьма показательны также присутствие почвообитающих равнокрылых, особенно заметны корневые червецы на корнях полыни и солянок, хотя попадают они спорадично. Эти насекомые отмечены в полупустынных предгорных районах. Только в сухих степях появляются в почве и личинки пластинчатоусых жуков.

Комплекс почвообитающих животных, учтенных ручной разборкой (мезофауна), сложен главным образом двумя основными ареальными группами — локальными эндемиками («тяньшанцы») и более широко распространенными среднеазиатскими представителями. При этом в пустынных местообитаниях также заметен и центральноазиатский аридный элемент, а в полупустынных слегка намечается группа средиземноморского родства. В целом более подробные данные в этой области мы приведем в разделе о наземных беспозвоночных поверхности почвы, так как большая доля из них приходится на имаго (личинки которых чаще всего живут в почве) и легче получить более полные данные о видовом составе сообщества.

Итоговые данные по обилию почвенно-подстилочных животных обитаемой площади в пустынях, полупустынях и сухих степях довольно близки, хотя и закономерно увеличиваются в указанном ряду (численность — 90, 146, 150, зоомасса — 0,6, 0,8, 1,0 г/м²). Особенно близки, можно сказать практически идентичны, данные для полупустынь и сухих степей. Однако если принять во внимание соотношение обитаемой и необитаемой площади и для пустынь численность уменьшить примерно в 20 раз, а для полупустынь — в 10 раз, то различия становятся достаточно хорошо выраженными. Для цифр по итоговой зоомассе это соответственно составит около 30,80 и 105 мг/м². Можно констатировать следующую закономерность: при ухудшении условий увлажнения (влагообеспеченности) в первую очередь сообщество «теряет» часть территории, а уже затем падает обилие во все уменьшающихся «островках» обитаемой площади.

В пустынных участках на уровне отряда доминируют жуки (около 36% от общей биомассы мезофауны), затем — чешуекрылые (за счет крупных гусениц совок). Из жуков же более половины зоомассы приходится на личинки и имаго чернотелок. Второе место занимают

долгоносики. В полупустынных участках на уровне отряда преобладающие жуков еще резче—до 48%, второе место занимают хищные многоножки—до 17%. Из жуков по массе преобладают уже долгоносики (229 мг/м²). Чернотелки отходят на второе место (152 мг/м²), хотя их общая масса в обитаемых участках тоже повышается по сравнению с пустыней (117 мг/м²). В сухой степи преобладание жуков еще более усиливается—до 64%, второе место приходится на личинок двукрылых, преимущественно ктырей. Преобладание личинок долгоносиков сохраняется (370 мг/м²). Зоомасса чернотелок в пределах обитаемых участков по существу прекращает повышаться (155 мг/м²), хотя и происходит изменение видовых композиций. Общее обилие хилопод даже несколько падает (120 против 142 мг/м²).

В целом цифры по аридным участкам запада котловины довольно близки по составу доминирующих групп к наиболее сухим степным местообитаниям бассейна Чон-Кызыл-Су, но уступают им в несколько раз (не менее чем вдвое) даже при расчетах на обитаемую площадь. Большинство отмеченных на западе видов иные, хотя есть отдельные совпадения, есть примеры также викариата за счет близких видов одного рода. Общее групповое и видовое разнообразие на западе значительно ниже, однако сообщество формируется преимущественно видами с более узкими ареалами.

Беспозвоночные поверхности почвы и травяного покрова

Среди различных беспозвоночных помимо насекомых главное место занимают пауки. Из прочих видов чаще всего отмечались Tetranychidae (в том числе, кстати, известный своей ядовитостью каракурт). До сих пор состав фауны пауков в Иссык-Кульской котловине не исследован, поэтому сказать что-либо определенное о видовом составе невозможно.

Щетинохвостки весьма заметны во многих районах Тянь-Шаня с каменистым обнаженным субстратом. Махилиды (по определению Шарова) включали лишь единственный вид рода *Machilis*. Весьма характерны также чешуйницы-лепизматиды (*Lepisma* sp.), которые в восточной части котловины чрезвычайно редки.

Присутствие в пробах единичных имаго *поденок* связано с вылетом из расположенных неподалеку (1—2 км) рек и озерных заливов. Отмеченные среди герпетобия *уховертки* принадлежали к одному сухолюбивому виду—азиатской уховертке (*Anechura asiatica*). Он известен из различных районов Ср. Азии, Казахстана, юга Европы и Перед. Азии. На восток проникает до западной части Монголии. Наиболее разнообразны в видовом отношении *прямокрылые*, которые все относились к *саранчовым*. Лишь изредка вне учетов в мезофильных «островках» среди полупустыни встречались одиночные кузнечики (крупные бескрылые *Pholidoptera griseoptera*). Отметим, что имаго большинства видов появляются уже в августе, а в июне—июле значительная доля приходится на личиночные стадии.

В наиболее пустынных выровненных местообитаниях с редкими кустиками симпегмы, реомюррии и полыни доминируют по массе крупные, хотя и не очень многочисленные *пустынные пусы* (*Calliptamus barbarus cephalotes*), а также более многочисленные, но и более мелкие пустынницы-сфингомотусы. Последние представлены несколь-

Внешние склоны сухих русел рек покрыты зарослями многолетних растений, под которыми живет много чернотелок



кими видами. В июле и в начале августа чаще попадаются красивые с коричневой перевязью на крыльях *Sphingonotus nebulosus*. Этот вид более обычен в полупустынных местообитаниях. Позже появляются особенно типичные для каменистых пустынь виды с прозрачными задними крыльями *S. rubescens*, *S. coerulans*. Все указанные виды обитают и в полупустынных участках. Однако в их пределах становится заметным еще целый ряд саранчовых, в первую очередь итальянский прус (*Calliptamus italicus reductus*), а также более мелкие *Oedaleus decorus*, *Dociostaurus brevicollis*, *Notostaurus albicornis*, *Chorthippus ingenitkii* и очень крупные «трещалки» *Bryodema gebleri*. Пять последних видов составляют основной фон в сухостепных местообитаниях, хотя и здесь продолжают встречаться отмеченные выше прусы и, значительно реже, сфингонотусы. Среди кустов солянок, полыни, терескена, караганы, перовскийи, клематисов и т. п. нередки также представители особого «южного» по своим родственным связям подсемейства—виды рода фитомастакс. Встречаются несколько видов, из них в пустыни чаще отмечались *Phytomastax orasa*, а в полупустыне в предгорьях—*Ph. cf. elegans*. Последний вид, возможно, является новым (по сообщению М. Е. Черняховского). Среди других саранчовых чаще всего в кроне кустарников и полукустарников находили итальянских прусов. Остальные виды—типичные гернетобионты. Особенно это касается сфингонотусов, которые обычно сидят среди голых камней и на незаросшей поверхности земли.

Отряд равнокрылых, как и в других районах котловины, представлен в первую очередь тлями, цикадками и листоблошками. Общее обилие их, однако, далеко уступает мезофильным выделам востока Принссыккулья. К тому же июнь—время появления сравнительно небольшого числа личиночных стадий. Основная масса взрослых особей встречается в августе—сентябре. В полупустынных полынно-злаковых сообществах в июле более обычны крупные цикадки *Handianus imperator*, позже доминировали мелкие *Psammotettix provincialis*.

Значительно более разнообразны *полужесткокрылые*. При этом можно констатировать сравнительно заметную роль представителей семейства ропалид, которые весьма показательны именно для аридных пустынных, полупустынных и сухостепных условий. Из них для западной части котловины можно в первую очередь отметить пустынных *Liorhyssus hyatinus*, а также полупустынных и сухостепных *Stictopleurus crassicornis*, *Chorosoma schillingi*.

Из семейства *лигеид* значительная часть видов держится в приземном слое — в подстилке и под камнями, однако в аридных участках и на самих растениях обычны такие виды, как *Ortholomus punctipennis*, *Nysius groenlandicus*.

Как всегда, весьма многочисленны и *виды мирид*, особенно среди более развитой растительности. Доминирующее место здесь принадлежит мелким, но обильным *Deraecoris* (*Camptobrochus*) *punctulatus*, *Orthotylus turanicus*, *Plagignathus* sp. Довольно заметны, но малочисленны крупные и яркоокрашенные лигеиды *Lygaeus equestris*, которые ползают по поверхности и скрываются под камнями. Из других семейств попадаются обычно единичные представители разных видов (напр., *Vachiria* sp. в каменной пустыне).

Обширный *отряд жесткокрылых* занимает одно из главных мест; в большинстве местообитаний по массе господствуют *чернотелки*, о видовом составе которых говорилось в разделе о почвенных и подстилочных животных. Чаще всего в пустынных и полупустынных ландшафтах бросаются в глаза ползающие по поверхности почвы *Anatolica impressa* и *Prosodes dilaticollis*. Под камнями наиболее многочисленны *Penthicus tuberculosus*. В сухостепных условиях обнаруживают *Scythis gracilis* с участием *S. saturalis*, под камнями часто обнаруживаются *Oodoscelis turul*, *Penthicus vulneratus*. Скопления чернотелок можно наблюдать и под кустами растений, при этом просодесы неоднократно ловились непосредственно на ветвях эфедры, куда они влезают в поисках сочных и сладких плодов этих растений.

В некоторых аридных участках весьма велики также цифры зоомассы *листоедов*. Это определяется присутствием очень крупных блестящих алтайских крозит (*Crosita altaica*), которые часто встречаются наподобие чернотелок на голой поверхности почвы. На растениях в небольшом числе также попадают мелкие земляные блошки-хальтицины и ряд других видов. На открытой поверхности почвы можно найти крупных долгоносиков (*Stephanocleonus* sp.). Мелкие же формы (*Otiorrhynchus*, *Ptochus*, *Phacephorus*, *Piazomius*) сосредоточены в основании кустиков полыни или солянок. В более мезофильных местообитаниях становятся обычными жуки-нарывники, личинки которых паразитируют на кубышках саранчовых. Отмечены два вида из рода *Mylabris*, которые встречаются в степных выделах по всей котловине. Наконец, характерным и весьма бросающимся в глаза элементом животного мира аридных районов котловины является крупный скакун *Cicindella granulata*. Этот же вид обычен также на сыртрах бассейна Нарына и Сары-Джаза, однако там встречаются жуки другой расцветки (с большим количеством светлых тонов). Скакуны во всех фазах развития — хищники.

Отряд сетчатокрылых в наших учетах представлен *златоглазками* (*Chrysopa* sp.) и *муравьиными львами* (*Murmeleon* sp.). Учтены взрослые особи и личинки. Последние в июне — июле встречались чаще. Вылет имаго муравьиных львов приурочен к концу лета.

Среднегорья в западной части котловины заняты главным образом сухими степями



Отряд чешуекрылых был небогатым в количественном и качественном отношении в наших учетах на аридных территориях. Чаше встречались личинки совок и мелких низших бабочек. Булавоусые в пустынных местностях единичны, они становятся несколько более заметными в сухостепных районах. Доминировали *Satyrus regeli*, *S. hippolitae*, *S. briseis*, *Epinephele lycan*, *Lycanena argus*, *Thecla* sp.

Среди перепончатокрылых, как и в других районах, первое место по обилию принадлежит муравьям. Значительная доля из запаса (около трети) приходится на растительноядные формы (*Messor clivorum*), примерно столько же — на хищников (*Cataglyphis aeneus*). Остальные — всеядные муравьи-собиратели типа мелких дерновых муравьев (*Tetramorium caespitum*). Последние, а также мелкие *Lasius alienus* более обычны в сухостепных выделах и часто встречаются под камнями. Характерны и весьма разнообразны пчелиные и осы (в широком смысле). В то же время количество шмелей в аридных местностях запада очень мало.

Из двукрылых основная часть учтенных особей приходится на мух, лишь крупные комары-хирономиды местами оказывались в большом количестве в периоды массового вылета их из водоемов, главным образом из оз. Иссык-Куль. Эти комары днем скапливаются внутри плотных кустов перовскийи, селитрянки, караганы, терескена. Одни из самых характерных представителей двукрылых аридных территорий — крупные мухи-ктыри, которые, однако, вопреки своей заметности занимают довольно скромное место по зоомассе. Более того, масса личинок этих мух в почве намного превосходит «одномоментные» запасы имаго, что связано в первую очередь с продолжительным периодом личиночной стадии по сравнению с имагинальной. Видовой состав ктырей еще не изучен, преобладают представители родов *Stenopogon*, *Asilis*, *Eritriptus*. Другие мухи принадлежат к различным семействам, однако более заметны они лишь в сухостепных выделах или по тальвегам ложин среди кустов перовскийи, древовидного клематиса, терескена и т. п. Здесь весьма типичны мелкие пестрокрылки и злаковые мушки, личинки которых поселяются в

стеблях растений, постоянно попадают и более крупные формы из семейств, близких к Muscidae.

Несмотря на вездесущность, разнообразие и важную роль в природе двукрылых, систематика их разработана очень слабо и большинство видов пока определить не удается. Часть пастбищных форм, склонных к синантропизации, обитает около колоний песчанок и, видимо, выплаживается в их норах. Такой образ жизни, возможно, ведет *Paregle cinerella* из антомиид.

При всем многообразии географического распространения наземных беспозвоночных в пустынных и сухостепных территориях западного Прииссыккуля преобладают три основных ареальных группы. Во-первых, выявляются сравнительно узкоареальные горные виды, распространенные в пределах Центр. (в широком смысле) Тянь-Шаня (включая сюда и ряд видов, недавно описанных, которые пока известны лишь для запада Иссык-Кульской котловины). Таких форм больше среди нелетающих или малоподвижных насекомых, напр. чернотелок. Впрочем, в эту группу входят и некоторые из хорошо летающих жуков, напр. ряд видов афодиусов. Ближе примыкает к группе тяньшанских видов еще более представительная группа азиатских горных (памиро-алайских, центральноазиатских) представителей. Наконец, значительно и участие южнопалеарктических видов (главным образом среднеазиатско-казахстанских степных и пустынных). В этой последней группе лишь сравнительно немногие формы указывают на связь со Средиземноморьем. В целом более характерны таксоны с «восточным» центральноазиатским (монгольским) тяготением. Можно отметить близость ареалологической структуры комплекса беспозвоночных животных растений и, хотя и в меньшей степени, микроартропод.

Итоговые цифры по общей зоомассе в значительной мере формируются за счет доли герпетобия. В каменистых пустынях из 117 мг/м² более половины (66 мг) приходится на эту группу. В полупустынных местообитаниях из общей зоомассы 536 мг/м² герпетобий составляет 325 мг, а в сухих горных степях из общей зоомассы 832 мг/м² — около 300 мг. Следовательно, только в сухостепных участках доля герпетобия оказывается меньшей, чем половина от общего запаса. Еще меньше его роль в специфических относительно мезофильных местообитаниях среди полукустарников по лощинам — из 1863 только около 370 мг/м² относится к герпетобию. Последние цифры весьма велики, а кусты перовский, клематиса и терескена выступают в виде подлинных оазисов богатого и разнообразного населения наземных беспозвоночных. Такие островки служат убежищами для многих видов и, таким образом, являются важным фактором долговременного поддержания разнообразия сообществ.

Амфибии и рептилии

Распределение 8 видов *амфибий* и *рептилий* (из них один вид амфибии — *зеленая жаба*) прослежено по семи выделам, при этом важным оказывается такой признак местообитаний, как состав субстрата. Особенно обильны рептилии и амфибии в местах с песчаным субстратом (песчано-галечниковые приозерные участки — 77 г/га, эоловые и долинные пески Ордекучара и Акулена — 85 г/га). Наиболее бедны глинистые эродированные бэдленды (5 г/га). Домини-

рующей по площади выдел представлен каменистой пустыней с симпегмой и реомюрией: здесь абсолютно преобладает один вид — *разноцветная ящурка*. В песчаных же выделах отмечены реликтовые для котловины популяции *быстрой ящурки* и *стрелы-змеи*. Наиболее богаты полупустынные местообитания по южному побережью озера. Здесь доминирует тьяншанский вид — *глазчатая ящурка* и отмечены еще 4 вида, включая зеленую жабу. Общая зоомасса (85 г/га) равна таковой в золотых песках. Сухостепные участки демонстрируют явное обеднение населения (11 г/га), несмотря на, казалось бы, благоприятные условия. Из всех отмеченных видов шире всего распространена глазчатая ящурка, хорошо приспособленная к низкогорным и среднегорным аридным условиям (у этого вида имеется живорождение). Ареал этой ящурки охватывает восточную половину Тянь-Шаня и простигается далее на восток по аридным горам до Монголии. Имеющие более ограниченное и локальное расселение быстрая и разноцветная ящурки распространены в южной части Палеарктики от Европы до Центр. Азии, при этом быстрая ящурка явно тяготеет к Сред. и Перед. Азии. Четыре вида змей отмечены эпизодически и обычны лишь в локальных участках соответствующих выделов.

Несмотря на необходимость развития в воде, зеленая жаба может обитать и вдали от водоемов. Днем она обычно скрывается в норах, охотится в сумерках, запасы воды пополняет от росы.

Все амфибии (после завершения метаморфоза) и рептилии котловины Иссык-Куля — зоофаги, активно потребляющие живую добычу. Расчеты потоков энергии через популяции показывают их существенную роль в сообществах. В то же время многие ящерицы и змеи быстро теряют свою численность при сильном пастбищном воздействии или в результате рекреационной деятельности людей. Поэтому территории с хорошо сохранившимися популяциями этих животных указывают на состояние экосистемы, близкое к исходному, естественному. Это свойство делает рептилий удобным тест-объектом при бонитировочных изысканиях биосферного характера.

Птицы

В настоящем разделе приводятся данные о населении птиц трех равнинных и предгорных аридных участков в бассейнах рек Горуайтыр, Чу и Турасу для периода гнездования (в основном июнь). Часть данных была опубликована ранее (Второв, 1977). Кроме того, приведены учетные материалы по высокогорным поясам запада Иссык-Кульской котловины. Подавляющая часть видов представляла местные гнездящиеся популяции, исключая отдельные особи таких видов, как серая мухоловка, пеночка-зарничка, корольковый выюрок, золотистая щурка. Общая длина маршрутных учетов составила 180 км, при этом учтено около 2 тыс. особей птиц.

Интегральные черты каждой группировки и характер участия разных видов по численности, биомассе и энергии существования (видовые композиции) специфичны для каждого местообитания. По всем показателям расчлененные предгорья более богаты, нежели выровненные участки. В предгорьях по численности, биомассе и энергии существования сообщества каменных и скальных территорий значительно превосходят таковые на глинистых участках.



Кеклик —
горная куро-
патка, отно-
сится к
сем. фазано-
вых. Самца
легко от-
личить от
самки по
шпорам на
лапах и крас-
ному клюву



Благодаря
скромной ок-
раске пера
пустынный
сорокопуд
почти неза-
метен

Последние производят впечатление несформированного конгломерата из очень малочисленных, разреженных популяций животных.

Четкой корреляции разнообразия аридных сообществ с уровнем численности, биомассы или энергии существования (Raitt, Maze, 1968) не обнаружено. Даже в пределах экологически сопряженных территорий эта взаимосвязь, видимо, сложнее и может приобретать разный характер. Вслед за Макартуром (Mac-Arthur, 1957) принято считать, что разнообразие сообщества пропорционально его организованности, устойчивости, зрелости. Видимо, в большинстве случаев это справедливо, но после достижения какого-то порога общего обилия. При низкой численности в экстремальных условиях индексы разнообразия, вычисленные по формуле Шеннона, могут быть и низкими, и весьма высокими. Последнее не говорит о высокой степени организованности, а показывает скорее слабость механизмов взаимной биотической

регуляции обилия, вызванной большой разреженностью населения. При этом относительно усиливается элемент случайности и тенденция к равновероятному участию в группировке разных видов.

В общем видовое разнообразие коррелирует с экологическим разнообразием местности. Возрастание расчлененности рельефа можно в какой-то мере сравнивать с усложнением ярусной структуры. Одновременно при этом увеличивается и горизонтальная пространственная вариабельность из-за влияния экспозиции.

В предгорьях западной части котловины доминирующими видами по численности и биомассе или энергии существования являются кеклик, скалистая овсянка, горихвостка-чернушка, каменка-пleshанка, сизый голубь, пустынный снегирь, каменка-плясунья, хохлатый жаворонок, полевой конек, полевой воробей. Последние четыре вида доминируют (по численности) только в каменистых и глинистых предгорьях (тип II), сизый голубь — только в скалистом каньоне (тип III), пустынный снегирь и пleshанка — только в самых теплых и засушливых предгорьях (тип I). Кеклик, скалистая овсянка и горихвостка-чернушка распространены более широко. Если расположить по значимости виды с энергией существования более 100 ккал в сутки/км², то в разных типах аридных местообитаний они распределяются следующим образом: I — кеклик, скалистая овсянка, каменка-пleshанка, пустынный снегирь, каменный воробей; II — кеклик, каменка-плясунья; III — сизый голубь, скалистая овсянка, горихвостка-чернушка; IV — кеклик, горихвостка-чернушка, пестрый каменный дрозд, скалистая овсянка, клушица.

Группировки птиц выровненных территорий имеют одинаковые наборы доминантов по всем трем показателям: в типе V это серый жаворонок, каменка-пleshанка, в типе VI — рогатый жаворонок, каменка-плясунья, каменка-пleshанка, в типе VII — рогатый жаворонок, каменка-плясунья.

Антропогенные комплексы в составе доминантов представлены такими синантропными видами, как полевой воробей и домовый воробей, скворец, грач, а также жулан. По сравнению с окружающими аридными территориями (каменистая пустыня типа V) они несравненно богаче. Однако если поля, сады и селения на орошаемых землях сравнивать со столь же увлажненными естественными участками (напр., заросли облепихи), то естественные сообщества оказываются более богатыми и разнообразными.

На высотах 2200—2600 м еще велика доля пустынно-степных и степных представителей — каменок, полевого конька, скалистой овсянки. Но одновременно присутствуют и такие горные птицы, как скалистый голубь, клушица, бледная завирушка, горихвостка-чернушка, снежный и жемчужный вьюрки и др. Горностепной характер подчеркивает и доминирование рогатого жаворонка, каменного воробья. Комплексы видов с энергией существования более 100 ккал/км² за сутки для горных выделов дают следующие сочетания:

Выдел X (2200—2600 м) — каменный воробей, рогатый жаворонок, полевой конек, скалистая овсянка, каменка-плясунья, каменка-пleshанка, жемчужный вьюрок.

Выдел XI (3000—3600 м) — альпийская галка, гималайская завирушка, жемчужный вьюрок, краснобрюхая горихвостка, клушица, гималайский улар, рогатый жаворонок, снежный вьюрок.

Выдел XII (3600—3900 м)—жемчужный вьюрок, альпийская галка, гималайская завирушка, альпийская завирушка.

По сравнению с альпийским поясом бассейна Чон-Кызыл-Су обращает на себя внимание резко возросшая роль жемчужного вьюрка и снежного вьюрка, рогатого жаворонка. Одновременно сильно снижается численность гималайского вьюрка, который на западе занимает уровень 3000—3600 м и не идет выше или ниже. Весь спектр высотных поясов значительно сдвинут вверх (примерно на 400 м высоты), древесно-кустарниковая растительность и связанные с нею птицы выпадают почти полностью.

Уже отмечавшийся для бассейна Чон-Кызыл-Су эффект—возрастание запаса биомассы птиц в средней части высокогорий—выражен и в западной части Терской-Ала-Тоо при переходе от выдела X к XI. И здесь это связано с резким укрупнением среднего размера особи в населении за счет таких видов, как улар, альпийская галка и клушица. Даже в крайнем высокогорье (XII) из-за этого суммарная зоомасса птиц выше, чем в среднегорье (X), однако по суммарному метаболизму здесь уже наблюдается снижение (с 2156 через 3763 к 1888 ккал в сутки/км²). Видовое разнообразие соответственно демонстрирует неуклонное постепенное падение (3,51—3,13—2,40).

Всего получены данные о 78 видах 58 родов птиц, из них 53 вида из отряда воробьиных. По характеру ареалов выявляются следующие группы:

1. Тяньшанско-гималайские: гималайский улар, 1 вид.
2. Горные центральноазиатские (включая Алтай и горы востока Ср. Азии): гималайский вьюрок, жемчужный вьюрок, бледная завирушка, гималайская завирушка, кумай, пустынный снегирь, 6 видов.
3. Горные переднеазиатские и североафриканские: скалистая овсянка, краснокрылый чечевичник, 2 вида.
4. Горные кавказско-центральноазиатские: краснобрюхая горихвостка, корольковый вьюрок, 2 вида.
5. Горные центральноазиатские и восточноазиатские: скалистый голубь, 1 вид.
6. Горные южнопалеарктические: бородач, белоголовый сип, черный гриф, кеклик, скалистая ласточка, клушица, альпийская галка, стенолаз, пестрый каменный дрозд, синий каменный дрозд, горихвостка-чернушка, альпийская завирушка, снежный вьюрок, каменный воробей, 14 видов.
7. Южнопалеарктические: сизый голубь, огарь, степной лунь, курганник, домовый сыч, хохлатый жаворонок, каменка-плешианка, полевой конек, овсянка-просянка, 9 видов.
8. Южнопалеарктически-палеотропические: угод, стервятник, чернобрюхий рябок, 3 вида.
9. Палеарктически-эфипские: кукушка, белая трясогузка, 2 вида.
10. Палеарктически-южноазиатские: домовый воробей, 1 вид.
11. Западнопалеарктические: серая славка, серая мухоловка (пролетные особи), скворец, коноплянка, ястребиная славка, сизоворонка, золотистая щурка, 7 видов.
12. Срединнопалеарктические: славка-завирушка, желтоголовая трясогузка; более южная подгруппа—саджа, солончаковый жаворонок, седоголовый щегол, желчная овсянка, каменка-плясуня, 7 видов.

Огаря легко узнать по кирпично-рыжей окраске. Селится он у соленых озер, гнезда делает в норах или углублениях на обрывах. Прекрасно плавает и отлично ныряет



Кайюк или сарыч широко распространен в лесах и лесостепи. Как и все дневные хищники, он имеет характерный облик и клюв крючком



13. Восточнопалеарктические: пеночка-зарничка (пролетные и кочующие особи), обыкновенная чечевича, 2 вида.

14. Палеарктические: обыкновенная пустельга, перевозчик, филин, стриж, полевой жаворонок, городская ласточка, грач, галка, горная трясогузка, жулан, полевой воробей, 11 видов.

15. Голарктические: беркут, рогатый жаворонок, ласточка-касатка, береговая ласточка, ворон, сорока, горный конек, обыкновенная каменка, 9 видов.

16. Космополитические: сапсан, 1 вид.

Проведенный ареалогический анализ авифауны показывает очень сильное влияние сравнительно узкоареальных горных или аридных по экологическому облику элементов: группы 1—6, часть

Таблица 7

Участие разных ареальных групп в населении птиц
западной части котловины Иссык-Куля
(в % от общего метаболизма)

Ареальные группы	Основные местообитания (в текете)							
	I	IV	VI	VIII	IX	X	XI	XII
1. Тяньшанско-гималайские	0	0	0	0	0	0	3,9	4,4
2. Горные центрально-азиатские	7,9	1,0	0	0	0	7,4	35,3	55,1
3. Горные переднеазиатские и североафриканские	23,1	7,1	0	0	0	8,4	0	0
4. Горные кавказско-центральноазиатские	0	0	0	0	0	0	8,5	4,2
5. Горные центрально-азиатские и восточноазиатские	0,4	0	0	0	0	0,9	0,4	0
6. Горн. южнопалеарктические	47,3	74,6	0	0	0	30,4	46,0	36,0
7. Южнопалеарктические	14,7	3,8	19,0	8,1	4,0	20,4	0	0
8. Южнопалеарктически-палеотропические	1,1	0,9	0	0	0,5	0,6	0	0
9. Палеарктически-эфиопские	0	0	0	0	0,8	2,3	0	0
10. Палеарктически-южноазиатские	0	0	0	4,1	22,4	0	0	0
11. Западнопалеарктические	0,5	3,1	0	37,9	7,6	0,8	0	0
12. Срединнопалеарктические	1,7	3,9	27,8	7,7	4,3	11,9	0	0
13. Восточнопалеарктические	0	3,5	0,8	0	0	0	0	0
14. Палеарктические	1,0	1,6	1,0	38,7	56,4	0,9	0,3	0
15. Голарктические	2,2	0,2	51,4	3,6	4,0	16,0	5,6	0,3
16. Космополитические	0	0,3	0	0	0	0	0	0
Индекс ареального разнообразия населения, бит	2,12	1,54	1,58	2,00	1,89	2,70	1,82	1,42

групп 7 и 12. На фоне преобладающего центральноазиатского (в широком смысле) фона едва заметны юго-западные (средиземноморские, африканские, переднеазиатские) влияния, совершенно отсутствовавшие в бассейне Чон-Кызыл-Су и очень явственные в Бабатаге.

Ареалологический анализ населения конкретных местообитаний, взвешенных по доли участия в потоке энергии, приведен в табл. 7. Здесь проступают различия в ареальном облике разных сообществ птиц. Наиболее низкие и теплые, а также самые западные (у входа в Боомское ущелье) каменистые сухие предгорья выделяются наибольшим переднеазиатским влиянием. Если учесть, что вторая ареальная группа здесь образована монгольским пустынным снегирем, ближайший родственник которого (пустынный снегирь) распространен до Атласа, это влияние еще более усилится. В то же время основу

населения образуют южнопалеарктические и горные южнопалеарктические элементы. Последние еще более резко доминируют в предгорьях у Турасу, почти полностью (на 75%) определяя все население птиц. Переднеазиатская группа несколько утрачивает свои позиции, хотя все же занимает второе место по участию в потоке энергии (более 7%). Выровненные пустынные участки мало похожи на предгорья (более 50% голаркты).

Выделы культурного ландшафта очень резко отличаются по параметрам ареалов своего населения от окружающих территорий. Доминирующее положение как на посевных землях, так и в селениях занимают палеарктические виды, хотя на первых значительна доля западнопалеарктических элементов, а в селениях единственный представитель группы 10 — домовый воробей. Доля голарктов по сравнению с выровненными пустынями резко падает, что прежде всего связано с отсутствием рогатого жаворонка.

Наиболее разнообразны в ареалологическом плане (2,7 бит) среднегорья с расчлененным рельефом (выдел X). Кроме двух основных групп 6 и 7 почти равное участие показывают группы 15, 12, 3 и 2. На этом уровне переднеазиатская группа (в основном скалистая овсянка) находит свой последний рубеж при движении в горы. В субальпийской и альпийской частях гор (XI) общее ареальное разнообразие падает до 1,8 бит, кроме горных южнопалеарктических видов (46%), резко возрастает и роль более узкоареальных горных центральноазиатских и тьяншанско-гималайских форм (35,3 и 3,9%, вместе — почти 40%). В крайнем высокогорье эти две группы выходят вперед (55,1 и 4,4%). Одновременно в горах выше 3000 м можно видеть полное выпадение почти всех ареальных групп в пределах 7—16, исключая только голарктических горных представителей (15). Последние резко увеличивают свою роль на выровненных сыртовых поднятиях за счет рогатого жаворонка и ворона (см., напр., табл. 6).

Итак, рассмотренный ряд высотных выделов с точки зрения ареальной структуры населения птиц показал, что при довольно постоянном высоком уровне присутствия южнопалеарктических горных элементов (выпадают только в культурном ландшафте и на равнинных каменистых пустынях) в самых низких и теплых выделах очень заметна юго-западная, переднеазиатская ориентация, которая меняется на почти прямо противоположную (восточную и юго-восточную центральноазиатскую) в высокогорьях. Среднегорья имеют в этом смысле смешанный, промежуточный состав и соответственно наибольшее разнообразие (индекс разнообразия 2,7 бит, число ареальных групп 11 из 16). Безусловно, что этот выдел имеет также наибольшую степень гетерогенности сообщества птиц. Остальные местообитания в этом отношении явно уступают среднегорьям, хотя сравнительно полный набор групп можно видеть также в предгорных пустынных и пустынно-степных выделах I и IV (10 и 11 групп из 16, но индексы всего лишь соответственно — 2, 12 и 1,54 бит).

Черты ареалов сообществ птиц в общих чертах весьма близки к данным, полученным на материале по коллемболам и высшим растениям. Более того, совпадают и тенденции изменений влияния таких основных групп, как сравнительно узкоареальные (тьяншанско-гималайские и центральноазиатские), более распространенные (южнопалеарктические) и широко распространенные (голарктические).

Количественные учеты млекопитающих в западной части котловины Иссык-Куля пока еще весьма неполны, а данные по численности и зоомассе на единицу площади отсутствуют полностью. В то же время видовой состав выявлен для большей части групп, исключая, может быть, рукокрылых.

Наиболее бедно население зверей в каменистых пустынях подгорной равнины. Здесь по краям неглубоко врезаемых пролювиальных русел расположены цепочками колонии *краснохвостых песчанок*. Из других видов в небольшом числе постоянно встречаются *тушканчик прыгун*, *заяц-толай* (*Lepus tibetanus*). В сухих предгорьях встречаются все эти виды, однако весьма заметно увеличивается численность зайцев. На маршруте в 10 км в ранние утренние часы обычно встречаются 5—10 особей. В отдельных районах (напр., в предгорьях бассейна Турасу) обилие зайцев еще выше, и на таком же маршруте в среднем попадаются в середине лета 20—30 особей. Это примерно соответствует 20—30 экз/100 га и зоомассе до 60 кг/км². Общая зоомасса млекопитающих в таких условиях, видимо, близка к 100 кг/км².

Начиная с высоты 2600—3000 м, становятся заметными *серые сурки*. Наибольшая их численность наблюдалась в пределах 3000—3300 м. Здесь на остепненных лугах обитало 30—70 зверьков на 100 га, т. е. (исходя из численности 50 экз/км²) около 150 кг/км². Выше 3500 м в скально-луговых участках сурки становятся редкими (менее 10 экз/км²), а выше 3700 м они вообще исчезают. В пределах тех же высот, что и сурки, весьма обычны также *горные козлы*, а из мелких грызунов — *узкочерепные полевки* на лугах. В каменистых россыпях обитают *серебристые полевки*. *Большеухие пищухи* очень редки. Повсеместно также распространен *серый хомячок*; в пределах культурного ландшафта — *домовая и лесная мыши*. Местами в полупустынных участках с кустарниками встречаются поселения *гребенщиковой песчанки*. На самых восточных участках среднегорья появляются *слепушонка*, *реликтовый суслик*. Повсеместно из хищников наиболее обычна *лиса* (около одной особи на маршрут в 10—15 км).

В низкогорьях бассейна Турасу до сих пор еще сохранились в ничтожном количестве *архары*, которые сильно сократили численность из-за круглогодичного истребления браконьерами. Видимо, совершенно истреблены к концу 60-х годов джейраны, обитавшие в аридных районах котловины (на равнине и в предгорьях). Из хищников помимо лисицы изредка встречается *светлый хорь*, в крайнем высокогорье — *снежный барс* (ирбис), эпизодически сообщают о появлении *волков*.

В пределах низкогорной части запада котловины (до 2200—2300 м) общая зоомасса млекопитающих в равнинных и пологохолмистых местообитаниях в среднем, вероятно, близка к 30—50 кг/км². В ограниченных по площади песчаных участках с кустами селитрянки, лициума (дерезы), караганы (напр., в районе соленого оз. Каракуль к востоку от залива Ак-Терек западный или Ордекучар, за счет плотных поселений *краснохвостой песчанки* зоомасса может возрастать примерно до 200 кг/км² или даже больше). В более расчлененных предгорьях численность *песчанок* падает, однако возрастает обилие

Сурки — крупные грызуны, типичны для открытых, свободных от леса горных склонов. Серый сурок



зайцев, серых хомячков, тушканчиков. Общая зоомасса зверей повышается примерно до 100 кг/км^2 . В прошлом за счет архаров эта цифра могла быть в несколько раз выше. На этом же уровне, в 100 кг/км^2 , сохраняется зоомасса в среднегорьях, освоенных под выпас овец. С учетом последних зоомасса млекопитающих возрастает примерно до $300\text{—}400 \text{ кг/км}^2$. Видимо, такой запас был возможен в прошлом за счет диких копытных.

Высокогорья характеризуются довольно резким возрастанием значения млекопитающих за счет серых сурков, отчасти также горных козлов и узкочерепных полевок. Общая зоомасса зверей близка к 200 кг/км^2 в интервале $3000\text{—}3300 \text{ м абс.}$ Раньше за счет козлов, а, может быть, также и архаров эти цифры могли бы быть в $1,5\text{—}2$ раза больше. Выше 3500 м зоомасса быстро падает и на уровне 3900 м уже близка к нулю.

Описанный характер изменений суммарной зоомассы зверей и приведенные цифры пока следует рассматривать лишь как весьма приближенную модель реальных соотношений и запасов. В этом отношении предстоит еще многое выяснить. В заключение отметим также, что наиболее массовые представители принадлежат к широко распространенным южнопалеарктическим видам или к видам центральноазиатским.

ВЛИЯНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА НА СООБЩЕСТВА

Западная часть котловины оз. Иссык-Куль, включая и склоны прилегающих горных хребтов Терской-Ала-Тоо и Кунгей-Ала-Тоо, до сих пор испытывала главным образом эпизодическое экстенсивное влияние выпаса. Посевные орошаемые земли и селения здесь занимают значительно меньшую часть площади, нежели на востоке (напр., в бассейне Чон-Кызыл-Су). В то же время следует сказать, что аридные типы растительности в местах концентрации скота и населения также весьма уязвимы и быстро перерождаются в производные группировки с обилием неподаваемых скотом видов

(напр., *Peganum harmala* в окрестностях селений). Естественно, что такие изменения влекут за собой изменения и животного мира, и почвенных процессов. Последнее время некоторый урон естественным сообществам организмов в прибрежной части приносят всевозможные постоянные и временные сооружения для приема отдыхающих, а также большие массы людей на определенных участках у озера. Такие воздействия пока еще носят ограниченный по площади характер, но они могут прогрессировать. Безлесность территории запада котловины приводит к повышенному прессу на прибрежные облепиховые заросли, которые сохранились отдельными пятнами около устьев рек.

Смена естественных ценозов селениями и посевными землями почти полностью меняет облик и состав растительности и животного населения. Это видно и по приведенным ранее данным, напр. по сообществам птиц. Пастбищная дигрессия на первых стадиях не ведет к полному перерождению сообществ, однако явственно сдвигает режим увлажнения в засушливую сторону и поэтому приводит к некоторой аридизации. В сухостепных и полупустынных выделах начинают появляться и увеличиваться в численности пустынные виды. Так, в сухостепных равнинных и предгорных районах при значительной пастбищной нагрузке отмечается увеличение таких пустынных видов, как саранчовые из рода сфингонотус, листоеды и чернотелки (*Penthicus tuberculatus*). Несколько обедняется и видовой состав в целом. Регулярный перевыпас приводит к возрастанию роли таких растений, как эбелек (*Ceratocarpus turkestanicus*), солянка холмовая (*Salsola collina*). Эродированные склоны бывают покрыты сильно изреженной растительностью из кустарничков ломоноса джунгарского, гармалы, эфедры. В полупустынных и сухостепных предгорьях



Пышная растительность в пустынной зоне развивается только там, где есть пресная вода и живет человек
Фото С. Перешкольника

выбитые участки часто покрыты однолетними мелкими кострами — *Bromus squarrosus*, *B. oxyodon*, *B. japonicus*, *B. tectorum*, увеличивается также доля прутьяка и угнетенных обкусанных кустиков компактной полыни (наиболее «компактный» вариант этого растения возникает как раз на перегруженных пастбищах).

Комплексы пастбищных и синантропных двукрылых в целом значительно беднее таковых на востоке котловины. Характерно, в частности, почти полное выпадение таких видов (вплоть до высоты в 3000 м), как *Scatophaga stercoraria*, более влаголюбивых видов каллифор (доминирует почти повсеместно *Calliphora vicina*). Шире всего и в относительно большом количестве встречаются виды из рода парегле, и в частности *Paregle cinerella*. В наиболее высоких частях горностепного плато Семиз-Бель собраны единичные «сизые антомииды», обнаруженные ранее лишь в верховьях Нарына (Тарагая) на высоте в 3500 м. Позже этих мух определил Д. Эклэнд из Англии как *Delia lavata* (личн. сообщ. В. И. Сычевской). Известно, что их личинки часто минируют листья, однако взрослые очень охотно слетаются на отбросы и свежий навоз коров. Как мы видели ранее, сходство горностепных районов западного Прииссыккуля с сыртами верховьев Нарына проявляется и в других группах животных (напр., в присутствии в горах большого числа жемчужных и снежных вьюрков). Около жилищ человека комплексы синантропных мух близки к таковым, отмеченным для с. Покровки. В частности, в массе встречены *Musca autumnalis*, *Fannia scalaris*, *F. canicularis*, *Muscina stabulans*. На уровне семейств можно было бы также отметить некоторое увеличение доли участия саркофагид по сравнению с более восточными регионами котловины.

Полынь опыляется ветром, плод — семянка и обычно с хохолком. На ее побегах кормятся пустынные прусы, в массе встречаются и более мелкие пустынноци-сфингонотусы



Особое внимание необходимо уделить охране птиц. Около родников в середине лета можно на расстоянии 1 км встретить несколько десятков взрослых кекликов с выводками, которые слетаются на водопой. Следует отметить весьма редких и интересных мелких воробьиных птиц, охрана которых возможна лишь при сохранении всего сообщества. Это монгольский снегирь (*Ucanethes mongolus*), краснокрылый чечевичник, краснобрюхая горихвостка; в охране нуждаются также гималайский улар, бородач, сокол-сапсан (рыжеголовый сокол), беркут, огарь. Все перечисленные мелкие и крупные птицы пока еще не представляют особой редкости, однако места, в которых они обитают, представляют собой очень большую ценность и с точки зрения охраны отдельных видов.

Для сохранения образцов естественных экосистем в аридной части котловины необходимо создание настоящих заповедных участков в наиболее интересных районах (напр., междуречье Тон-Актерек западный) и расширение штатов научных сотрудников Иссык-Кульского заповедника.

СРАВНЕНИЯ И ВЫВОДЫ

НЕКОТОРЫЕ АНАЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОСИСТЕМ

Наиболее обобщенной аналогической характеристикой изученных территорий и, следовательно, экосистем соответствующего сравнительно высокого ранга (на уровне ландшафта или сложного урочища) могут служить климадиаграммы. Такого рода графическое отображение гидротермических условий среды широко и продуктивно применял Г. Вальтер (1968, 1974, 1975) в своем эколого-физиологическом обзоре сообществ растений всего мира. Этот обзор во многих случаях может служить неплохой отправной точкой для сравнительного анализа.

Рассмотрение климадиаграмм, характеризующих три района наших инвентаризационных биогеографических исследований, показывает очень большой размах условий тепло- и влагообеспеченности разных выделов. Здесь особо подчеркнем важность для биотических сообществ определенного ритма режима таких условий. По этому признаку условия в районе Бабатага принципиально отличаются от двух других районов в Иссык-Кульской котловине и Тянь-Шане. Несмотря на различие сумм осадков для разных высотных уровней района Кафирнигана-Бабатага, представленные климадиаграммы имеют такие общие черты, как влажные условия мягкой зимы и весны и засушливые — жаркого лета и осени. Это типичный для области Средиземноморья ритм, когда в конце весны кривая температур быстро идет вверх, а осадков — столь же быстро вниз. Характер климадиаграммы Душанбе (822 м) весьма близок, к примеру, к таким пунктам, как Бейрут или еще более западный Азру в Среднем Атласе (1250 м абс.). Отличия сводятся лишь к несколько более выраженной континентальности, в частности более низки минимальные температуры. Это ограничивает развитие вечнозеленых склерофильных формаций и пальм, свойственных субтропикам. Еще большее сходство можно было бы видеть с рядом пунктов Малой Азии или Ирана. Во

всяком случае явно обозначается сходство с более западными частями юга Палеарктики.

Совершенно противоположная картина ритмики условий тепла и влаги отражена в климадиаграммах для различных точек котловины Иссык-Куля. Здесь повышение температур летом сопровождается повсеместным увеличением количества осадков, а холодная часть года отличается резким их снижением. При этом климадиаграмма Рыбачьего на западе котловины очень сходна с соответствующими схемами для Кашгарии, Гоби и даже пустынь Ордоса (напр., станция Дэнкой, 1054 м, в Ордосе имеет очень близкую климадиаграмму, лишь пик осадков сдвинут с середины на конец лета). Таким образом, разные по своей сути климатообразующие процессы формируют близкие режимы увлажнения и теплообеспечения. Восточные части котловины в бассейне Чон-Кызыл-Су по характеру климадиаграмм явно тяготеют к более северным районам. При этом равнинные и предгорные участки (Покровка, а также Тамга и Чолпон-Ата) очень близки к степям Евразии. По климадиаграммам можно видеть большое сходство Покровки с Уменью, а Тамги и Чолпон-Аты с Одессой (Вальтер, 1975). Более того, Покровка в этом отношении оказывается весьма сходной со станциями Рэпид-Сити в Южной Дакоте и Порт-Платт в Небраске на переходе между высокотравной и низкотравной прериями Сев. Америки (Вальтер, 1975). Заметим, кстати, что сравнение таких аналогов на разных материках открывает большие возможности для биогеографических сопоставлений (Castri, Mooney, 1974; Cody, Diamond, 1975; Karr, 1976, 1977; Mac Arthur, 1972; Mac Arthur, Wilson, 1967; Fuentes, 1976; Pearson, 1975; Whittaker 1971, 1972).

Обратим внимание, что многолетние средние данные для с. Покровка дают картину удовлетворительной влагообеспеченности в течение почти всего года, исключая не слишком выраженный «полузасушливый» период в конце лета и в начале осени. Это, однако, может создать обманчивое представление об имеющихся мезофильных условиях. Дело в том, что большая часть летних осадков выпадает в виде коротких сильных ливней, которые не имеют правильной приуроченности к определенным месяцам. В результате в промежутках между большими «порциями» увлажнения вклиниваются засушливые условия продолжительностью по нескольку недель. Этого вполне достаточно для элиминации большей части мезофильных растений. Таким образом, в каждом конкретном теплом сезоне (причем как в сухие, так и во влажные годы) обязательно выявляются 2—3 засушливых периода продолжительностью до месяца, из которых лишь один довольно четко приурочен к концу августа—сентябрю. Сходную картину кажущейся мезофильности Г. Вальтер отмечал для многих районов неустойчивой влагообеспеченности в степях прерий и в пампе.

Пояс произрастания тяньшанских ельников (лесо-луго-степной) характеризуют климадиаграммы Джеты-Огуза (нижняя часть пояса) и Чон-Кызыл-Су (верхняя часть пояса). Последняя отражает также средние условия и для субальпийских стланиково-луговых сообществ. Условия у нижней границы лесо-луго-степного пояса весьма сходны с соответствующими данными для смешанных и хвойных лесов Северной и Восточной Европы. Выше в горы (Чон-Кызыл-Су) это сходство меньше из-за более выраженного летнего пика осадков и одновременно сравнительно более низких температур. В этом плане еще более

своеобразно высокогорье (Кара-Баткак, 3300 м абс.), которое трудно сблизить с какой-либо равнинной станцией. Впрочем, в двух последних случаях можно констатировать сходство с гумидными высокогорными условиями для большинства других горных стран юга Палеарктики. Во всех случаях в горных районах естественно сосуществует большое разнообразие локальных гидротермических режимов, связанных с экспозицией и вообще с местным рельефом.

Несмотря на значительные различия, показанные выше, некоторые сообщества трех исследованных районов все же иногда имеют большое сходство по отдельным аналогическим параметрам. В первую очередь это обнаруживают такие параметры, величины которых могут при недостатке одного фактора компенсироваться за счет других. Примером этого могут служить значения эффективности утилизации солнечной энергии на создание чистой продукции, и сами величины этой продукции. Самые низкие значения (исключая из рассмотрения нивальный и верх субнивального пояса) чистой продукции свойственны крайнему высокогорью и наиболее аридным участкам. Так, подушечники из дриаданты имеют около 300 ккал/м² в год, а пустыни на западе котловины Иссык-Куля — около 500 ккал/м² в год чистой продукции. Это соответствует эффективности утилизации суммарной солнечной радиации в 0,03 и 0,04%. Эти величины для полупустынь близки к 1000—1500 и 0,1%; для альпийских лугов—2000 и 0,2%; для сухостепных сообществ запада котловины и полынно-злаковых участков в караганниках—3000 и 0,25%; для куртин караганы в верхней части горностепного пояса и луговых степей—10—15 тыс. и 0,9—1,4%. В среднем для караганников бассейна Чон-Кызыл-Су эти величины составили 6000 и 0,5%, что весьма близко также к фоновым значениям для адыров Бабатага—от 4000 (0,3%) для низкотравных полусаванн до 12 тыс. (0,9%) для крупнотравья; промежуточные данные для полынников из тонкорассеченной польины—6000 и 0,5%.

С учетом продукции древесного яруса в фисташковых и арчовых редколесьях средняя эффективность утилизации солнечной радиации должна быть близка к 1%. Значения сходны с данными для лесо-луго-степного пояса Чон-Кызыл-Су. При этом для самого ельника эта величина возрастает до 1,2%, а в разнотравных луговых участках равна 0,5—0,8% при чистой продукции 5—8 тыс. ккал/м² в год. В нижней части пояса в самых богатых лугово-степных и сухолуговых сообществах имеем 8—12 тыс. (0,8—1,1%). Выше этого уровня продукция и эффективность использования энергии Солнца неуклонно падают. В пределах субальпийского пояса и в нижней части альпийского находим величины, близкие к низкотравному эфемерету-му Бабатага и к степным полынно-злаковым сообществам котловины Иссык-Куля, т. е. около 3—5 тыс. ккал/м² в год (0,3—0,5%).

Приведенные сопоставления показывают, что даже в различных условиях режима тепла и влаги часто формируются сообщества с одинаковыми и близкими продукционными потенциалами. Иными словами, мы видим проявление компенсаторных биотических механизмов, буферности биоценозов в пределах широкой амплитуды условий среды. Это достигается разнообразными адаптациями на уровне сообществ. Напр., средиземноморский ритм условий среды ведет к увеличению «эфемерности» среди жизненных форм растений и животных. Напротив, центральноазиатский тип в аридных условиях почти целиком исключает участие эфемеров и эфемероидов, особенно

В горах пресные озера часто образуются при обвалах
Фото С. Перешкольника



весной. Часто, кроме того, доминирование корневой продукции может нивелировать более резкие различия в надземной продукции (см. данные о Бабатаге). А между тем этот аналогический параметр весьма удобен для сравнительного анализа на следующем уровне общности, более дифференцированно отражающем особенности сравниваемых сообществ.

Годовая продукция подземной массы весьма близка (превышает на 30% в отдельных ценозах) к биомассе прироста текущего года надземных живых органов растений в период разгара вегетации. Этот показатель имеет большое преимущество и в том, что его определение (особенно в травяных ценозах) наиболее доступно, однозначно и лишено ряда допущений, неизбежных при определении общей первичной продукции. К тому же выявленные при этом сообществ-аналоги, как показывает опыт, весьма плодотворно анализировать в дальнейшем и по многим другим параметрам для гетеротрофной части сообщества. Во всех случаях основой для таких сравнений на первом этапе служат фоновые значения надземного годового прироста растительности. При таком подходе, по материалам для трех обследованных регионов, выявляется следующий ряд сообществ (цифры в скобках соответствуют 1—району Бабатага, 2—бассейну Чон-Кызыл-Су, 3—западу котловины Иссык-Куля):

1. Крайнее обитаемое высокогорье (2 и 3), каменистые пустыни (3)—10—50 г/м².

2. Полупустыни (3), низкотравные полусаванны, или эфемеретум низких адыров (1),—50—100 г/м².

3. Полынно-злаковые степи без караганы (2, 3), альпийские сухие луга и кобрезиевые пустоши (2, 3), субальпийские лугостепи (2, 3)—100—200 г/м².

4. Эфемеровые плакорные сообщества высоких адыров и разреженного шибляка (1), альпийские влажные луга (2,3), нижняя часть горностепных караганников (2)—200—400 г/м².

5. Эфемеровые сообщества южных склонов высоких адыров (1), полынные из тонкорассеченной полыни (1), луга и арчевники

лесо-луго-степного и субальпийского поясов (2), луговые степи и верхняя часть горностепных караганников (2)—400—800 г/м².

6. Эфемеровые высокотравные сообщества по днищам долин (1), фисташники и арчевники у гребня (1), остепненные луга на плакорах у нижней границы ельников (2), верхняя половина еловых луговых редколесий (2)—800—1000 г/м², изредка до 1500 г/м².

7. Луговые ельники у нижней границы пояса (2)—около 2000 г/м² ежегодного надземного прироста. В эту же группу, видимо, следует включать также тростниково-облепиховые заросли на побережье Иссык-Куля.

Отметим, что средние значения (группы 5 и 6) охватывают наиболее широкий круг разнообразных сообществ. Чаще всего приведенные группы соответствуют и близким ступеням чистой продукции.

В общем виде известно, что суммарная биомасса животных, состоящая обычно более чем на 90% из беспозвоночных, увеличивается с увеличением первичной продукции сообщества (Злотин, 1975). Более подробный анализ приводит к выводу, что изменения зоомассы коррелируют с изменением фитомассы, а величина суммарного метаболизма животных—с годовой первичной продукцией (Чернов, 1975). В зональном аспекте в умеренных широтах это приводит к максимуму зоомассы в широколиственных лесах, а максимум суммарного обмена животного населения наблюдается в луговых степях.

Сопоставление отмеченных нами для различных выделов во всех трех районах величин чистой продукции растительности с суммарной зоомассой подтверждает, как правило, известные зависимости. Это же можно сказать и о величине надземного прироста, рассмотренного только что. В последнем случае, правда, имеется иногда явный сдвиг максимума суммарной зоомассы в несколько менее продуктивные, но сухие и теплые условия. При анализе таких групп, как почвенные микроартроподы, почвенная мезофауна, наземные поверхностнообитающие беспозвоночные, разные группы позвоночных, наблюдаются большие отклонения от общей схемы корреляций. При этом крайние группы по надземному приросту (группы 1 и 7) все же имеют соответствующие крайние величины зоомассы беспозвоночных. Этот показатель для микроартропод в очень сильной степени зависит при некотором минимуме увлажнения от наличия развитой подстилки или моховой дернины (максимальные величины 6—8 г/м² приходится на такого рода сообщества в группах 5, 6, 7). Для мезофауны максимумы наблюдаются также в группах 5, 6, 7, но решающего единственного фактора при этом выделить не удастся. Обычно важна степень развития гумусового горизонта и количество гумуса, однако в сырых облепиховых зарослях на песках решающим является мощная подстилка и благоприятный гидротермический режим. Наземные беспозвоночные более всего реагируют на степень развития травостоя в сочетании с достаточным теплом и дают максимумы в густых и высоких травяных сообществах лугового или лугово-степного характера. Такие группы, как амфибии, рептилии, птицы, зависят от разного набора порой конкурирующих факторов и не укладываются в слишком простые схемы, особенно в пределах столь разнородных экосистем, как предгорные и горные выделы Тянь-Шаня и Памиро-Алая. В пределах же отдельного района такие корреляции найти легче (см. описания выше). Здесь только отметим, что такая группа, как птицы,

отчетливо реагирует не только на различные параметры тех экосистем, в которых они гнездятся и чаще всего кормятся, но и на прилегающие комплексы, которые используются в критических ситуациях как внутри отдельных сезонов, так и в разные сезоны года. Один из примеров этого — зависимость краснобрюхих горихвосток (настоящих крайних альпийцев) от наличия облепиховых зарослей, в которых они проводят зиму.

При сопоставлении биомассы разных групп гетеротрофов (в нашем случае — животных) с фоновыми величинами первичной продукции или только надземного прироста наибольшее внимание привлекают сообщества, в которых величины запасов зоомассы какой-либо группы оказываются заметно больше того, чем «ожидается» исходя из обычных представлений. По материалам для почвенной мезофауны, такая же реакция ждет исследователя в джержанаке, в верхней части караганников, а также (для Бабатага) в высокотравных эфемеровых сообществах по днищам долин и в своеобразных ценозах по южным склонам высоких адыров с большой долей бобовых в травостое (здесь, напомним, имеется рекордная для района зоомасса — почти 30 г/м^2). Данные учетов птиц и млекопитающих неожиданно показывают возрастание их суммарной массы в субальпийском и альпийском (нижняя часть) поясах, хотя отмечено падение первичной продуктивности. Такого рода феномены приковывают повышенное внимание.

Во всех приведенных примерах степень неожиданности, «удивительности» тех или иных сведений отражает также степень потенциальной информативности и соответственно научного интереса по отношению к данному сообществу. А эта степень, как мы уже говорили, отражает и ценность его для науки. Принципы выбора групп

Западная часть котловины оз. Иссык-Куль славится песчаными пляжами, за последнее время здесь появилось много новых курортов



и параметров для характеристик территорий и последующей бонитировки освещены во вводной части и в методических разделах специальной части. В соответствии с этим и с приведенными выше рассуждениями в первую очередь могут подлежать выявлению, напр., производственные и размерные параметры, представленные в табл. 8. В таблице предложены балльные оценки для разных величин. Разумеется, эти предложения пока еще требуют уточнений по мере развертывания инвентаризационных работ, они приводятся в качестве предварительных.

Ряд подходов в применении балльных оценок и возникающие здесь проблемы разобраны в книге Д. Л. Арманда (1975), а также освещены в связи с рекреационными оценками территорий другими географами (Мухина, 1970; Мухина, Савельева, 1973). Еще более обширна литература по различным вопросам производственной бонитировки сельскохозяйственных угодий (Зворыкин, 1965; Гаврилюк, 1970; и многие другие). Степень биогеографической инвентаризации до сих пор еще крайне мала, конкретных эмпирических данных очень немного и охватывают они лишь отдельные небольшие регионы, и

Таблица 8

Оценочные баллы производственных и размерных параметров естественных сообществ

Количественные показатели	Баллы				
	1	2	3	4	5 и т. д.
Чистая продукция сухой фитомассы, г/м ²	до 50	51—100	101—200	201—400	401—800
Суммарная сухая фитомасса, кг/м ²	до 0,25	0,26—0,50	0,60—1,25	1,26—2,50	2,60—5,00
Чистая продукция сухой фитомассы, кг/м ²	до 0,10	0,11—0,25	0,26—0,40	0,41—0,60	0,61—0,80
Средняя высота верхнего яруса растительности, м	до 0,05	0,06—0,10	0,11—0,20	0,30—0,50	до 1
Зоомасса почвенных микроартропод, мг/м ²	до 100	101—200	201—400	401—800	801—1 600
Зоомасса почвенной мезофауны, мг/м ²	до 1 000	1 001—2 000	2 001—4 000	4 001—8 000	8 001—16 000
Зоомасса напочвенных беспозвоночных (поверхность почвы и травяной ярус), мг/м ²	до 100	101—200	201—400	401—800	801—1 600
Зоомасса рептилий, мг/м ² или кг/км ²	до 1	1,1—2,0	2,1—4,0	4,1—8,0	8,1—16,0
Зоомасса птиц, мг/м ² или кг/км ²	до 1	1,1—2,0	2,1—4,0	4,1—8,0	8,1—16,0

поэтому заниматься присвоением баллов разным признакам сообществ и суммировать их по тем или иным выбранным правилам для получения общих цифровых оценок можно лишь в предварительном порядке. В то же время инвентаризационные комплексные биогеографические исследования в нашей стране постепенно начинают разворачиваться, хотя главной их целью остается выяснение вопросов общей организации экосистем в связи с факторами среды (Злотин, 1975; Чернов, 1975). Основной целью данной работы, как указывалось, является специфическая целевая ориентация для инвентаризационных работ. Это, помимо прочего, может послужить дополнительным стимулом для дальнейшего развертывания такого рода работ.

Наконец, заключая этот раздел, хотелось бы особенно подчеркнуть такие стороны аналогических изысканий, как сравнительно малая зависимость полевого исследователя от детальных таксономических обработок. Не секрет, что такого рода обработки по некоторым группам организмов и для некоторых регионов либо вообще невозможны из-за отсутствия специалистов (напр., крайне трудно определить почвенных энхитреид, значительную часть личинок насекомых, многие группы двукрылых, грибов, отдельные роды и семейства высших растений и многое другое), либо затягивают подведение итогов работы на 5—10 и более лет. В то же время количественные данные даже на весьма большом уровне таксономической общности или соответствующие экологические подразделения обладают большим запасом информации, которая вполне определенно указывает на своеобразие тех или иных регионов или отдельных сообществ. Более того, эти данные указывают и на наиболее интересные участки, в первую очередь требующие детального гомологического описания с использованием труда многих специалистов-систематиков. Всячески поддерживая мнение о том, что определения до вида крайне важны для полного понимания и дальнейшего анализа полученных данных, мы рискуем все же высказать суждение о том, что в будущих исследованиях бонитировочного биосферного характера основа материала все же должна представлять комплекс аналогических параметров, обладающих к тому же тем преимуществом, что эти данные позволяют проводить сравнения любых точек суши нашей планеты (IUCN, 1974, 1978). Недавний выход советских биогеографов и экологов суши в тропические широты усиливает научные позиции аналогического аспекта познания живой природы.

НЕКОТОРЫЕ ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОСИСТЕМ

Таксономический состав и обилие различных видов или других систематических групп организмов подробно описаны в специальной части. Там же на этой основе вскрыты ареалологические особенности сообществ, которые являются во многом переходными между гомологическими и аналогическими признаками, но все же уместны рядом с анализом состава таксонов и степени родства по этому признаку. Здесь хотелось бы остановиться на некоторых общих закономерностях гомологической структуры изученных сообществ, имея при этом в виду также и степень их аналогического сходства. Это сходство на самой первой ступени рассмотрения, на базе климатдиаг-

рам, разделило наши данные по ритмике гидротермического режима на два типа (средиземноморский и центральноазиатско-бореальный). Данные по гомологическим признакам разделяются таким же образом. Учитывая, что во всех трех районах можно найти целый ряд сообществ, близких по продукции, надземному приросту фитомассы, зоомассам отдельных групп, мы должны констатировать их очень резкое различие не только на уровне видов, но часто родов и семейств. Особенно это выявляется при рассмотрении видовых и иных композиций, включая даже только группы доминирующих форм.

Очертания ареалов наиболее массовых форм в районе Бабатага также соответствуют ареалам, близким по характеру ритмики климадиagramмам, протягиваясь на запад в район Средиземного моря. Значительная доля видов занимает более ограниченные площади, но на родовом уровне это правило оказывается справедливым и для узкоареальных форм. Очертания ареалов в разных поясах Прииссыккуля различаются, хотя явно преобладает восточное и северо-восточное простираание. Высокогорье имеет много неозндемиков, на уровне родов, тяготеющих опять-таки к бореальным формам. Однако в лесных и стланиковых сообществах выявляется также связь с влажными восточноазиатскими регионами, которая, видимо, вскрывает наиболее древний пласт, отразившийся на гомологии сообществ Прииссыккуля. Впрочем, такой же пласт, хотя и несколько различный по конкретным таксонам, выявляется в гребневых участках (арчевники, фисташники, элементы чернолесья) Бабатага.

Наиболее резко противостоят друг другу аридные и семиаридные экосистемы, нередко весьма близкие по продуктивности. Так, напр., среди эдификаторов каменистых пустынь и полупустынь запада Иссык-Кульской котловины находим симпегму Регеля, ареал которой имеет здесь свой западный предел, а на восток уходит в глубинные районы Азии вплоть до бассейна Хуанхэ в Ордосе. Среди эдификаторов низких и высоких адыров Бабатага видим луковичный мятлик, который единично проникает далеко к северу и на восток, достигает также котловины Иссык-Куля, но доминирует лишь в сообществах Ср. и Перед. Азии, сменяясь затем на западе крайне близким синайским мятликом. Примеры такого рода уже приведены нами в специальной части и по другим компонентам сообществ.

Существенные гомологические различия близкой направленности обнаруживаются в самых разных по экологии, размерам и степени родства группах организмов. Все это, в частности, отражается в известных флористических и частных фаунистических (обычно по отдельным группам животных) схемах районирования, основанных на гомологических принципах. Все подобные схемы (напр., Камелин, 1973; Овчинников, 1971; Тахтаджян, 1974) выделяют, хотя и в разном ранге, центральноазиатские и собственно среднеазиатские регионы. Граница между ними отделяет котловину Иссык-Куля и Центр. Тянь-Шаня от более западных регионов Туркестана. Видимо, различие более соответствует рангу подобласти (Тахтаджян), нежели области (Овчинников). Однако последний автор правильно отметил большее сходство юга Таджикистана с настоящим Средиземноморьем, нежели с Центр. Азией.

На уровне рода в составе массовых представителей различных сообществ района Бабатага весьма характерны в отличие от районов Иссык-Куля такие растения, как *Pistacia*, *Amygdalus*, *Prangos*, *Ferula*,

Onobrychis, *Aegilops*, *Hordeum*, *Taeniatherum* и целый ряд других. Среди коллембол, роды которых обычно распространены крайне широко, для района Бабатага оказываются характерными представители *Pseudosinella* и *Seira*. Из других микроартропод упомянем род параяпикс, представляющий отдельное семейство, впервые отмеченное в нашей стране. Другие насекомые дают множество примеров таких характерных родов. Упомянем лишь *Hemictenius*, *Onitis*, *Prionus*, *Gnathosia*, *Dailognatha*, *Adesmia*, *Dila*, *Zophosis*, *Stephanophorus*, *Surchania* среди жуков, *Alloformica* из перепончатокрылых. Среди рептилий следует указать на такие характерные группы в ранге рода и выше, как агамы, гадюки, голопалые гекконы, желтопузики и черепахи. Характерные роды млекопитающих относятся лишь к редким в настоящее время представителям (гиена, леопард). Е то же время из отмеченных птиц можно упомянуть роды *Acridotheres*, *Ammoperdix*, *Ammodramus*, *Sitta*, *Remiz*, *Scotocerca*, *Dendrocopus*, виды которых совершенно отсутствуют в котловине Иссык-Куля.

В пределах двух районов котловины Иссык-Куля характерны на родовом уровне отсутствовавшие в районе Бабатага представители *Picea*, *Sympagma*, *Reaumuria*, *Eurotia*, *Caragana*, *Berberis*, *Ajania*, которые могут быть эдификаторами особых сообществ. Среди коллембол из числа только доминирующих представителей характерны роды *Tetracanthella*, *Vertagopus*, *Proisotoma*, *Drepanura*, *Tomocerus*, *Corynothrix*. Примером таких родов из более крупных насекомых могут служить *Dercadion*, *Anatolica*, *Scythis*, *Pentbicus*, *Odoscelis*, *Paraplatyscelis*, *Platiscelis*, *Pterocoma*, *Crosita* из жуков, а также ряд саранчовых, двукрылых, полужесткокрылых, цикад, упомянутых в специальной части. Среди амфибий и рептилий, доминирующих в отдельных местообитаниях, указать на характерные роды нельзя. Вообще же в этой связи можно упомянуть лишь щитомордника и водяного ужа. Напротив, из массовых зверей характерны отсутствующие в Бабатаге на родовом уровне *Clethrionomys*, *Ochotona*, *Marmota*, *Citellus*, а из птиц — *Calandrella*, *Phasianus*, *Emmophila*, *Leucosticte*, *Regulus*, *Mycerobas*, *Leptopocile*, *Frunella*, *Laiscopus*, *Montifrigilla*, *Tetraogallus* более редких представителей. Впрочем, часть из указанных родов характерна для Памиро-Алая, но связана с большими, чем в Бабатаге, высотами.

Различия на родовом уровне между двумя районами котловины Иссык-Куля также весьма выражены, ибо крайняя аридность запада приводит к выклиниванию ряда сравнительно мезофильных эдификаторов (ель Шренка и туркестанская арча, жимолости, барбарис, шиповник Альберта) и появлению чисто пустынных представителей (симпегма, реомюрия, селитрянки). Это в свою очередь отражается и на животном мире, хотя все же за счет амплитуды высот запад котловины и бассейн Чон-Кызыл-Су имеют большое перекрывание не только на родовом, но и на видовом уровне. Это, в частности, отражается и в различных схемах гомологического (в первую очередь флористического) районирования, в которых вся котловина обычно рассматривается в ранге провинции или подпровинции. Генетическое единство котловины отражается и в различных физико-географических районированиях Тянь-Шаня и вообще Ср. и Центр. Азии.

Для оценок территорий или соответствующих экосистем на базе выявленных гомологических черт можно предложить в предваритель-

ном порядке балльную шкалу, основанную на показателях таксономического и ареального разнообразия, а также на степени эндемизма компонентов естественных сообществ (табл. 9). Сами по себе показатели такого рода могут сравниваться для сообществ любой степени родства, т. е. по существу они (показатели) отражают аналогические черты, однако основанные на филогенетических параметрах. При этом без сомнения можно утверждать, что степень разнообразия указанных параметров пропорциональна степени информативности данных сообществ и соответственно степени их ценности для научного изучения. Естественно, здесь нужна еще поправка на степень предварительной изученности, ибо даже крайне бедные, но малоисследованные территории могут дать нам больше знаний, нежели богатые и разнообразные, но уже детально изученные. Впрочем, полной завершенности исследований не приходится ждать перед лицом особой динамичности нашей эпохи, связанной с деятельностью человека.

На базе указанных в табл. 9 показателей проведено сравнение трех исследованных регионов с приведением как конкретных суммарных величин филогенетического и ареального разнообразия, а также своеобразие (степени эндемизма), так и соответствующих балльных оценок.

В заключение этого краткого обзора подчеркнем, что выявленное своеобразие трех районов по гомологическим признакам оказывается намного более резким, нежели по аналогическим, даже на уровне родов. Кроме того, сопоставление с материалами для прилежащих территорий даже при самом первом беглом анализе показывает территориальную ограниченность ботанического сообщества Бабатага регионом, лежащим к югу от Гиссара и в промежутке между Кугитангом и Вахшским хребтом. Для сообществ аридных и семиаридных частей котловины Иссык-Куля характерна приуроченность лишь к Центр. Тянь-Шаню (включая бассейн Сары-Джаза), хотя отдельные их элементы появляются также в Кашгарии и в Зап. Монголии. Среднегорные и высокогорные сообщества также тяготеют к востоку, хотя встречаются и на севере в Заилийском Алатау, и на западе, в Киргизском и Ферганском хребтах. Ареалы отдельных видов, конечно, могут быть намного шире, вплоть до космополитических.

Таблица 9

Оценочные баллы филогенетического (таксономического) и ареального разнообразия и степени эндемизма естественных сообществ и территорий

Количественные показатели	Баллы				
	1	2	3	4	5 и т. д.
Число видов сосудистых растений в доминирующих формациях (иногда в группах формаций)	до 25	26—50	51—75	76—100	101—125
Число видов позвоночных животных, занесенных в Красную книгу из состава постоянно обитающих	0	1	2	3	4

Количественные показатели	Базы				
	1	2	3	4	5 и т.д.
Число видов птиц в доминирующих классах ассоциаций-формаций	до 10	11—20	21—30	31—40	41—50
Число видов амфибий и рептилий в доминирующих классах ассоциаций-формаций	до 2	3—4	5—6	7—8	9—10
Число видов коллембол в доминирующих ассоциациях (группах ассоциаций)	до 5	6—10	11—15	16—20	21—25
Индекс видового разнообразия птиц (по энергетике или численности с биомассой), бит	до 1	до 1,5	до 2	до 2,5	2,6—3,0
Индекс видового разнообразия сообщества коллембол (по численности), в бит	до 1	до 1,5	до 2	до 2,5	2,6—3,0
Индексы ареального разнообразия (при сравнимых ареальных группах) сообществ, бит	до 0,5	до 1	до 1,5	до 2	2,1—2,5
Участие узкоареальных видов в сообществе (по обилию или метаболизму), %	до 5	6—10	11—15	16—20	21—25
Участие узкоареальных и среднеареальных видов (до южнопалеарктических и близких групп) в сообществе, %	до 10	11—20	21—30	31—40	41—50

В целом низкогорья имеют во всех трех районах более ограниченные ареалы свойственных им сообществ. при этом особенно важно, что эти ареалы быстро уходят за пределы нашей страны и практически не представлены ни в одном из существующих заповедников. Особенно это бросается в глаза для аридных ландшафтов запада Иссык-Кульской котловины.

В последнее время заметно усилилось внимание к охране котловины Иссык-Куля, однако одновременно здесь же наблюдается «курортный бум», угрожающий в первую очередь прибрежным участкам. Поэтому актуальной задачей остается для научной общественности разъяснение необходимости сохранения эталонных участков коренных и малоизмененных сообществ этого района.

ПЕРСПЕКТИВЫ БИОСФЕРНОЙ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ И БОНИТИРОВКИ

Выявление степени сходства и различия в двух аспектах — аналогическом и гомологическом — позволяет выявить наиболее интересные с научной точки зрения сообщества и экосистемы и

соответственно территории, которые следует считать наиболее ценными, наиболее заслуживающими специальной охраны в качестве эталонных участков биосферы.

Биосферная бонитировка должна охватывать не только территории вне заповедников, но также и сами заповедные территории, которые до сих пор полностью не оценивались с биосферных позиций в качестве эталонных участков. Более того, такая оценка призвана также более осмысленно и упорядоченно организовать охрану территорий заповедников, усовершенствовать их режим и повысить научное значение.

Разработка бонитировочных шкал и принципов балльной оценки, как говорилось, зависит от наличия данных по инвентаризации конкретных территорий. Предварительные примеры такого рода оценок приведены в двух предыдущих разделах. Здесь целесообразно обсудить в порядке постановки вопроса на перспективу некоторые достоинства и недостатки балльных методов. В табл. 10 приведены суммы оценочных баллов для исследованных сообществ трех районов как по продукционно-размерным признакам, так и по признакам разнообразия таксономической и ареальной структуры сообществ. Для самой общей оценки всей территории введены показатели усредненного балла (вернее, усредненной суммы баллов) в расчете на одно сообщество из представленных в регионе. При этом мы стремились, естественно, сравнивать сообщества одного ранга.

Приведенные в табл. 10 цифры отражают оценки на базе аналогических показателей, хотя в столбце II и приведены данные, связанные с гомологическими характеристиками. Это сразу же указывает на то, что данные таблицы при окончательных оценках должны корректироваться собственно гомологическими сведениями о составе сообществ, своеобразии этого состава, о конкретных очертаниях большинства ареалов и т. п.

В какой степени приведенные в табл. 10 цифры отражают общее впечатление, сложившееся в процессе изучения трех районов и при анализе полученных количественных показателей? В целом можно констатировать хорошее совпадение впечатления об информативности (в количественном смысле) представленных в разных районах экосистем с полученными оценками. При усредненных показателях, правда, следует иметь в виду, что включение в общий расчет бедных и простых ценозов (высокогорья, каменистые пустыни) может несколько уменьшить общую оценку, даже если общее количество сообществ оказывается большим.

Видимо, число сообществ (одного ранга) должно вносить коррекцию в общую оценку всей территории. Правда, на уровне классов формаций все три наших территории равны (имеют по три таких класса), однако высокое ценотическое разнообразие на более дробном уровне в бассейне Чон-Кызыл-Су требует соответствующей коррекции в сторону увеличения оценки. Это увеличение по усредненному баллу автоматическим образом произойдет даже в том случае, если мы «уберем» высокогорные бедные и простые ценозы (которые в Бабатаге, напр., отсутствуют лишь из-за небольших высот). Тогда общие оценки по Бабатагу и Чон-Кызыл-Су окажутся ближе друг к другу, но все же первый район останется на первом месте, и это будет вполне справедливо.

Таблица 10

Суммы оценочных баллов продукционно-размерных (I) и ареально-филогенетических (II) итоговых показателей для сообществ трех изученных районов

Район исследований, название сообщества	I	II	Всего
Центральный Бабатаг			
Эфемеровые травяные сообщества:			
низкотравные злаковники с осокой и разнотравьем	30	59	89
высокотравные злаковники с крупнотравьем	45—52	79	124—131
комплексы злаковников и полынных	49—50	82	131—132
Лиственные редколесья (шибляки):			
фисташники с парнолистником на эродированных участках	53—54	90	143—144
фисташники с бухарским миндалем на плато	53	79	132
Хвойные редколесья:			
арчевник с участием элементов шибляка и чернолесья	52	70	122
Усредненный балл на одно сообщество	47—49	76	124—125
Бассейн р. Чон-Кызыл-Су, Терской-Ала-Тоо			
Горные карагановые злаково-разнотравные степи:			
сухие типчаково-полынные степи с караганой	33—43	46—49	79—92
луговые степи с караганой	50	60	110
луговые злаково-разнотравные красочные степи	48	54	102
Хвойные леса, редколесья и стланики:			
еловые леса и редколесья	49—52	63—65	112—117
арчевые стланики	45	70	115
Горные луга и пустоши:			
среднегорные и субальпийские злаково-разнотравные луга	39—43	64—72	103—115
влажные альпийские луга и кобрезники	35	64	99
субальпийские лугостепи	32	61	93
субнивальные подушечники с дриадантой	20	37	57
Усредненный балл на одно сообщество	39—41	58—59	97—100
Западная часть Иссык-Кульской котловины			
Пустыни и полупустыни каменистые:			
реомюриево-симпегмовые пустыни	21	23	44
караганово-эфедровые и ковыльково-полынные комплексы	30—44	50—58	80—102
Сухие степи предгорий и среднегорий	23—27	31—50	54—77
Горные луга и пустоши:			
остепненные низкозлаковые луга	28	56	84
альпийские луга и кобрезники	32	59	91
субнивальные луговины и подушечники	14	46	60
Усредненный балл на одно сообщество	27—28	44—49	69—79

В целом, как нам представляется, балльный метод оценок территорий и отдельных сообществ весьма перспективен, достаточно единообразен и сравним. Получаемые даже в первом приближении данные, основанные на вполне конкретных количественных показателях, могут правильно отражать потенциальное количество научной информации в имеющихся сообществах и частично — степень их своеобразия.

Развитие работ по экосистемной и биосферной инвентаризации и бонитировке на основе принципов синтетической биогеографии тесно связано в первую очередь с перспективами исследований в заповедниках нашей страны, с перспективами совершенствования заповедной сети и организационных форм координации такого рода работ. Здесь имеется немало трудностей, связанных с ведомственной раздробленностью и с уже привычным укладом мышления большинства исполнителей и отдельных руководителей.

В наших заповедниках исследования на аутоэкологическом, популяционном уровне традиционно более сильные и развиты, нежели на синэкологическом. Особенно большие успехи достигнуты в изучении экологии разных видов копытных, грызунов, пушных зверей и охотничье-промысловых птиц. В то же время экосистемные и биосферные изыскания требуют проведения работ на синэкологическом, ценоотическом уровне мышления, т. е. на уровне комплексов видов и даже всего биотического сообщества. Такого рода подходы обычно ближе и понятнее геоботаникам, лесоведам, зоологам, изучающим сообщества отдельных групп животных (сообщества птиц, амфибий и рептилий, почвенных животных, беспозвоночных травяного яруса и т. п.), почвоведом и геохимикам, занятым раскрытием биогеохимических потоков и циклов в системе растительность — подстилка — почва, экологам-биогеографам, исследующим состав сообществ, строение и функционирование экосистем разного типа и разного ранга. Некоторые заповедники (напр., Центрально-Лесной, Центрально-Черноземный) сыграли заметную роль и в развитии синэкологических направлений, но в целом эта область до сих пор остается менее разработанной, а часто и вообще почти не затронутой.

Каким же образом можно развивать диктуемое современными тенденциями в науке синэкологическое направление? Как разумнее всего использовать имеющийся потенциал в самих заповедниках и научные силы других учреждений, проводящих работу на базе заповедников? Какие из традиционных подходов уже изжили себя, что можно лишь частично изменить и модифицировать, что должно заменить старое, прийти ему на смену? Все эти вопросы неизбежно возникают при обдумывании перспектив внедрения экосистемных, синтетических направлений. И здесь, может быть, нелишне заметить, что внедрение новых концепций и методик вряд ли разумно осуществлять путем предварительной ломки традиционных подходов.

Гораздо правильнее на первых порах допустить параллельное сосуществование всех стилей работы, постепенно усиливая их взаимодействие на базе концепции экосистемы. Особенно важно опираться при этом на традиционный, но постоянно развивающийся метод фиксации природных процессов и явлений в форме ежегодных «Летописей природы».

Первым и очень важным шагом исследования сообществ и экосистем разного ранга и разного масштаба является ценотическая инвентаризация территории заповедника. Она включает как выявление системы биотических сообществ на основе соответствующего фитоценотического изучения, так и характеристику разных выделов на разном уровне подробности, но с обязательным охватом всех групп по меньшей мере многоклеточных организмов. Кроме того, указанная инвентаризация включает также ряд абиотических параметров, отражающих основные черты геофизического и геохимического режима.

При выделении и классификации природных ресурсов до сих пор в первую очередь рассматривают их в качестве источника вещества или энергии. Однако не надо забывать и третье важнейшее свойство природных комплексов — информацию в широком естественнонаучном понимании этого слова. Информация тесно связана с разнообразием окружающей природной среды. Если вещественно-энергетический подход к природным ресурсам отдает приоритет количеству, то информационно-вещественно-энергетический отдает приоритет качеству. Символами этого второго подхода могут служить такие понятия, как стабильность, сбалансированность, регуляция, разнообразие. Здесь важно лишь подчеркнуть, что экологическое разнообразие территории представляет собой незаменимый природный ресурс, огромное национальное богатство.

Ценность экологического разнообразия окружающей среды складывается из двух главных составляющих. Во-первых, это источник стабильности, своеобразная буферная система в биосфере, способная гасить нежелательные флуктуации важных для жизни человека параметров окружающей среды. Можно напомнить о таких процессах, как регенерация кислорода и воды, стабилизация водного стока и детоксикация отходов или же просто красота и гармония природы, спасающая горожанина от вредных стрессов. Во-вторых, это источник сведений о конкретных проявлениях биосферных законов, источник информации в узком смысле этого слова, источник сведений о строении и свойствах различных природных комплексов, основа для долговременных слежений (мониторинга) за глобальными изменениями окружающей среды. Такие знания совершенно необходимы для требуемого самой жизнью резкого повышения уровня разработки экологических и биогеографических теорий, которые могли бы стать надежной научной основой природопользования.

Все сказанное определяет выдающуюся роль эталонных естественных сообществ и экосистем, охраняемых в неизменном состоянии и управляемых только естественными процессами, сложившимися на протяжении длительного времени развития нашей биосферы. Эти заповедные территории служат банками генофонда и ценофонда живой природы.

Большинство наших заповедников считаются комплексными, призванными охранять все компоненты природных систем. Однако их деятельность нередко бывает направлена на опеку лишь отдельных компонентов — обычно ценных крупных зверей и птиц. Излишний гротекционизм (направленный режим охраны) нередко вносит серьезные изменения в природные процессы, уводит экосистемы от их

изначального состояния. Кроме того, имеются и объективные причины (напр., малая площадь), в силу которых внешние влияния как бы «захлестывают» островок дикой природы. Все эти трудные проблемы усугубляются прямым нарушением существующих норм заповедного режима (покосы, рубки «ухода», заготовки дров, плодов и другое браконьерство). Понятие о биосферных заповедниках вселяет оптимизм в экологов и биогеографов, озабоченных состоянием охраны сообществ даже в пределах некоторых «комплексных» заповедников. Каким же должен быть биосферный заповедник?

Основная задача таких учреждений — охрана эталонных экосистем и постоянное слежение за их структурой и функционированием в связи с глобальными и местными флуктуациями природной среды. Легко видеть, что некоторая часть из уже существующих заповедников может служить основой для создания полноценных биосферных заповедников. Отличительными чертами биосферного заповедника следует считать, видимо, следующие: 1. Его территория обеспечивает естественную регуляцию типичных экосистем (относительно большие размеры и благоприятное положение по отношению к водному стоку — в верховьях бассейна). 2. Представленный набор экосистем и сообществ обладает высокой ценностью в качестве биосферных эталонов. Это предполагает, в частности, их ненарушенность, репрезентативность для территорий разного типа, высокое разнообразие сообществ и сильные градиенты условий среды. В этом плане особую ценность имеют заповедники, охватывающие ряд горных поясов и прилегающие равнинные участки. 3. Оснащенность оборудованием и состав исследовательского коллектива обеспечивают проведение регулярных долговременных комплексных исследований по инвентаризации и слежению (мониторингу) за многочисленными параметрами биотических сообществ и окружающей среды.

Все три условия обязательны. При наличии лишь первых двух заповедник можно считать кандидатом в биосферные. При наличии лишь третьего мы имеем не биосферный заповедник, а биосферную станцию, также необходимое учреждение для общей сети мониторинга. Можно сказать, что биосферные заповедники — это резерваты высшего класса, опорные пункты в общей сети охраняемых территорий, в той или иной степени также сохраняющих естественные сообщества.

Признание необходимости охраны не только генофонда, но и ценофонда нашей биосферы наталкивает на мысль использовать весь опыт охраны редких и исчезающих видов растений и животных применительно и к редким и исчезающим сообществам. Поэтому логически оправдано создание Красной книги редких и исчезающих сообществ (Второв, Степанов, 1978). Несмотря на явную аналогию с Красной книгой редких и исчезающих видов, а также некоторую общность с Зеленой книгой (список примечательных территорий, нуждающихся в охране), выявляется и большая специфика при подходе к спискам редких и исчезающих сообществ. Успех этого дела также связан с развитием работ по инвентаризации и оценке сообществ и экосистем, т. е. с работами по созданию соответствующего кадастра для территории нашей страны.

Значение предлагаемой вниманию читателя книги весьма разнообразно. Здесь и оригинальная разработка теоретических проблем современной биогеографии, и поиски новых разнообразных методических подходов к изучению растительного покрова и животного населения конкретных территорий, и тщательный анализ обширного фактического материала, собранного в биогеографически малоизученных регионах нашей страны. Это ставит настоящую монографию в ряд значительных биогеографических исследований нашего времени.

Современная биогеография, изучающая закономерности географического распространения живых организмов и их сообществ, приобретает все большее теоретическое и практическое значение. Ведущее место в ней отводится применению количественного и системного подхода, оценке ресурсов природной среды, индикации, экологическому мониторингу и прогнозам. Однако большинство исследований еще не отличаются в полной мере той разносторонностью и комплексностью, необходимыми для решения важных теоретических и практических задач, которые ставит перед нами жизнь. Тем более приятно отметить, что подготовленная к опубликованию работа сочетает в себе детальность конкретных характеристик с широтой их теоретического обобщения.

Особенно ценно, что исследования проведены в регионах, которые можно с полным правом назвать в биогеографическом отношении «белыми пятнами». Об этом свидетельствуют значительное количество описаний новых видов организмов, впервые опубликованные данные о численности, биомассе, продукции и энергетике различных компонентов биоценозов. Это потребовало разработки оригинальных методов исследования для групп организмов разной размерности и с учетом разного масштаба их участия в экологических процессах.

Работа пронизана динамическим подходом к изучению и оценке многочисленных связей между компонентами экосистем. Созданные авторами модели конкретных экосистем, которые являются эталонами природы, имеют принципиальное значение, так как могут с успехом использоваться при подобных исследованиях в других регионах.

При всевозрастающем воздействии человека на природную среду выбор эталонных участков биосферы, минимально затронутых антропогенным влиянием, представляется особенно актуальным, так как способствует их сохранению, изучению и дальнейшему использованию в качестве своеобразных «точек отсчета» при экологическом мониторинге и прогнозе. Это одна из важнейших задач в международных программах по охране природы, осуществляемых под эгидой ЮНЕСКО.

Несомненно, что теоретические и методические принципы, предложенные авторами, найдут широкое применение в работах, проводимых на базе существующих заповедников, и в первую очередь биосферных, а также при организации новых охраняемых территорий нашей страны. Поэтому предлагаемая книга окажется полезной для широкого круга практических работников охраны природы, лесного и сельского хозяйства.

Оригинальные описания экологии растений и животных, их разнообразных взаимосвязей, красочные фотографии, наглядные схемы и графики делают книгу популярной и доступной всем интересующимся живой природой и проблемами ее охраны — студентам, начинающим и зрелым исследователям, биологам, экологам и географам.

А. Г. Воронов и Н. Н. Дроздов

Абдусаламов И. А. Фауна Таджикской ССР, т. XIX, ч. 2. Птицы. Душанбе, 1973.

Александрова В. Л. Классификация растительности. Л., 1969.

Алешинская З. В., Бондарев Л. Г., Азыкова Э. К. и др. Материалы к стратиграфии и палеогеографии плейстоцена юго-восточной части Иссык-Кульской котловины.— В сб.: Физич. география Прииссыккуля. Фрунзе, 1970.

Арманд Д. Л. Некоторые задачи и методы физики ландшафта.— В сб.: Геофизика ландшафта. М., 1967.

Арманд Д. Л. Наука о ландшафте. М., 1975.

Базилевич Н. И. Обмен минеральных элементов в различных типах степей и лугов на черноземных, каштановых почвах и солонцах.— В сб.: Проблемы почвоведения. М., 1962.

Базилевич Н. И., Родин Л. Е. Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах растительности Земли.— В сб.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л., 1969.

Вальтер Г. Растительность земного шара. М., 1968, т. 1; 1974, т. 2; 1975, т. 3.

Виленкин Б. Я. Оценка энергетики популяций и структура простых донных сообществ.— Автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук. М., 1972.

Воронов А. Г. Биогеография (с элементами биологии). М., 1963.

Воронов А. Г. Биогеография сегодня и завтра.— Вестн. МГУ, сер. геогр., вып. 5, 1967.

Воронов А. Г. Геоботаника. М., 1973.

Воронов А. Г. Общие вопросы биогеографии и ее основные направления на современном этапе.— Итоги науки и техники. Биогеография, т. 1. М., 1976.

Второв П. П. Биоэнергетика и биогеография некоторых ландшафтов Терской-Ала-Тоо. Фрунзе, 1968.

Второв П. П. Проблемы изучения наземных экосистем и их животных компонентов. Фрунзе, 1971.

Второв П. П. Характеры ареалов горных птиц в связи с современной и прошлой обстановкой.— В сб.: Структура и динамика компонентов природы Тянь-Шаня. Фрунзе, 1973.

Второв П. П. Экосистемный аспект развития биогеографии.— В сб.: Биотические компоненты наземных экосистем Тянь-Шаня. Фрунзе, 1974.

Второв П. П. Осенние группировки птиц хребта Бабатаг.— Зоол. ж. 1974 а, т. 53, вып. I.

Второв П. П. Об охране природных комплексов котловины озера Иссык-Куль.— В сб.: Научные основы охраны природы, вып. III. М., 1975.

Второв П. П. Летние группировки птиц запада Иссык-Кульской котловины (Тянь-Шань).— Экология, 1977, № 1.

Второв П. П., Дроздов Н. Н. Биогеография материков. М., 1974.

Второв П. П., Дроздов Н. Н. Рассказы о биосфере. М., 1976.

Второв П. П., Дроздов Н. Н. Биогеография. М., 1978.

Второв П. П., Макеев В. М. Характеристика территории как первый этап биосферной бонитировки (на примере хребта Бабатаг).— В сб.: Научные основы охраны природы, вып. IV. М., 1976.

Второв П. П., Мартынова Е. Ф. Динамика сообщества коллембол (биомасса и численность под тяньшанской елью). Фрунзе, 1974.

Второв П. П., Перешкольник С. Л. Рептилии аридных территорий Прииссыккуля.— В сб.: Физическая география Прииссыккуля. Фрунзе, 1970.

Второв П. П., Степанов Б. П. Ценность экологического разнообразия и охрана естественных биотических сообществ.— Природа, 1978, № 8.

Второва В. Н. Деструкция лесной подстилки под пологом тяньшанской ели.— В сб.: Биотические компоненты наземных экосистем Тянь-Шаня. Фрунзе, 1974.

Второва В. Н. Биологическая продуктивность и обменные процессы в ельниках Тянь-Шаня.— Автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. географ. наук. М., 1975.

Гаврилюк Ф. Я. Бонитировка почв. М., 1970.

Герасимов И. П. Дальнейшие задачи географии в системе наук о Земле и ближайшие перспективы развития новых научных направлений.— В сб.: Развитие наук о Земле в СССР. М., 1976.

Гиляров М. С., Чернов Ю. И. Охрана животного мира СССР. Наземные беспозвоночные.— Природа, 1977, № 11.

Глазовская М. А. Почвы равнинной части Иссык-Кульской котловины.— Тр. ИГ АН СССР, 1953, т. 49, вып. 3.

Дарлингтон Ф. Зоогеография. Географическое распространение животных. М., 1966.

Дылис Н. В. Основы биогеоценологии. М., 1975.

Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека. М., 1968.

Жизнь растений, ч. 1. М., 1974.

Зворыкин К. В. Сельскохозяйственная типология земель для кадастровых целей.— Вопросы географии. Сб. 67. М., 1965.

Зимица Р. П. Закономерности вертикального распределения млекопитающих. М., 1964.

Злотин Р. И. Жизнь в высокогорьях (Изучение организации высокогорных экосистем Тянь-Шаня). М., 1975.

Иванов А. И. Птицы Памиро-Алая. Л., 1969.

Ивлев В. С. Энергетические основы проблемы биологической продуктивности.— В сб.: Вопросы экологии. Киев, 1962.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973.

Кожевникова Н. Д. К фитоценологии еловых и елово-пихтовых лесов.— В сб.: Еловые леса Тянь-Шаня. Фрунзе, 1976.

Кожевникова Н. Д., Трулевич Н. В. Сухие степи Внутреннего

Тянь-Шаня (Влияние выпаса на растительность и возрастной состав популяций основных растений). Фрунзе, 1971.

Криницкая Р. Р., Кожевникова Н. Д. Меридиональный геоботанический профиль Западного Прииссыккуля (в бассейнах рек Тору-Айгыр и Улахол).—Изв. Киргизск. географич. об-ва. Фрунзе, 1970, вып. 8.

Кузякин А. П. К вопросу о характеристиках распространения наземных животных.—Вопросы географии. Сб. 24. М., 1951.

Мамытов А. М. Почвы Центрального Тянь-Шаня. Фрунзе, 1963.

Матюшкин Е. Н. «Смешанность» териофауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах среднего Сихотэ-Алиня.—Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие). М., 1972.

Мухина Л. И. Вопросы методики оценки природных комплексов.—Изв. АН СССР, сер. географ., 1970, № 6.

Мухина Л. И., Савельева В. В. Особенности рекреационной оценки среднегорной территории.—Изв. АН СССР, сер. географ., 1973, № 1.

Нейл С. География жизни. М., 1973.

Овчинников П. Н. О некоторых направлениях классификации растительности Средней Азии.—Изв. АН Таджик. ССР, отд. естеств. наук, 1957, № 18.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.

Паттен Б. Концепция информации в экологии. Некоторые аспекты поведения планктонных сообществ.—В сб.: Концепция информации и биологические системы. М., 1966.

Перешкольник С. Л. Земноводные Иссык-Кульской котловины.—В сб.: Биogeографические аспекты растительного и животного мира Прииссыккуля. Фрунзе, 1975.

Природа Киргизии. Фрунзе, 1972.

Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974.

Птушенко Е. С., Беме Р. Л., Флинт В. Е. и др. Справочник названий птиц фауны СССР. М., 1972.

Пузаченко Ю. Г., Мошкин А. В. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях.—Итоги науки, сер. геогр. Медицинская география, вып. 3. М., 1969.

Равкин Ю. С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск, 1973.

Рафес П. М. Роль и значение растительных насекомых в лесу. М., 1968.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М., 1979.

Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилович Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., 1968.

Соболев Л. Н. Очерк растительности Иссык-Кульской котловины. Фрунзе, 1972.

Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск, 1978.

Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии.—В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., 1964.

Сукачев В. Н. Лесоведение и биогеоценология. Лесоведение, 1967, № 2.

Сычевская В. И., Второв П. П. Синантропные мухи (Diptera) горной Киргизии.—Энтомологическое обозрение, 43, 4, 1969.

Тахтаджян А. Л. Флористическое деление суши и океана.—В кн.: Жизнь растений, т. 1. М., 1974.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974.

Формозов А. Н. Количественный метод в зоогеографии наземных позвоночных животных и задачи преобразования природы СССР.—Изв. АН СССР, сер. географич., 1951, № 2.

Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. Киев, 1971.

Чельцов-Бebutov А. М. Зоогеографическое картографирование и ландшафтоведение.—Ландшафтный сборник. М., 1970.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975.

Щукина О. Е. Природные особенности ущелья р. Варзоб. Климат.—В кн.: Флора и растительность ущелья р. Варзоб. Л., 1971.

Эшби У. П. Принципы самоорганизации.—В сб.: Принципы самоорганизации. М., 1966.

Cagri F., H. Mooney. Mediterranean type ecosystems: Origin and structure. Springer-Verlag. New York, 405 (ed), 1974.

Cody M. L., J. M. Diamond. Ecology and evolution of communities, Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 1975.

Dasman R. F. Classification and use of protected natural and Cultural areas. IUCN, Morges, 1973.

Fuentes Eduardo R. Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. Ecology, 1976, 57, N 1.

IUCN. Biotic provinces of the world. Occ. papers of IUCN, 1974, N 9, Morges.

IUCN. First draft of a world conservation strategy, 1978, Morges.

Karr J. Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. Ecol. Monogr. 1971, 41, N 3.

Karr J. Within- and between-habitat avia diversity in African and neotropical lowland habitats. Ecol. Monogr, 1976, 46, N 4.

Karr J. Ecological correlates of rarity in a tropical forest bird community., "Auk.", 1977, 94, N 2.

Lindeman R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology, 1942, 23, 399-418.

Mac Arthur R. H. On the relative abundance of bird species. Nat. Acad. Sci. Proc., 1957, 43.

Mac Arthur R. H. Geographical ecology Harper and Row. New York—London, 1972.

Mac Arthur R. H., E. O. Wilson. The theory of island biogeography. Princeton Univ. New York, 1967.

Milner C., R. E. Hughes, C. H. Giminyham, G. R. Milner, R. O. Slathyer. Methodes for measurement of the primary production of grasslands. "JBP Handbook n. 6". London, 1967, 150 pp.

Pearson David L. The reaction of foliage complexity to ecological diversity of three Amazonian bird communities. Condor, 1975, 77, N 4, 453-466.

Raitt R. J., Maze R. L. Densities and species composition of breeding birds of a creosotebush community in southern New Mexico. Condor, 1968, 70.

Udvardi M. D. F. Dynamic zoogeography. Reinbold Book Corp. New York, 1975.

Vtorov P. P. The bird populations in some ecosystems of Central Tien-Shan. Abstr. 15 Congr. Intern. Ornith. The Hague. 1970.

Whittaker R. H. Community and ecosystems. The Mac Millan Comp. New York, 1971.

Whittaker R. H. Evolution and measukement of species diversity. *Taxon* 21, 1972, 213-251.

Цветные фотографии выполнены В. Н. Второвой

- Введение — 5
Необходимость эталонных участков природы — 5
Синтетическая биогеография и оценка эталонных территорий — 5

**НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СОВРЕМЕННОЙ
БИОГЕОГРАФИИ — 9**

- Предмет и задачи — 10
Основные принципы строения и функционирования экосистем
и биосферы в целом — 11
Принципы биогеографического анализа на филогенетической основе — 21
Подходы к биогеографическому разделению территории — 30

**ПОДХОДЫ К БОНИТИРОВКЕ И ВЫБОРУ ЭТАЛОННЫХ
УЧАСТКОВ ПРИРОДЫ — 33**

- Характеристики и сопоставление территорий — 34
Проблема критериев — 35

**БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ
ТРЕХ ИЗБРАННЫХ РАЙОНОВ — 43**

- Приемы и методы определения количественных характеристик
биотических сообществ, выбор ключевых групп — 44
Центральный Бабатаг — 51
Бассейн р. Чон-Кызыл-Су, хр. Терскей-Ала-Тоо — 83
Западная часть Иссык-Кульской котловины — 148

СРАВНЕНИЯ И ВЫВОДЫ — 180

- Некоторые аналогические особенности экосистем — 180
Некоторые гомологические особенности экосистем — 187
Перспективы биосферной инвентаризации и бонитировки — 191
Заключение — 196
Послесловие — 198
Литература — 200

Второв П. П., Второва В. Н.

В 87 Эталоны природы (Проблемы выбора и охраны).—
М.: Мысль, 1983.— 205 с., ил., карт., схем.
1 р. 60 к.

В книге дается широкое представление о биосфере и закономерностях ее развития, о том, что необходимо выделять, всесторонне изучать и охранять ее образцы-эталоны, которые сохранились до сих пор ненарушенными.

На примере трех горных районов Средней Азии показывается удивительное разнообразие животного и растительного мира, изучение которого позволит создать научную основу охраны и рационального использования природных ресурсов.

В 2001050000-112 **104-82**
004(01)-83

ББК 28.088
57(069)

ИБ № 3089

Петр Петрович Второв
Вера Николаевна Второва

ЭТАЛОНЫ ПРИРОДЫ
(ПРОБЛЕМЫ ВЫБОРА И ОХРАНЫ)

Заведующий редакцией **О. Д. Катагощин**
Редактор **Г. Е. Матвеева**
Редактор карт **О. Р. Трифонова**
Младший редактор **Л. И. Васильева**
Оформление художника **В. Я. Мирошниченко**
Художественный редактор **А. И. Ольденбургер**
Технический редактор **Ж. М. Голубева**
Корректор **В. В. Углонова**

Слано в набор 05.12.81. Подписано в печать 04.11.82. А04919. Формат 60×90^{1/16}. Бумага офсетная № 1. Гарн. «Таймс». Офсетная печать. Усл. печатных листов 13. Учетно-издательских листов 16,06. Усл. кр.-отт. 49,75. Тираж 30 000 экз. Заказ № 3751. Цена 1 р. 60 к.

Издательство «Мысль». 117071. Москва, В-71, Ленинский проспект, 15.

Ордена Октябрьской Революции и ордена Трудового Красного Знамени Первая Образцовая типография имени А. А. Жданова Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, М-54, Валовая, 28.