

М.С.Стишов

ОСТРОВ ВРАНГЕЛЯ

- эталон природы и
природная аномалия



М. С. СТИШОВ

ОСТРОВ ВРАНГЕЛЯ

— ЭТАЛОН ПРИРОДЫ
И ПРИРОДНАЯ АНОМАЛИЯ

Йошкар-Ола
Издательство Марийского полиграфкомбината
2004

Стишов М. С. **Остров Врангеля — эталон природы и природная аномалия.** Йошкар-Ола: Издательство Марийского полиграфкомбината, 2004. — 596 стр.+1 вкл.

Книга посвящена природе первого арктического заповедника «Остров Врангеля», которому в 2001 г. исполнилось четверть века. Уникальный природный комплекс входящих в состав заповедника островов Врангеля и Геральд дает возможность на его примере показать многие характерные особенности неживой природы, растительного и животного мира подзоны арктических тундр, тундровой зоны и всей Арктики в целом, а также продемонстрировать целый ряд важных и интересных общебиологических явлений и закономерностей. В книге фактически подведены итоги разнообразным исследованиям, начатым еще в конце прошлого века и особенно интенсивным в последние 25 лет, в период существования заповедника. Охарактеризованы основные компоненты природы островов, описаны наиболее существенные природные явления, процессы и закономерности. При этом в каждом разделе проводится сопоставление с другими районами Арктики, что позволяет выявить общие черты арктических природных комплексов и уникальные особенности, свойственные именно острову Врангеля.

Для широкого круга читателей, интересующихся арктической природой.

УДК 502
ББК 26.89

ISBN 5-87898-245-5

© М. С. Стишов, 2004
© Издательство Марийского полиграфкомбината. 2004

ПРЕДИСЛОВИЕ

Более 20 лет назад, в 1980 году, произошло два события, фактически определивших мою жизнь на эти два десятилетия. Во-первых, вышла замечательная книга известного эколога-тундроведа Юрия Ивановича Чернова «Жизнь тундры». Во-вторых, еще будучи студентом географического факультета МГПУ (тогда МГПИ им. В.И. Ленина), я впервые оказался на острове Врангеля.

Книга Ю.И. Чернова, написанная прекрасным языком и совершенно уникальным образом сочетающая в себе строгую научность, насыщенность информацией и популярность изложения, укрепила мой интерес к тундрам, возникший во время моих поездок на Европейский Север — в район Воркуты, на Полярный Урал, Кольский полуостров. Собственно и остров Врангеля я выбрал в качестве места для летней практики и сбора материалов для дипломной работы потому, что меня, заинтригованного рассказом Юрия Ивановича, потянуло в более высокоширотные, нежели те, что я видел раньше, районы, дабы своими глазами увидеть иные варианты тундр и их обитателей. На острове Врангеля существовал единственный в то время в России арктический заповедник. Соответственно, не надо было пристраиваться к какой-либо экспедиции, оказалось достаточно письма в заповедник с предложением поработать в течение лета, так чтобы зарплата окупила дорожные расходы.

Остров очаровал меня с первого дня пребывания на нем, когда, устроившись в одном из домиков заповедника, я вышел «за околицу». И всю ночь, совершенно обалдевший, бродил по пробуждающейся тундре, где на проталинах токовали столь экзотические для меня тогда исландские песочники, среди еще мощных сугробов и в парничках под ледяными корочками уже цвел ярко-розовый проломник, а над головой то и дело пролетали стаи белых гусей. Затем были работа на птичьих базарах, встречи с белыми медведями, наблюдения за моржами и розовыми чайками и многое-многое другое. Все это, включая также стиль и образ жизни на острове, настолько пришлось мне по душе, что на следующий год, уже в последнее студенческое лето, я приехал сюда снова, а по окончании института вообще переехал из Москвы на остров, устроившись на работу в заповедник, в котором и проработал все последующие годы.

Будучи изначально орнитологом (с географическим уклоном) и занимаясь изучением фауны и населения птиц острова, первое время я преимущественно ими и интересовался, хотя конечно нельзя было оставаться равнодушным и к таким «достопримечательностям» как белые медведи, овцебыки, моржи и другие животные. Однако довольно скоро выяснилось, что на острове очень много иных ужасно интересных вещей, которые все больше и больше захватывали мой интерес. Первым «виноват» в этом был, очевидно, Даниил Иосифович Берман, который, будучи тогда заведующим лабораторией биоценологии магаданского Института биологических проблем Севера, посетил остров и, осмотревшись в одном из его центральных районов, произнес обращенную к нам, сотрудникам заповедника, знаменательную фразу: «Ребята, вы живете в плейстоцене!» Это собственно и послужило толчком для моего увлечения биогеографией и палеогеографией острова,

для реализации которого пришлось углубиться (не занимаясь этим профессионально) в энтомологию, ботанику и другие науки.

Ну, а в дальнейшем мне довелось общаться со многими работавшими на острове учеными самых разных специальностей, читать их труды и отчеты, а также непосредственно принимать участие в самых разных работах, от изучения миграций белых медведей с помощью спутниковой телеметрии до исследований пространственной структуры микропопуляций редчайших эндемичных для острова видов растений. Все это позволило мне быть в курсе фактически всех связанных с островом проблем и довольно полно представлять себе все, что известно о нем, его истории, растительном и животном мире.

Надо сказать, что к началу 90-х годов остров Врангеля был, как впрочем остается и до сих пор, пожалуй, наиболее биологически изученной арктической территорией. Достаточно указать, что представителями этих наук были опубликованы сотни научных статей, изданы монографии и защищены несколько диссертаций, полностью или большей частью посвященных острову. При этом на острове во многих направлениях в ботанике, энтомологии, почвоведении были сделаны совершенно уникальные находки и открытия. Все это, однако, оставалось достоянием лишь научной общественности, причем, часто не выходя за рамки определенной специальности. Для прочей же публики остров как был, так и оставался «родильным домом белых медведей» и местом удачной акклиматизации овцебыков, а более интересующиеся знали также о единственной в Азии крупной колонии белых гусей, да о крупных лежбищах моржей. В последние годы «общественным достоянием» стало также выдающееся палеонтологическое открытие — на острове были найдены останки мамонтов, населявших его всего лишь 3,5—4 тыс. лет назад (тогда как ранее полагалось, что все они исчезли с лица Земли 10—12 тыс. лет назад). Этим собственно и исчерпывалось, да и исчерпывается «общее знание» об острове. Начавшиеся на острове с 90-х годов активные зарубежные кино- и фотосъемки, призванные ознакомить мир с уникальной природой острова (а на самом деле — укрепить материальное положение заповедника, а в первую очередь организаторов и консультантов, помогающих эти съемки осуществлять), принципиально мало что изменили. Снимать продолжали наиболее выигрышные (или как их называют организаторы всех этих съемок — «харизматические») объекты: белых медведей, моржей, моржей с белыми медведями, белых медведей с моржами, иногда овцебыков и белых гусей. С финансовой стороны оно понятно — кто же будет хорошо платить за съемки цветочков или маловыразительных жучков, но в плане так называемого «экологического просвещения» все это привело к созданию весьма одностороннего облика острова. Для большинства он продолжает оставаться снежной пустыней, окруженной вечно покрытым льдами морем, поскольку примерно в такой обстановке снимаются все наиболее интересные сцены из жизни «харизматических» животных.

Самое же поразительное это то, что, как выяснилось, сами сотрудники заповедника в большинстве своем весьма недалеко ушли в плане знаний о «своей» территории. Научный отдел заповедника традиционно всегда был преимущественно зоологическим, причем состоящим почти исключительно из орнитологов и териологов. В определенные периоды в его составе присутствовали ботаник и энтомолог, но основной объем, например, ботанических исследований проводился так называемыми «сторонними специалистами», в данном случае сотрудниками Ботанического института. Соответственно, научные сотрудники, а также постоянно участвующие в полевых работах сотрудники отдела охраны, хорошо ориентировались в том, что касалось млекопитающих, а также не-

которых птиц, вроде белой совы, белого гуся, черной казарки и обитателей птичьих базаров. Уже на уровне мелких куликов и воробьиных птиц, не говоря уж о растениях и тем более насекомых, начинались сложности. Я не говорю об умении различать эти виды, знать о них все подробности — это удел специалистов. Речь идет о том, что большинство людей, основной обязанностью которых является охрана природного комплекса острова, имели и имеют о нем довольно поверхностные представления, часто не имея понятия о многих его уникальных чертах и компонентах. Крайним случаем явилась ситуация, когда оказалось, что среди реальных сотрудников заповедника нет никого, кто бы знал, как выглядят и где конкретно произрастают три вида редчайших эндемичных для острова растений, открытых петербургскими ботаниками в конце 80-х годов. Когда же я все это выяснил, с помощью тех же ботаников, и пришел к директору с предложением разработать специальные меры для обеспечения сохранности их популяций, то он был весьма озадачен, поскольку, проработав на острове почти 10 лет, впервые услышал о существовании подобных видов на вверенной ему территории.

Нет, я вовсе не собираюсь обвинять своих бывших и настоящих коллег в некомпетентности и профнепригодности. Их можно понять — все заняты своим делом, и далеко не у всех есть время и желание читать научные отчеты и статьи по совершенно иной специальности. Смежные знания приобретаются в основном в ходе общения, но если все кругом заняты в основном крупными позвоночными, то вокруг них все и вертится. Для того, чтобы оценить, например, значимость открытий, сделанных почвоведом, надо иметь хотя бы элементарную подготовку, которая у зоологов, как правило, отсутствует. Еще одним выходом могли бы быть популярные статьи и книги, которых об острове Врангеля написано немало, но и в них все о том же — медведи и моржи, овцебыки и гуси. И нигде нет данных, что около 40 (!) видов растений и насекомых встречаются только на острове Врангеля, причем многие из них обитают на площадях всего лишь нескольких сотен квадратных метров, что и составляет всю их мировую популяцию.

Так что подобная ситуация в общем-то понятна. Однако я глубоко убежден, что если для ботаника из академического института не то что простительно, а вполне естественно ничего не знать о фауне насекомых или птиц острова, то сотрудники заповедника обязаны знать, что у них есть на территории, которую они обязаны охранять и изучать, что про нее известно, а что нет, каковы ее отличительные и другие уникальные черты. При этом совершенно ненормален результат, который я получил, специально спрашивая наших сотрудников о том, чем конкретно занимался и что выяснил энтомолог, в течение нескольких сезонов изучавший на острове экологию шмелей. Кроме того, что он «изучал шмелей», никто ничего сказать не смог, за исключением лишь специалиста по песцу, который узнал, что гнезда шмелей иногда могут быть существенным подспорьем в питании его объекта. Вспоминается и печальное признание палеогеографа (того, кто нашел самого молодого мамонта), который со многими пытался говорить о своей работе и сказал: «Все мне охотно помогают, но я не ощущаю, что кто-либо действительно интересуется тем, что я делаю».

Что же касается меня, то, продолжая интересоваться самыми разными сторонами природы острова, я выяснил, что многие особенности повторяются в разных компонентах природы и природных явлениях. Так, например, повышенное видовое богатство обнаруживалось практически во всех группах растений и животных, а кроме того остров выделялся явно повышенным разнообразием растительности и животного населения, а также почв и даже форм микро- и нанорельефа. Эндемизм также оказался характерен для многих групп организмов, как и наличие во флоре и фауне реликтовых видов, но,

кроме того, на острове описаны весьма своеобразные, нигде ранее не встречавшиеся, а также явно реликтовые разновидности растительных и животных группировок и почвенных различий. При этом, если не считать конкретных эндемичных видов и разновидностей организмов и их сообществ, на острове не оказалось чего-либо особо существенного, чего не было бы в других арктических районах. Иное дело, что многие явления и процессы нигде более не были столь хорошо представлены или выражены, и, уж совершенно точно, нигде более в пределах подзоны арктических тундр не было описано большего разнообразия природных компонентов и процессов, их взаимодействий, представленных и проявляющихся одновременно на столь сравнительно небольшой территории. Постепенно я сформулировал для себя то, в чем, по моему мнению, заключается основная уникальность и неповторимость острова Врангеля, делающая его совершенно бесценным участком суши. Это то, что на нем выражены практически все основные особенности и свойства природных комплексов подзоны арктических тундр, а также процессы их формирования и развития, но выражены в своем максимальном разнообразии и зачастую с максимальной силой, нигде не имеющих себе равных. Причем, все это относится не только к композиции населяющих его видов, разнообразию и структуре растительных и животных группировок, но к таким вещам, как разнообразие популяционных структур, биоценологических взаимодействий и т.д. и т.п. Все это и дает основание говорить об острове одновременно как об эталоне арктических тундр и как о природной аномалии, резко выделяющейся богатством и разнообразием своего природного комплекса на фоне других арктических территорий.

Это также, в большинстве случаев остается не до конца понятным, и чаще всего об острове говорят и пишут либо как о типичном районе арктических тундр, запросто экстраполируя результаты своих исследований на другие территории подзоны, либо же, как о совершенно уникальном, ни с чем не сравнимом месте. И то и другое, однако, не совсем верно, а понимание эдакого проявляющегося на острове «единства противоположностей», то есть эталонности и уникальности его природы, достаточно важно не только для интерпретации результатов научных исследований, но и непосредственно для практики заповедного дела.

Собственно, с открытия того факта, что практически никто, в том числе, как ни печально, и сотрудники заповедника, занимающиеся его охраной и изучением, не имеет о природе острова Врангеля достаточно полного представления, и зародилась идея написания данной книги. Сначала я предполагал, что это должна быть сравнительно небольшая популярная книжка, дающая всем интересующимся природой Арктики несколько более разностороннее представление об острове. А также о том, как различные особенности его флоры и фауны, растительности и животного населения соотносятся с типичными для подзоны арктических тундр. Затем возникло желание сделать ее несколько более подробной, насытив фактическими данными, так чтобы ее можно было использовать в качестве некоего справочного пособия по острову, что, несомненно, пригодилось бы как для сотрудников заповедника, так и для многочисленных других специалистов, интересующихся островом. Когда же была собрана уже большая часть фактического материала, появился соблазн расширить разделы, касающиеся не только острова Врангеля, но арктических тундр и тундровой зоны в целом, дабы сделать более очевидной специфику острова, а заодно дать достаточно полное представление и об общем «устройстве» арктических природных систем и особенностях их компонентов. Для того, чтобы излагаемые факты могли быть восприняты как можно большим кругом потенциальных читателей и главное, по достоинству ими оценены, книгу пришлось снабдить довольно мно-

гочисленными вспомогательными материалами, дающими самое общее представление о рассматриваемых объектах и явлениях, на тот случай, если читатель имеет о них смутное представление. Ну и, наконец, никак нельзя было пройти мимо некоторых общих тундроведческих проблем, типа лемминговых циклов, а также удержаться от того, чтобы не использовать многие, особо подходящие примеры для демонстрации некоторых общебиологических и общегеографических закономерностей, выходящих за рамки не только «врангелевской», но и вообще арктической тематики (известно, что в сравнительно простых арктических экосистемах многие подобные закономерности и взаимосвязи выражены особенно четко в наиболее чистом виде).

В результате получилось произведение довольно неопределенного жанра, которое про себя я называю «популярной энциклопедией для научных сотрудников», имея в виду, что вряд ли это будет захватывающим чтением для совершенно неподготовленных читателей, но может быть интересным и полезным для тех, кто, имея определенную биологическую и (или) географическую подготовку и соответствующие интересы, хочет получить представление о природе арктических тундр или узнать подробнее о том, что выходит за рамки собственной специальности и преимущественных интересов.

Конечно же, предлагаемая книга наверняка содержит определенное количество недоработок, не совсем точных положений и более или менее устаревших данных и представлений, за что я заранее прошу извинения. Оправдываю себя лишь крайне широким кругом вопросов и проблем, с которыми мне пришлось столкнуться, а также стремительными изменениями в отдельных отраслях, в частности, в систематике некоторых групп растений и насекомых.

Надо также оговориться, что книга ориентирована, прежде всего, на читателя, имеющего биологические интересы. Поэтому я счел необходимым несколько более подробно изложить общие геологические, геоморфологические, почвоведческие и иные небологические представления, зная, что не все биологи обладают соответствующей подготовкой, хотя и довольно часто сожалеют об этом. С другой стороны, многие биологические понятия и представления приводятся без пояснений как общеизвестные факты. Сами же приводимые пояснения и определения также могут показаться специалистам слишком примитивными или излишними, а неспециалистам — недостаточными или малопонятными. В обоих случаях они иногда слишком пространны для книги, в общем-то, посвященной острову Врангеля. Все подобные недостатки — результат упомянутой неопределенности жанра, с которой автор не смог совладать из-за желания сделать данное произведение дающим как можно более полное представление о природе тундр и как можно более универсальным — пригодным для использования в разных целях разными группами читателей, что, вполне возможно, и было самой большой моей ошибкой.

Далее избранный мной порядок изложения, при котором я старался показывать сходные явления на разных объектах, обусловил наличие неизбежных повторов, а иногда и многократного повторения одних и тех же фактов. Это также может быть отнесено к недостаткам, но существенно облегчает то, что я хочу подсказать для тех, кто не поймет этого сразу — совершенно не обязательно читать все, от начала до конца. Все наиболее важные факты и положения приведены в книге нормальным шрифтом, тогда как более мелким изложены некоторые общие (вполне возможно хорошо известные читателю, а потому неинтересные) представления, различного рода пояснения, частные факты, особо интересные детальные описания и некоторые сравнительные материалы. Пропуск всех этих текстов, по идее, не должен повлиять на связность изложения, хотя кому-то они наверняка будут интересны и полезны.

Я буду весьма признателен за все критические замечания, указания неточностей и ошибочности излагаемых фактов и положений, хотя и должен сразу оговориться, что данная книга предполагалась быть чем угодно, но только не научной монографией, несмотря на то, что я включил в нее и некоторые свои представления и оценки тех или иных фактов и явлений. Надеюсь, что и наиболее придирчивые читатели оценят тот объем и то разнообразие сведений, с которыми я имел дело, и не будут слишком строги к данному труду.

Не считая, как я уже сказал, эту книгу целиком научным трудом (хотя, не буду отрицать, элементы такового все же присутствуют), я позволил себе многочисленными вольностями, в частности, не утруждая себя скрупулезными ссылками на литературные источники. Как правило, таковые имеются, если речь идет о более или менее частных исследованиях и фактах. Широко известные имена ученых в связи с их также хорошо известными идеями, гипотезами часто приводятся без ссылок на их труды, поскольку специалистам все они хорошо знакомы, а для неспециалистов будут лишь излишне перегружать текст. То же самое относится и к большинству вспомогательных материалов, являющихся, по сути, извлечениями из справочных и учебных пособий, то есть более или менее общим знанием. Отсутствуют также ссылки на публикации, посвященные именно острову Врангеля в тех случаях, когда речь идет об исследованиях, проводимых хорошо знакомыми мне людьми, результаты которых мне известны, прежде всего, из разговоров с ними. Имена же всех исследователей упоминаются, а кроме положенного списка цитированных работ я счел полезным включить в книгу и относительно полную научную библиографию по острову Врангеля, которая и представлена в приложении.

Определенную наукообразность придает книге постоянное употребление латинских названий растений и животных, чего избежать никоим образом нельзя, поскольку далеко не все из них имеют устоявшиеся русские названия (а многие вообще таковых не имеют). В тексте растения и животные приводятся в качестве примеров, но в приложении представлены списки всех известных для острова видов и подвидов более или менее хорошо изученных групп организмов.

Одной из моих целей была также оценка того, что и насколько полно нам известно об острове, что требует дополнительного исследования, а что все еще остается совершенно неизвестным. К сожалению, в последнее время научные исследования на острове практически прекратились. Сам заповедник, к своему 25-летию, из действительно научной организации превратился в преимущественно коммерческую, с основными заботами о проведении очередных коммерческих кино съемок для получения денег, необходимых для организации следующих аналогичных съемок. Надеюсь, что в скором времени это как-то должно перемениться, и уверен, что остров обладает огромным потенциалом для привлечения исследователей самых разных специальностей и возобновления широкомасштабных научно-исследовательских работ. Очень надеюсь, что предлагаемая книга тем или иным образом этому поспособствует, продемонстрировав привлекательность острова для изучения многих связанных с Арктикой, да и не только с Арктикой, проблем. В принципе же, я буду вполне удовлетворен, если она хоть сколько-нибудь поможет изменить представление об острове Врангеля как всего лишь о «родильном доме» белых медведей. Ей-богу, на острове очень много всего не менее, а то и более уникального, ценного и интересного, нежели только медведи, моржи и овцебыки.

Автор

АРКТИЧЕСКИЕ ТУНДРЫ И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ ПРИРОДНЫХ ЗОН

По всем основным особенностям своих природных комплексов остров Врангеля относится к подзоне арктических тундр — самому северному подразделению тундровой зоны, с чем сегодня согласно большинство географов, почвоведов, ботаников и прочих специалистов, касающихся вопросов природной зональности и работавших в приполярных районах.

Как отметил Ю.И. Чернов (1980), сам термин «арктические тундры» не совсем удачен, в частности из-за того, что часто воспринимается как обозначение всех тундр северного полушария. Более оправданным, по его мнению, было бы назвать их северными тундрами. Тем не менее, название это устоялось, к нему привыкли, и сейчас, в общем-то, нет особых оснований от него отказываться.

Наряду с достаточно строго определенной тундровой зоной существует целый ряд в большей или меньшей степени перекрывающихся понятий, которые также используются для обозначения различных широтных диапазонов природных условий в северной приполярной области. Это Арктика, Субарктика, Гипоарктика и т.д. Все они отражают те или иные аспекты проявления одной из основных географических закономерностей — *природной зональности*, которую также называют широтной, географической, ландшафтной.

Широтная зональность тепловых условий земной поверхности была известна еще античным географам, а в более близкие времена климатическая и ботаническая географическая широтная зональность установлена Александром Гумбольдтом. В конце прошлого века русский ученый В.В. Докучаев открыл закон «горизонтальной (широтной) зональности почв» и заговорил о зональности природы как целого. Поскольку почвы, по его выражению, являются «зеркалом ландшафта», то он писал о «почвенных, а, следовательно, и естественноисторических зонах».

Далее заговорили о широтной зональности грунтовых вод, стока и режима рек, стаивания сезонного снежного покрова, процессов выветривания, распределения гидрохимических разностей речных вод, геохимических процессов, геоморфологических процессов и т.д., постепенно приходя к выводу о зональности не только климата, почв и растительности, но и практически всего комплекса природных условий. Л.С. Берг писал уже о *ландшафтных зонах*.

Широтная зональность — результат неравномерного распределения солнечного тепла (радиации) на поверхности Земли, обусловленного ее шарообразностью, положением относительно Солнца и наклоном оси ее вращения. Этими же причинами, в сочетании с вращением Земли, вызывается существование барических поясов (поясов разного атмосферного давления) и в связи с которыми формируется система общей циркуляции атмосферы, обуславливающая неравномерное (зональное) распределение влаги.

Еще В.В. Докучаев и Г.Н. Высоцкий, в конце XIX — начале XX века, обратили внимание на связь размещения географических зон с показателями климатических условий, в особенности увлажнения. Докучаев первым и предположил, что в основе зональности лежит, прежде всего, различие в количестве тепла и влаги. Разработавший теорию географической зональности А.А. Григорьев более четко сформулировал вывод о том, что ее основа — это не только различия годового

радиационного баланса¹ и количества осадков, но и соотношение между ними, то есть основополагающим фактором широтной географической зональности является соотношение тепла и влаги.

А.А. Григорьев и М.И. Будыко сформулировали *периодический закон географической зональности*, отражающий связь географических зон с показателями теплового баланса и величиной увлажнения, выраженной так называемым *радиационным индексом сухости*, показывающим общее количество тепла по отношению к тому, которое требуется для испарения годовой суммы осадков. Согласно этому закону, внутри каждого широтного пояса, теплового по физической сущности и соответствующего определенному значительному интервалу величин радиационного баланса, «существует определенное соответствие границ природных зон изолиниям тех или иных значений радиационного индекса сухости». Причем, в разных поясах «одним и тем же значениям радиационного индекса сухости соответствуют природные зоны, сходные по ряду существенных признаков» (пустыни и леса умеренного, субтропического и тропического поясов). Авторами закона была составлена периодическая таблица природной зональности, основной недостаток которой, по мнению многих географов, это неоправданно большой диапазон радиационного баланса, принятый для *полярного пояса*, в результате чего в него вошли зоны не только арктических и субарктических ландшафтов, но и зоны умеренных широт.

По мнению Ф.Н. Милькова (1969), в крайних северных широтах основной принцип периодического закона Григорьева и Будыко уже не действует — дифференциация типов ландшафтов связана не с изменением условия увлажнения, а с термическими условиями. Лимитирующим фактором здесь является недостаток тепла, а не влаги, которой, при незначительной испаряемости, достаточно даже при малой годовой сумме осадков. Ф.Н. Мильков разработал свой вариант периодической системы, положив в основу выделения географических поясов географические циклы развития *биострома*², включающие пять градаций: пустыни — полупустыни — «степи» — «лесостепи» — леса. В тропическом, субтропическом и умеренном поясах все эти категории соответствуют определенным значениям коэффициента увлажнения и радиационного индекса сухости. Полярный же пояс как бы вынесен за скобки. В его пределах аналогичные градации, представленные соответственно полярными пустынями, арктическими тундрами, субарктическими тундрами, лесотундрой и тайгой, отвечают различным термическим условиям (интервалам средней температуры самого теплого месяца).

Говоря о широтной зональности³, важно помнить, что ее факторы охватывают весь

¹ Поступающее на поверхность Земли солнечное тепло называется *суммарной солнечной радиацией*, которая изменяется примерно от 60 ккал/см²/год в Арктике, до 200 ккал/см²/год в тропиках. Но главный показатель тепловых (термических) условий — *радиационный баланс земной поверхности* или *остаточная радиация*, то есть разность между суммарной солнечной радиацией, достигающей земной поверхности, и той ее частью, которая отражается и излучается обратно в мировое пространство. Величина радиационного баланса изменяется от 100 ккал/см²/год в тропиках, до всего лишь нескольких единиц, а иногда и отрицательных величин, у полюсов, и зависит прежде всего от отражающей способности земной поверхности — *альбедо*. Альбедо особенно велико именно в полярных районах, большую часть года находящих под снежным покровом, обладающим максимальной отражательной способностью (около 95%).

² По Е.М. Лавренко, биостром — это слой живого вещества, живой покров земной поверхности, включающий растительность и животное население.

³ Следует постоянно помнить, что зоны, называемые широтными, на самом деле не являются ни широтными, ни меридиональными. Их границы никак не соответствуют сетке географических координат, что является следствием сложного пространственного распределения значений индекса сухости, зависящего от особенностей распределения осадков, в зависимости от взаимного расположения суши и моря, особенностей рельефа и т.д. Поэтому может быть следует избегать эпитета «широтные», называя эти зоны географическими, природными, ландшафтными и т.д.

комплекс природных условий и природные зоны — это понятия физико-географические. В природе не существует особых геоморфологических, почвенных, растительных и прочих подобных зон. Однако, поскольку сила и характер воздействия климата на разные компоненты природных комплексов не одинаковы, то последние имеют разное значение для зональной типологии и «право на существование» получают также и частные схемы зонального деления — геоботанические, почвенные. Что же касается комплексных природных зон, то ведущая роль для их выделения и ограничения принадлежит, несомненно, растительному покрову, как компоненту наиболее физиономичному, наиболее непосредственно связанному с климатическими условиями и наиболее быстро реагирующему на их изменения.

При всем разнообразии существующих схем зонального деления суши, во всех их вариантах, в том или ином виде присутствует *тундровая зона* или *зона тундр*, под которой, в самом общем виде, понимаются приполярные районы, лишенные древесной растительности.

А.А. Григорьев в своем классическом труде «Субарктика» настаивает на необходимости выделения физико-географических зон и поясов на основе ведущих значений геофизически-климатических факторов и предложил схему зонального деления внетропических широт, базирующуюся на показателях радиационного баланса. Им были выявлены наиболее существенные *энергетические рубежи* разного уровня значимости, по которым и проведены границы зональных подразделений. Так, ближайшие к полюсу районы, к северу от 73° северной широты, выделяются им в качестве *Арктического пояса*, в пределах которого средние радиационные балансы всех месяцев имеют отрицательные значения. Южнее лежит *Субарктический пояс* (примерно от 67,3° до 73° северной широты), в котором радиационный баланс любого месяца меньше, чем в тропиках, но есть хотя бы один месяц с его положительным средним значением. Далее к югу следует *Умеренный пояс*, где летние значения радиационного баланса сходны с тропическими. В пределах Субарктики А.А. Григорьев выделяет *приарктическую* и *прибореальную* зоны, в которых положительные средние значения радиационного баланса наблюдаются в течение 1—2 и 3 месяцев, соответственно. Прибореальная зона делится на северную и южную подзоны.

Как уже неоднократно отмечалось в литературе, подобно понятиям «тайга», «степь», понятие «тундра» имеет как бы двойной смысл. Во-первых, под этим понимается вся тундровая зона, то есть широтный диапазон, в котором преобладают тундровые ландшафты, а, во-вторых, тундрами называют совершенно определенный тип растительных сообществ. При этом, далеко не все растительные группировки в пределах тундровой зоны могут быть причислены к тундровым, а собственно тундровая растительность не ограничена в своем распространении тундровой зоной.

Дело в том, что помимо рассмотренных нами зональных факторов среды, в природе действуют и многочисленные *азональные* (не зависящие от зонального количества тепла и влаги), в той или иной степени, видоизменяющие или «искажающие» идеальную картину зональной дифференциации. В масштабах всей Земли это отражается в неправильном расположении природных зон, несовпадением с сеткой географических координат, проявляющейся в отдельных регионах неполноте их спектров и т.д. В пределах же отдельных ландшафтов их влияние в основном заключается в перераспределении зональных количеств тепла и влаги в зависимости от рельефа (обращенные на юг склоны получают больше тепла, чем северные; увлажненность депрессий выше, чем возвышенностей и т.д.), а также в различиях характера грунта. В результате условия в пределах каждого ландшафта оказываются достаточно разнообразными, допускающими формирование растительных группировок разного типа. Так, в таежной зоне, помимо собственно тайги, представлены и безлесные болота, и пойменные луга, а местами и развеваемые пески. Особо эффектный пример — тугайные леса, произрастающие вдоль рек в пустынных зонах. Не является исключением и зона тундр, в которой также есть луга, болота и иные типы растительности, отличающиеся от собственно тундровой. С другой стороны, в более южных зональных подразделениях, в подходящих условиях, могут развиваться вполне тундровые растительные группировки, примером чего служат хорошо известные горные тундры так называемого гольцового пояса горных сооружений таежной зоны.

Границы природных зон и иных зональных подразделений (подзон и т.д.), согласно устоявшимся к настоящему времени взглядам, наиболее оправдано проводить по характеру растительности развитой в так называемых *плакорных условиях*. Понятие *плакоры* было введено в 1909 г. Г.В. Высоцким, понимавшим под ними *плоские и пологие слабонаклоненные водораздельные пространства, сложенные средними по составу суглинистыми грунтами и характеризующиеся исключительно атмосферным увлажнением, для которых несвойственны процессы привноса и выноса вещества и влаги*.

Ценность этого понятия, без которого теперь не обходятся нигде, где речь идет о зональной дифференциации, заключается в том, что именно на плакорах собственно зональные климатические условия проявляются в наиболее «чистом» виде, не искаженном различными азональными факторами, а соответственно, формирующиеся здесь растительные сообщества наиболее адекватны истинно зональной климатической обстановке.

На плакорах отсутствует петрогенная, связанная с особенностями слагающих их горных пород, в том числе и их механического состава, дифференциация растительности, поскольку все они, по определению, сложены суглинками. Не влияет и приток вод со стороны, обеспечивающий избыток влаги в отрицательных формах рельефа. Небольшие углы наклона поверхности обеспечивают отсутствие специфики, связанной с экспозицией и т.д.

Соответственно, тундровая зона может быть определена как *зона, в пределах которой на плакорах развиты растительные сообщества тундрового типа*. Осталось определить, что же такое тундровая растительность и чем она принципиально отличается от иных бездревесных формаций.

Представления геоботаников по этому вопросу мы детально рассмотрим в очерке о растительности острова, здесь же стоит обратиться к весьма конструктивным представлениям Ю.И. Чернова (1978, 1980 и др.) о том, что *общей специфической чертой тундровых сообществ является ведущая роль мхов, образующих сплошную или разбитую на отдельности дернину*. Помимо мхов, для тундровых сообществ характерны лишайники, осоковые, злаки, различные кустарнички и кустарники. Но мхи — это основные «строители», эдификаторы этих сообществ, регулирующие температуру поверхности и гидрологический режим, глубину и сроки оттаивания грунта, образующие среду для корней и частично стеблей высших растений и для многочисленных беспозвоночных. Подобная роль мхов сближает тундры с тайгой, из-за чего их наиболее южные варианты нередко называют «тайгой без деревьев». С другой стороны, много сходств обнаруживается между тундрами и болотами, в которых мхи играют аналогичную роль. Отличия же заключаются в том, что болотам свойственно резко избыточное увлажнение и формирование торфяного горизонта, отсутствующего в тех группировках, которые называются тундровыми и развиваются в условиях умеренного или слегка повышенного увлажнения. Б.А. Юрцев определяет тундры, в самом общем виде, как низкорослые растительные сообщества с доминированием мелкодереветных форм (кустарников и кустарничков), мхов и лишайников.

Ландшафты, в которых подобная растительность господствует на плакорах, распространяются преимущественно в полосе вдоль побережья Северного Ледовитого океана и на его островах (вкладка, табл. I), между изотермами среднеиюльских температур 10—12° и 1,5—2°.

К северу тундровая зона сменяется зоной *полярных пустынь*, которую многие ботаники, особенно флористы склонны трактовать как одно из подразделений тундровой зоны, называя ее *полосой* или *подзоной* высокоарктических тундр. Однако, Е.С. Короткевич (1970), а также Ю.И. Чернов (1978), В.Д. Александрова (1983) и другие исследователи убедительно показали, что по своеобразию природных условий, растительности и животного мира полярные пустыни вполне заслуживают статуса самостоятельной зоны. Согласно Ю.И. Чернову, главными особенностями плакорных

сообществ полярных пустынь являются несвязность растительного покрова, первостепенная эдификаторная роль не мхов, а лишайников, а также то, что основная доля продукции создается здесь одноклеточными водорослями, образующими корочки на поверхности обнаженного грунта.

К югу тундры сменяются *лесотундровыми ландшафтами*, на плакорах которых сочетаются сообщества как южнотундрового, так и северотаежного типа или же представлена своеобразная растительность, близкая к тундровой, но с разреженным древесным ярусом, которую называют *тундролесьем* (Пармузин, 1980). По отношению к статусу лесотундры, равно как и в отношении аналогичных лесостепных ландшафтов, переходных от лиственных лесов к степям, единство мнений отсутствует. Большинство физико-географов склонны считать их самостоятельными природными зонами. По мнению же Ю.И. Чернова (1975) они «не дотягивают» до этого статуса, так как имеют сравнительно мало своих специфических особенностей, а по степени монотонности сходны с подзонами, выделяемыми в пределах тундровой, таежной и прочих зон (Ю.И. Чернов полагает, что одним из признаков «настоящей» зоны должно быть проявление внутренней зональной дифференциации, позволяющей различать наиболее типичную центральную подзону и две переходных — северную и южную), а соответственно должны рассматриваться как переходные полосы.

Кроме того, в приокеанических районах особо влажного климата, вместо лесотундровых и таежных сообществ, формируется также бездревесная растительность, напоминающая то высокогорные луга, то болота и т.д. Она характерна, например, для юга Гренландии, Исландии, севера Сахалина, северных Курильских и Алеутских о-вов и т.д. Общеизвестно, что тундровыми эти группировки не являются, а представляют собой особые гипоарктические растительные формации океанического климата.

Как и положено, по мнению Ю.И. Чернова (1975), каждой «настоящей» природной зоне, зона тундр не вполне однородна и в ее пределах издавна выделяют три подразделения, называемые подзонами арктических, типичных (мохово-лишайниковых) и южных (кустарниковых) тундр. Важно отметить, что зональная дифференциация в высоких широтах особо резка из-за того, что значение здесь имеет буквально каждый «лишний» градус и даже очень небольшие различия температуры могут иметь серьезное значение для органического мира. Поэтому на относительно небольших расстояниях ландшафты здесь могут быть существенно различными, чем в более южных широтах, и выделяемые в пределах тундровой зоны подзоны разнятся между собой гораздо больше, чем таковые в тайге, хотя и занимают более узкие широтные диапазоны.

Подзона *южных тундр*, преимущественно соответствующая диапазону среднеиюльских температур от 10—12° до 8—10° характеризуется тем, что при свойственном всей тундровой зоне отсутствию деревьев на плакорах и господстве мохового покрова, в ней достаточно хорошо развит кустарниковый ярус из различных видов ив, березок и ольхи, средняя высота которого на плакорах составляет около 0,5 м. Под его пологом развивается ярус из осок, пушиц, злаков, разнообразных кустарничков и стелющихся кустарников, среди которых обычны такие растения как брусника, голубика, багульник и т.д., а еще ниже — более или менее сплошной покров из многих видов мхов.

Далее к северу, в диапазоне среднеиюльских температур от 8—10° до примерно 3—4° выражена подзона *типичных тундр*, являющаяся, по выражению Ю.И. Чернова, воплощением того типа ландшафтов, которые принято называть тундровыми. В ее пределах на плакорах отсутствуют не только деревья, но сколько-нибудь высокие кустарники, представленные здесь преимущественно стелющимися формами. Самая важная часть растительного покрова типичных тундр — моховая дернина, сплошным слоем покрывающая почву. Травяной ярус образован главным образом осоками (благодаря чему эти тундры нередко называют осоково-моховыми). В разном обилии встречаются также стелющиеся кустарники, кустарнички, злаки, лишайники и др. Помимо наиболее характерных зональных сообществ со сплошным растительным покровом на плакорах данной подзоны более или менее обычны и так называемые пятнистые тундры, с пятнами голого грунта, окруженными валками моховой дернины. Пятна эти образуются в результате разрыва растительной дернины под действием различных морозных процессов, которые нам еще предстоит рассмотреть, и постепенно зарастают, а на смену им образуются новые.

Подзона арктических тундр лежит в интервале среднеиюльских температур от 4—5 до 1—2 градусов и выражена преимущественно на островах Арктического бассейна, а на материке представлена лишь на Таймыре, Ямале, Гыдане и некоторых участках якутско-

го побережья. В вопросе о северной границе подзоны полного согласия нет. Ряд авторов, в том числе и Е.С. Короткевич (1970), северную часть островов Королевы Елизаветы в Канадском Арктическом архипелаге и Землю Пири в Гренландии относят к зоне полярных пустынь (вкладка, табл. I), хотя более обоснованным кажется их включение в состав подзоны арктических тундр.

Главная отличительная черта арктических тундр — повсеместное распространение оголенных грунтов на плакорах, где господствуют тундры, называемые пятнистыми, медальонными, полигональными и т.д., в которых растительный покров составляет 40—60% общей площади и характеризуется пятнистым или полигонально-сетчатым рисунком. Самое важное, что оголенность грунтов здесь первична — возникает она не за счет разрушения дернины, а из-за стабилизации растительного покрова на стадии зарастания понижений между пятнами, о чем мы еще будем говорить во всех подробностях.

Повсеместное распространение первично голых грунтов и фрагментарность моховой дернины определяют существенные отличия данной подзоны от более южных, что проявляется и чисто физиономически. Так, несмотря на более суровые климатические условия, в летнее время арктические тундры гораздо более красочны, нежели типичные и южные, за счет обилия разнотравья, число видов которого здесь выше, а распространение шире. Это прямое следствие несплошного распространения мхов, препятствующих распространению разнотравья на плакорах южных тундровых подзон.

Арктические тундры обладают и наибольшим своеобразием флоры и фауны. В южных и типичных тундрах, в силу относительно более благоприятных условий и сравнительно хорошо развитого растительного покрова, довольно много видов общих с лесными зонами или свойственных всему умеренному поясу, причем нередко они достигают здесь высокой численности и играют важную роль в сообществах. Однако, в арктические тундры с гораздо более суровыми условиями они практически не проникают, а если и встречаются, то в незначительном обилии. В результате арктические тундры характеризуются наибольшей долей специфичных видов, распространение которых ограничено именно этой подзоной и севером типичных тундр. Особо важно, что они занимают и ведущие позиции в сообществах этой подзоны.

Все это ставит арктические тундры несколько особняком от типичных и южных, различия которых между собой представляются менее существенными, чем их отличия от арктических тундр. Это нашло отражение и в некоторых системах геоботанического и флористического зонального деления, в которых наиболее часто выделяют «равноправные» подзоны арктических и субарктических тундр, включая в состав последней типичные и южные тундры. Напомним также, что у Ф.И. Милькова арктические тундры противопоставляются остальным, а в системе А.А. Григорьева они отнесены к другой зоне (приарктическая зона Субарктического пояса), нежели его аналоги типичных и южных тундр (прибореальная зона того же пояса). То есть, при всей привлекательности концепции трехчленного деления тундровой зоны на «равноправные» подзоны, *следует признать особую специфику арктических тундр, с которой, в частности, связано и свойственное им максимальное развитие собственно арктической флоры и фауны, нигде более не представленной в таком разнообразии и не играющей столь важной роли в формировании растительного покрова и животного населения.* Будучи в течение длительного времени «сторонником» Ю.И. Чернова в его представлениях о делении тундровой зоны, я сам в настоящее время предпочитаю говорить об арктических и субарктических тундрах как равных категориях, объединяя под именем последних типичные и южные тундры в понятии Ю.И. Чернова.

Заканчивая краткий обзор представлений о зональном делении северной приполярной области, нельзя не упомянуть и о весьма нетривиальных, и для большинства «истинных тундроведов» даже шокирующих, взглядах на природу тундр и тундровой зоны С.М. Разумовского. Для чего, однако, потребуется некоторая преамбула, поясняющая общие взгляды этого автора на пространственно-временную организацию растительного покрова, детально ознакомиться с которыми можно в его книгах (1981, 1999)⁴.

С.М. Разумовский — автор исключительно стройной и логичной концепции, в основе которой лежат представления о свойственной каждому району, однородному во флористическом отношении (называемому автором ботанико-географическим, который обладает и определенной общностью макроклиматических условий), единой жестко детерминированной *сукцессионной системы*. Растительные сообщества, изначально формирующиеся в самых разных (по увлажнению, литологии, химизму грунта и т.д.) экологических условиях данного района, сами постепенно изменяют их (главным образом, за счет отложения растительных остатков в виде торфа и т.д.) таким образом, что эти условия все более и более сближаются (в изначально переувлажненных стациях отложение торфа приводит к постепенному их иссушению, а в первично сухих — к повышению увлажненности за счет накопления влаги и т.д.). В ходе подобных изменений местообитания становятся непригодными для изменившихся их растительных группировок и сменяются другими, жизнедеятельность которых продолжает трансформацию местообитаний и приводит к очередной смене группировок и т.д. Процесс этот, то есть последовательная смена растительных группировок, продолжается до тех пор, пока не создается равновесное состояние между растительностью и средой, выражающееся в сбалансированности процессов отложения органического вещества и его распада. При достижении этой стадии дальнейшее изменение местообитания прекращается, а соответственно прекращается и смена растительных группировок. Данная стадия считается С.М. Разумовским *климаксом* и, согласно его представлениям, может существовать неопределенно долго в отсутствие каких-либо внешних нарушений и макроклиматических изменений. Важным моментом концепции является то, что все ряды последовательных смен сообществ (серии), начавшиеся в разных условиях, «приходят» (в отсутствие внешних помех) к одному и тому же климаксовому состоянию⁵. В результате одному ботанико-географическому району (к примеру, выделяемый автором Московский ботанико-географический район охватывает несколько областей центра Европейской части России) свойствен один климакс, соответствующий одной растительной ассоциации. Все остальные растительные группировки либо относятся к тем или иным сериям (то есть рядам, по которым происходит преобразование растительности в сторону климакса), либо представляют собой стадии возобновления той или иной сериальной или климаксовой группировки после внешних нарушений, либо же представляют собой «заросли» так называемых ценофобных видов, которые лишь занимают «свободные» места, никак не участвуют в серийных сменах растительности и ценозов, то есть сообществ, по мнению автора, не формируют. При всем при этом климаксовые стадии, в представлении рассматриваемой концепции, достигаются только при наличии древесного яруса, то есть климаксовым может быть сообщество только лесного типа.

Ботанико-географические районы, то есть районы действия одной сукцессионной схемы, отличающиеся, помимо свойственной им элементарной флоры климаксовой ассоциации, количеством и типом ведущих к ней рядов-серий (различаются гидросерии — от переувлажненных стаций, ксеросерии — от иссушенных, литосерии и псаммосерии — со скального субстрата и песков и т.д.) и характером смены растительности в последних, могут группироваться либо в региональные единицы — провинции, для чего используются флористические критерии, либо в зональные — растительные зоны.

Подходы Разумовского в выделении зональных единиц растительности сходны с таковыми большинства ученых в том, что он также полагает, что таковое должно производиться на основании распространения «зональных сообществ», которые он также отождествляет с климаксом. Критерием зонального деления, по его мнению, должны служить жизненные формы эдификаторов климаксовых сообществ. То есть, в одну растительную зону должны быть объединены все ботанико-географические районы, в эдификаторы климаксовых ассоциаций которых относятся к одной жиз-

⁴ Сразу оговорюсь, что, отдавая должное эрудированности и исключительной логике и красоте построений этого автора, я лично не разделяю его убежденности во «всесилии» растительного покрова, автономность которого по отношению к внешним факторам им, по-моему, несколько преувеличивается. Возможно, тут как раз имеет место различие «экологии экологов» — С.М. Разумовский никогда не работал в Арктике, а я прожил там более 15 лет, ежедневно наблюдая мощнейшее давление суровых климатических условий на все живое.

⁵ Теоретически автор не отрицает возможности нескольких климаксовых состояний в пределах одного района, но утверждает, что в природе подобные ситуации пока неизвестны.

ненной форме. И вот тут-то и проявляются принципиальные расхождения из разного отношения к понятию климатса и разных общих взглядов на закономерности динамики и пространственной организации растительности. Напомним, что согласно взглядам автора, климатскими бывают только лесные сообщества, эдификаторы которых представлены древесными видами. При этом, разнообразие этих эдификаторов в мировом масштабе не столь уж и велико (достаточно сказать, что все они принадлежат всего к четырем семействам — сосновых, лавровых, буковых и бобовых), и все они группируются автором в четыре жизненные формы, соответственно которым для каждого полушария выделяется четыре растительных зоны — тропических лесов (вечнозеленые деревья с почками, лишенными почечных чешуй), субтропических лесов (вечнозеленые широколиственные деревья с защищающими почки чешуями), летнезеленых лесов (летнезеленые широколиственные деревья с почечными чешуями) и темнохвойных лесов (вечнозеленые деревья с игольчатыми ксероморфными листьями и почечными чешуями). Как видим, тундра, равно как и прочим безлесным формациям — степям и пустыням, «отказано» в праве иметь свою растительную зону. Оговоримся, однако, что автор не претендует на передел общегеографического (природного) зонального деления, признавая за физико-географами и ландшафтоведами право выделять свои тундровые, степные и прочие подобные зоны. С.М. Разумовский говорит только о зонах растительных, каковых, по его мнению, всего четыре (в каждом полушарии).

Что же касается интересующих нас тундр, то они включаются автором в состав зоны темнохвойных лесов (равно как пустынные и степные подразделения умеренных, субтропических и тропических широт входят в зоны листопадных, субтропических и тропических лесов соответственно). Все эти безлесные территории С.М. Разумовский расценивает как области широкого распространения субклимаксов — сообществ, затормозившихся на одной из доклиматических стадий из-за постоянного или периодического воздействия каких-либо препятствующих дальнейшей сукцессии внешних факторов, или же из-за отсутствия близких источников семян эдификаторных видов следующих стадий, в частности, климатской. Субклимаксы, связанные с последним обстоятельством, автор называет диаспорическими, и именно к их числу относит зональные растительные группировки тундровой зоны, которые большинством тундроведов рассматриваются как климатские.

Сразу отметим, что в предлагаемом С.М. Разумовским зональном делении усматривается прямая аналогия с описанными выше схемами Григорьева и Милькова. Растительные зоны Разумовского соответствуют при этом географическим поясам данных автором и определяются термической дифференциацией земной поверхности. Циклы же развития биострома Милькова можно рассматривать в качестве некоей аналогии обобщенного сукцессионного ряда — развития растительности от пустынного типа до лесного.

Что же касается собственно тундр, то существование этой «псевдозоны» С.М. Разумовский связывает со спецификой ландшафта — преимущественной равнинностью, низкой испаряемостью и близким горизонтом вечной мерзлоты, что определяет высокую увлажненность большей части территории и приводит к преимущественному распространению сообществ гидросерии, аналогичных тем, что развиваются в переувлажненных местообитаниях таежной зоны — на заболоченных пространствах и т.д. При этом автор указывает, что состав и структура тундровых сообществ сходны не с нижними ярусами тайги (тайга без деревьев), как часто любят упоминать, а тем стадиям развития таежной растительности, на которых деревья еще отсутствуют. Причину же безлесья Разумовский видит в трудностях «обсеменения» столь обширной территории, указывая, что постепенное облесение все же происходит, примером чего может служить, по его мнению, лесотундровая полоса.

Подробный разбор взглядов этого весьма уважаемого исследователя и тем более полемика с ним не входит в мои задачи. Отмечу, однако, что из текста работ автора видно, что все, им сказанное по поводу тундр, касается преимущественно тундр южных, то есть гипоарктических территорий. Позиция же его по отношению к арктическим тундрам остается неясной. Очевидно, это должен быть субклимакс, «заторможенный» на еще более ранней стадии.

Автор отрицает климатическую обусловленность тундровой области, приводя многочисленные примеры того, что леса растут и при тех температурах, при которых в иных регионах развиты тундры. При этом им не найдено соответствие южной границы тундр ни одной из основных характеристик климата. Уязвимым местом, однако, выглядит декларируемое Разумовским неприятие комплексных характеристик типа коэффициента увлажнения и т.д., а его воздержание от математических методов анализа. Между тем, воспользовавшись таковыми, Ю.Г. Пузаченко достаточно убедительно показал, что безлесье тундр в большинстве случаев определяется не одним «чистым» фактором, а сопряженным воздействием двух или более, причем в разных секторах Арктики комбинации факторов могут быть различными, но результат их действия одинаков. Так, причиной распространения безлесных ландшафтов далеко на юг в приокеанических секторах является сочетание не столь уж низких температур с очень высокой влажностью воздуха, что, в целом, неблагопри-

ятно сказывается на развитии древесной растительности. (Подобное явление каждый может испытать и на себе: мороз в 20 и 30 градусов сравнительно легко переносится в безветренную погоду, равно как и ветер в 10—12 м/сек, при положительных температурах, но 20 градусов мороза с подобным ветром — это уже совсем иное дело). В общем, при всем моем уважении к С.М. Разумовскому, я не разделяю его оптимизма в отношении возможности произрастания лесов в Арктике, при наличии достаточного количества семян. Говоря лишь о тепловом режиме и ссылаясь на то, что в Якутии тайга существует при очень низких температурах, он упускает множество других факторов, о которых мы будем говорить ниже. В частности, чрезвычайно короткий вегетационный период и влияние снежной коррозии — действия кристаллов льда, несомых ветром, из-за которой тундровые кустарники «не осмеливаются» высунуться из-под снега, а если какая ветка и приподнимется над его уровнем, то к весне окажется полностью ободранной, без единого миллиметра коры.

И наконец, еще одним возражением может служить тот факт, что, успешно продвигаясь на север с отступлением ледников последней ледниковой эпохи, лесная растительность «вдруг» остановилась на современном рубеже тундровой зоны. Если причина этого — недостаток или отсутствие семян, то откуда они брались до того, когда безлесные территории в Северной Евразии были гораздо более обширными?

Теперь необходимо остановиться на некоторых иных категориях, которые часто употребляются и будут далее употребляться мной для обозначения тех или иных диапазонов природных условий северной приполярной области.

Так, очень часто и в очень разном смысле используется понятие *Арктика*, нередко используемое для обозначения всех северных безлесных территорий. Иногда в ее состав включают также лесотундру и северную тайгу, а западные исследователи часто распространяют ее границы и на всю таежную зону, что уже лишает это понятие всякой конструктивности. В более узком и более привычном смысле Арктикой называют бассейн Северного Ледовитого океана с островами и наиболее северными участками побережья, где развиты полярные пустыни и наиболее высокоширотные варианты тундр. Такое понимание в целом соответствует выделяемому А.А. Григорьевым Арктическому климатическому поясу, ограниченному с юга среднеиюльской изотермой +5°. То, что лежит южнее, называют *Субарктикой*, границы которой, по А.А. Григорьеву, лежат между среднеиюльскими изотермами +5° и +12°. Эти категории, имеющие преимущественно геофизическое содержание и выделяемые по величинам солнечной радиации и радиационного баланса, примерно соответствуют зонам полярных пустынь и тундр, хотя полностью их границы не совпадают (рис. 1). Так, Арктика, по Григорьеву, включает в себя полярные пустыни и северную часть арктических тундр, а Субарктика — все остальные тундры и север лесотундровой полосы.

Арктический пояс	Зона полярных пустынь		Область полярных пустынь			Эоарктический пояс
	Тундровая зона	Подзона арктических тундр	Тундровая область	Подобласть арктических тундр		
Подзона типичных тундр		Подобласть субарктических тундр		Полоса северных субарктических тундр		
Подзона южных тундр				Полоса средних субарктических тундр		
Полоса лесотундры		Полоса южных субарктических тундр				
Таежная зона						
1	2		3			4

Рис. 1. Соотношение некоторых систем зонального деления северной приполярной области

1 — климатические пояса А.А. Григорьева, 2 — система зональных подразделений Ю.И. Чернова, 3 — схема геоботанического зонального деления В.Д. Александровой, 4 — биогеографические пояса А.А. Кишинского и Б.А. Юрцева

Далее нельзя не упомянуть и о концепции *Эоарктического* и *Гипоарктического биогеографических поясов*, параллельно возникшей в результате зоогеографических (А.А. Кичинский) и ботанико-географических (Б.А. Юрцев) исследований. В понимании данных авторов, эти пояса характеризуются определенным единством истории и процессов формирования их флоры и фауны, развития и эволюции растительных и животных группировок. При этом они соответствуют и достаточно определенным типам среды. Эоарктика включает в себя полярные пустыни, арктические тундры и север типичных тундр, то есть территории с повсеместно распространенными оголенными грунтами и предельной низкорослостью «прижатой» к поверхности растительности. В состав Гипоарктического пояса обычно включается юг типичных тундр, южные тундры, лесотундра и частично северная тайга, общность которых заключается в практически сплошном распространении мохового и хорошем развитии кустарникового яруса, при обилии болот.

Все рассмотренные категории, зоны и подзоны, Арктика и Субарктика, Эоарктика и Гипоарктика, соотношение между которыми представлено на рис. 1, отражают несколько разные аспекты проявления природной зональности, а потому «имеют право» на параллельное существование, которое не только допустимо, но и крайне необходимо для отражения всех нюансов зональной дифференциации.

Что же касается меня, то я использую термин «Арктика» для обозначения территорий, включаемых в Эоарктический биогеографический пояс, то есть для *преимущественно бескустарниковых областей с широким распространением оголенных грунтов*, называя высокой Арктикой территории, относимые А.А. Григорьевым к Арктическому поясу. Субарктика кажется мне наиболее пригодным термином для обозначения совокупности типичных и южных тундр, а когда речь идет о совокупности южных тундр, лесотундры и северной тайги, лучше всего назвать ее Гипоарктикой. Для обозначения всех приполярных районов как целого я использую такие сочетания как «северная приполярная область» или «Арктическая область», не вкладывая в них строго определенного содержания.

Остров Врангеля в течение длительного времени включали в зону полярных пустынь, да и сейчас нередко приходится видеть карты, где он, как, впрочем, и большинство других арктических островов, закрашиваются «под полярные пустыни».

В свое время, «подлил масла в огонь» и Б.Н. Городков, внесший огромный вклад в изучение флоры и растительности острова и составивший фактически первый их очерк, но имевший своеобразные представления о полярных пустынях. Он относил к ним все, без исключения, участки с пятнами голого грунта, в том числе и сообщества с кустарниками (!), а соответственно большую часть описанных им на острове растительных группировок «объявил» полярнопустынными.

Тем не менее, со временем стала бесспорной принадлежность острова к подзоне арктических тундр, что убедительно доказывается работами В.Д. Александровой, Б.А. Юрцева и других исследователей, и в чем я мог убедиться собственными глазами.

Ландшафты циркумполярной (то есть расположенной кольцом вокруг полюса) подзоны арктических тундр, как и любого другого зонального подразделения, отнюдь не однородны на всем ее протяжении. Существующие различия связаны преимущественно с двумя другими, помимо природной зональности, главнейшими видами географической дифференциации — *климатической секторностью* и *литогенной (или тектогенной) дифференциацией*.

В основе секторности, называемой некоторыми авторами *климатической провинциальностью*, лежат различия в термическом режиме вод океана и горных пород суши. Эти различия вызывают влаго- и теплообмен между сушей и морем, интенсивность которого зависит, при прочих равных условиях, от расположения частей суши по отношению к морю, которым определяется сте-

пень континентальности климата, убывающая в направлении от прибрежных к внутренним районам суши. Секторность выражена не столь хорошо как зональность и сильно зависит от последней, поскольку ее энергетическая база (температурный градиент между поверхностью моря и суши на одной широте) слабее, чем таковая зональности (температурный градиент между полюсами и экватором).

Результатом проявления секторности являются существенные различия степени континентальности климата в пределах рассматриваемой нами подзоны, которая в российском секторе Арктики закономерно повышается от Шпицбергена к острову Врангеля, в соответствии с ослаблением влияния Атлантического океана и его вод. Приатлантические районы характеризуются преобладанием пасмурных погод, прохладным сырым летом и относительно мягкой зимой, при большом количестве осадков, обуславливающим развитие здесь наземного оледенения. Чем дальше от Атлантического океана, тем меньше становится количество осадков, сокращается площадь ледников, летние периоды становятся теплей, а зимы холодней. Влияние Тихого океана также, конечно же, проявляется, но далеко не в такой степени как Атлантического, из-за гораздо большей изоляции Арктического и Тихоокеанского бассейнов.

Литогенная дифференциация или *литогенная провинциальность* выражается в морфологической (геоморфологической) неоднородности земной поверхности, обусловленной особенностями тектонического и геологического строения, а также действиями экзогенных (внешних) геоморфологических факторов. Сказывается она прежде всего в различиях между равнинными и горными областями. Последние отличаются гораздо более сложно устроенными ландшафтами, проявлениями высотной поясности и так называемой барьерной дифференциации, обеспечивающих разнообразие мезо- и микроклиматических условий. При этом каждой горной стране в пределах одной подзоны свойственны свои особенности, связанные с общим характером и древностью рельефа, простираемостью горных хребтов и т.д. и т.п. Равнинные территории также далеко не однотипны, и их ландшафты имеют свои специфические черты, связанные с особенностями их геологического строения. Так, *цокольные денудационные равнины*, сформированные на кристаллических щитах, не имеющих чехла осадочных пород, характеризуются особой маломощностью рыхлых отложений, преобладанием в их составе грубых фракций, повсеместным распространением валунов, выступов скальных пород, рек горного характера и т.д. *Аккумулятивные равнины*, с особо мощными рыхлыми речными и озерными отложениями, как правило, особо сильно увлажнены, изобилуют озерами и болотами, характеризуются активными эрозионными и термокарстовыми процессами. Нечто среднее представляют собой равнины *пластовые*, где под чехлом рыхлых отложений небольшой мощности залегают древние осадочные породы. Они не столь «тверды», каменисты и скалисты, как цокольные, но и не столь «мягки» и увлажнены, как аккумулятивные.

В общем, в пределах одной подзоны, на фоне общих для нее особенностей теплового режима и связанных с ними черт растительности, мерзлотных явлений, геоморфологических и прочих процессов, существует достаточное разнообразие ландшафтов, в числе которых и покрытые ледниками горы Шпицбергена, с сильно увлажненными приледниковыми долинами, заболоченные и изобилующие озерами низменности Якутии и Ляховских островов, песчаные холмистые равнины северного Ямала, экстрааридные (очень сухие) приледниковые побережья Гренландии и так далее.

Что же касается острова Врангеля, то он представляет собой преимущественно горный массив, окаймленный полосами равнин, не имеет современного наземного оледенения и находится под преимущественным воздействием арктических и тихоокеанских водных масс.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ РЕЛЬЕФА

Геологические (тектонические) структуры, кристаллические горные породы и макрорельеф¹ представляют собой азональные природные компоненты, с которыми связан такой вид географической дифференциации как провинциальность. Соответственно, нечего и говорить об их какой-либо зональной, то есть обусловленной зональными особенностями климата, специфичности, а, следовательно, нет смысла и искать какие-либо общие их черты в пределах того или иного зонального подразделения, хотя такие и могут быть, но вследствие не каких-либо причинных связей, а простого совпадения. Это, однако, отнюдь не умаляет значимости данных компонентов, называемых, вместе с более мелкими формами рельефа, *литогенной основой* ландшафтов, для развития биотических компонентов природных комплексов. В самом первом приближении можно выделить три основные группы их воздействий на растительный и животный мир:

геологией и макрорельефом определяется морфология поверхностей и ее характер, от которых зависят многие критические для живых организмов параметры, такие как влагообеспеченность, возможность передвижения или прикрепления, наличие укрытий и т.д.;

особенности выходящего на дневную поверхность комплекса горных пород, а также преобладающие процессы и характер их разрушения определяют химизм субстрата, влияющий на многие группы организмов;

горный рельеф, его высота, характер простирания хребтов и их положение по отношению к морскому побережью и направлениям господствующих ветров являются причиной дифференциации климатических условий и формирования особых, часто сильно отличающихся от зонального климата, мезоклиматов;

Все эти виды воздействий вполне отчетливо дают о себе знать на о-ве Врангеля и во многом определяют особенности его органического мира, которые не могут быть полностью поняты иначе, чем в связи с геолого-геоморфологическими особенностями, сформировавшимися в результате длительного развития земной поверхности.

Что же касается современных (сформированных и продолжающих формироваться) рыхлых поверхностных отложений и разнообразных форм мезо-, микро- и нанорельефа, то они несут несомненный отпечаток текущих и (или) существовавших в недавнем прошлом климатических условий, а потому им тоже, в той или иной степени, свойственна природная зональность. В Арктике, в силу специфики ее физико-географических условий, проявляется целый комплекс специфичных или наиболее ярко выраженных в ее пределах геоморфологических процессов, называемых *криогенными или перигляциальными*, проявляющихся как самостоятельно, так и оказывающих огромное влияние на другие, общие для большинства природных зон, процессы, и приводящих к формированию специфичных типов отложений и форм рельефа, также называемых криогенными или перигляциальными. В настоящей главе мы лишь слегка их коснемся, главным образом в

¹ К макрорельефу обычно относят крупные неровности земной поверхности, с колебаниями высот до нескольких сотен или тысяч метров, созданные эндогенными процессами (тектоническими движениями, вулканизмом). Различают также *мезорельеф*, с амплитудами высот до нескольких десятков метров, *микрорельеф*, с колебаниями высот не более нескольких метров, и *нанорельеф*, с высотами отдельных форм, измеряемыми десятками сантиметров. В трех последних случаях рельеф имеет экзогенное происхождение, будучи созданным текучими водами, склоновыми процессами, морскими течениями, мерзлотными процессами и т.д., а соответственно, может иметь определенные зональные черты и особенности, как и создающие его процессы.

связи с их влиянием, оказываемым на макроформы, а более детально поговорим об их разнообразии и механизмах в специальном разделе.

В изучении геологической истории Земли и истории развития ее органического мира пользуются общепринятой *геохронологической шкалой* (табл. 1), отражающей последовательность и соподчиненность основных ее этапов. При этом, как в геологии, так и палеогеографии принято отдельно рассматривать события и образования, относящиеся к дочетвертичному времени и четвертичному периоду и соответственно говорить о дочетвертичных и четвертичных геологии, отложениях, истории развития. Мы поступим аналогичным образом и будем отдельно говорить о дочетвертичной геологии и истории развития острова и об отложениях четвертичного периода, являющихся индикаторами природных режимов, непосредственно повлиявших или влияющих на современную обстановку. Истории же острова на протяжении позднего кайнозоя, в том числе и четвертичного времени, мы вообще посвятим отдельную главу, ввиду того, что именно в это время, на протяжении последних 1-2 миллионов лет происходило становление и развитие современной арктической биоты, в том числе и современного органического мира острова Врангеля.

Таблица 1

Геохронологическая шкала и тектонические циклы

Эон	Эра	Период	Начало, млн. лет назад	Складчатость	
Фанерозой	Кайнозойская 67 млн. лет	Четвертичный (квартер, антропоген)	0,7—2	Альпийская	
		Неогеновый	25		
		Палеогеновый	67		
	Мезозойская 163 млн. лет	Меловой	137	Киммерийская	
		Юрский	195		
		Триасовый	230		
		Палеозойская 340 млн. лет	Пермский	285	Герцинская
			Карбоновый (Каменноугольный)	350	
	Девонский		410	Каледонская	
	Силурийский		440		
Ордовикский	500				
Кембрийский	570				
Криптозой	Позднепротерозойская 1000 млн. лет	Венд	650—680	Байкальская	
		Рифей	1650		
	Раннепротерозойская 1000 млн. лет	Не подразделяется	2600	Карельская	
	Архейская > 1000 млн. лет	Не подразделяется	> 3500	Архейские	

Примечания: палеоген и неоген иногда объединяют под названием *третичного периода*; периоды кайнозоя подразделяются также на эпохи: в палеогене выделяют *палеоцен, эоцен, олигоцен*, в неогене — *миоцен и плиоцен*, в четвертичном периоде — *плейстоцен и голоцен*. Последняя эпоха длится 10—12 тыс. лет и продолжается в настоящее время.

Геологическое строение и литология

Пространственные различия строения земной коры определяются характером и стадией ее развития. Первичная земная кора, представленная на дне океанов и потому называемая **океанической**, состоит из так называемого «**базальтового**» слоя, состоящего из пород основного состава, и залегающего на нем слоя осадков. Средняя толщина земной коры океанического типа составляет порядка 5—10 км. В результате тектонических процессов, обусловленных, по современным представлениям², движением крупных литосферных плит, под действием конвекционных потоков в верхней мантии Земли, океаническая земная кора способна видоизменяться в **континентальную**, отличающуюся существенно большей мощностью (в среднем 35—45 км) и наличием «**гранитного**» слоя, залегающего поверх базальтового и состоящего из кристаллических пород кислого состава. Местами представлена и земная кора переходного типа, с очень тонким гранитным слоем.

Основными структурами океанической земной коры являются **океанические плиты** (*талассократоны*) — относительно ровные и стабильные поверхности, **глубоководные желоба** и так называемые **срединно-океанические хребты**, формирующиеся вдоль **рифтовых зон** (*георифтогеналей*), разделяющих расходящиеся литосферные плиты, в которых вещество из мантии поднимается на уровень земной коры и преобразуется в ее базальтовый слой.

Там же, где литосферные плиты сталкиваются друг с другом, формируется земная кора континентального типа, проходящая в своем развитии несколько этапов. Первый из них называется **геосинклинальным** и включает собственно **геосинклинальную** (*доорогенную*) и **орогенную** стадии. На первой из них происходит преимущественное прогибание земной коры и мощное осадконакопление, сопровождаемое складкообразованием и вулканизмом, одним из результатов которого является формирование континентальной земной коры. На второй стадии происходит инверсия рельефа — на месте геосинклинального прогиба вздымается первичное горное сооружение — орогенное поднятие. Далее тектоническая активность затухает, а горные сооружения выравниваются под воздействием внешних сил и наступает второй этап развития территории — **платформенный**, для которого свойственны лишь **эпиплатформенные движения** — медленные и продолжительные восходящие или нисходящие движения земной коры, равномерно охватывающие обширные области и оставляющие без изменения тектоническую структуру. В результате эпигеогенических движений может происходить неоднократная смена континентального и морского режимов на территории. Образующиеся при опускании платформ моря называют **эпиконтинентальными**, поскольку их дно представлено корой континентального типа. В эпиконтинентальных морях происходит мощное осадконакопление — формирование **платформенного осадочного чехла** на ее первичном **кристаллическом фундаменте**. Наконец, после более или менее длительного этапа платформенного развития возможна повторная тектоническая активизация, с образованием омоложенных или возрожденных гор. Этот этап называется **эпиплатформенным**, а образовавшиеся горные сооружения — **эпиплатформенными горами**, которые, в отличие от складчатых эпигеосинклинальных, имеют складчато-глыбовый и глыбовый характер.

В соответствии с этим, в качестве основных наиболее крупных структурных элементов земной коры континентального типа — **геотектур**, выделяются **геосинклинальные пояса** (*области*), которым соответствуют геосинклинальные прогибы или эпигеосинклинальные горы, **платформы** с платформенными равнинами или плоскогорьями, и **эпиплатформенные орогенные пояса**, с соответствующими им эпиплатформенными горами.

В пределах платформ разделяют выступы кристаллического фундамента, лишенные осадочного чехла — **щиты**, и «нормальные» пространства — **плиты**, называемые континентальными, в отличие от океанических³. В качестве более дробных структурных подразделений геосинклиналей различают **антиклинории** и **синклинории** — крупные комплексы складок слоев земной коры, с общим подъемом или опусканием в центральной части, часто характеризующиеся внедрением крупных интрузивных магматических тел и развитием надвиговых нарушений по краям.

² Господствующая современная тектоническая концепция, так называемая **тектоника плит** или **новая глобальная тектоника**, предполагает, что литосфера разбита на крупные плиты, перемещающиеся по верхней мантии Земли (астеносфере) в горизонтальном направлении; близ срединно-океанических хребтов плиты наращиваются за счет поступающего из недр вещества и раздвигаются (*зоны спрединга*), а в глубоководных желобах одна плита подвигается под другую и поглощается мантией (*зоны субдукции*); там же плиты сталкиваются друг с другом образуются складчатые сооружения.

³ Напомним, что в геологическом смысле слова континентальный и океанический означают лишь тип земной коры, а вовсе не наличие или отсутствие морского бассейна. Большая часть морей, в том числе и все арктические, являются эпиконтинентальными, то есть под ними расположена континентальная земная кора.

Развитие земной коры обладает определенной цикличностью, и в истории развития Земли различают несколько орогенных циклов, называемых также складчатостями, тектоническими или тектономагматическими эпохами (табл. 1). На каждый из них приходится активизация нескольких или многих геосинклинальных и эпиплатформенных орогенных областей, вздымание гор, складкообразование, активизация и образование вулканов и т.д. Эти периоды сменяются длительными более спокойными эпохами, на протяжении которых происходит преимущественное разрушение горных сооружений.

Все существующие в настоящее время платформы прошли через геосинклинальную стадию, но в разное время. Поэтому среди них различают древние платформы, сформировавшиеся на месте архейских и раннепротерозойских геосинклинальных областей, переход которых к платформенному режиму осуществился еще в докембрии, и молодые платформы, оформившиеся в более позднее время. Последние, в соответствии с предшествующим их формированию орогенезом делят на эпибайкальские, эпигерцинские и др.

Согласно Т.И. Каменевой (1975), остров Врангеля может рассматриваться как часть эпибайкальской Гиперборейской платформы, вовлеченная в киммерийскую (мезозойскую) складчатость.

Гиперборейская платформа, располагающаяся в притихоокеанской части арктического бассейна, по мнению многих авторов, составляла в докембрии единое целое с Канадским щитом, а в настоящее время выражена реликтами платформенных структур в виде неравномерно приподнятых глыб с континентальным типом земной коры, одна из которых соответствует о-ву Врангеля. Сформировано также представление о том, что в пределах Чукотского шельфа выделяется «шельфовая платформа», характеризующаяся континентальным типом земной коры и платформенным режимом развития, ограниченная с юга проливом Лонга, образовавшимся согласно глубинному разлому по границе со складчатыми сооружениями киммерийского орогенеза. Шельфовая платформа осложнена структурами более высокого порядка, одной из которых является **поднятие о-ва Врангеля**, представляющее собой опрокинутый на север асимметричный антиклинорий, являющийся эпиплатформенным горным сооружением. В пределах острова, таким образом, выделяются Центральное поднятие и северный и южный краевые прогибы. Центральное поднятие имеет широтное простирание, выражено низкогорными сооружениями и осложнено вторичной и третичной складчатостью, разрывными нарушениями, испытывающими относительно опускание межгорными впадинами и т.д. Предгорные прогибы представляют собой слаборасчлененные аккумулятивные равнины, постепенно погружающиеся под уровень моря. Свидетельством последнего являются развитие эстуарии, то есть расширенные устья рек, по которым море иногда вдается далеко в глубь суши. К востоку от поднятия о-ва Врангеля располагается **поднятие о-ва Геральд**, сложенное палеозойскими метаморфическими породами и характеризующееся довольно высокими скоростями положительных движений (то есть поднятия).

Последние исследования по геологии острова, проведенные в конце 80-х годов петербургскими учеными, при участии канадских специалистов (Kas'ko et al., 1993) подтвердили, что в основании острова лежит глыба континентальной земной коры докембрийского возраста. В качестве древнейших известных для территории острова тектонических событий выявлены позднепротерозойская магматическая деятельность и вулканизм, за которыми, по косвенным данным, произошло существенное поднятие территории в раннем палеозое. Далее последовал длительный период преимущественно платформенного развития, изредка нарушаемый поднятиями отдельных частей территории острова и вулканическими проявлениями. В середине же мезозоя территория острова испытала интенсивнейшие орогенические движения, складкообразование и вулканизм, сопровождавшиеся метаморфизмом горных пород и определившими основные современные черты его тектоники, геологии и макрорельефа.

В качестве структурных провинций острова названные авторы выделяют северную и южную прибрежные равнины, представляющие собой краевые части соответственно Северного и Южного Чукотского бассейнов, относящихся к основным структурным элементам шельфа Чукотского моря, образовавшимся в меловом-третичном периодах, а также разделяющее их эпиplateформенное Центральное поднятие. Последнее включает смыкающиеся на востоке острова Центральный и Северный антиклинории, между которыми вклинивается синклиорий реки Медвежьей (вкладка, табл. III).

Авторы также указывают, что большинство основных аспектов тектонической истории о-ва Врангеля являются уникальными или ограниченными в своем проявлении областью Гиперборейской (Арктической Чукотско-Аляскинской платформы). К таковым относятся позднепротерозойский магматизм, предполагаемый позднепротерозойско-раннепалеозойский орогенез, проявления триасового вулканизма, а также интенсивные деформации в триасе и раннем кайнозое. При этом отмечается также много сходств в тектоническом строении о-ва Врангеля и прилегающих районов Чукотки с таковым северной Аляски.

Остановимся теперь на свойственном острову комплексе выходящих на поверхность горных пород, состав и генетический тип которых являются индикаторами условий их формирования — морского или континентального режима, проявления складчатых и горообразовательных процессов.

Все горные породы, вне зависимости от их возраста, делятся на три большие вещественно-генетические группы.

Осадочными горными породами называют геологические тела, состоящие из минеральных и (или) органических образований, отложившихся на поверхности суши (терригенные) или дно водоемов (морские, озерные) и существующие в условиях характерных для верхней части литосферы. Среди них различаются **обломочные породы**, состоящие из продуктов механического разрушения других пород, и **хемо- и биогенные осадочные породы**, являющиеся продуктами химических реакций или остатками живых организмов. Обломочные горные породы классифицируются далее по размеру образующих их частиц и их сцементированности, в соответствии с которой различаются их рыхлые и сцементированные разновидности. Принято различать породы **грубообломочные**, состоящие из частиц диаметром более 1 мм (рыхлые — *гравий, галька* и т.д., сцементированные — *гравелит, брекчия* и т.д.), **песчаные** — из частиц диаметром от 0.1 до 1 мм (рыхлые — *песок, сцементированные — песчаники*), **алевроитовые** (0.01—0.1 мм, *алевроиты* и *алевролиты*, соответственно), **глинистые** — состоящие из пелитовых частиц (< 0.01 мм) и специфичных глинистых минералов (каолинит, монтмориллонит и т.д.), рыхлые разновидности которых называют *глинами*, а плотные — *аргиллитами*. Существует и множество пород смешанного состава, с представлением в разных пропорциях песчаными, алевроитовыми и пелитовыми частями. Их называют алевролитовыми песчаниками, песчаниковыми алевролитами, пелитовыми алевроитами и т.д.

Наиболее распространенными хемо- и биогенными осадочными породами являются **карбонатные породы**, прежде всего *известняки* (состоящие преимущественно из кальцита) и *доломиты* (из доломита, содержащего, помимо кальция, магний). К ним относятся и *мергели* — промежуточные породы в ряду глины-известняка, содержащие 25—50% глинистых минералов.

Магматические (или изверженные) горные породы образуются в результате остывания и отвердения природных силикатных расплавов (магмы), возникающих в глубинных зонах земной коры. Среди изверженных пород различают **эффузивные**, образующиеся в результате кристаллизации излившихся на поверхность земли лав, и **интрузивные**, затвердевающие на глубине, в виде различных по объему и форме тел (лаколлитов, даек, жил). Дальнейшая классификация в обеих группах основана на особенностях химического и минерального состава пород. Среди интрузивных основные породы (с содержанием двуокиси кремния не более 50%) представлены габбро, состоящими в основном из темноцветного основного полевого шпата — плагиоклаза. Кислые интрузивные породы (более 65% двуокиси кремния), включающие граниты и гранодиориты, состоят из кварца, калиевого полевого шпата, роговой обманки и др.).

Метаморфические горные породы образуются в результате значительной переработки магматических и осадочных образований в глубине земной коры, куда они попадают в результате тектонических процессов и где подвергаются действию высоких температур и давлений, а также циркулирующих водных растворов и газов. Метаморфизм делят на *локальный* и *региональный*, проявляющиеся, соответственно, на небольших участках и на обширных пространствах целых складчатых зон. Разновидностью локального метаморфизма является *контактный метаморфизм* —

изменения пород при контакте с внедряющимися в их толщу интрузивными телами. При метаморфизме, как правило, сохраняется химический состав пород, при изменении их минералогии. Соответственно, различные осадочные и магматические породы могут служить исходным материалом для одних и тех же метаморфических образований. Так, гнейсы образуются, при метаморфизме, как из глины, так и из гранитов, амфиболиты — из мергелей или базальтов и т.д.

По условиям образования выделяется несколько *фаций* метаморфических пород, каждая из которых формируется в определенных интервалах температуры и давления. Наиболее распространенными являются низкотемпературные **фацция зеленых сланцев** и **эпидот-амфиболитовая фацция**. Им свойственны *филлиты* и *слюдистые кристаллические сланцы*, образующиеся из глинистых пород, *зеленые сланцы* (из магматических пород основного состава), *кварциты* (из песчаников и алевролитов), *мраморы* (из известняков), сохраняющие много черт, унаследованных от исходных пород. Более высокотемпературная **фацция амфиболитов** включает *гнейсы*, *амфиболиты* и прочие породы, в которых уже не выражены особенности исходных образований, которые могут быть весьма различными.

Согласно М.К. Косью (1986), кристаллические **докайнозойские горные породы** острова Врангеля образуют три структурно-вещественных комплекса:

Верхнетриасовый терригенный комплекс о-ва Врангеля перекрывает палеозойские породы и распадается на две толщи — нижнюю, преимущественно аргиллитовую, включающую также алевролиты, и верхнюю — аргиллито-песчаниковую. Данный комплекс распространен преимущественно в южной половине острова (вкладка, табл. III), где образует протянувшийся между западным и восточным берегами пояс темноцветных глинистых сланцев и песчаников, являющихся продуктом накопления терригенного обломочного материала на дне мелководных прибрежных бассейнов.

Палеозойский терригенно-карбонатный комплекс включает разновозрастные осадочные породы как морского, так и терригенного происхождения и их метаморфические производные; выходит на поверхность преимущественно в центральных и северных районах горной части острова. В комплексе различаются толщи *силурдевонских* песчаников, алевролитов, алевроитовых и глинистых сланцев (*дремхедская свита*), *девонских* кварцитов и конгломератов, *нижнекарбонатовых* конгломератов, карбонатных пород и гипсов, *верхнекарбонатовых* карбонатных пород и сланцев, *верхнепермских* известняков и глинистых сланцев.

Метаморфический комплекс горных пород острова, описанный под названием «*врангелевского комплекса*», включает толщи кристаллических сланцев эпидот-амфиболитовой фации (громовская свита) и зеленых биотит-хлоритовых сланцев (инкалинская свита), обнажающихся в центре острова, в пределах Центральных и Мамонтовых гор (вкладка, табл. III). Сюда же очевидно должна быть отнесена и выделяемая *насокская свита*, включающая породы (филлиты, глинистые сланцы, хлор-серицитовые сланцы и кварциты) кембрий-ордовикского возраста.

По поводу образования этого комплекса существуют две точки зрения. Согласно одной из них, более традиционной, метаморфический комплекс острова представляет собой нижний член стратиграфического ряда (рифей-венд) и перекрывается более поздними палеозойским и мезозойским осадочными комплексами. По другим представлениям, метаморфический комплекс — результат преобразования осадочных толщ, присутствующих вместе с ним в современном срезе и переходящих в метаморфические по латерали, то есть продукт локального (зонального) наложения метаморфических процессов на толщи палеозоя. Причина развития метаморфизма, согласно этой гипотезе, — воздействие интрузий кислых пород.

Помимо упомянутых осадочных толщ и метаморфического комплекса, на острове известны и проявления **магматизма** — пластовые тела как основных (габбро), так и кислых (граниты) пород, структурная масса которых связана с метаморфическим комплексом, то есть имеет достаточно древний возраст. Наряду с этим описаны и небольшие по площади выходы более молодых кислых интрузивов карбонатового возраста.

Как видим, для острова характерно значительное разнообразие докайнозойских гор-

ных пород, существенно различающихся химизмом, текстурными особенностями, минералогическим составом, подверженностью выветриванию и его характером и т.д. Особой петрографической пестротой отличаются центральные районы острова, где соседствуют такие контрастирующие петрографические разности как граниты и известняки, габбро и песчаники и т.д. и т.п.

Южная часть острова Геральд образована лейкократовыми (белоцветными) гранитоидными породами, вероятно представляющими древний врангельский комплекс. Далее на север прослеживаются выходы кварцитов, розовоцветных гранитоидных пород и темноцветных сланцев.

Вопрос о распространении на о-ве Врангеля *дочетвертичных кайнозойских отложений* остается дискуссионным. Достоверно установлено, что в нижнем течении р. Тундровой, на небольшой площади распространены *палеоген-неогеновые (олигоцен-миоценовые)* морские глины с высоким содержанием морской фауны, включая фораминифер и диатомей соответствующего возраста. На основании анализа аэрофотоснимков, М.К. Косьюк с соавторами (1993) предполагают проявление аналогичной толщи и в низовьях р. Красный Флаг. Они также относят к третичным морским осадкам и выходы оранжево-красных глин в районе устья р. Наша, на южном побережье острова. Кроме того, А.М. Белевич, на основании анализа комплекса ископаемых диатомовых водорослей, полагает, что на равнинах острова широко распространены плиоценовые, преимущественно позднеплиоценовые отложения, покрывающие более половины их площади. Другие исследователи, однако, категорически отвергают это, относя морские осадки северной равнины к четвертичному времени, и утверждают, что палеоген-неогеновый комплекс на острове отсутствует.

Сводный стратиграфический разрез о-ва Врангеля
(по: Kos'ko et al., 1993)

Таблица 2

Возраст	Стратиграфические единицы и их вещественный состав	Мощность, м
Неоген	ил, галька	несколько
Палеоген	глина, галька	несколько десятков
Мел		
Юра		
Триас	аргиллиты, черные сланцы, темноцветные песчаники, алевролиты	800—1500
Пермь	сланцы, известняки, песчаники, брекчии	до 750
Карбон	известняки, сланцы, аргиллиты	до 1400
	конгломераты, аргиллиты, гипсы, известняки	до 350
Девон	песчаники, аргиллиты, сланцы, конгломераты	около 1200
Силур	песчаники, сланцы, алевролиты, карбонатные породы	700
Ордовик		
Кембрий		
Протерозой	серицитовые и хлоритовые сланцы, кварциты, габбро, диабазы, граниты	более 2000

В общем, сводный геологический (стратиграфический) разрез острова Врангеля можно представить в виде таблицы 2. Сравнивая ее с приведенной выше геохронологической таблицей, не-

трудно увидеть, что в дочетвертичной истории территории острова отчетливо выделяется три этапа. Во-первых, это *позднепротерозойско-раннепалеозойский период* (примерно до середины силура) преимущественно континентального режима, по-видимому, характеризовавшийся активным проявлением байкальского орогенеза, в результате которого сформировалась лежащая в основании острова платформенная структура и древний врангельский комплекс магматических и метаморфических пород. Далее следует *позднепалеозойско-раннемезозойский этап* (поздний силур — триас), с которым связано формирование всех присутствующих на острове толщ осадочных пород. Это период преимущественно платформенного развития и распространения на площади острова морских бассейнов. Последние, по всей видимости, были по преимуществу мелководными, прибрежного и лагунного типа и по большей части не покрывали всей территории острова. Лишь для пермского периода постулируется существование глубоководного бассейна на всей площади острова. Наконец мезозойско-кайнозойский этап также характеризовался господством континентального режима и активным проявлением киммерийского орогенеза, в результате которого была сформирована основа современных горных сооружений острова. Пик горообразовательной активности пришелся на меловой период, после которого происходило преимущественное разрушение образовавшихся структур (пенепленизация), так что к середине неогена остров превратился в холмистую денудационную равнину, реликты которой прослеживаются в современном рельефе острова (поверхности выравнивания на высоте 200—250 м). В дальнейшем, уже в позднем кайнозое, горные сооружения были «подновлены» новейшими тектоническими движениями.

С конца палеогена (олигоцен) территория острова снова начала подвергаться трансгрессиям, оставившим свой след в виде морских отложений соответствующего возраста. Спорным остается вопрос о проявлении и масштабах позднеплиоценовой трансгрессии, о которой свидетельствуют упомянутые данные Белевич, чьи взгляды не разделяются другими авторами.

Основные типы четвертичных отложений

Четвертичные отложения, сформировавшиеся в плейстоцене и голоцене⁴, то есть на протяжении последнего миллиона лет и продолжающие формироваться в настоящее время, развиты на острове практически повсеместно. Их толща в основном и является зоной проявления современных геоморфологических процессов, в результате действия которых на разные их типы (как и на проявления более древних пород) создаются свойственные острову скульптура его поверхностей и особенности грунтов, в той или степени определяющих условия существования практически всех населяющих остров организмов.

Отложениям четвертичного периода уделяется обычно повышенное внимание и потому, что разные их типы являются индикаторами различных природных обстановок, существовавших на территории в разные эпохи последнего миллиона лет, то есть того времени, на которое приходится становление и развитие биоты современного типа.

На о-ве Врангеля наиболее широко распространены континентальные (образовавшиеся в субэаральных условиях) разновидности четвертичных отложений с преобладанием *элювиально-делювиальных⁵ плащей*, покрывающих всю горную часть острова и слагающих широкие шлейфы горных сооружений. Второе место занимают как современные, так и более древние *озерно-аллювиальные отложения*, а третье — *современные морские*. Исключительно плоха сохранность и ограничено распространение *ледниковых отложений*.

З.И. Яншина (1979) предлагает следующую схему четвертичных отложений острова:

Среднеплейстоценовые отложения представлены только *проблематичными отложениями самаровского оледенения*, в виде скоплений ледниковых валунов у подножья Мамонтовых гор и в некоторых других районах.

⁴ Современная эпоха, начало которой относят к концу последнего оледенения 10—12 тыс. лет назад.

⁵ *Элювием* называют продукты выветривания горных пород, накопившиеся на месте своего образования, то есть не переотложенные, а отложения, образующиеся в результате накопления перенесенных продуктов разрушения горных пород, обозначаются, в зависимости от агента перемещения, терминами *делювий* (плоскостной смыл), *пролювий* (временные водотоки), *аллювий* (постоянные водотоки), *колювий* (гравитационные процессы — осыпи, обвалы).

Позднеплейстоценовый комплекс отложений включает:

— *зырянские ледниковые (гляциальные) отложения* также очень редкие, сохранившиеся в основном у подножья Центральных гор и имеющие небольшую мощность. Представлены они несортированными моренами и крупновалунными россыпями, петрографический состав которых соответствует таковому Центральных гор, не имеют выраженной слоистости и представляют, по видимости, преимущественно донные и боковые морены. Из всего этого, по мнению Яшиной, следует никак не покровный, а всего лишь горно-долинный характер зырянского оледенения;

— *зырянские водноледниковые (флювиогляциальные) отложения*, образовавшиеся в результате переноса продуктов выветривания водными потоками с тающих зырянских ледников, также сохранились лишь на небольших участках в основном во внутренних частях острова, где представлены серыми пластичными глинами с окатанной кварцевой галькой.

— *каргинские⁶ озерно-аллювиальные и аллювиальные отложения* представляют собой гравийно-галечные, песчано-глинистые и суглинистые осадки с включением линз торфа и льда, распространенные на северной и южной равнинах острова, по низменным участкам его западного побережья, а также на отдельных участках крупных речных долин центральной части острова.

Среди **современных (голоценовых) отложений** различаются:

— *аллювиальные*, представленные русловыми и пойменными фациями, а также отложениями низких надпойменных террас. Мощность современных аллювиальных отложений невелика ввиду слабой врезанности и маломощности рек; наиболее широко распространены галечниково-гравийные русловые фации;

— *озерные, озерно-болотные и озерно-лагунные*, представленные суглинками и супесями с включением гравия и гальки (озерные), желто-серыми илами и супесями (озерно-болотные), легкими иловатыми суглинками и тяжелыми супесями с гравием, галькой, а также илами и глинами с прослоями торфа (озерно-лагунные).

— *морские*, галечно-гравийные и песчано-гравийные, слагающие косы, пляжи, береговые валы и бары.

— *элювиально-делювиальные образования*, представленные элювием вершин Центральных гор и других возвышенностей, делювием склонов и обширными делювиально-солифлюкционными шлейфами горных сооружений.

В системе З.И. Яшиной не нашлось места для выделяемых другими исследователями *морских отложений казанцевского межледникового (средний плейстоцен) и сартанских ледниковых отложений (конец позднего плейстоцена)*, которые она считает отсутствующими на острове, отрицая тем самым проявления соответствующих трансгрессии и оледенения.

В четвертичной геологии острова продолжают оставаться весьма спорными вопросы о распространении и возрасте ледниковых и морских отложений, по поводу которых существует несколько, в том числе и взаимоисключающих, точек зрения. Важность этих вопросов заключается в том, что с ними напрямую связаны представления о проявлениях и масштабах оледенений и трансгрессий моря, в тот период, когда формировалась современная островная биота.

Ключевым моментом, касающимся ледниковых отложений, является вопрос о числе и характере четвертичных оледенений. Согласно Кирюшиной и Грому, в четвертичное время остров испытал 3 оледенения, из которых первое (среднеплейстоценовое) носило полупокровный характер, а два позднеплейстоценовых были горно-долинным и долинным. При этом последнее сартанское оледенение представлялось им довольно значительным, так как долинные ледники, по их мнению, выходили в область современного шельфа. З.И. Яшина полагала, что следы сартанского оледенения на острове отсутствуют, а с соответствующим похолоданием было связано не развитие ледников, а промерзание тундровых озер и рост полигонально-жильных льдов. К.К. Марков вообще отрицал наличие на острове ледниковых отложений, а описанные мореноподобные образования считал конусами выноса, сформировавшимися в результате солифлюкционных процессов. Сейчас же наиболее распространена, подкрепленная результатами последних исследований, точка зрения о том, что на протяжении плейстоцена остров не менее, чем дважды, подвергался оледенениям, но все они носили горно-долинный характер, были довольно пассивными и не распространялись далеко за пределы горных массивов. При этом сомнению подвергается наличие не сартанских (конца позднего плейстоцена), а самаровских (средний плейстоцен) ледниковых отложений.

⁶ Каргинское межледниковье — эпоха значительного относительного потепления между зырянским и следующим сартанским оледенениями позднего плейстоцена.

Столь же дискуссионен и вопрос о генезисе новейших отложений северной равнины острова — Тундры Академии, представляющих собой довольно мощную толщу галечника, на котором относительно тонким слоем (около 0,5 м) лежит глина. Ряд авторов полагают, что равнина эта аллювиально-морская с участием древних морских отложений. Белевич, как уже упоминалось, говорит о широком распространении плиоценовых отложений морского происхождения. По мнению С.Л. Вартаняна, из морских отложений в Тундре Академии представлены только казанцевские, т.е. среднеплейстоценовые, распространенные примерно до середины ее современного меридионального простираания, а также современные. З.И. Яшина и К.К. Марков придерживались точки зрения о чисто аллювиальном и озерно-аллювиальном происхождении ее большей центральной части. Также считает и М.Н. Пукемо, рассматривающий Тундру Академии как озерно-аллювиальный комплекс, и трактующий чехол глины как *криопелит* — продукт криоэлювиирования, разрушения в результате морозного выветривания. Последнее подтверждается тем, что мощность толщи глин совпадает с мощностью деятельного слоя (см. ниже), в котором развиваются морозные процессы.

Несмотря на все упомянутые разногласия и неопределенности, весь комплекс палеоген-неогеновых (третичных) и четвертичных отложений острова однозначно указывает на то, что на протяжении кайнозоя на острове преобладал континентальный режим (с эпизодическим затоплением окраинных частей равнин) и отсутствовало покровное оледенение.

В начале данной главы мы постулировали азональность геологического строения, которая абсолютно бесспорна по отношению к толщам и структурам, сформировавшимся в дочетвертичное время, в условиях более или менее отличных от современных. Что же касается комплекса четвертичных, особенно современных (голоценовых) отложений, то в их формировании, помимо более или менее общих для всей земной поверхности процессов — образования аллювия, отложение морских осадков, формирование коллювиальных образований и т.д., активное участие принимают и процессы специфичные для определенных зональных условий. В нашем случае это процессы, связанные с арктическим климатом и вечной мерзлотой, о которых нам еще предстоит подробный разговор, — морозное выветривание, солифлюкция и т.д. Пример масштабного воздействия подобных процессов нами уже упоминался, при обсуждении генезиса поверхностных отложений северной равнины острова, представляющих собой, по мнению большинства авторов, криоэлювий, т.е. результат разрушения горных пород под действием морозного выветривания.

То есть, особенности четвертичных отложений во многом определяются современным климатом, а следовательно, зональны. В связи с этим в четвертичной геологии и геоморфологии возникло представление о *зональных (зонально-высотных) покровных комплексах* — комплексах поверхностных отложений с соответствующими им формами рельефа, формирующимися в определенных климатических условиях, под их непосредственным воздействием.

На острове Врангеля выделяются *полярный покровный комплекс*, свойственный равнинам, и *гольцовый покровный комплекс*, характерный для горной части. Первый представляет собой толщу изначально аллювиальных, озерно-аллювиальных и морских отложений разного возраста, переработанных морозными процессами с формированием криоэлювиальной толщи. Второй — это преимущественно элювиально-делювиальные, а также мезлотно-солифлюкционные, образования, в формировании которых, помимо общепланетарных, участвовали и специфичные морозные (морозобойное растрескивание) и мерзлотные (солифлюкция и т.д.) процессы. В этом плане, «четвертичка» острова Врангеля сходна с аналогичными отложениями других арктических районов, отличаясь, разве что, разнообразием генезиса отложений, среди которых представлены практически все их генетические типы, от коллювиальных обвално-осыпных до морских и от ледниковых до озерно-болотных.

Основные черты макрорельефа

Главные особенности макрорельефа острова, как это и должно быть, предопределены его тектоническим строением, согласно которому в его пределах представлены два основных типа морфоструктур⁷ — эпиплатформенные возрожденные *складчато-глыбовые горы*, соответствующие Центральному поднятию, и *равнины*, на месте окружающего поднятия краевых прогибов.

Говоря об эндогенном происхождении этих крупных форм рельефа, мы имеем в виду, что эндогенными (тектоническими и магматическими) процессами обусловлена их выраженная на острове контрастность (горы — равнины). При формировании же их современного облика не обошлось, конечно, без воздействия разнообразных внешних (экзогенных) факторов — эрозии⁸, склоновых и мерзлотных процессов и т.д., совокупное действие которых выражается в *денудации* (разрушение, снос и перенос продуктов разрушения горных пород) и *аккумуляции* (отложение продуктов разрушения горных пород), обеспечивающих *выравнивание рельефа* или его планацию, которая в тех случаях, когда происходит преимущественно денудационным путем, называется *депланацией*. Общая схема здесь такова. Возникающие благодаря тектоническим движениям поднятия сразу же подвергаются воздействию глубинной речной эрозией, линейной эрозией на склонах и приводящей к расчленению рельефа с образованием линейных отрицательных форм и многочисленных и разнообразных склонов (этот процесс называют *глиптоморфогенезом*). Затем наступает период собственно депланации — разрушения склонов с образованием более ровных плоских поверхностей, ведущих к формированию пологохолмистых равнин (то есть практически каждая существующая равнина прошла в своем развитии стадию более возвышенного и пересеченного рельефа). В идеале, окончательным итогом депланации должно быть формирование абсолютно ровной плоской поверхности и затухание геоморфологических процессов, в частности распад речной сети, хотя на деле последняя стадия практически никогда не достигается. Описанный *геоморфологический или эрозионный цикл* может прерываться на любой стадии очередным поднятием или тектоническими движениями иного характера, что приводит к очередной интенсификации процессов расчленения и (или) депланации, в результате чего вновь формирующиеся формы рельефа накладываются на более старые, «не успевшие» закончить свое развитие.

Современная геоморфология знает два главных типа развития склонов: их постепенное вылаживание и снижение, а также параллельное отступление крутых склонов и замещение их растущими снизу более пологими поверхностями (Тимофеев, 1979 и др.). На признании основной роли того или иного типа развития склонов базируются две главные концепции выравнивания рельефа — концепция Дэвиса о *пенепленизации* и концепция Пенка-Кинга о *педипленизации*.

Дэвис и его последователи считали, что под действием комплекса в основном экзогенных процессов постепенно уменьшается крутизна склонов. В результате рельеф, состоявший из сочетания крутых склонов, становится более пологосклонным, сниженным и выровненным. Расчлененная территория превращается в почти равнину — *пенеплен*, а при особо благоприятных условиях — в идеальную равнину (финпен). На первых стадиях цикла эрозии или в особых структурно-литологических условиях и климатических условиях, Дэвис допускал и параллельное отступление крутых склонов, не считая, однако, это правилом развития склонов.

Кинг и Пенк, напротив, главной и постоянной чертой эволюции склонов и рельефа в целом считали активное развитие двух элементов поверхности: — крутых склонов, отступающих за счет разрушения и сноса параллельно самим себе от долин в глубь междуречий и не меняющих своей крутизны в течение большей части цикла, и вторично возникших у подножья крутых склонов и рас-

⁷ Крупные формы земной поверхности, в образовании которых главная роль принадлежит эндогенным процессам, в морфологии которых четко отражаются геологические структуры.

⁸ Эрозия — размыв или смыл текущей водой горных пород, в результате которого образуются линейно вытянутые отрицательные формы рельефа: долины, овраги, балки.

ширяющихся пологонаклонных поверхностей — *педиментов*. В результате расширения и слияния множества элементарных педиментов образуется полого-холмистая денудационная равнина с останцами и без них, называемая *педипленом*. На последних стадиях развития, когда уничтожены последние останцовые возвышенности, педиплен ничем морфологически не отличается от пенеплена Дэвиса.

Различие данных концепций эволюции склонов связывают с тем, что сформулировавшие их исследователи работали в различных условиях. Дэвис разрабатывал свою концепцию эрозионного цикла применительно к умеренно-гумидным условиям, для которых характерны пологоволнистые равнины с мягкими выпукло-вогнутыми склонами. Кинг же работал в основном в аридных районах Южной Африки, для которых типично сочетание пологих равнин и островных гор. Отсюда возникло представление о том, что пенеплены и педиплены являются *морфоклиматическими вариантами денудационных равнин*.

Д.А. Тимофеев (1979) предлагает как бы синтетическую концепцию развития склонов, согласно которой пенеплен и педиплен формируются на разных стадиях цикла денудационного выравнивания. По его мнению, в любой морфоструктурной и морфоклиматической обстановке проявляется определенная последовательность развития форм поверхности в течение цикла: расчлененный рельеф — расчлененный рельеф с педиментами — педиплен с останцовыми возвышенностями — пенеплен. Структурные, литологические и климатические условия, конечно же, накладывают свой отпечаток на этот единый процесс депланации, в связи с чем выделяются его морфоструктурные и морфоклиматические варианты, различающиеся относительной значимостью двух типов развития склонов и протяженностью каждой из названных фаз.

В числе морфоклиматических вариантов депланации Д.А. Тимофеев (1979) выделяет гумидно-тропическое, умеренно-гумидное, семиаридное, аридное и перигляциальное выравнивание. Умеренно-гумидный вариант, свойственный умеренно увлажненным областям умеренных широт, характеризуется преобладающим развитием пенепленизации и проявлением педипленизации лишь на самых начальных стадиях депланации. Все остальные варианты, отличаясь теми или иными особенностями, сходны по ведущей роли развития педиментов, хоть и развивающихся под действием разных комплексов экзогенных рельефообразующих факторов.

Перигляциальное выравнивание, характерное для арктических и высокогорных областей, по многим своим параметрам наиболее близко к семиаридному, свойственному степям и полупустыням и считающемуся наиболее типичным («классическим») вариантом педипленизации. В перигляциальных областях, так же как в семиаридных, характерно сочетание крутых склонов и пологонаклонных выровненных поверхностей, прямых аналогов семиаридных педиментов, называемых *мерзлотными педиментами*, *криопедиментами* и т.д. Разумеется, при сходстве типов развития склонов и образующихся форм в перигляциальной и семиаридной областях, ведущими факторами этого развития являются различные процессы. Для перигляциального выравнивания это различные криогенные (морозные) процессы, о которых мы подробно будем рассказывать далее, обуславливающие образование и развитие *криопланационных поверхностей*. Как указывают многие авторы, условия для развития склонов в перигляциальных и семиаридных областях оказываются сходными вследствие свойственной обеим областям резкой сезонности рельефообразования, вызывающей проявление так называемой *геоморфологической сухости*. Это явление заключается в том, что большую часть года как в перигляциальных, так и в засушливых областях деятельность поверхностных вод ограничена, во-первых, из-за низких температур и из-за малого количества осадков и сильного испарения, во-вторых. Сезонность же рельефообразования благоприятствует, по общему мнению исследователей, сохранению в рельефе контрастных форм крутых склонов и выровненных поверхностей.

Современный рельеф острова начал формироваться с середины миоцена. До этого возникшие в мезозое горные сооружения разрушались, и к неогену территория острова представляла собой всхолмленную денудационную равнину (пенеплен) с группой невысоких (до 500 м) гор в центре. С середины миоцена начался новейший тектонический этап, выразившийся в активизации дифференциальных тектонических движений разбитой разломами на отдельные блоки шельфовой платформы, что привело к обособлению и подъему острова и началу его нового расчленения, продолжающегося и в настоящее время.

В центре острова выделяется сильно расчлененный среднегорный массив — *эрозионно-денудационное среднегорье*, с абсолютными высотами, превышающими 1000 м, соответствующий срединной части Центрального антиклинория (вкладка, табл. II). Послед-

ний, как мы уже упоминали, характеризуется асимметричностью (запрокинут на север), чем и определяется *куэстовый*⁹ характер среднегорных сооружений, имеющих крутые (местами до 45 градусов) северные и гораздо более пологие южные склоны. Крупными речными долинами, присущими тектоническим разломам субширотного и субмеридионального простирания, весь срединный массив разбит на три части — хребет Центральных гор, расположенный южнее от него и отделенный верховьями р. Хищников, долиной р. Нашей и руч. Совино, хребет гор Минеева, а также массив Мамонтовых гор, ограниченный с востока субширотным отрезком р. Мамонтовая.

В среднегорье преобладают выпукло-вогнутые профили склонов, при характерных значительных уклонах (30—35 градусов). Наиболее высокие вершины имеют альпийский облик, большинство же платообразны. Среднегорья сильно расчленены долинами многочисленных ручьев с чашеобразно (или циркообразно) расширяющимися верховьями. Среди более крупных долин различаются более широкие *субсеквентные*, вытянутые параллельно простиранию горных пород в широтном направлении, и *обсеквентные*, располагающиеся окрест простирания горных пород, гораздо более узкие и глубокие, местами приобретающие ущельеобразный характер.

В целом, среднегорье представляет собой композицию преимущественно крутых склонов, у подножья которых развиты местами узкие, а местами довольно значительные (2—3 км) педименты, что соответствует положению между первой и второй стадиями выравнивания рельефа по схеме Тимофеева.

С запада, севера и востока среднегорья окружены полукольцом *эрозионно-денудационных низкогорий и холмогорий*, представляющих собой бывший пенеплен, поднятый и расчлененный на блоки новейшими тектоническими движениями. На севере это Северные горы, представляющие собой прерывающуюся речными долинами цепь низкогорных массивов, протянувшуюся от г. Дрем-Хед на юго-восток к долине р. Красный Флаг, в соответствии с направлением оси Северного антиклинория. На востоке — Восточное плато, соответствующее «узлу», в котором смыкаются Северный и Центральный антиклинории. На западе осевой части Центрального антиклинория соответствуют южные,

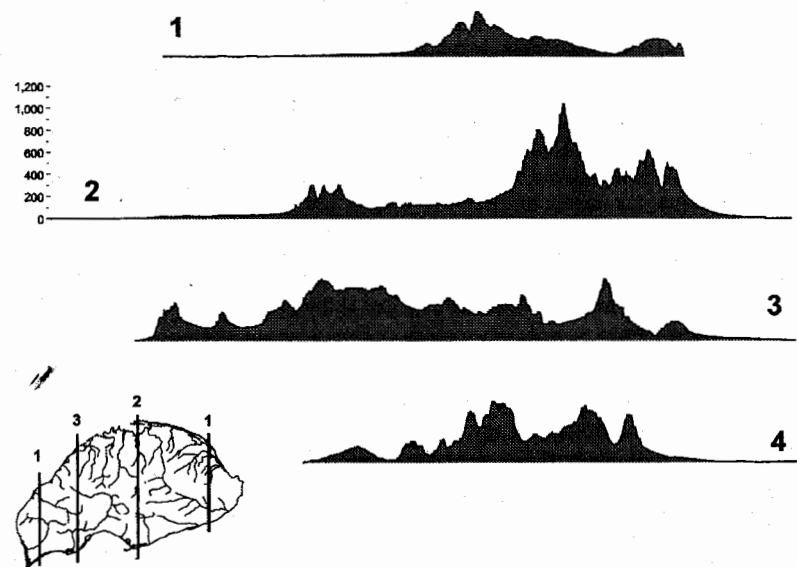


Рис. 2. Меридиональные профили четырех секторов острова Врангеля

⁹ Куэсты — асимметричные в поперечном сечении гряды, выработанные эрозией и денудацией полого залегающей свите пластов горных пород неодинаковой стойкости; пологий склон куэсты образован «бронирующим» пластом высокой стойкости, в крутом склоне выходят «головы» пластов.

наиболее высокие сооружения Безымянных гор, по правому берегу р. Гусиной, а его южному пологому крылу — Западное плато, с прилегающими массивами, отделенными от осевой зоны разломом долины р. Гусиной. Синклиорий р. Медвежьей выражен в макрорельефе острова глубокими и обширными межгорными котловинами, а также низкими холмогорьями верховий р. Неизвестной, верхнего течения р. Тундровой, бассейна р. Лемминговой и т. д., полоса которых разделяет центральный среднегорный массив и более низкие Северные горы. Как и среднегорья, окружающий их пенеплен разбит на отдельные массивы крупными долинами субширотного и субмеридионального, реже диагонального, направления, в большинстве случаев соответствующих тектоническим нарушениям в виде разломов и сбросов.

В пределах низкогорно-холмогорной части различаются относительно высокие (Безымянные горы, Западное плато), и более низкие (Восточное плато) платообразные, сильно расчлененные возвышенности, в которых педименты развиты примерно в той же степени, что и в среднегорье, или лишь несколько более значительно, а также области, приближающиеся к педилену с останцовыми возвышенностями (Северные горы и др.). Для всех районов низкогорий характерны платообразные (столовые) вершины, выработанные криопланационными процессами и аналогичные педиментам подножий. Зачатками подобных поверхностей являются нивационные (криопланационные, нагорные) террасы, изобилующие на склонах низкогорий, вследствие чего наиболее типичными оказываются их террасированные профили. Кроме того, в области низкогорий местами, выражены выровненные поверхности, расположенные на высотах 200—250 м, представляющие собой реликты неогеновой денудационной равнины (пенеплена).

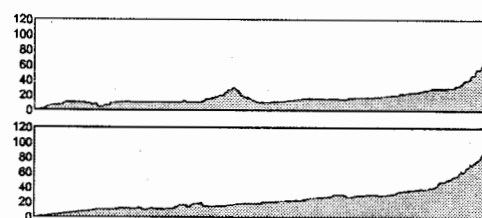


Рис. 3. Профили восточной (верх) и центральной частей Тундры Академии. По оси ординат — абсолютная высота (метры)

С севера и с юга горные сооружения острова, соответствующие его Центральному поднятию, окаймлены равнинами — северной, носящей название Тундры Академии, и Южной. Фрагмент равнинного рельефа представлен и на северо-западе острова. Тундра Академии, по мнению К.К. Маркова, это типичная *предгорная аккумулятивная равнина*¹⁰, наклонная в предгорной части, грядово-холмистая (увалистая) в центре и почти плоская в прибрежных частях. Абсолютные высоты в ее пределах не превышают 25—50, а относительные — 5—10 м. Сформировалась она в результате аккумуляции разного рода отложений, в основном продуктов разрушения горных пород, выносимых из горной части острова, а также современных морских и речных и озерных осадков, на поверхности древнего пенеплена. В прибрежной части, особенно на северо-востоке, выражена серия параллельных береговой линии грядовых возвышенностей (древние береговые валы), разделенных линейными депрессиями (бывшие лагуны). Кроме того, в средней части востока равнины, прослеживается субширотная гряда неясного еще происхождения (рис. 3).

¹⁰ Выделяют два основных типа равнин — *денудационные* и *аккумулятивные*; первые — это выровненные поверхности, образовавшиеся на месте некогда более высокого и контрастного рельефа в результате его разрушения и сноса продуктов разрушения в условиях преобладания денудационных процессов; вторые — аналогичные поверхности, образовавшиеся в результате накопления толщ рыхлых отложений. Среди денудационных равнин различают *цокольные* (несогласно срезавшие поверхность кристаллического или складчатого фундамента) и *пластовые* (поверхность которых близка к поверхностям тектонически ненарушенного осадочного чехла).

Несколько более высокая Южная равнина имеет аналогичное строение, хотя ее низменная часть преимущественно срезана морем. Еще в большей степени это относится к равнинному фрагменту на северо-западе острова, представляющему лишь наклонную часть «утонувшей» равнины.

Мезо-, микро- и нанорельеф

Экзогенный рельеф, к которому относится подавляющее большинство его мезоформ, а также все микро- и наноформы, назван так потому, что создается путем воздействия внешних (экзогенных) факторов, разрушающих горные породы и перемещающих образующийся при этом материал, видоизменяя тем самым поверхности эндогенных макроформ рельефа, образованных процессами, протекающими в глубинах Земли. Наиболее популярной классификацией экзогенного рельефа является генетическая по главным факторам его образования. Так, среди всего многообразия экзогенных геоморфологических процессов и форм рельефа различаются *флювиальные* (связанные с деятельностью текучих вод), *гляциальные* (деятельность ледников), *эоловые* (деятельность ветра), *криогенные* (образующиеся за счет мерзлотных процессов). С другой стороны принято выделять группы *склоновых процессов* или, например, *береговых процессов*, благодаря которым возникающие формы имеют, как правило, полигенетическое происхождение, то есть сформированы под комплексным воздействием нескольких факторов.

Очевидно, что характер и значимость всех этих процессов, помимо особенностей литогенной основы, на которую они воздействуют, в огромной степени определяются параметрами климата — температурным режимом, увлажнением, количеством осадков, а им должны быть свойственны зональные различия. В результате четко выраженная зональность проявляется в свойственных земной поверхности комплексах форм экзогенного рельефа. В разных зональных подразделениях преобладают и достигают наибольшего развития те или иные различные формы, а повсеместно распространенные типы рельефа (например, флювиальный) имеют в них более или менее выраженную специфику.

В арктических широтах наибольшего развития достигают гляциальный и криогенный рельефы. *Гляциальный рельеф* связан с деятельностью ледников и свойственен районам активного современного и (или) четвертичного оледенения. На острове Врангеля он выражен очень слабо, ввиду отсутствия современных ледников и ограниченного их развития в плейстоцене. Лишь местами, в горных районах центра и северо-запада острова, отмечаются цирки явно ледникового происхождения (*кары*) и фрагменты U-образных *троговых долин*, а у подножья гор встречаются *моренные гряды* — скопления обломочного материала, накопившегося у фронта, в теле, по краям и на поверхности ледника, оставшегося на месте после его таяния.

Криогенный рельеф, называемый также *перигляциальным*, является результатом морозных воздействий и разнообразных процессов, протекающих в толще мерзлых пород. Они развиваются повсеместно в области распространения вечной мерзлоты и особо характерны для арктических ландшафтов, которые, фактически, определяют их внешний облик, выступая самостоятельно, в «чистом виде», или в комплексе с другими более распространенными процессами, придавая им (и образующимся в результате форм) определенную специфику. Все эти процессы и формы, в развитии и образовании которых ведущую роль играют морозные воздействия, мы рассмотрим в специальной главе, где будут обсуждаться также свойства и роль вечномерзлых пород. Однако укажем, что на острове криогенные и преимущественно криогенные формы рельефа развиты повсемест-

но, представляя собой характерный признак гольцового и полярного покровного комплексов. При этом, горам и равнинам свойственны разные наборы ведущих процессов, а соответственно и разные комплексы криогенных форм. Для горной части особо характерна яркая повсеместно присутствующая нивационная обработка, выражающаяся в широком распространении *нивационных (нагорных) террас* и образующихся в результате их развития и слияния *альтипланационных (криопланационных) поверхностей*. И те и другие являются ничем иным, как педиментами, развивающимися благодаря процессам нивации (см. ниже), характерным для высоких широт и высокогорий.

На равнинах острова также наблюдаются процессы расчленения и последующей депланации, связанные с *термокарстом* — образованием котловин вследствие протавивания подземных льдов. Отдельные котловины, частично занятые озерами котловины развиваются вширь и формируют обширные плоские *термопланационные поверхности*, характерные для северо-востока Тундры Академии.

Из всех прочих разновидностей экзогенного рельефа наибольшее развитие, как и почти повсеместно на земном шаре, за исключением экстраридных районов, имеет *флювиальный рельеф*, представленный многочисленными долинами рек и ручьев, а также разнообразными рытвинами, промоинами и прочими эрозионными формами, образуемыми временными водотоками. Эти, почти повсеместно распространенные формы, также имеют на острове определенные особенности, обусловленные высокоширотной природной обстановкой. Так, большинство речных долин острова отличается небольшой глубиной вследствие распространения вечной мерзлоты, и развиваются, в основном, вширь. Кроме того, характерно также, что целый ряд рек острова имеет очень крупные (широкие) долины, явно несоответствующие современным маловодным потокам. Это, однако, связано уже не с современными природными условиями, а с их реликтовым характером — по ним текли гораздо более крупные реки осушенных шельфовых равнин.

В заключение следует остановиться на *береговых формах*, образующихся на границе суши и моря под определяющим воздействием волновых процессов, приливно-отливных и вдольбереговых течений. Берега островов Врангеля и Геральд относятся к двум основным группам — *абразионным и абразионно-денудационным и аккумулятивным*.

Абразионные и абразионно-аккумулятивные берега образуются под действием *абразии* — разрушающего воздействия морских волн, в результате которого в скальных породах образуются такие формы рельефа как *клифы* (абразионные обрывы) и *бенчи* — слабонаклонные поверхности, выработанные в скальных породах, перед подножьем клифов. (В рыхлых породах под действием волн образуются *береговые откосы*, а сам процесс их образования называют *размывом*).

Отступление берега при абразии происходит путем выработки у подножья клифов *волноприбойных ниш* и последующего обрушения нависающих над ними массивов породы. В связи с неоднородностью пород по устойчивости к волновым воздействиям, на петрографически неоднородных берегах развиваются формы, обусловленные *селективной абразией* — абразионные останцы (кекюры), различные арки, гроты и т.д. С однородностью пород связан и характер береговой линии, ровный на геологически однородных берегах и бухтовый, зубчатый там, где наблюдается чередование пород различной прочности. В особых условиях, при абсолютно гомогенных массивах пород, вертикальном залегании слоев, параллельных береговой линии и т.д., образуются особо ровные вертикальные поверхности, называемые *зеркалами клифов*.

Верхней границей клифа является его бровка или кромка, выше которой располагается субгоризонтальная поверхность или склон, находящиеся под воздействием субаэральных (наземных) процессов (эрозии, механического выветривания, плоскостного смыва и т.д.). Последние всегда имеют место и на поверхности клифов, где образуются многочисленные расщелины, эрозионные желоба, осыпи и т.д. Берега, формирование облика которых связано, преимущественно, с абразией, называют *абразионными*. Сформированные при не меньшем участии субаэральных процессов — *абразионно-денудационными*.

При отступлении моря волновое воздействие ослабевает, и абразия прекращается, образуются так называемые отмершие клифы, у подножья которых, на бывшем бенче, формируется пляж.

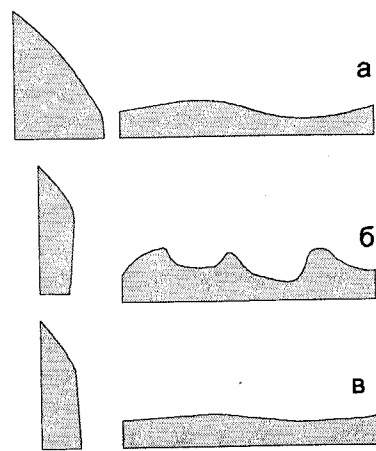


Рис. 4. Типичные профили берегов (слева) и формы береговой линии (справа), образующиеся в триасовых сланцево-песчаных (а), карбонатных (б) и гранитоидных (в) породах

низких абразионных берегов, выработанные в различных породах — глинистых сланцах, кристаллических сланцах и песчаниках, карбонатных породах, и различающиеся формой береговой линии и другими особенностями.

Есть на острове и достаточно протяженные участки береговых откосов, выработанных в рыхлых отложениях, выходящих к морю вдоль южного и северного побережья. Но, в целом, для этих побережий, как и для северо-западного, более характерны *аккумулятивные берега*.

В береговой зоне рассеивается энергия волн, волновых течений, прибойного потока и других видов прибрежных течений. На участках падения энергии происходит прибрежная аккумуляция, то есть накопление наносного материала, что вызывает образование различных аккумулятивных форм рельефа, сформированные которыми берега и относят к категории аккумулятивных. Среди основных разновидностей береговых аккумулятивных форм различают *примкнувшие* (пляжи), *свободные* (вдольбереговые косы и стрелки), *окаймляющие* (косы и пересыпи, отгораживающие от моря внутренние лагуны), *отчлененные* (возникающие на поздней стадии эволюции других форм, при замедлении поступления наносов, как островные *бары*, образующиеся в результате размыва кос и т.д.).

Наиболее развиты аккумулятивные береговые формы на севере острова, где все побережье окаймлено крупными лагунами, сообщающимися с морем многочисленными протоками и отгороженными от него преимущественно изолированными косами, то есть островными барами. На южном и западном берегах аккумулятивные участки представляют собой сравнительно небольшие полуизолированные или изолированные лагуны, разобщенные фрагментами абразионных и абразионно-денудационных берегов. Еще одной распространенной формой берегового рельефа, также особо характерной для северного побережья острова, являются *эстуарии* — воронкообразные, суживающиеся к вершине заливы, образующиеся в результате подтопления речного устья и переработанные воздействием волновых и приливных процессов.

Абразионные и абразионно-денудационные берега острова весьма разнообразны, что, прежде всего, связано с разнообразием геологического строения и петрографического состава. На западе и востоке о-ва Врангеля, а также на о-ве Геральд, преобладают высокие берега, обрывы которых местами достигают 200 м. Последнее, прежде всего, характерно для распространенных на о-ве Геральд гранитоидных пород, с которыми связано формирование высоких отвесных или ступенчатых береговых обрывов. Для сланцевых и сланцево-песчаных берегов о-ва Врангеля характерны невысокие клифы, широкое развитие осыпей и относительно ровная береговая линия с незначительно выступающими мысами, в местах выхода наиболее прочных пород. С участками прочных карбонатных пород связаны хорошо выдающиеся выступы (м. Уэринг, м. Птичий базар), отличающиеся высокими обрывами и бухтовой или зубчатой береговой линией. На южном и северо-западном побережьях острова, а также на самом востоке Тундры Академии представлены фрагменты

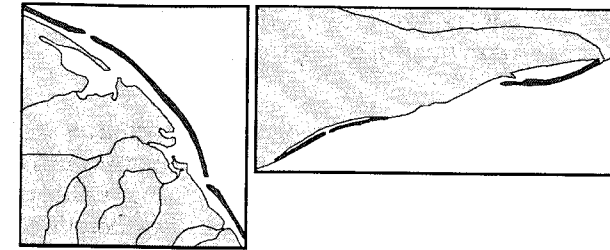


Рис. 5. Аккумулятивные берега северного (слева) и южного (справа) побережий о-ва Врангеля. Темным фоном показаны современные аккумулятивные формы

Общий характер северного побережья острова, изобилующего отчлененными косами и барами, хорошо развитыми эстуариями, указывает на его постепенное затопление, тогда как сочетание береговых форм южного берега (изолированные лагуны, отмершие клифы и береговые откосы с пляжами у подножий) свидетельствует о его постепенном осушении. Это вполне соответствует имеющимся геофизическим данным о происходящем опускании северной и подъеме южной части острова.

* * *

Подводя итоги краткого экскурса в геологию и геоморфологию острова, выделим три основных момента.

Во-первых, следует отметить значительное разнообразие геолого-геоморфологических образований, выражающееся, помимо уже отмечавшейся пестроты слагающих остров горных пород, в том, что здесь на сравнительно небольшой территории представлены весьма разнообразные типы макрорельефа, от низменных равнин до среднегорий, а также велико разнообразие различных по происхождению экзогенных форм — большинством основных разновидностей представлен криогенный рельеф, очень разнообразны берега островов. Все это обеспечивает разнообразие условий существования для населяющих острова организмов.

Во-вторых, подчеркнем, что современные отложения и экзогенный рельеф острова обладают ярко выраженной зональной спецификой, выражающейся в повсеместном распространении криогенных форм рельефа и также криогенных толщ грунта, образовавшихся под действием морозных процессов (криопелит и т.д.). При этом, главенствующая роль и многообразие криогенных процессов, форм и отложений выражена здесь особо ярко ввиду ограниченного развития гляциальных явлений, связанных с ледниками, широко распространенных в других районах Арктики. Зональным положением определяется и специфика процессов эволюции, выравнивания рельефа, ведущим из которых оказывается педипленизация, что сближает этот высокоширотный район с аридными и семиаридными территориями, притом, что развитие педипленов происходит в связи с существенно разными комплексами геоморфологических явлений.

И в-третьих, особо надо отметить преимущественно широтное простираание основных горных сооружений острова, а также наличие нескольких крупных межгорных котловин, что, как мы увидим далее, является предпосылкой разнообразия погодно-климатических условий, сыгравшего (и продолжающего играть) огромную роль для островной биоты.

КЛИМАТ И ПОГОДА, ГИДРОЛОГИЯ СУШИ И МОРЯ

Помимо литогенных компонентов природной среды (горные породы, поверхностные отложения, рельеф), частично рассмотренных нами в предыдущей главе, второй блок средообразующих факторов, определяющих условия существования организмов на земной поверхности, составляют климатогенные условия, включающие общие особенности климата, преобладающий характер погод, а также обуславливаемые ими гидрологические особенности. В отличие от преимущественно аazonальной литогенной составляющей, климатогенные компоненты не только подчинены природной зональности, а, собственно говоря, «ответственны» за ее существование и проявление, определяя тем самым специфику условий обитания и органического мира в разных широтах. Это, однако, не означает, что климатические условия независимы от прочих. Наоборот, соотношение и взаимное расположение суши и моря, особенности рельефа оказывают огромное влияние на их особенности, обуславливая климатическую неоднородность, на фоне сходных радиационных условий, прямо связанных с широтой местности.

Следует немного остановиться на понятиях *климата* и *погоды*, которые нередко смешиваются или воспринимаются как синонимы, притом, что имеют совершенно разный смысл. *Погодой* называется состояние атмосферы, характеризующееся определенной совокупностью метеозлементов (характеристик состояния воздуха, таких как температура, давление, влажность, облачность) в данный момент или за короткий промежуток времени в данной местности. Многолетний режим погоды, свойственный определенной местности, характеризующийся однотипной повторяемостью определенных типов погод на протяжении года называется *климатом*.

То есть, климат — это преимущественно географическое понятие, а погода — временное. Можно говорить о климате какого-то места или района и о погоде за какой-то период, но не наоборот (если речь не идет об исторических изменениях климата, но это уже совсем иной аспект). Однотипные погоды могут наблюдаться в самых различающихся местах. Так, например, отдельные как зимние, так и летние дни на о-ве Врангеля и, скажем, в Подмосковье, могут практически не различаться по погодным характеристикам, но климаты этих районов абсолютно различны, поскольку наборы возможных типов погод и их повторяемость совершенно не сравнимы. То, что является исключительным событием на о-ве Врангеля вполне обычно в Подмосковье и наоборот.

Существуют также понятия о макро-, мезо- и микроклимате. *Макроклиматом* называют климат природных зон, материков и вообще крупных частей земной поверхности. *Мезоклимат* или *местный климат* — это климат небольших, более или менее однородных по природным условиям территорий, частей географического ландшафта. Понятие *микроклимата* используется для различий метеорежима внутри какого-либо типа местного климата и касается в первую очередь приземного слоя воздуха. Особенности макроклимата, в основном, определяются радиационными условиями, то есть широтой местности, и закономерностями общей циркуляции атмосферы¹. Мезоклиматические различия обусловлены, преимущественно, макрорельефом и связанными с ним местными особенностями атмосферных течений, а микроклимат во многом связан с особенностями мезо- и микрорельефа и характером подстилающей поверхности (тип грунта, растительность). Для нас все эти понятия важны, поскольку очевидно, что живые организмы существуют в совершенно определенной мезо- и (или) микроклиматической обстановке, параметры которых однако задаются макроклиматическими условиями.

¹ Планетарная система воздушных течений атмосферы, установившаяся в результате неодинакового нагревания земной поверхности на разных широтах, над материками и океанами, а также под действием трения и отклоняющего влияния вращения Земли.

Тепло и влага

Из сказанного выше в главе о природной зональности нам уже известны общие радиационные и термические условия, характерные для тундр вообще и для арктических тундр, в частности. Напомним, что суммарная солнечная радиация составляет в тундровой зоне 60—70 ккал/см²/год, а радиационный баланс — 10—20 ккал/см²/год, то есть всего около 20% от значения суммарной радиации, что связано с высокими значениями альbedo (в умеренных широтах радиационный баланс равен 30—35% суммарной радиации).

Как полагает большинство «тундроведов», в том числе и Ю.И. Чернов (1980), главная особенность природной среды тундровой зоны заключается не столько в среднегодовых и среднемесячных значениях основных термических показателей (радиационный баланс, температура воздуха и т.д.), сколько в *своеобразии термического режима*. В период с ноября по февраль (полярная ночь) суммарная радиация в тундровой зоне примерно равна нулю. В марте ее значения вырастают до 3—4 ккал/см², но практически вся она расходуется на эффективное излучение и альbedo. С наступлением полярного дня суммарная радиация увеличивается до 8—12 ккал/см², но еще лежит снег, и значения радиационного баланса остаются низкими. К июню значения суммарной радиации увеличиваются всего на 2—3 ккал/см² (до 14), но из-за таяния снега резко снижается альbedo и радиационный баланс достигает уже 5—6 ккал/см². С конца июня суммарная солнечная радиация начинает снижаться, но радиационный баланс продолжает расти, достигая максимума к середине июля. Из всего этого следует, что, во-первых, в тундровой зоне очень короткий период благоприятного теплового режима, с положительными значениями радиационного баланса, а, во-вторых, максимумы суммарной солнечной радиации и радиационного баланса приходятся на разное время. В апреле-мае, когда величина солнечной радиации равна таковой в субтропиках, она не может расходоваться на биологические процессы, поскольку очень велико альbedo, а, соответственно, низок радиационный баланс. Когда же создаются более благоприятные для поглощения радиации условия (низкое альbedo), значения солнечной радиации уже начинают снижаться.

Среднеиюльская температура воздуха в пределах тундровой зоны составляет от 2 до 12°. При этом подзона типичных тундр лежит в диапазоне от 4—5° до 10°, а на арктические и южные тундры, соответственно, приходятся диапазоны среднеиюльских температур от 2 до 5° и от 10 до 12°. Максимальные суточные температуры в летние дни могут быть достаточно высоки, и в арктических тундрах они достигают даже 25° и более, хотя, конечно, это всегда довольно кратковременное явление.

Ю.И. Чернов неоднократно указывал и на такую особенность приполярных районов, как *очень резкие изменения термических условий с широтой местности*, приводя в качестве примера тот факт, что в Большеземельской тундре, на протяжении 300 км наблюдаются такие же изменения среднеиюльской температуры воздуха, как и в умеренных широтах Русской равнины на протяжении 2000 км! Кроме того, «цена» каждого градуса в приполярных широтах оказывается гораздо большей, нежели южнее — изменение средней температуры на 1° влечет за собой здесь вполне ощутимые ландшафтные различия, чего не наблюдается в районах умеренного климата.

По термическим характеристикам, таким как средние температуры самого холодного и самого теплого месяца, а также сумме среднемесячных положительных температур, южное побережье о-ва Врангеля вполне сходно с другими типичными районами подзоны арктических тундр. В бухте Роджерс, где находится расположенная на косе, то есть практически на уровне моря, метеостанция, средние температуры января и июля составляют по ее данным -24 и 2,4°, соответственно, а сумма среднемесячных положительных температур равна 4,7°. В бухте Сомнительной, в нескольких метрах над уровнем моря и в некотором отдалении от берега, средняя температура июля и сумма среднемесячных

положительных температур несколько выше — 3,6—4 и 7,1° соответственно. Последние показатели близки к средним для подзоны. Они практически идентичны таковым в бухте Марии Прончищевой, на восточном побережье Таймыра, где проводились обширные исследования растительного и животного мира, к результатам которых мы будем регулярно обращаться в дальнейшем для сравнения.

В качестве особенности термического режима острова укажем на подмеченный Б.А. Юрцевым (1987) факт, что при сходстве среднеиюльских температур на о-ве Врангеля и на востоке Таймыра, на острове несколько ниже средние температуры августа, но выше среднеиюньские температуры. Последнее, по мнению автора, особо важно, так как означает более благоприятный тепловой режим в период максимальной освещенности и максимальной продолжительности светлого времени, что не может не оказывать положительного воздействия на органический мир острова и, прежде всего, на растительность.

Однако главным лимитирующим фактором в высоких широтах являются не столько сами температуры, сколько продолжительность относительно теплого периода. Большая часть тундровых сообществ деятельна лишь в летнее время, когда активны и все основные абиотические процессы, связанные с протаиванием грунта и т.д. На южном побережье острова в течение года бывает не более 45 дней без мороза и около 80 дней с положительными среднесуточными температурами. При этом максимальная продолжительность безморозного периода не превышает 25 дней, а обычно составляет около 2 недель. Переходы же через 0° на поверхности почвы происходят сотни раз в году. Это достаточно наглядно свидетельствует о несомненной суровости островных условий, в которых населяющие остров организмы должны «уложить» циклы своего развития в весьма сжатые сроки.

Хорошо известно, что в целом тундры отличаются избытком влаги, множеством водоемов, широким распространением болот и заболоченных территорий. Это, однако, прежде всего касается равнинных территорий типичных и южных тундр и в гораздо меньшей степени свойственно тундрам арктическим. Наблюдающийся в тундре избыток влаги — следствие не избытка осадков, а недостатка тепла для их испарения и наличия вечной мерзлоты, препятствующей их грунтовому стоку. Осадков же в типичных тундрах в среднем выпадает около 250 мм в год, что существенно ниже, чем в тайге (370 мм). Средняя же норма для арктических тундр составляет порядка 200 мм, что равно их количеству в полупустынях (полярные же пустыни вполне оправдывают свое название тем, что в них выпадает всего 100—110 мм осадков — столько же, сколько в настоящих аридных пустынях умеренного и субтропического поясов). Тем не менее, по названным причинам тундры относятся к числу наиболее увлажненных ландшафтов. Избыточная же влажность, вследствие значительных затрат тепла на испарение, имеет и охлаждающий эффект — при равных радиационных условиях холоднее оказывается там, где больше влаги.

Тепло и влага тесно связаны друг с другом и часто бывают взаимообусловленными. Так, переувлажнение может наблюдаться не только при большом, но и при малом количестве осадков, в условиях низких температур, что и имеет место в тундровых ландшафтах. Соответственно, условия увлажнения характеризуются не осадками, а именно соотношением тепла и влаги, для выражения которого существует несколько широко используемых показателей, в числе которых *гидротермический коэффициент Селянинова*, *коэффициент увлажнения Иванова*, *радиационный индекс сухости Будыко*. Последний представляет собой отношение радиационного баланса к годовой сумме осадков, выраженное через скрытую теплоту испарения. В смешанных лесах и лесостепи этот индекс равен единице, в пустынях умеренного пояса — 3—5, в тропических пустынях — 10, в тайге — 0,6, в тундре — около 0,3, а в полярных пустынях — 0,2. Районы с индексом, превышающим 1, называются *аридными*, а те, в которых индекс сухости меньше единицы — *гумидными*. Зоны полярных пустынь, тундры и тайги образуют широкий *гумидный пояс*.

На острове Врангеля ежегодно выпадает от 60 до 280 мм осадков, из них около 3/4 в твердом виде, то есть преимущественно в зимнее время. Среднее многолетнее число осадков — порядка 140—150 мм, что заметно ниже среднего показателя для подзоны в целом. Ландшафты острова, в том числе и равнинные, довольно далеки от нарисованной выше картины изобилия влаги. Причем, по данным исследований Г.П. Скрыльника (1976), дело здесь не только в пониженном количестве осадков, но и в том, что около половины всех выпадающих на острове осадков сдувается с него (в виде снега) в пролив Лонга, преобладающими в зимнее время северными и северо-восточными ветрами. Так, зимой 1957/58 гг. средняя мощность снежного покрова на льду к северу от острова составляла 5—6 см, в Тундре Академии — 0—7 см, на Южной равнине острова — 5—10 см, а в проливе Лонга — 12—17 см (в защищенных межгорных долинах накапливалось в среднем до 40—50 см.). Это и послужило основанием для вывода о значительном сносе снега с острова в море в результате активной линейно направленной ветровой деятельности. Привнос же снега в аналогичном объеме не происходит, так как значительная его часть выпадает над акваторией еще на поверхность открытого моря и тает, а снег, выпадающий на поверхность морского льда, пропитывается рассолом и смерзается. В результате, на самом деле, остров получает менее 100 мм осадков в год, что представляет минимальную для Арктики величину, равную таковой в полярных, как, впрочем, и в настоящих аридных пустынях. Этим остров Врангеля существенно отличается от большинства районов арктических тундр и сходен со столь же аридными (криоаридными) районами севера Гренландии и северными и северо-западными островами Канадского Арктического архипелага. Следствия подобной обстановки — практическое отсутствие на острове ледников, малольдистая и «сухая» (то есть без ледяных жил) мерзлота, относительно низкая увлажненность и обводненность ландшафтов, за исключением отдельных площадей низменных равнин.

Океаничность и континентальность климата

Климатическая обстановка в разных секторах тундровой зоны вообще и подзоны арктических тундр, в частности, может довольно существенно отличаться, несмотря на сходство радиационных условий. Связано это, прежде всего, с различным положением территорий по отношению к материкам и океанам и в системе общей циркуляции атмосферы, а также основных морских течений. Над Арктическим бассейном, где круглый год существует область высокого давления, формируются и держатся в течение всего года *арктические воздушные массы*, отличающиеся низкими температурами и чистотой (отсутствием пыли), область господства которых расширяется зимой и сужается летом. Холодные и чистые арктические воздушные массы взаимодействуют с другими, формирующимися над материками и Тихим и Атлантическим океанами, чем (вкуче с непосредственным влиянием океанских течений) и определяются секторные климатические различия.

Приатлантические районы Арктики находятся под влиянием более теплых атлантических воздушных масс и теплых течений, с чем связан их более мягкий (более *океанический*) климат, с не столь холодной, сырой зимой и относительно прохладным дождливым летом, при обилии осадков определяющим повышенное увлажнение ландшафтов и широкое развитие наземного оледенения. Похоже здесь и влияние Тихого океана, хотя оно и проявляется в гораздо меньших масштабах из-за существенно более сильной изоляции от него Арктического бассейна по сравнению с Атлантическим океаном. Противо-

положность представляют условия, складывающиеся на севере Гренландии и Канадского Арктического архипелага, куда не проникает влияние Атлантического и Тихого океанов и где круглый год господствует арктический воздух и близкие воздушные массы, стекающие с Гренландского ледникового щита. Здесь существуют условия, называемые *континентальными* — с малым количеством осадков, морозной зимой, сухим летом с относительно высокими температурами.

Морским или *океаническим* называют климат с прохладным летом, теплой зимой и малой годовой амплитудой температуры воздуха, а *континентальным* — климат с относительно теплым сухим летом, холодной зимой и значительной годовой амплитудой температур. Морской климат отличается большей относительной влажностью воздуха в летний период, большим количеством осадков и более частыми туманами. Понятия эти довольно относительны, хотя и существуют способы расчета *относительной континентальности* (в процентах) по отношению к климату районов, являющихся в этом отношении эталоном.

Над островом Врангеля большую часть года перемещаются как раз арктические воздушные массы с низкими температурами и низким содержанием влаги и пыли. Летом (реже зимой) они взаимодействуют с более теплыми и влажными *тихоокеанскими воздушными массами*, а иногда и вытесняются ими. Нередко проникают сюда в летнее время и относительно сильно нагретые, сухие и запыленные *сибирские континентальные воздушные массы*, с которыми связано возникновение *феновых ветров*², играющих заметную роль в формировании местных климатов центральных районов острова, о чем мы более подробно поговорим попозже.

По мнению большинства климатологов, формирование климата острова происходит под главенствующим влиянием акватории северной части Тихого океана, что отражено в различных схемах климатического районирования, в которых район острова относится к Тихоокеанской области Арктического пояса (Алисов, 1956), Тихоокеанской области Арктики и т. д. Определяющим фактором при этом является циклоническая деятельность на *арктическом атмосферном фронте*, разделяющем арктические воздушные массы и воздушные массы умеренных широт, представленные, в основном, тихоокеанскими морскими. Последние, оказывая наибольшее влияние в летний период, могут вторгаться на территорию острова и в холодный период года, вызывая значительные потепления — мне самому как-то довелось попасть под настоящий дождь 30 декабря!

По мнению Г. П. Скрыльника (1976), влияние моря на климат острова также является главенствующим, а сам климат имеет черты морского или океанического. Это, однако, относится в основном к побережью острова. По расчетам автора, летняя континентальность климата побережья острова составляет около 18%, что находится в области достаточно низких, хотя и не минимальных значений для данной широты, но в центре острова относительная континентальность достигает 30—35%, что уже превышает аналогичную величину в большинстве других арктических районов. При зимней континентальности в 60—65% среднегодовой показатель для острова оказывается равным 50%, что соответствует промежуточным значениям между внутренними и прибрежными районами Чукотки. То есть, в целом климат острова нельзя назвать ни морским, ни континентальным, но отдельные его районы несут достаточно выраженные черты либо того, либо другого климата.

² Теплые, сухие сильные и порывистые ветры, дующие с гор в долины; возникают в тех случаях, когда воздух перетекает через гребень горного хребта и, опускаясь по подветренному склону, адиабатически (то есть вследствие повышения давления и сжатия, а не теплообмена с окружающей средой) нагревается.

Ветер и снежный покров

В зимнее время остров Врангеля оказывается между противоположными по своему характеру полями атмосферного давления — отрогами арктического и континентального азиатского барических максимумов и алеутского минимума³, что обуславливает существование значительных градиентов давления, приводящее к частой повторяемости сильных, преимущественно северных и северо-восточных, ветров. Средняя их скорость для осенне-зимнего времени составляет 5,5 м/сек, но это притом, что безветренные дни чередуются с днями, когда скорость ветра достигает 15—20, а то и 30—40 м/сек, причем, подобные ветра также могут дуть по несколько дней подряд.

Такие ветры оказывают огромное влияние на ландшафты острова, прежде всего, за счет активного переноса снега. Мы уже говорили о значительном сносе снега с острова в море, существенно снижающем увлажненность. Другой эффект ветрового воздействия — крайняя неравномерность распределения снега по территории острова. Подветренные склоны северной и северо-восточной экспозиции нередко оказываются вообще лишенными снега, тогда как на южных склонах, в ветровой тени, его мощность измеряется несколькими десятками сантиметров, а то и метров. Исключение составляют лишь обращенные на юг пологие склоны и шлейфы некоторых районов, как, например, в бухте Роджерс, где регулярно возникают очень сильные стоковые ветра типа боры, также сдувающие снег почти полностью. Аналогичные явления характерны и для северо-западного побережья.

Сильные зимние ветра, несущие частицы снега, оказывают значительное денудирующее воздействие на незащищенные (непокрытые снегом) поверхности, называемое *снежной коррозией*. Коррозией, в частности, обусловлено отсутствие развитого покрова на постоянно обнаженных участках, где растения просто уничтожаются.

Снежный покров играет важнейшую роль в жизни арктических растений и животных, а также оказывает большое влияние на многие абиотические процессы, о чем мы будем говорить ниже. Помимо его мощности и распределения, определяющих защитные свойства (против мороза и снежной коррозии), весьма существенны сроки формирования и разрушения, а также продолжительность бесснежного периода. На острове Врангеля снежный покров формируется обычно в сентябре-октябре, разрушается в июне, а бесснежный период составляет в среднем 2,5—3,5 месяца, хотя может быть всего 2, а может и растянуться до 4—4,5, за счет позднего становления. В последнем случае вовсе не обязательно это сопровождается теплой погодой, как правило, наоборот — стоят довольно низкие температуры, но мало осадков. Это, конечно же, весьма неблагоприятно сказывается на многих животных и растениях, обычно спасающихся под снегом от внешних воздействий — низких температур и ветра.

Разнообразие мезо- и микроклиматов

Выше мы назвали основные общие особенности климата о-ва Врангеля, приведя ряд характеристик для двух пунктов южного побережья, где ведутся или велись систематические метеонаблюдения. Особо же примечательная черта острова при его сравнительно небольших размерах — разнообразие мезоклиматических условий, то есть, *местных*

³ Области высокого и низкого давления, выявляемые на многолетних средних картах распределения давления на Земном шаре, называемые также *центрами действия атмосферы*, являются статистическим результатом преобладания в том или ином районе циклонов или антициклонов; арктический максимум относится к перманентным, то есть всесезонно существующим центрам действия атмосферы, сибирский максимум и алеутский минимум — к сезонным.

климатов, причиной которых являются уже отмечавшиеся нами особенности орографии (преимущественно, субширотное простираие горных сооружений, наличие окруженных горами котловин), обуславливающие резкие различия в степени влияния моря, наиболее холодных ветров северных румбов.

Так, с преимущественно субширотным простираием горных хребтов, в той или иной степени защищающих южные районы от наиболее сильных и холодных ветров, а также от холодных сырых воздушных масс с акватории к северу от острова, связаны заметные различия термических условий южного и северного побережий. Если к югу от наиболее высоких гор, в центральном секторе острова, средняя температура июля на побережье (бухта Сомнительная) составляет, как мы уже упоминали, 3,5—4°, то на севере, в районе бухты Песцовой и мыса Ушакова — всего 1,5—2°. На востоке острова горные сооружения существенно ниже, а соответственно, сильнее сказывается и влияние моря, из-за отсутствия преград для воздуха с акватории к северу и северо-востоку от острова. Проявляется это влияние в большей относительной влажности воздуха, более частой повторяемости туманов, что, в свою очередь, приводит к охлаждающему эффекту. Соответственно, даже на южном побережье восточной части острова среднеиюльские температуры гораздо ниже (2,4° в бухте Роджерс). В еще более суровых условиях оказывается западная часть южной равнины (юго-западная равнина), выдающейся в море треугольным клином, почти постоянно находящимся под влиянием акватории. На крайнем юго-западе (мыс Блоссом) наблюдаются такие же низкие среднеиюльские температуры, как и на северном побережье (1,5—2°) и преобладают пасмурные и туманные погоды. Центральный сектор острова, включая западную часть северной равнины, горные районы и центр южного побережья, отличается более континентальными условиями — в летнее время здесь существенно реже бывают туманы, меньше осадков и более высока повторяемость ясных погод. Связано это с тем, что направление летних холодных и сырых ветров, приносящих туманы и осадки, имеет, в большинстве случаев, западную или восточную составляющие, вследствие чего все это они «выплескивают», прежде всего, на востоке и западе острова.

Совершенно особые условия формируются в межгорных котловинах центральной и западной частей острова (в верхнем течении рек Неизвестной и Тундровой, среднем течении рек Мамонтовой и Гусиной и др.). Сюда редко проникают холодные воздушные массы с севера и северо-востока. Зимой характерно радиационное выхолаживание и температурные инверсии (холодный воздух стекает по склонам на днище котловин, где оказывается более холодно, чем на вышележащих поверхностях). Температуры нередко опускаются до -40—50°. Летом же здесь довольно часто отмечаются температуры, превышающие 15—20°, а среднеиюльские составляют 8—10°, что соответствует значениям, характерным для южных тундр! Сумма же среднемесячных положительных температур достигает 16°, что более чем в 2 раза превышает аналогичный показатель для бухты Сомнительной — наиболее теплого района южного побережья.

Столь благоприятные тепловые режимы летнего периода в значительной степени обусловлены регулярным обогревающим воздействием феновых ветров, для образования которых здесь существует особо благоприятная обстановка. Возникают они при проникновении к острову нагретых континентальных масс воздуха с юга и юго-запада. Поднимаясь по относительно пологим южным склонам, воздух постепенно освобождается от влаги, а затем быстро скатывается по гораздо более крутым северным склонам, нагреваясь вследствие сжатия из-за резкого увеличения давления (адиабатическое нагревание). В результате формируется сильный, теплый и сухой ветер, поднимающий окружающую температуру на 8—10° и более в течение 2—3 часов. Даже в ночное и раннее утреннее (наиболее холодное) время температура воздуха во время фена может достигать 15—17°.

Столь же благоприятные условия для формирования фенов складываются и на центральном участке западного (северо-западного) побережья острова, где крутые северо-западные склоны Западного плато и Безымянных гор переходят в неширокую полосу наклонных прибрежных равнин. В результате эти участки отличаются гораздо более теплыми летними условиями, по сравнению с лежащими южнее и севернее районами, характеризующимися преобладанием прохладных и туманных погод.

Описанные условия, складывающиеся в межгорных котловинах и на западном побережье острова, близки к таковым в верховьях фьордов юго-восточной Чукотки, а также Гренландии, где под защитой горных сооружений и регулярным воздействием фенов также формируются своего рода «оазисы», резко контрастирующие с окружающими территориями.

Отмеченные различия тепловых условий и обилия осадков, вместе с упоминавшимся действием ветров, сказываются и на особенностях распределения и динамики снежного покрова. Особо важно отметить заметные различия в сроках его весеннего разрушения между севером и югом острова, которые могут составлять около 2 недель. Положительную роль играет накопление снега в межгорных котловинах, растительный покров которых оказывается наилучшим образом защищенным в зимний период, а существенной задержки стаивания, по сравнению с другими районами, не происходит из-за более благоприятной термической обстановки. Наконец, отметим своеобразие предгорных равнин, испытывающих в зимнее время регулярное воздействие стоковых ветров, сдувающих снег и нередко почти полностью обнажающих их поверхность. С одной стороны, это препятствует формированию развитого растительного покрова, а с другой, там, где весенне-летние условия относительно благоприятны, обеспечивает более раннюю протайку грунта, более раннее начало вегетации.

В общем, достаточно очевидно, что местные климаты разных районов острова весьма разнообразны, а его общая климатическая характеристика, основанная на данных полярной станции в бухте Роджерс, в общем-то, достаточно слабо отражает реальную ситуацию. Особо важно, что наряду с типично арктикотундровыми климатическими условиями, варьирующими по степени континентальности, в некоторых прибрежных районах таковые приближаются к характерным для полярных пустынь, а в межгорных котловинах тепловой режим сходен с типичным для субарктических тундр (табл. 3). При этом, внутренние районы отличаются существенной континентальностью, и к ним никак не может быть отнесено утверждение о преобладании черт морского климата, справедливое по отношению к северо-восточным и юго-западным прибрежным районам.

Характеризуя погодно-климатическую обстановку на острове как один из важнейших параметров среды обитания растений и животных, нельзя обойти вниманием особенности и разнообразие микроклиматических условий, свойственных отдельным станциям и микростанциям — отдельным формам и элементам форм рельефа. Большинство видов растений и животных на протяжении всей своей жизни пребывают в условиях, заметно отличающихся от характеризующихся стандартными метеопараметрами. Так, в соответствии с общепринятыми методиками метеорологических измерений, температура воздуха определяется на высоте 2 м над поверхностью, при минимальном прямом нагревании солнечными лучами и, конечно же, отличается от температуры на поверхности почвы. В солнечные дни температура на поверхности гораздо выше стандартно измеряемой температуры воздуха и когда последняя составляет 8—10°, на поверхности почвы может быть около 20°. В центральных же районах острова температура на поверхности почвы и в припочвенном слое воздуха регулярно превышает 30°, достигая 40°, а в

исключительных случаях и 50°! Микроклиматические условия, как термические, так и гидрологические, складываются под действием множества факторов — экспозиции, характера грунта и растительного покрова, микро- и нанорельефа. Соответственно, разнообразие их может быть весьма велико, особенно на фоне уже известного нам разнообразия местных климатов, свойственных острову, что существенно увеличивает разнообразие среды обитания живых организмов.

Таблица 3

Среднеиюльские температуры (°С) разных районов Арктики в сравнении с разными пунктами о-ва Врангеля

Полярные пустыни и тундры	°С	Остров Врангеля	°С
<i>Полярные пустыни:</i>			
о. Грэм-Белл (Земля Франца-Иосифа)	+1	район м. Ушакова	+1.5
м. Челюскин	+2		
о. Элиф-Ригнес, о-ва Королевы Елизаветы	+2		
<i>Север подзоны арктических тундр:</i>			
Земля Пири, Гренландия	+2.5	бух. Роджерс	+2.4
о. Девон, о-ва Королевы Елизаветы	+4		
о. Принс-Патрик, о-ва Королевы Елизаветы	+3		
<i>Центр подзоны арктич. тундр:</i>			
бух. Марии Прончищевой, Вост. Таймыр	+4	бух. Сомнительная	+3.6
о. Б.Ляховский, Новосибирские о-ва	+3		
о. Банкс (центр)	+5		
п-ов Мелвилл	+5		
<i>Юг подзоны арктических тундр:</i>			
Упернавик, Гренландия	+6		
Диксон, Зап. Таймыр	+4.6		
м. Барроу, Аляска	+5		
<i>Подзона типичных тундр:</i>			
Амдерма	+6	верховья реки Неизвестной	+8-10
Нурма-Яха, Ямал	+7		
Усть-Тарся, Зап. Таймыр	+5		
Ливерпуль-Бей	+8		

Классический пример микроклиматических различий — различие между склонами южной и северной экспозиции, вызванное разницей в их нагревании. Южные склоны наиболее хорошо освещены, получают наибольшее количество солнечного тепла, обладают пониженной влажностью. Северные прогревы в гораздо меньшей степени, отличаются минимумом тепла и света. В период полярного лета, в условиях круглосуточного освещения, эти различия могут несколько сглаживаться, но не сильно, поскольку ночное солнце все равно не сравнимо с дневным.

Своими особенностями хорошо отличается пойменный микроклимат, свойственный днищам речных долин и характеризующийся более низкими, по сравнению с окружающими территориями, температурами и более высокой влажностью. Зимой же здесь более мощный снежный покров.

Очень велико микроклиматообразующее значение подстилающей поверхности. Так, например, наличие на заболоченных участках торфяного слоя с очень низкой теплопроводностью приводит к сильному нагреву в ясную погоду днем и к сильному охлаждению в ночное время, что сказывается, однако, лишь на приповерхностных горизонтах. Существенное нагревание свойственно и песчаным грунтам, верхний слой которых обычно сухой, вследствие чего отсутствуют затраты тепла на испарение. Темноцветные сланцы нагреваются гораздо сильнее, чем меловые и известняковые породы. Последним свойственна очень сильная отражающая способность (до 40—50%) и существенная влагоемкость. В результате выходам подобных пород свойственен влажный и холодный микроклимат, характеризующийся также повышенной освещенностью (за счет отражаемого света), что приближает условия к высокогорным.

Особо надо упомянуть о благоприятных тепловых условиях, складывающихся на скальных останцах, каменно-скальных выступях и т.д. Дело здесь в том, что, во-первых, большинство скаль-

ных пород обладает высокой теплоемкостью, и накопив тепло днем, отдает его в ночное время, препятствуя существенному понижению температуры. Во-вторых, как подмечено Ю.М. Кожевниковым (1989 и др.), среди камней и скал в любое время суток есть поверхности, ориентированные перпендикулярно падению солнечных лучей, что определяет повышенный стабильный нагрев.

Примером ярко выраженного комплексного воздействия разных факторов может служить особый микроклимат расположенных над клифами склонов южного и юго-западного побережья о-ва Геральд. Во-первых, будучи ориентированными на юг и юго-запад, эти склоны защищены от воздействия наиболее сильных и холодных северных и северо-восточных ветров и лучше прогреваются. Во-вторых, эти склоны располагаются над обширными обращенными на юг скальными поверхностями, и сами изобилуют скальными останцами и останцовыми грядами, накапливающими тепло и стабилизирующими тепловой режим. В-третьих, несомненное значение имеет и свет, отражаемый от поверхности припайного льда, существующего под клифами до середины лета. Все это приводит к образованию здесь своего рода «оазисов», отличающихся мощным растительным покровом, разнообразием насекомых и птиц, что весьма необычно для урочищ, располагающихся на высоте 150-200 м над уровнем моря в столь высоких широтах.

Как видим, в большинстве случаев микроклиматические различия связаны с литогенными особенностями — разнообразием и пересеченностью рельефа, пестротой коренных горных пород и разнообразием поверхностных отложений и т.д. То есть, микроклиматическое разнообразие в значительной степени обусловлено уже охарактеризованным выше разнообразием геолого-геоморфологических условий.

Непостоянство погодных условий и изменения климата

Помимо экстремальных тепловых условий, выражающихся в низких значениях температуры и краткости теплого периода, давно известной особенностью арктической среды является непостоянство погодных условий, проявляющееся как в существенных различиях между годами, так и в резких перепадах на протяжении одного сезона, когда летом, например, относительная жара внезапно сменяется снегопадом и т.д. Все эти флуктуации имеют особую значимость для различных природных процессов не столько из-за самих различий абсолютных значений таких параметров как температура воздуха, количество осадков, которые и в умеренных широтах могут быть не меньшими, сколько из-за того, что даже их небольшие изменения производят в Арктике гораздо больший эффект. Так, при свойственных низких температурах отклонения их среднесуточных значений на 1—2 градуса способны существенно повлиять на сроки и темпы снеготаяния, установления и разрушения ледового покрова и т.д.

Позднеосенне-зимний период времени в разные годы может существенно различаться по частоте и силе ветров, повторяемости и продолжительности оттепелей и обилием снега. Все это вместе взятое создает временное разнообразие условий перезимовки разных видов и групп организмов. В конечном счете, общими запасами и особенностями распределения снега к периоду снеготаяния определяются столь важные для всех организмов скорость разрушения снежного покрова и увлажненность ландшафтов. Весенние периоды разных лет также могут быть весьма различными по погодным, в частности, термическим условиям, чем определяются и различия в сроках и темпах снеготаяния. Как правило, снежный покров на острове разрушается к концу первой декады или к середине июня (при упоминавшихся возможных региональных различиях). В наиболее «ранние» и теплые годы, как, например, в 1981, 1984, 1987, 1993, снег, однако, может исчезнуть на юге острова уже к началу июня. Тогда как в особо «поздние» и холодные залеживается чуть ли не до конца июня, причем сам ход снеготаяния может быть весьма затяжным, многократно тормозящимся возвратами холодов, снегопадами и пургами (1980, 1983). Лето, главным образом июль, регулярно случается теплым, с преобладанием ясных погод и «жарой» как, например, в 1983, 1986 и других годах, но может быть и очень холодным (1994). Весьма различаются и осенние сезоны, характеризующиеся разными температурными режимами, разными сроками наступления морозов, установления снежного покрова на суше, и ледового на море.

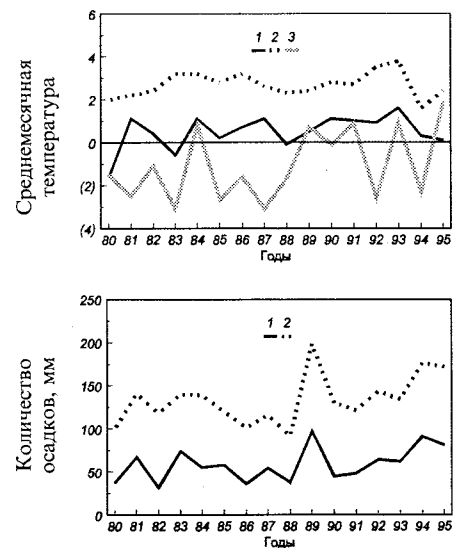


Рис. 6. Среднемесячные температуры воздуха (вверху) и количество осадков (внизу) в 1980—95 гг. по данным метеостанции в бухте Роджерс.

Средняя температура: 1 — июня, 2 — июля, 3 — сентября. Количество осадков: 1 — за июнь-сентябрь, 2 — за весь год

Представленные на рис. 6 графики наглядно демонстрируют разнообразие погодных условий на острове, точнее на его юго-восточном побережье, в районе бух. Роджерс, имевшее место в течение 16 лет, с 1980 по 1995 гг. Так, например, 1983 год характеризовался очень холодной весной и ранней, также холодной осенью, но исключительно теплой серединой лета. В 1984 и 1993 годах особо теплыми были все три сезона. Напротив, 1994 выделяется низкими температурами как весной и летом, так и осенью, при большом количестве осадков. Наиболее дождливым, за рассматриваемый период, был 1989 год со средними значениями весенних и летних температур и относительно теплой осенью. Наиболее теплый, полностью бесснежный, сентябрь случился в 1995 году, характеризовавшемся весьма прохладным летом и значительным количеством осадков. Из представленных в верхней части рисунка 3 трех месяцев, отражающих тепловые условия весеннего, летнего и осеннего периодов, наибольшей изменчивостью и контрастностью отличается сентябрь. То есть осень, как и положено, характеризуется наиболее неустойчивыми погодными условиями.

Реки и озера

Всего на острове Врангеля насчитывается около 1400 рек и ручьев протяженностью более 1 км, в том числе 5 рек, протяженность которых превышает 50 км. Общая длина речной сети составляет около 4000 км, а густота ее равна 0,48 км/км² на равнинах, и 0,58 км/км² в горах.

Все водотоки острова имеют преимущественно снеговое питание. Вообще, для арктических широт характерно преобладание именно снегового и (или) ледникового питания (питания талыми ледниковыми водами), но ледники на острове практически отсутствуют. Что же касается грунтовых и дождевых вод, составляющих основу питания рек в прочих широтах, то обильному поступлению первых препятствует наличие мощной вечной мерзлоты, а количество дождевых осадков крайне невелико. Последним обусловлено то, что дождевые водотоки острова лишь в период снеготаяния, а после схода талых вод быстро и существенно мелеют. Даже в наиболее крупных реках, берущих начало в крупных горных массивах и в течение всего лета подпитывающихся тающими снежниками, воды к концу лета остается очень мало — практически в любом месте их можно перейти в болотных сапогах, причем в большинстве мест глубина оказывается ниже колена. Большинство же водотоков вообще временные. Они не имеют выработанных долин, русла располагаются в едва заметных понижениях, а к концу лета они пересыхают, превращаясь в серию луж, поскольку питаются исключительно поверхностными и грунтовыми надмерзлотными водами, практически иссякающими к этому времени. Таковы многие горные ручьи, протяженность которых нередко достигает нескольких километров,

а также равнинные водотоки, текущие в моховых берегах. В связи со случающимися летними ливнями, а также летними и осенними снегопадами, на всех водотоках острова возможны значительные (иногда очень значительные, сопоставимые с весенним половодьем) паводки, наблюдающиеся, однако, не каждый год.

Озер на острове около 900, причем более 700 из них располагается на северной равнине острова, в Тундре Академии, которая таким образом вполне соответствует представлению о тундрах, как об избыливающих озерами равнинах. Общая площадь озер составляет порядка 80 км². Большинство из них невелики и лишь у шести площадь превышает 1 км². По происхождению⁴ большинство озер термокарстовые (котловины которых образовались в результате протаивания подземных льдов), характеризуются угловатыми очертаниями и очень небольшой глубиной, в большинстве случаев не превышающей 50 см. Помимо термокарстовых, на острове довольно обычны небольшие старичные озера, приуроченные к наиболее широким долинам рек. Есть также прибрежные лагунные и береговые подпрудные озера, которые, как правило, наиболее обширны, глубоки и солоноводны. Помимо равнин, побережий и крупных речных долин, небольшие озера реликтового (остаточного) характера встречаются по подножьям центрального горного массива. Все они могут быть отнесены к типу котловинных, тектонического (в тектонически предопределенных котловинах), моренного (во впадинах ледниковых отложений) или смешанного происхождения.

Ледники и снежники

Очаги активного современно оледенения на о-ве Врангеля отсутствуют, чем он резко отличается от арктических островов приатлантического сектора, таких как Шпицберген, Новая Земля, Баффинова земля, но сходен Новосибирскими о-вами и западными островами Канадского Арктического архипелага. Вместе с тем, на острове известно несколько реликтовых («мертвых»)⁵ ледничков в Центральных (истоки р. Неизвестной и др.) и в Безымянных (истоки руч. Ледникового) горах. Леднички эти совсем невелики по размерам и довольно быстро деградируют. Так, ледник в верховьях руч. Ледникового достигал в 50-х годах длины в 1,5 км, а к настоящему времени он сократился почти в три раза.

Отсутствие на острове современного оледенения обычно связывают с незначительной суммой осадков, недостаточной для формирования крупных скоплений снега, необходимых для образования ледника, а также с интенсивным испарением снега весной (из-

⁴ Озерные котловины по происхождению делятся на тектонические, ледниковые, речные (старицы), прибрежные (лагуны), провальные (карстовые и термокарстовые), вулканические (кратерные) и другие; в зависимости от условий образования котловин, выделяют основные типы озер — плотинные (речные и прибрежные) и котловинные (моренные, карстовые, термокарстовые, вулканические, тектонические и т.д.). Первые образуются в результате запруживания, а вторые — вследствие накопления воды в котловинах различного типа.

⁵ Собственно ледниками (глетчерами) называют движущиеся скопления льда атмосферного происхождения. Как правило, ледник состоит из зоны питания (аккумуляции), где происходит накопление снега с образованием фирна и льда, и зоны таяния (абляции), характеризующейся преобладанием процессов таяния и испарения. По соотношению процессов аккумуляции и абляции ледники могут быть активными или растущими (аккумуляция преобладает над таянием), стабильными и деградирующими. Когда последние достигают совсем малых размеров и продолжают сокращаться, их обычно называют реликтовыми или «мертвыми». В этом состоянии их не всегда просто отличить от снежников, так как отсутствует главный отличительный признак ледника — движение льда из зоны аккумуляции в зону абляции.

за преобладания ясных погод) и относительно высокими температурами во внутренних районах острова в теплый период года. Однако Г.П. Скрыльник полагает, что одной из первостепенных причин является активная, линейно направленная ветровая деятельность, в результате которой значительная часть твердых осадков сдувается с моря, а остальная упорядоченно перераспределяется. В результате перераспределения под действием северных ветров северные склоны, с наиболее удобными для формирования ледников более пологими формами и отрицательными величинами радиационного и теплового баланса в зимнее время, оголяются. На южных склонах снег скапливается в течение зимы, но ставит из-за повышенного прогрева к концу теплого периода.

Гораздо более многочисленны и широко распространены на острове *снежники*⁶ — неподвижные скопления снега, фирна⁷ и льда, сохраняющиеся летом дольше окружающего их зимой снега (*сезонные снежники*) или же существующие на протяжении всего года (*снежники-перелетки*).

Снежники являются неотъемлемой чертой арктических горных или хотя бы сколько-нибудь пересеченных ландшафтов и играют в них довольно значительную роль. Как нам уже известно, с ними связаны процессы формирования нагорных террас и криоальтипланационных поверхностей в горах, которые будут рассмотрены нами в следующей главе. Они, в значительной степени, обеспечивают питание водотоков, рек и ручьев, после схода основной массы талых вод. У подножья снежников формируются хорошо увлажненные и холодные стации, в которых развиваются своеобразные растительные сообщества. В первой половине лета кромка тающих снежников, из-за поступления талых вод⁸, становится зоной особо активно протекающих биологических процессов, что, в частности, привлекает сюда на кормежку множество птиц.

На острове Врангеля снежники располагаются у подножья склонов, в чашеобразных расширениях верховьев водотоков, вдоль водотоков и уступов нагорных террас, под береговыми обрывами, по оврагам и т.д. Большая их часть обычно не доживает до конца теплого периода, но обычны и снежники-перелетки, в том числе и особо крупные многолетние снежники, существующие ежегодно и реагирующие на различия погодных условий лишь изменением площадей. По мнению Г.П. Скрыльника (1976), в связи с прогрессирующим уменьшением заснеженности территории и возрастанием континентальности климата, площадь и мощность снежников на острове сокращается. В настоящее время толщина большинства из них не превышает 1—2 м, а длина долинных снежников составляет не более 250—300 м, тогда как в 30-х годах для острова были характерны многолетние снежники протяженностью в 1,5—2 км, при существенно большей мощности. В горах Евстифеева в 50-х годах были описаны многолетние снежники длиной 350—400 м, при мощности в 2—3 м, которые уже к 70-м годам полностью исчезли.

⁶ На самом деле, далеко не все разделяют точку зрения о наличии на острове описанных выше ледничков, считая их многолетними снежниками. Для окончательного решения вопроса о том, являются ли эти образования реликтовыми остатками древних ледников или вполне современными снежниками, необходимы их специальные исследования с бурением, определением возраста слоев и т.д. и т.п., чего до сих пор не проводилось.

⁷ Прошлогодний, старый зернистый лед, образующийся в результате перекристаллизации снега и многократного поверхностного замерзания и таяния воды, просачивающейся в снежную толщу; уплотненный давлением вышележащих толщ фирн переходит в лед, отличающийся отсутствием зернистости.

⁸ Талая вода обычно является частично структурированной, то есть наряду с отдельными молекулами, в ней еще присутствуют целые фрагменты кристаллической решетки, свойственной льду. По мнению специалистов, это повышает растворимость различных солей и обогащение воды ионами, что улучшает минеральное питание использующих подобную воду организмов.

Морские воды, течения и льды

Как известно, остров Врангеля омывается Восточно-Сибирским и Чукотским морями, относящимися к типу *шельфовых (окраинных материковых)* морей, характеризующихся небольшими глубинами (преимущественно до 200 м). Все арктические шельфовые моря довольно сходны по структуре их дна, свободному сообщению с Центральным Арктическим бассейном, но существенно различаются своими гидрологическими особенностями, в частности преобладанием и соотношением различных водных масс, а также связанными с ними особенностями ледового режима. Теплые и соленые *атлантические воды*, имеющие первостепенное значение в приатлантических морях, проникают по подводным желобам до Чукотского моря, где присутствуют в виде глубоководной прослойки на глубинах 200—400 м. Также теплые и соленые *тихоокеанские воды* присутствуют в нижних горизонтах Чукотского и, отчасти, Восточно-Сибирского морей, что отличает их от всех других, более западных морей российской Арктики. На севере всех без исключения окраинных арктических морей распространены холодные *воды Центрального арктического бассейна*. В результате смешения трех названных водных масс, а также пресных вод крупных сибирских рек, формируются *поверхностные арктические воды*, несколько распресненные и относительно нагретые, занимающие большую часть пространства всех сибирских арктических морей. В пределах Восточно-Сибирского и Чукотского морей, на небольших глубинах, эти воды распространены до самого дна. Там же, где глубина более значительна, под ними залегает более холодная и соленая прослойка, а под ней, в глубоководных желобах, теплые и соленые атлантические воды. Подобная структура препятствует развитию конвективного перемешивания, несмотря на сильное охлаждение поверхностных слоев.

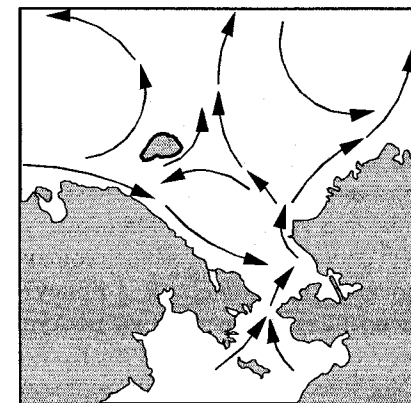


Рис. 7. Система основных течений в районе о-вов Врангеля и Геральд (по: Коучмен и др., 1979)

Восточно-Сибирское море, в силу преобладания малых глубин, характеризуется преимущественным распространением поверхностных арктических водных масс от поверхности до самого дна. Температура на поверхности воды в зимнее время составляет от $-0,2$ — $0,6^\circ$ на юге, до $-1,7$ — $1,8^\circ$ на севере, летом — $+2$ — 3° на открытых пространствах, около 0° у кромки льдов и до $+7$ — 8° в заливах и бухтах. Характерна постоянная циклоническая (против часовой стрелки) система течений, от которой, в районе м. Биллингс, одна ветвь отходит в пролив Лонга (рис. 7).

Восточно-Сибирское море считается самым ледовитым в российской Арктике. Сплошной ледовый покров держится здесь с октября-ноября до июня-июля, притом, что, в отличие от других арктических морей, преобладает принос льда из Центрального Арктического бассейна, а не выносной дрейф. Характерная особенность этого моря — исключительное развитие припая⁹, ширина которого достигает 400—500 км (!) на западе, и 30—40 км к востоку от м. Шелагского, при толщине, в конце зимы, около 2 м. За припаяем располагаются дрейфующие льды, преимущественно одно- и двухлетние, а на севере и арктические многолетние.

В зимнее время над акваторией Восточно-Сибирского моря нередки ветра южных румбов, относящие дрейфующие льды от кромки припая, в результате чего образуются *стационарные припайные полыньи*, существующие на протяжении большей части зимнего периода. Одна из них — Заврангелевская, располагается на востоке акватории, в непосредственной близости от о-ва Врангеля. Летом льды практически всегда присутствуют на акватории моря к северу от острова, а в восточной части акватории формируется *Айонский отрог*

⁹ Неподвижный лед, образующийся поздней осенью при смерзании дрейфующих льдов или развитии ледяных заберегов и сохраняющий неподвижность до начала лета вследствие примерзания к берегу.

океанического ледового массива, образованный тяжелыми многолетними льдами, южная периферия которого нередко почти примыкает к побережью материка, а восточная — к берегам острова Врангеля (впрочем, с начала 90-х годов, в течение уже 10 лет этого не наблюдается).

Чукотское море выделяется тем, что в него активно поступают тихоокеанские воды, оказывающие значительное отепляющее воздействие. В результате в середине лета температура на его поверхности достигает 4°, а у восточных берегов — 7—8°. Циркуляция вод определяется поступающим через Берингов пролив Берингом течением, которое разветвляется у м. Лисбурн и достигает острова Врангеля своей западной ветвью, которая, в свою очередь, делится на Геральдовскую и Лонговскую ветви, устремляющиеся на север и северо-запад и на запад, в пролив Лонга, соответственно (рис. 7). В юго-западной части акватории, в непосредственной близости от островов Врангеля и Геральд, формируется несколько круговоротов циклонического типа, в результате встречи Берингоморского течения с Чукотским течением из Восточно-Сибирского моря. На востоке, у берегов Аляски, распространены преимущественно теплые и соленые тихоокеанские воды, а в центральной и западной частях моря — поверхностные арктические водные массы, которые, таким образом, со всех сторон окружают острова Врангеля и Геральд.

Влияние Тихого океана не ограничивается отепляющим воздействием. Помимо тепла, с Берингоморским течением в Чукотское море ежегодно поступает 110—150 млн. т твердых осадков, что в 30 раз превышает их количество, выносимое речным стоком, что также отличает Чукотское море от соседних арктических морей.

Льды также присутствуют на акватории Чукотского моря круглый год, но припай развит незначительно. Преобладают дрейфующие одно- и двухлетние льды, мощностью 1,5—1,8 м; на севере — тяжелые многолетние льды. Затяжные ветры обычно отжимают льды от берегов Аляски, вследствие чего образуется *Врангелевский ледовый массив*, располагающийся в районе пролива Лонга. С севера к району острова Геральд протягивается *Чукотский отрог океанического ледового массива*, также как и Айонский, состоящий из тяжелых многолетних льдов.

По отношению к органическому миру наиболее важно то, что окружающая о-ва Врангеля и Геральд акватория представляет собой зону смешения теплых и обогащенных минеральными осадками тихоокеанских вод с холодными, богатыми кислородом, водами Центрального Арктического бассейна. Это существенно повышает продуктивность акватории, по уровню которой она, конечно, отстает от приатлантических вод, но явно превосходит моря центрального сектора Арктики.

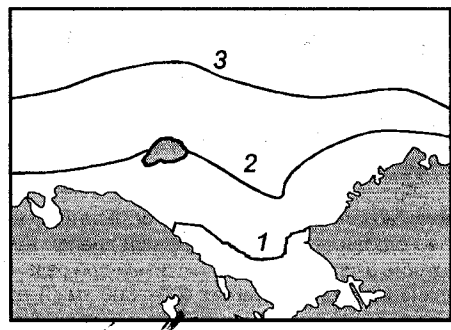


Рис. 8. Примерное наиболее северное положение границы плавучих льдов в районе о-вов Врангеля и Геральд в «ледовые» (1), «нормальные» (2) и «открытые» (3) годы

Следующим важным обстоятельством является постоянное присутствие на акватории льда и преимущественное положение кромки дрейфующих льдов вблизи островов (рис. 8). Мы уже упоминали о том, что талая, частично структурированная, вода способствует повышенной активности биологических процессов, а присутствие льдов обеспечивает ее постоянное поступление вследствие их постепенного таяния. Кроме того, в океане фактически с любыми поверхностями, разделяющими разные среды, связаны концентрации жизни. Не является исключением и граница вода-лед, на которой развиваются специфические ледовые биоценозы, о которых мы расскажем в одной из последующих глав.

Ледовая обстановка у берегов островов, как и погодные условия, весьма непостоянна — в летне-осенний период льды то отгоняются ветрами за горизонт, то прижимаются вплотную к берегу, причем изменения эти могут происходить очень быстро, и ледовая ситуация на протяжении одного сезона кардинально изменяется по множеству раз. Хорошо выражены и межгодовые флуктуации ледовитости акватории и положения ледовой кромки (рис. 8). В «нормальные» годы, со средни-

ми условиями, наиболее северное положение кромки плавучих льдов приходится как раз на район островов, и в течение сезона она смещается то несколько к северу, то несколько к югу. В наиболее холодные «ледовые» годы кромка располагается далеко на юг от островов, так что весь пролив Лонга оказывается забит льдами. Наоборот, в так называемые «годы открытого моря» льда вообще может не быть в прибрежной акватории в течение всего августа и сентября, а кромка дрейфующих льдов может располагаться далеко к северу (до 500 км!) от острова Врангеля. Разумеется, все это не может не влиять на распределение морских и тесно связанных с морем организмов у берегов острова, о чем мы будем говорить более подробно.

В прошлые два десятилетия (с конца 70-х до конца 90-х годов) проявились как бы два периода с существенно различающимися ледовыми условиями в районе островов, да и вообще на акватории омывающих их морей. Годы открытого моря, 1978 и 1979, сменились с 1980 г. серией преимущественно «ледовых» годов, с обилием тяжелых многолетних льдов на протяжении всего лета. Вскрывалась акватория у берегов острова только в июле, а к октябрю плавучие льды уже смерзались, образуя новый ледовый покров. С отдельными «перерывами» в 1—2 года, подобная ситуация сохранялась до конца 80-х годов. С 90-х же годов последовали (также с одно-двухлетними «перерывами») годы «открытого моря», когда ледовый покров разрушался уже в июне, устанавливался не раньше ноября, кромка дрейфующих льдов в августе-сентябре находилась далеко на севере и в течение всего года на акватории преобладали сравнительно молодые льды.

Помимо наличия-отсутствия льда и степени ледовитости акватории, важную средообразующую роль играет и то, какие именно виды льдов присутствуют и преобладают на акватории.

Среди морских льдов, прежде всего, различают *припай*, о котором мы уже говорили, и *плавающие (дрейфующие) льды*. Плавающий лед по возрастному виду делится на следующие категории:

первичные виды льда (ледяные иглы, ледяное сало, снежура, шуга), представляющие собой начальные стадии формирования ледового покрова;

темный нилас — лед толщиной до 5 см, изгибающийся на волне, при сильном волнении разбивается на округлые отдельности, диаметром от 10—15 до 50—70 см — так называемый блинчатый лед;

молодой лед (светлый нилас, серый лед, серо-белый лед — недавно образовавшийся преимущественно ровный лед толщиной от 5 до 15 см;

белый лед — зимний лед толщиной от 30 до 200 см, как правило, ровный, не взломанный;

однолетний лет — перезимовавший белый лед; по внешнему виду отличается «свежими» торосами. Цвет преимущественно белый;

двухлетний и многолетний (паковый) лед — лед, просуществовавший более 2-х лет, толщиной свыше 2,5 м, поверхность имеет холмистый характер, торосы сглажены, характеризуется различными оттенками голубого цвета.

Если в течение всего лета и осени на акватории в изобилии присутствуют тяжелые многолетние льды, то становление ледового покрова происходит преимущественно вследствие их смерзания. Подобный покров характеризуется значительной мощностью, поздно разрушается, а сами льды в большинстве случаев не успевают растаять в течение теплого периода. Если же к моменту значительного понижения температур паковые льды на акватории отсутствуют, то происходит постепенное формирование нового ледового покрова со стадиями первичных видов льда, темного ниласа, молодого льда и белого льда, которые, в зависимости от погодных условий и волнового режима, могут быть более или менее длительными. В любом случае формирование сплошного и более или менее мощного льда происходит позже, чем в случае смерзания пака. К весне вся акватория оказывается покрытой лишь однолетним, сравнительно маломощным льдом, который достаточно быстро разрушается, и море вскрывается раньше, чем в годы «паковых льдов». В дальнейшем требуется мощный принос пака из Центрального Арктического бассейна или заметное похолодание для восстановления «тяжелой» ледовой ситуации. В противном случае, при благоприятных температурных условиях, однолетний лед успевает растаять к концу теплого периода, и осенью начинается образование новых льдов.

Ясно, что помимо сроков разрушения и формирования ледового покрова на животном населении акватории сказываются и другие характеристики ледового режима. Очевидно, что для многих видов отнюдь не все равно, покрыта акватория тяжелым мощным льдом или же тоненьким ниласом, изгибающимся на любой волне и дробящимся при особо сильном волнении.

* * *

В общем, климатические и гидрологические условия островов и их прибрежной акватории вполне типичны для подзоны арктических тундр (внешней зоны Арктического пояса, по А.А. Григорьеву). Основные метеозлементы имеют здесь характерные для подзоны значения, водотокам свойственно преобладание снегового питания, для морской акватории типично постоянное или почти постоянное присутствие льдов, хорошо выражены свойственные высоким широтам непостоянство погодных, ледовых и прочих условий.

Вместе с тем, остров Врангеля отличается достаточно высокой степенью континентальности климата, имея наименьшее для подзоны кодовое количество осадков, следствием чего является отсутствие современного оледенения, а также всего комплекса связанных с ним явлений. Для окружающей острова акватории характерно тепляющее влияние тихоокеанских вод, что отличает ее от прибрежных вод центральной российской Арктики и западных островов Канадского Арктического архипелага. То есть, район островов представляет собой как бы один из вариантов арктической среды, причем наиболее благоприятный (по сравнению, например, с ледниковыми районами подзоны) для развития органического мира.

Не менее важным обстоятельством, выделяющим остров на фоне других арктических территорий, представляется и поразительное для столь малой территории, возникшее благодаря островному положению и особенностям орографии, разнообразие местных климатов, приближающихся, с одной стороны, к полярнопустынным, а с другой — к субарктическим и представленным как довольно океаническими (морскими), так и вполне континентальными вариантами.

И в заключение надо сказать о возможных долговременных изменениях и цикличности погодно-климатической, а соответственно и гидрологической (в частности ледовой) обстановки. Прежде всего укажем на существование длительных, измеряемых тысячами и десятками тысяч лет циклов, с которыми связано чередование ледниковых и межледниковых эпох, а также несколько менее значимых, но столь же глобальных потеплений и похолоданий, о которых мы будем подробно говорить в очерке об истории развития территории острова и его органического мира.

Что же касается менее глобальных, более «ощутимых» тенденций, то Г.П. Скрыльник (1976) сделал вывод о наблюдающейся на острове *тенденции к уменьшению заснеженности*, проявляющейся с 30-х годов и соответственно о некотором постепенном повышении степени континентальности климата. Подтверждением этого может служить отмеченное многими наблюдателями, проявившееся на протяжении последних 15—20 лет, снижение высоты кустарников, лимитируемой мощностью снежного покрова в зимнее время, а также описанное нами выше сокращение площади снежников. Рядом авторов (Брызгин, Воскресенский, 1988; Любарский, 1977) в целом для Арктики установлено, что природные ритмы заснеженности связаны со сменой эпох циркуляции атмосферы и циклами ледовитости арктических морей, продолжительность которых составляет около 100 лет.

В качестве примера колебаний погодной обстановки с циклами около 10 лет можно упомянуть флуктуации осенних температур — серия теплых осенних периодов конца 70-х годов сменилась несколькими годами с преимущественно холодной осенью, а с 1989 опять последовала серия лет с преобладанием относительно теплых осенних месяцев. Некоторые намеки на возможную цикличность проявляются и в ходе июльских температур, что выражается в чередовании серий лет с относительно теплым и относительно холодным летом.

В целом же получается, что общая климатическая обстановка в районе острова в определенный период, равный нескольким годам, является результатом наложения всех этих, а также еще неизвестных нам не столь очевидных флуктуаций, часть которых, с наиболее продолжительными циклами, может рассматриваться в качестве долговременных направленных трендов. Высокое разнообразие возможных комбинаций различных стадий разных циклов делает каждый конкретный период времени достаточно уникальным и весьма ограничивает возможности прогнозирования погодной обстановки. Так, серия малоснежных лет с рано вскрывающимся и поздно замерзающим морем, пришедшая на 90-е годы, может быть результатом наложения соответствующей стадии 10—11-летнего цикла на малоснежный период 100-летнего цикла. Соответственно, вероятность повторения подобной ситуации на протяжении нескольких лет в ближайшем будущем зависит от дальнейшего хода векового цикла.

ВЕЧНАЯ МЕРЗЛОТА И КРИОГЕННЫЙ РЕЛЬЕФ¹

Вечная или, более правильно, многолетняя, мерзлота играет в области своего распространения огромную роль практически во всех природных процессах, происходящих в ландшафтах. Она определяет гидрологический и тепловой режимы грунта, процессы его выветривания, почвообразования. С мерзлотой связаны свойственные высоким широтам разнообразные формы криогенного микро- и нанорельефа, в свою очередь оказывающие огромное воздействие на условия формирования почв, обитания растений и животных, структуру почвенно-растительного покрова и т.д. Особо велика ее роль в тундровой зоне, где она является одним из важнейших компонентов природных комплексов, определяющим многие характерные особенности и облик тундровых ландшафтов. Соответственно, рассказ о природных условиях Арктики никак не может обойти вниманием феномен вечномерзлых пород и весь круг связанных с ними явлений, тем более, что из всех тундровых подзон они наиболее очевидны и наиболее впечатляющи в самой северной из них, то есть в подзоне арктических тундр.

Многолетнемерзлые породы

Вечной мерзлотой или многолетнемерзлыми (вечномерзлыми) породами называют толщу любого грунта, в том числе и скального, в которой, на разной глубине, постоянно (не менее 2 тыс. лет) существуют температуры ниже точки замерзания, независимо от структуры этого грунта, его литологии и содержания воды. Мощность слоя вечномерзлых пород в пределах тундровой зоны достигает 600—700 м.

Помимо вечномерзлых различают и *сезонномерзлые породы*, распространенные гораздо более широко, в том числе и в умеренных широтах. К ним относят толщу грунта, замерзающую в результате низких сезонных температур и остающуюся в мерзлом состоянии только в течение зимы. Оттаивающая летом толща сезонномерзлых пород над вечной мерзлотой называется *деятельным слоем*. Поскольку, в зависимости от условий года, глубина деятельного слоя может быть разной, то в толще пород выделяется три слоя — вечномерзлый, оттаивающий в отдельные годы или нерегулярно, оттаивающий ежегодно.

¹ Там, где это не оговорено, все данные общего характера, то есть не касающиеся конкретно о-ва Врангеля, основаны на работах американского исследователя Уошборна, преимущественно из его книги «Мир холода», вышедшей на русском языке в издательстве «Мир» в 1988 году.

Вечномерзлые породы существенно различаются своей льдистостью, то есть содержанием льда, которое, прежде всего, зависит от увлажненности грунта, а следовательно, от положения в рельефе и свойственного данной местности количества осадков. Различают мерзлоту *влажную (льдистую)*, содержащую много воды, общий объем льда в которой может превышать объем минерального грунта, *малольдистую*, с отдельными прослоями и жилками льда, и «*сухую*», с отсутствием или незначительным количеством льда.

Содержащиеся в толще вечной мерзлоты *подземные льды* разнообразны как по своей форме, так и по происхождению. Основным источником подземных льдов являются грунтовые воды, которые, замерзая на месте, образуют так называемый *поровый лед (лед-цемент)*, заполняющий мелкие поры грунта или обволакивающий минеральные частицы. Возникающие в толще грунта, при его промерзании, температурные градиенты вызывают миграции воды и так называемое *сегрегационное льдовыделение* — образование *ледяных шпиров* (относительно тонких, до 5 см, горизонтальных пластов льда) или *ледяных жилок* (таких же тонких вертикальных ледяных тел). Неравномерное промерзание обуславливает процесс образования *интрузивных льдов* (когда вода под давлением замерзшего грунта внедряется на еще не промерзшие его участки, подобно магне в толще земной коры), среди которых различают льды *бугров пучения*, формой близкие к лакколлитам, а также *пластовые залежи льда* и *ледяные линзы*. Последние, правда, возможно, могут быть и результатом длительного сегрегационного льдовыделения. Атмосферная влага, скапливающаяся и замерзающая в морозобойных трещинах, образует *жилные льды* — заполняющие эти трещины вертикальные ледяные тела клинообразной формы. Наконец, крупные тела подземного льда могут быть результатом погребения ледников и наледей.

В тот или иной достаточно протяженный отрезок времени мерзлота может находиться в стационарном состоянии, или же в состоянии развития (*аградации*), или в состоянии таяния (*деградации*). Деградация мерзлоты может быть следствием как климатических изменений, так и нарушений растительного покрова, эрозийных процессов. Развитие мерзлоты называют *эпигенетическим*, когда промерзают уже существующие толщ поверхностных отложений, и *сингенетическим*, когда промерзание происходит одновременно с их формированием.

Тепловой режим вечной мерзлоты, определяющий многие ее свойства, зависит от воздействующего на нее и вышележащий деятельный слой количества тепла, главными источниками которого являются недра Земли и Солнце (на поверхности последнее дает тепла в 6000 раз больше, чем недра). Поступление тепла от этих двух источников в конкретном месте достаточно постоянно, но термические условия в вечномерзлых толщах широко варьируют, в зависимости от состояния снежного покрова, теплопроводности грунта, характера растительности и прочих факторов.

В качестве характеристики термических условий мерзлоты, отражающей совместное действие всех названных выше факторов, используется *геотермический градиент*, показывающий скорость изменения температуры в грунте. Его значения обычно выражаются в числе сантиметров, за которые происходят изменения температуры в 1°. Как правило, в вечномерзлых грунтах значения геотермического коэффициента колеблются от 1/20 см до 1/60 см. Там, где постоянен геотермический поток (поток тепла от недр Земли), геотермический градиент обычно пропорционален теплопроводности грунта.

Другая важная характеристика вечномерзлых толщ — *глубина нулевых годовых амплитуд*, до которой распространяются сезонные колебания температуры. Вышележащая мерзлота подвергается воздействию сезонных изменений температуры, а ниже существует в постоянных температурных условиях.

Для большинства наблюдаемых явлений, связанных с мерзлыми грунтами, определяющим является температурный режим деятельного слоя и верхней части вечной мерзлоты, который контролируется весьма широким набором факторов (растительность, снежный покров, грунт, горные породы, увлажнение), а потому весьма изменчив. Критической границей является *кровля вечной мерзлоты*, примерно соответствующая верхнему пределу вечномерзлых пород и являющаяся разделом между вечномерзлым и дея-

тельным слоем. Значимость ее определяется тем, что это барьер для просачивания вниз влаги, а также твердая поверхность, способная выдерживать большие нагрузки без деформации.

Помимо занимающей постоянное положение кровли вечной мерзлоты существуют и две сезонные поверхности — *фронт промерзания* и *фронт протаивания*, разделяющие замерзшие и талые части деятельного слоя и движущиеся вниз, при его зимнем промерзании и летнем оттаивании. Оба эти фронта образуются в сезонном мерзлом слое, выше кровли вечной мерзлоты. При наличии последней деятельный слой промерзает не только сверху, но и снизу (*возвратное промерзание*), то есть одновременно в нем могут существовать два фронта промерзания, один из которых движется вниз, а другой — вверх. Явление возвратного промерзания, как мы далее увидим, играет важную роль в развитии криогенного рельефа.

Еще одной важной характеристикой деятельного слоя является так называемая *нулевая завеса*, существенно влияющая на процессы замерзания и оттаивания. Так называют зону, лежащую непосредственно выше кровли вечной мерзлоты, в которой в течение длительного времени (более 100 дней в году) сохраняется нулевая температура, в то время как вышележащая толща испытывает замерзание и протаивание. Образование нулевой завесы связано с выделением или поглощением скрытой теплоты плавления льда и затормаживает процессы перехода из мерзлого состояния в талое и обратно.

Основной массив вечномерзлых пород, охватывающий в настоящее время все приполярные районы и опускающийся далеко на юг в областях континентального климата Сибири, достигая Центральной Азии, по мнению ряда исследователей, мог возникнуть в плейстоцене. Об этом свидетельствуют находки в ее толще останков плейстоценовых животных, нередкое ее залегание ниже той глубины, до которой достигает современное промерзание, а также наибольшая ее мощность на тех территориях, которые не были покрыты плейстоценовыми ледниками (т.е. там, где ледники не защищали поверхность грунта от промерзания). Лишь в древнеледниковых областях большая часть мерзлоты образовалась после оледенения, так как под толщей льда, из-за мощного давления, происходило оттаивание верхнего слоя грунта, препятствующее формированию вечномерзлых толщ. В целом, по общему мнению, в современную эпоху в областях своего сплошного распространения вечная мерзлота сбалансирована с современными климатическими условиями, хотя ее подошва может как оттаивать, так и намерзать, в зависимости от прошлого и настоящего состояния климата, а также изменений геотермических потоков.

Остров Врангеля, равно как и вся тундровая зона, расположен в области сплошного распространения вечномерзлых пород, мощность которых, по температурным данным (Качурин, 1952), достигает в его пределах 400—600 м по периферии, и 1000 м в центральных районах (из-за большей теплопроводности скальных пород). Температура грунта на глубине нулевых годовых амплитуд составляет -12° , а геотермический градиент изменяется от $1^{\circ}/75$ см до $1^{\circ}/50$ см и характеризуется быстрым, почти прямолинейным снижением температуры. При этом, наиболее низкие температуры грунта зарегистрированы на севере и северо-востоке острова, а к югу наблюдается их повышение, достигая максимума на южном побережье.

По данным М.Н. Пукемо, присутствие льда характерно для большинства рыхлых отложений острова. Но его массивные скопления в виде пластов и жил встречаются нечасто, главным образом на равнинах и различных депрессиях, а в горной части острова — на участках локальной аккумуляции (конуса выноса и т.д.), причем, во многих случаях эти льды находятся в стадии деградации. Преобладает же на острове, особенно в его центральных континентальных районах, малольдистая, с немногими линзами и шпирами льда, а также «сухая» мерзлота. Это отличает остров Врангеля от многих других арктических территорий и определено сочетанием особенностей его преимущественно горного рельефа и геологического строения (небольшая мощность рыхлых отложений)

с особенностями современного и палео- климатов, характеризующихся малым числом осадков, с чем связано относительно слабое увлажнение грунта.

М.Н. Пукемо также установил, что средняя мощность сезонноталого слоя (СТС) на равнинах острова с преобладанием суглинистых отложений составляет 55—60 см, а в центре, где много обломочного материала — 65 см. В горных районах, из-за литологической неоднородности, различной мощности снегового покрова и степени развития растительности, от точки к точке разница в мощности СТС может достигать 15—20 см. Максимальная зарегистрированная величина протаивания грунта в августе (конец сезона протаивания), на щебнисто-суглинистом склоне южной экспозиции составила 87 см, а минимальная, отмеченная в это же время под моховой дерниной на северной равнине острова — 15—20 см.

Для формирования и развития криогенного рельефа большое значение имеет неравномерность протаивания и замерзания грунта на разных участках, создающая градиент температур, давления и т.п. По наблюдениям М.Н. Пукемо, в начале июня, в равнинных пятнистых тундрах, глубина оттаявшего слоя на пятне голого грунта составляет 25—30 см, а под растительной дерниной 10—20 см, причем разница эта возрастает с увеличением мощности растительного покрова, достигая местами 15—20 см.

Проявляются на острове и пространственные различия протаивания грунта иного рода, связанные с особенностями распределения снежного покрова. Во многих случаях, из-за наибольшей регулярности и силы северных и северо-восточных ветров, снег сдувается со склонов соответствующих экспозиций, накапливаясь на склонах, обращенных на юг и юго-запад. В период до середины июня разница в глубине протаивания между этими склонами может достигать 10 см, составляя около 40 см на северных и всего около 30 см на южных, где оно задерживается более поздним сходом снега. Далее эти величины выравниваются, а к середине лета как бы меняются местами. Глубина протайки достигает 65—70 см на южных склонах, при 50—60 см на северных, что связано с большим количеством тепла, получаемым южными склонами и более высокой температурой их грунтов, покрытых в зимний период более мощной толщей снега и менее промороженных.

Для сравнения укажем, что по данным Н.В. Матвеевой (1979), в арктических тундрах восточного Таймыра (район бухты Марии Прончищевой) глубина летней оттайки, в том числе и на южных склонах, не превышает 60 см. Это выше значений, свойственных наиболее холодному северо-востоку острова, но меньше глубины сезонноталого слоя его центральных и южных районов. Кроме того, оттаивание грунта на Таймыре начинается только в конце июня, тогда как на острове к этому времени в талом состоянии обычно находится уже около половины сезонноталого слоя.

На плакорах юга тундровой зоны средняя величина СТС составляет порядка 80—90 см, а в полярных пустынях — 20—40 см. То есть наблюдаемые на острове вариации мощности СТС соответствуют диапазону их зональной изменчивости от полярных пустынь до южных тундр.

Основные виды морозного воздействия

Стойкие характерные для высоких широт, формы криогенного микро- и нанорельефа, образующие протяженные комплексы, фактически определяющие лицо арктических и тундровых ландшафтов, в том числе и ландшафтов о-ва Врангеля, полностью или преимущественно обязаны своим происхождением различным морозным воздействиям, под которыми, в самом общем виде, понимаются воздействия замерзания и оттаивания. На равнинных водоразделах они проявляются в относительно «чистом» виде, полностью определяя характер рельефа их поверхностей. В остальных же случаях они действуют в комплексе в другими геоморфологическими процессами — склоновыми, эрозионными, абразионными и т.д. И в том и в другом случае результатом является возникновение

форм рельефа, невозможных без участия морозных воздействий и ограниченных в своем распространении областями вечномерзлых пород.

Американский криолитолог Уошборн выделяет пять основных видов морозного воздействия (Уошборн, 1988):

1. Морозное выветривание — разрушение скальных пород и их обломков из-за расширения затекающей в их трещины воды при ее замерзании, а в пористых грунтах и вследствие направленного роста ледяных кристаллов.

Продуктами морозного выветривания являются обломки различных размеров, от крупных глыб до алевроитовых и глинистых частиц. Образующийся таким образом мелкозем называют криопелитом. М.Н. Пукемо полагает, что суглинистые отложения северной равнины острова представляют собой не что иное, как криопелит, образовавшийся в результате морозного выветривания древних аллювиальных отложений. Это косвенно подтверждается тем, что их мощность соответствует мощности деятельного слоя, которым ограничены процессы морозного выветривания.

Отметим также, что действие морозного выветривания очень сходно с результатами солевого выветривания, свойственного аридным областям, где формируются сходные образования.

2. Морозное пучение и морозный напор — близкие явления, выражающиеся в расширении грунта при его промерзании, в вертикальном (пучение) или горизонтальном (напор) направлении. Когда одновременно имеет место и то и другое, говорят просто о *морозном расширении*. Процессы эти контролируются динамикой промерзания и роста покровного и шлихового льда. Более широко распространено морозное пучение, так как возникающее при промерзании грунта давление обычно направлено под прямым углом к его фронту. С морозным пучением связано, широко известное в арктических и субарктических широтах, явление *вымораживания предметов*, когда вбитые в тонкозернистый грунт колья, столбы и прочие предметы со временем как бы выталкиваются на поверхность, на очищенных от камней участках появляются новые и т.д. В природе основным результатом этого процесса является постепенная миграция обломков горных пород из толщи мелкоземистого грунта на его поверхность, где они концентрируются или постепенно разрушаются под действием морозного выветривания.

Механизмы вымораживания предметов до сих пор окончательно не выяснены. Существуют две основные гипотезы, претендующие на объяснение этого явления, которые называют гипотеза *морозного вытягивания* и *морозного выталкивания*.

Согласно первой из них, при расширении грунта вследствие его промерзания, вместе с ним вверх перемещаются и обломки горных пород, а при усадке грунта, сопровождающей оттаивание, не могут вернуться на свое прежнее место, поскольку образовавшиеся под ними при их подъеме пустоты оказываются полностью или частично заполненными мелкоземом. По иным представлениям, камни захватываются и вытягиваются в вертикальном направлении, а на исходные позиции не возвращаются потому, что оседание талого грунта вокруг них происходит быстрее, чем оттаивают их основания. Наконец, существует и предположение, что вернуться на прежнее место обломкам мешает не только наполнение полостей, но и их сужение под действием морозного напора, обусловленного образованием ледяных шлихов.

Сторонники гипотезы морозного выталкивания полагают, что из-за большей теплопроводности камней, по сравнению с мелкоземом, вокруг них или у их основания формируется лед, который и выталкивает их наверх. При протаивании под камни просачивается мелкозем, не давая им вернуться в прежнее положение.

Уошборн полагает, что наиболее широко в природе распространено морозное вытягивание, хотя в определенных ситуациях может иметь место и выталкивание.

Еще одно интересное явление, связанное с морозным расширением, представляет собой образование стебелькового льда, называемого также каммесом. *Стебельковый лед* — это щетковидные скопления кристаллов (стебельков или игл), образующиеся на поверхности грунта или в его верхних горизонтах. В исключительных условиях длина кристаллов стебелькового льда может достигать 35—40 см, хотя обычно находится в пределах 0,5—3 см. Подобные щетки способны приподнимать над поверхностью грунта об-

ломки горных пород весом до 15 кг (!), и их таяние и разрушение служит важным фактором перемещения обломочного материала, о чем мы еще будем говорить.

Стебельковый лед образуется, когда температура поверхности грунта охлаждается более чем до двух градусов ниже нуля, при определенном сочетании влажности и пористости грунта. Рост кристаллов поддерживается при уравнивании потока тепла от промерзающей поверхности, скрытой теплотой замерзания грунтовой воды.

Стебельковый лед широко распространен в арктических районах и, по мнению Уошборна, может играть ведущую роль в образовании некоторых скульптурных форм рельефа. В качестве примера им приводятся *набины* — округлые или удлиненные земляные выступы диаметром от одного до нескольких сантиметров, образующие беспорядочную неровную поверхность. Поля набинов — обычное явление в высоких широтах. При этом в местах их развития обычно находят и стебельковый лед, а где его не находят, там нет и набинов.

Помимо этого, с процессами морозного расширения обычно связано и образование чрезвычайно характерных для Арктики пустот, вокруг лежащих на поверхности камней, которые оказываются окруженными узкими полостями.

3. Массовое смещение грунта — локальный перенос «одним куском» масс подвижного грунта, происходящий в пределах грунтовой толщи вследствие морозного воздействия. Обычно происходят смещения в вертикальном направлении, хотя возможен и их горизонтальный перенос. С массовыми смещениями грунта связано формирование многих широко распространенных форм криогенного рельефа — пятен-медальонов, земляных кочек (туфуров) и т.д.

В числе причин массовых смещений грунта обычно рассматривают:

— *артезианское давление*, возникающее из-за разницы гидростатических напоров, образующейся под промерзающей поверхностью;

— *изменение плотности и давления минерального скелета грунта*. В водонасыщенной толще грунта различают напряжения, действующие в заполняющей пустоты жидкости (*давление поровой воды*) и напряжения, передающиеся от одного зерна грунта к другому (*давление минерального скелета*). Последние называют также *эффективными напряжениями*, поскольку только они способны вызывать изменения объема массы грунта. Если минеральные частицы отделены друг от друга ледяными шлирами и не соприкасаются, то плотность грунта может принимать самые разные значения, в зависимости от количества льда. При таянии же могут нарушаться все соотношения давления. Если талой воды больше, чем может стечь или поглотиться порами, то может происходить разжижение грунта за счет снижения силы трения вследствие удержания части минеральных частиц во взвешенном состоянии поровым давлением. Если при этом вес вышележащих слоев грунта больше, то они будут оседать, вытесняя менее плотный разжиженный грунт. Способность вроде бы плотного грунта переходить, при дополнительной нагрузке, в «жидкое» состояние называется *миксотропией* и хорошо известна всем, кому доводилось работать в тундрах, где местами можно ногами «раскачать» участок в несколько квадратных метров, превратив твердую поверхность в грязевую топь.

— *криостатическое давление*, возникающее в «карманах» талого грунта, захваченных между фронтом промерзания деятельного слоя и кровлей вечной мерзлоты, когда их смыкание идет неравномерно, из-за пространственных различий скорости промерзания;

— *неравномерное возвратное промерзание*, идущее от кровли вечной мерзлоты;

— *дифференцированное изменение объема в мерзлых грунтах*, при промерзании которых различия в содержании воды и т.д. приводят к тому, что степень увеличения объема соседних масс может заметно различаться;

— *давление протаивания*, иначе называемое *эффектом Маккея*. При промерзании деятельного слоя наблюдается иссушение его центральной части из-за миграции воды к фронтам промерзания, то есть к поверхности и к кровле вечной мерзлоты, с образованием там ледяных шлиров, вызывающих пучение. При протаивании испытавшие это пучение грунты оседают, а центральная часть расширяется за счет увлажнения, что может приводить к циркуляции грунта в толще деятельного слоя.

4. Морозобойное растрескивание — образование в грунте вертикальных трещин, вследствие его термического сжатия, при отрицательных температурах. На однородных поверхностях в результате морозобойного растрескивания образуются равномерные сети

полигонов, диаметром от одного (в сухих условиях) до нескольких десятков (на переувлажненных грунтах) метров. Растрескивание обычно сопровождается ростом ледяных или песчаных жил. Ледяные жилы образуются за счет замерзания попавшей в трещины воды, затем по ним может происходить повторное растрескивание и т.д., в результате чего могут образовываться весьма крупные ледяные тела. Помимо морозобойного растрескивания к сходным эффектам могут приводить *растрескивание при иссушении* грунта и так называемое *дилатационное растрескивание* (при дифференцированном пучении грунта). Важно, однако, что, возникнув, трещины иссушения и дилатации заполняются водой и далее развиваются как морозобойные.

5. Морозная сортировка — одно из наиболее эффектных и в то же время загадочных явлений. Огромное впечатление производят тянущиеся иногда сотни метров каменные кольца и полигоны, образующиеся в результате смещения крупных обломков горных пород от центра морозобойных полигонов к их периферии, где из них образуются как бы каменные бордюры. Механизмы сортировки исследованы недостаточно. Предполагается, что морозная сортировка — результат совместного действия вымораживания обломков, их перемещения стебельковым льдом и массовых смещений грунта при криостатическом давлении. Известно также, что наиболее интенсивно этот процесс проявляется в условиях хорошего увлажнения — у края ледников, при подтоке воды с вышележащих поверхностей и т.д.

Криогенный рельеф

Рассмотренные выше виды морозного воздействия, взаимодействуя между собой и с другими рельефообразующими процессами, обеспечивают существующее в арктических широтах разнообразие морфоскульптурных форм нано-, микро-, а иногда и мезорельефа, называемого криогенным.

Наиболее эффектны повсеместно распространенные в тундровой зоне и особо хорошо развитые в арктических тундрах и полярных пустынях, где они определяют «лицо» ландшафта, **структурные грунты**, под которыми объединяют весьма различные, более или менее симметричные формы, развитие которых преимущественно ограничено (хотя и не обязательно) поверхностным чехлом отложений, испытывающим интенсивные морозные воздействия. Со структурными грунтами связано развитие столь характерных для Арктики пятнистых и полигональных тундр, к ним относятся каменные кольца, пятна-медальоны и т.д. Наиболее стройная классификация структурных грунтов была разработана американским исследователем Уошборном (1958, 1988), положившим в ее основу форму элементов рельефа и наличие выраженной сортировки грунта. Всего им было выделено 5 категорий структурных грунтов, элементы которых отличаются своей формой, в пределах которых различаются сортированные (с каменными бордюрами) и несортированные разновидности:

Круги — это структурные грунты, ячейки (элементы) которых имеют округлую форму, при диаметре от 0,5 до 3 метров (иногда больше). Встречаются как поодиночке, так и группами, в том числе и образуя обширные поля со сплошным распространением. Несортированные круги, так называемые *пятна-медальоны* (рис. 9), не имеют каменного бордюра, их поверхность часто слегка выпукла и разбита трещинами на мелкие, также несортированные полигоны. Сортированные круги, известные под названием *каменных колец*, отличаются наличием бордюра из обломков горных пород, окружающих мелкоземистый центр.



Рис. 9. Типичное строение пятна-медальона.

Светлый фон — минеральный грунт, темный — растительная дернина

Полигоны — структурные грунты, в которых ячейки имеют форму правильных многоугольников. Встречаются только группами, часто распространяющимися на обширные площади, называемые поли-

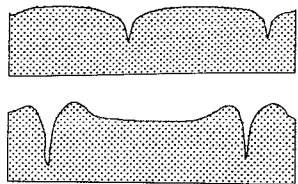


Рис. 10. Выпуклые (вверху) и вогнутые (внизу) полигоны

гональными тундрами, полигональными болотами и т.д. Размеры полигонов весьма различны — от нескольких сантиметров до первых десятков метров. Образуются преимущественно на плоских и слабоклонных поверхностях, но известны и на склонах с уклоном до 25—27 градусов. Имеющие каменный бордюр *сортированные полигоны*, размеры которых обычно не превышают 10 м, распространены преимущественно в полярных пустынях и горных ландшафтах. *Несортированные полигоны* характерны для мелкоземистых грунтов различного увлажнения. Различаются также полигоны *выпуклые*, центр которых расположен выше ограничивающих полигон трещин, и *вогнутые*, центральная часть которых окружена возвышающимся над ней валиком, формирующимся вдоль трещин (рис. 10). Последние наиболее свойственны поверхностям с хорошим увлажнением, в том числе и болотам (полигональные болота), и молодым песчано-галечниковым отложениям речных пойм, кос и т. д., подпитываемым водой. Они имеют преимущественно тетрагональную форму, а размеры их могут достигать нескольких десятков метров. Выпуклые полигоны развиваются главным образом на сухих и умеренно увлажненных поверхностях, где их форма приближается к гексагональной, а размеры редко превышают два метра. Полигональные формы особо характерны для полярных пустынь и арктических тундр, где наиболее эффективно морозное растрескивание. Южнее же они развиты преимущественно в горах и на заболоченных низменных пространствах.

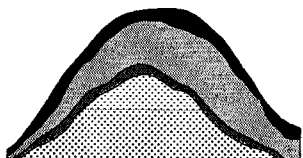


Рис. 11. Строеие земляной кочки — туфура (по: Уошборн, 1988).

Черный фон — растительная дернина, светло-серый — торф, темно-серый — аморфный «жирный» гумус, точки — минеральный грунт

адовые нанобугорковатые тундры. От субарктических мелкобугорковатые тундры острова отличаются наличием более или менее регулярных пятен голого грунта, образующихся в результате разрушения земляных кочек под действием снежной корразии.

Ступени — структурные грунты, организованные в виде ступеней с внешним бордюром из камней или растительной дернины, окаймляющих обнаженный мелкозем внутренней части (рис. 12).

Полосы — структурные грунты с чередованием полос камней или растительности и голого мелкоземистого грунта, вытянутых по склону. Согласно общепринятой точке, полосы, как и ступени, образуются из полигонов и пятен при взаимодействии морозных воздействий и склоновых процессов².

В настоящее время не вызывает сомнения, что большинство видов структурных грунтов не являются результатом какого-то одного процесса, а их многообразие связано с различными комбинациями совместно действующих факторов, вследствие чего существует практически непрерывный ряд форм структурных грунтов. Установлено также, что сходные формы могут быть результатом разных процессов, а один и тот же процесс, в разных условиях, может инициировать появление разных форм.

В самом общем виде связь основных разновидностей структурных грунтов с глав-

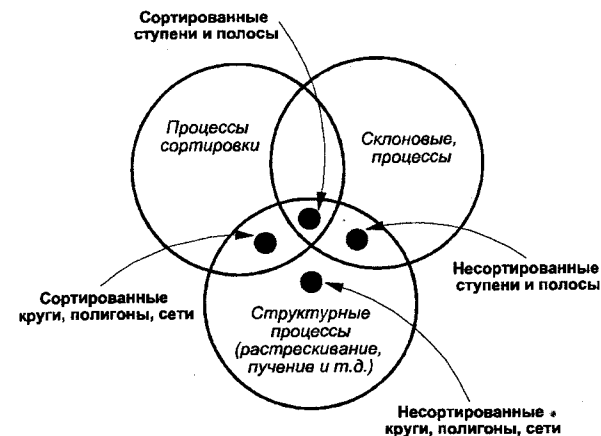


Рис. 13. Комплексы геоморфологических процессов и связанные с ними комплексы разновидностей структурных грунтов (по: Уошборн, 1988)

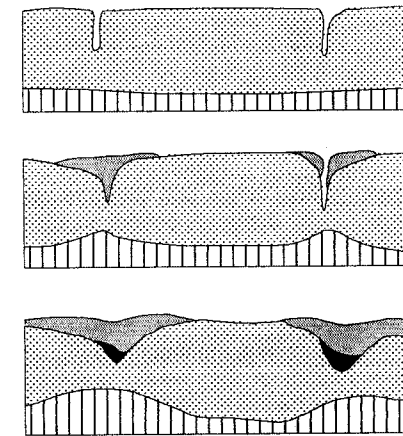


Рис. 14. Три стадии формирования плективных пятнистых (трещинно-полигональных) тундр (по: Чернов, 1980).

Штриховка — вечная мерзлота, точки — минеральный грунт, черный фон — торф, серый фон — растительная дернина

ными комплексами обуславливающих их формирование процессов Уошборн изобразил в виде схемы, представленной на рис. 13.

Для несортированных полигонов, образующихся без особого «вмешательства» склоновых процессов, в качестве основной причины их образования Уошборн, равно как и другие исследователи, рассматривают морозное растрескивание, при том, однако, что инициировано оно может быть растрескиванием иссушения или дилатационным растрескиванием. Мелкие и средние полигоны являются результатом образования морозобойных трещин в пределах сезонноталого слоя, а крупнопolygonальные структуры возникают, когда растрескивание захватывает и толщу вечной мерзлоты.

Несортированные круги и сети образуются под действием массовых смещений грунта и дифференциального морозного пучения. В условиях хорошего увлажнения и наличия обломков горных пород к названным процессам «подключается» морозная сортировка, в результате чего возникают сортированные разновидности полигонов, кругов и сетей. Там, где достаточно активны склоновые процессы, они преобразуются в ступени и полосы, о чем мы более подробно поговорим ниже, при обсуждении собственно «врангелевских» данных.

В отечественной литературе несортированные круги и полигоны часто объединяют под названием пятен-медальонов, из-за того, что как с теми, так и с другими связано образование очень физиономически сходных поверхностей, называемых пятнистыми или медальонными тундрами, в которых более или менее округлые пятна голого грунта окружены растительным бордюром большей или меньшей ширины.

Представляется, однако, что, несмотря на внешнее сходство, образования эти имеют различный генезис. В арктических тундрах наиболее типичным является процесс зарастания первично голых полигональных поверхностей, образующихся в результате интенсивного морозного растрескивания. При этом растения поселяются прежде всего вдоль трещин, где лучше увлажнение и скапливается больше защищающего растения снега. Постепенно формируется как бы сеть из растительной дернины с ячеями голого грунта, несколько возвышающимися над дерниной или находящимися с ней на одном уровне (рис. 14). В условиях особо холодного сурового климата и относительной сухости подобные структуры, называемые *сетчато-полигональными*, могут сохраняться неопределенно долгое время. При дополнительном притоке влаги (например, на предгорных шлейфах и т.д.), вследствие инициированного им морозного пучения, быстрее промерзающие

² Под склоновыми процессами понимают движение обломочного материала (реголита) вниз по склону, под действием силы тяжести, без участия водотоков, ледников и ветра.

центры полигонов повышаются и начинают напоминать как бы усеченные конуса, склоны которых покрыты растительной дерниной, а на вершине сохраняется пятно голого грунта. Понижения между этими конусами, соответствующие морозобойным трещинам, могут быть достаточно хорошо увлажнены. Эти структуры называют уже пятнистыми тундрами, добавляя эпитет *пликативные*, для обозначения того, что пятна обнаженного грунта первичны. Именно такие варианты структурных грунтов, то есть полигональные или *трещинно-полигональные* поверхности, появившиеся в результате морозобойного растрескивания и развивающиеся благодаря ему же или при его взаимодействии с другими видами морозного воздействия.

В субарктических тундрах преобладают пятнистые структуры иного происхождения. Пятна образуются в них путем нарушения сплошного растительного покрова под действием морозного пучения и массовых смещений грунта. При этом находящийся под давлением полужидкий грунт способен прорывать растительную дернину, изливаясь на поверхность, или же имеет место вспучивание поверхности с последующим разрушением растительности на возвышениях под действием снежной корразии. В обоих этих случаях обнаженные грунты имеют вторичное происхождение. Подобные структуры отличаются меньшей регулярностью и непостоянством (пятна появляются, нарастают, появляются в новых местах и т.д.) расположения элементов, а также большей вариабельностью их размеров. Пятнистые структуры со вторично обнаженными грунтами и следует очевидно называть *медальонными*, в отличие от имеющих иное происхождение трещинно-полигональных. Впрочем, существует тенденция использовать это название только для пятен, образующихся в результате непосредственного излияния грунта на поверхность. В таком случае структуры со вторично обнаженными грунтами, появившимися в результате корразии, остаются без особого названия.

Медальонные, в широком смысле, поверхности более свойственны типичным и южным тундрам, а в арктических встречаются лишь локально, в особо благоприятных для развития растительного покрова условиях с достаточным увлажнением. Вместе с тем, они достаточно широко распространены на южной равнине и в центре острова Врангеля. К их числу относятся и весьма специфичные очень характерные для внутренних районов острова поля туфуров с дриадовой растительностью, для которых характерно цикличное разрушение отдельных земляных кочек (туфуров) с образованием голых пятен, их постепенное зарастание, пучение с образованием нового туфура и т.д.

Широкое распространение структурных грунтов, особо характерное для полярных пустынь, арктических тундр и приполярных горных областей, обуславливает свойственную им преобладающую микромозаичность и микрокомплексность почвенно-растительного покрова, о чем мы будем детально говорить в соответствующих разделах. Здесь же отметим лишь, что в основе этого лежит то обстоятельство, что в столь суровых условиях даже, казалось бы, незначительные различия микро- и нанорельефа имеют значение для организмов, определяя различия увлажнения, защищенности от ветра, мощности снегового покрова. В результате такие элементы структурных грунтов как выпуклые поверхности пятен-медальонов и полигонов, ложбины по морозобойным трещинам и т.д. представляют собой станции с весьма различными для многих растений и животных условиями.

Следующую крупную группу форм криогенного микро- и нанорельефа представляют *перигляциальные инволюции*, характеризующиеся, по определению американского криолитолога Шарпа, беспорядочными деформациями, расположением и взаимопроникновением слоев грунта, обусловленными морозными воздействиями, в числе которых обычно называют массовые смещения грунта под действием криостатического давления, изменения давления минерального скелета во время протаивания, изменения объема грунта в процессе замерзания. На суглинистых водораздельных участках инволюции, в сочетании с морозным растрескиванием и действием стебелькового льда, формируют очень характерные для равнин острова Врангеля поверхности, которые Б.А. Юрцев весьма образно назвал «полями морозного кипения». Это площади с беспорядочными бугорками, трещинами, ложбинками разных размеров и конфигураций и с очень скудной растительностью, больше всего напоминающие вспаханное поле.

В отдельную категорию криогенных форм рельефа выделяют обычно **грядово-мочажинные болота**, представляющие собой торфяники с грядами из торфа, чередующимися с депрессиями (мочажинами). Формы гряд могут быть самыми разнообразными, от линейных до обладающих сетевидной структурой. Сложены они торфом, в котором хотя бы в течение части года отмечаются ледяные шпирь. Высота гряд обычно составляет от 0,5 до 1,5 м, при их линейных размерах от 1 до 10 м.

По поводу происхождения грядово-мочажинных болот существует несколько гипотез, в том числе и представления о ведущей роли поднятия гряд вследствие морозного напора, дифференциального промерзания, влекущего за собой дифференциальное пучение и т.д. При этом обычно указывают, что особую роль могут играть сфагновые мхи, образуемые которыми кочки, обладающие высокими теплоизоляционными свойствами, способствуют дифференциальному промерзанию.

Грядово-мочажинные болота широко распространены в типичных и южных тундрах. К северу их становится все меньше, и в подзоне арктических тундр они особой роли не играют. На о-ве Врангеля небольшие участки слабозрелых болот подобного типа представлены местами на равнинах. Площадь торфяных гряд здесь существенно меньше площади разделяющих их понижений, а высота не превышает 30—50 см.

Очень характерны для Субарктики и сравнительно редко встречаются и криогенные формы, объединяемые американскими исследователями под названием **пальс** и **пинго**. Первые называют также торфяными буграми, буграми-могильниками, булгуньяхами. Это развивающиеся на болотах возвышения, состоящие из торфа и содержащие включения линз многолетнего льда.

Пальсы могут иметь форму бугров, относительно прямолинейных или извилистых гряд. Ширина их обычно составляет от нескольких до первых десятков метров, при длине до 150 м и высоте от нескольких сантиметров до 7-8 метров. Местами образуют комплексы, тянущиеся на сотни метров. Верхняя часть бугров обычно иссушена, с множеством трещин, образовавшихся в результате морозного или дилатационного растрескивания. Происхождение пальс принято объяснять ростом ледяных шпиров в результате сегрегационного льдообразования или же дифференциальным морозным пучением на участках с особо тонким растительным покровом.

Пинго, которые у нас принято называть гидролакколитами, это крупные многолетние холмы с ледяным ядром, высотой от 3 до 70 (!) метров, их по внешнему виду часто бывает трудно отличить от пальс. От вершин многих пинго также расходятся трещины, образующиеся из-за роста ледяного ядра, вершины пинго нередко бывают просевшими вследствие таяния ядра.

Возникновение и рост пинго связаны с возникающим в толще мерзлых пород криостатическим или артезианским давлением. Помимо крупных настоящих пинго известны и небольшие бугры высотой до 0,5 и диаметром от 2 до 5 метров, для которых предполагается такое же происхождение. Однако из-за малых размеров к категории пинго их обычно не относят.

Как уже упоминалось, пальсы и пинго в арктических тундрах сравнительно редки. На о-ве Врангеля имеются напоминающие пальсы и мелкие пинго формы, но широкого распространения они не имеют.

Весьма характерны для областей распространения вечной мерзлоты и играющие местами ландшафтообразующую роль **термокарстовые формы**, образующиеся в результате вытаивания подземного льда. Как правило, это относительно крупные образования, соответствующие категориям мезо- и микро-, но не нанорельефа.

Среди термокарстовых процессов различают *термоабразию* и *термоэрозию*, разрушение льдистых морских и речных берегов из-за таяния содержащихся в них льдов под действием волн или текучих речных вод, а также *термосуффозию* — образование депрессий в результате вертикального протаивания и действия образующихся при этом вод, выносящих часть тонкодисперсных минеральных частиц.

Проявления термосуффозии достаточно разнообразны, но наиболее распространены два типа связанных с ней термокарстовых форм. Во-первых, это более или менее обширные озерные депрессии, постепенно преобразующиеся из-за постоянного расширения, спуска и перемещения озер в обширные котловины с плоским дном и крутыми, иногда достаточно высокими, краями, называемые *аласами*. Во-вторых, широко распространены линейные или полигональные системы ложбин, разделяющих плосковершинные бугры, образующиеся в результате вытаивания полигонально-жильных льдов. По мере дальнейшего протаивания эти системы постепенно преобразуются в комплексы останцовых, более или менее конических бугров, называемых *байджарахами*.

Ясно, что для активного термокарста необходимо достаточно широкое распространение льдистых мерзлых пород и соответствующая климатическая обстановка, допускающая прогрессивное таяние подземных льдов. Термокарстовые формы особо характерны для субарктических озерно-аллювиальных равнин, где в результате интенсивной боковой термоэрозии и слияния аласных котловин могут формироваться очень обширные *термоплатационные поверхности*.

На острове Врангеля условия для развития термокарста хороши далеко не везде. В пределах горной части его проявления ограничены сравнительно небольшими участками байджарахов, находящимися в разных стадиях развития, приуроченных к конусам выноса и предгорным шлейфам. На северной же равнине острова многочисленны термокарстовые озерные депрессии. При этом крайнюю северо-восточную часть этой равнины, с максимальной концентрацией озер, разделенных плоскими заболоченными пространствами, уровень которой понижен по сравнению с остальными частями, можно очевидно рассматривать как термоплатационную поверхность, образовавшуюся в результате слияния неглубоких аласов.

Все до сих пор упомянутые нами формы криогенного рельефа развиваются в числе прочего и на горизонтальных поверхностях областей распространения вечномерзлых пород, где обуславливающие их появление процессы оказываются господствующими. Однако там, где уклон поверхностей составляет хотя бы несколько градусов, развиваются и *склоновые процессы*, проявляющиеся самостоятельно или во взаимодействии с морозными воздействиями.

Помимо общих для всех широт явлений *обваливания* и *оползания*, то есть соскальзывания вниз по склону масс скального или рыхлого грунта, движущегося как целого или в виде нескольких блоков, в районах распространения вечномерзлых пород проявляются и специфические склоновые процессы — *морозный крип* и *конжелифлюкция*.

Морозным крипом называют явление движения минеральных частиц вниз по склону в результате морозного пучения и последующего оседания при протаивании. Пучение обычно направлено перпендикулярно склону, а проседание происходит по вертикали, в результате чего после цикла заморозания-протаивания частицы оказываются ниже по склону. Крип рассматривается как «ползучесть» грунта, в отличие от *солифлюкции*, под которой понимается вязкое медленное течение насыщенных водой масс грунта с возвышенных мест в пониженные. Солифлюкция известна и для внемерзлотных областей и называется *желифлюкцией* в областях распространения мерзлых грунтов. В районах же, где распространены вечномерзлые породы и массы грунта текут по кровле вечной мерзлоты, аналогичные процессы называют *конжелифлюкцией*. В последних районах солифлюкционные процессы наиболее интенсивны и наиболее выражены в рельефе.

В природе действия крипа и солифлюкции разграничить практически невозможно, так как обычно они протекают совместно, а соответственно, и образуемые ими отложения и формы рельефа имеют смешанное происхождение. Большинство исследователей полагает, что ведущим процессом при этом является солифлюкция, и соответствующие отложения и формы называют обычно *солифлюкционными* (желифлюкционными, конжелифлюкционными).

Отложения и формы рельефа, образованные совместным действием склоновых и морозных процессов, очень широко распространены в районах, где имеются подходящие для этого условия, то есть достаточно развиты наклонные поверхности. В число этих районов, разумеется, попадает и о. Врангеля с его преимущественно горным рельефом. Основными типами данных отложений и форм рельефа являются:

Осыпи — скопления осыпного материала, образующиеся в результате морозного выветривания и движения за счет оседания, крипа, оползания и скольжения вниз по склону.

Каменные россыпи, курумы, каменные потоки — покрытые валунами и глыбами средних и крупных размеров образования на горизонтальных или слабонаклонных поверхностях (россыпи), склонах (курумы) и близкие к ним линейные формы (потоки). Образуются в результате морозного выветривания скальных пород и последующих морозной сортировки и преимущественно солифлюкционного движения, с удалением большей части мелкозема.

Солифлюкционные покровы, террасы, языки и потоки

(рис. 15) — морфологические проявления одного и того же процесса — образования *солифлюкционных террас* в результате наклонного движения масс грунта и образования уступа там, где это движение задерживается растительной дерниной (рис. 16) или иным препятствием. В образовании данных форм основную роль играет совместное действие крипа и солифлюкции. Наиболее свойственны они относительно пологим поверхностям, с уклонами порядка 10—12°, хотя образуются и на гораздо более пологих — 1,5—2°. Насыщенные водой массы грунта, «текущие» по кровле вечной мерзлоты, в тот или иной момент задерживаются на перегибах склона растительной дерниной и как бы растягивают ее до определенного предела. В результате образуются складки дернины, которые оказываются погребены солифлюкционными языками

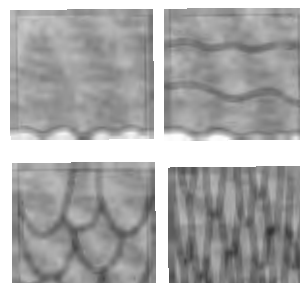


Рис. 15. Схематический план солифлюкционных покровов (верх, слева), террас (верх, справа), языков (низ, слева) и потоков (низ, справа)

(рис. 16). Нередко образуются и прорывы дернины с излиянием грунта на поверхность, то есть с образованием пятен-медальонов.



Рис. 16. Солифлюкционные террасы (серый фон — минеральный грунт, черный — растительная дернина)

Ну, и, наконец, завершая наш обзор, необходимо упомянуть о *ниваации* — локализованной эрозии склонов, начало которой дают морозные воздействия, склоновые процессы, плоскостной смыв и деятельность талых вод, происходящие по краям и под поверхностью сезонных снежников. В процессе нивации снежники как бы «вгрызаются» в склоны, образуя *нивационные ниши и ступени*, форма которых во многом зависит от особенностей слагающих склоны пород. Дальнейшее развитие нивационных ниш, при участии солифлюкционных и иных процессов, приводит к образованию более или менее обширных *нагорных (криоплатационных) террас*,

которые, в свою очередь, постепенно все более выполаживаются, расширяются и образуют, сливаясь, криоплатационные поверхности, уклоны которых не превышают одного-двух градусов. Все эти террасовидные формы мезорельефа представляют собой неотъемлемые элементы горных ландшафтов в областях холодного климата, многие склоны в которых, благодаря им, имеют ступенчатый вид, а вершины носят платообразный характер. Все это справедливо и по отношению к о-ву Врангеля.

Из приведенных выше характеристик различных форм криогенного рельефа становится ясно, что их распространению должна быть свойственна достаточно хорошо выраженная зональность. Такие образования как грядово-мочажинные комплексы, пальсы, пинго наиболее свойственны южной части тундровой зоны и лесотундре. Для южных и типичных тундр наиболее характерны земляные кочки, пятнисто-медальонные структуры, а трещинно-полигональные образования, как и разнообразные сортированные

структурные грунты, наиболее широко распространены в арктических тундрах и полярных пустынях. На острове Врангеля, с его разнообразием природных условий, представлены чуть ли не все упомянутые выше формы, но из-за общих особенностей его климата, характеризующегося малым числом осадков, а следовательно сравнительно низким увлажнением грунта, ряд криогенных форм весьма ограничен в своем развитии и встречается достаточно редко. Это прежде всего относится к разнообразным формам, связанным с пучением, а также морозной сортировкой. Абсолютно господствуют же на острове разнообразные полигональные и производные от них образования, хорошо развиты инволуции, а местами — мелкобугорковатый и солифлюкционный рельеф.

Помимо зональных существуют и иные различия в распределении форм криогенного рельефа. По представлениям известного криолитолога А.И. Попова, криогенный (или как его еще называют, перигляциальный) рельеф является результатом взаимодействия специфических криогенных (морозных) процессов и общих процессов эрозии, сноса, разрушения и накопления материала, а следовательно, криогенный морфогенез должен существенно различаться в *областях преимущественной денудации, относительной стабилизации и аккумуляции*, в каждой из которых формируются свои специфичные комплексы криогенных форм.

Названные области выделяются в ландшафтах по соотношению сноса и аккумуляции вещества. К области преимущественной денудации в первую очередь относятся склоны, где снос преобладает над аккумуляцией. Область относительной стабилизации включает надпойменные террасы, равнинные водоразделы, и прочие более или менее выровненные поверхности, где снос материала, примерно, уравнивается его аккумуляцией. Современные речные поймы, пляжи, лаиды и прочие участки с преобладанием современного накопления материала составляют область аккумуляции. Области эти, разумеется, не отделены друг от друга жесткими границами. Переходы между ними достаточно постепенны, а, кроме того, в пределах области преобладающей денудации могут быть развиты локальные (сравнительно небольшие по площади) зоны относительной стабилизации или аккумуляции и т.д.

Изучением особенностей комплексов криогенного рельефа в каждой из названных областей о-ва Врангеля занимался М.Н. Пукемо, работавший под руководством А.И. Попова, и мы сочли достаточно интересным привести основные результаты его исследований, тем более, что послужив основой для дипломной работы, они так и не были опубликованы.

Область денудации. На склонах горных сооружений острова представлено значительное разнообразие криогенных форм микро- и нанорельефа, из которых явно преобладают *осыпи, несортированные полигоны и ступени*, часто деформированные и переходящие в *полосы*, а также *солифлюкционные покровы*, развивающиеся там, где отсутствует морозобойное растрескивание, главным образом по пологим склонам межгорных котловин³. Что же касается сортированных структурных грунтов, то они, в целом, мало характерны для острова, хотя и развиты местами на небольших участках (сортированные круги и полигоны) плоских перевалов и нагорных террас, где существует избыточное увлажнение грунта, за счет притока с вышележащих поверхностей.

Для сложенных, преимущественно, мелкоземом склонов средней крутизны особо характерными элементами микрорельефа являются образования, названные М.Н. Пукемо *«пятнами с уступом»*. Они представляют собой округлые солифлюкционные терраски (языки) диаметром 0,5—2 м, с горизонтальной обнаженной поверхностью, ограниченные покрытым растительной дерниной уступом высотой 15—30 см. По Уошборну,

³ Очень широко распространенные нивационные формы (нагонные террасы, нивационные ниши, цирки и т.д.), фактически определяющие характерный облик гор, относятся уже к категории мезорельефа и в данном случае не рассматриваются.

подобные структуры относятся к категории ступеней и образуются в результате трансформации полигонов, либо кругов, под действием склоновых процессов. По мнению М.Н. Пукемо, они возникают благодаря процессам морозного растрескивания и солифлюкции и представляют собой стадию развития микрорельефа склонов, которые можно отразить в виде ряда: несортированные полигоны — ступени («пятна с уступом») — деформированные полигоны — полосы⁴.

Общую схему развития «пятен с уступом» М.Н. Пукемо описывает следующим образом. Морозное растрескивание приводит к образованию на склонах комплекса полигонов, поверхность которых параллельна поверхности склонов (роль морозного растрескивания подтверждается тем, что во всех исследованных пятнах отмечаются открытые трещины или клинообразные понижения оторфованного горизонта, фиксирующие положение бывшей трещинной зоны). По трещинам развивается растительность, в соответствии со схемой на рисунке 14. Формирование полигонально-сетчатого растительного покрова предопределяет дифференциацию темпов протаивания грунта в весенне-летний период, которое быстрее происходит под пятном голого грунта, в то время как под растительным бордюром, из-за его теплоизоляционных свойств, образуются как бы выступы мерзлого грунта. Наличие уклона и преимущественно мелкоземистый грунт обуславливают солифлюкционные явления, которые однако оказываются ограниченными пределами полигонов, так как бордюры с выступами мерзлого грунта под ними сдерживают движение грунта. Соответственно, грунт перемещается от верхней части полигона, то есть от тылового бордюра, к нижней, к фронтальному бордюру, где и задерживается мерзлым выступом. В результате происходит постепенное выравнивание поверхности полигонов до полностью горизонтального, после чего процесс останавливается, а результатом его являются ступени описанного выше вида.

Помимо более или менее правильных регулярных ступеней («пятен с уступом»), не менее широко распространены и различные их деформированные разновидности. Различаются два основных их типа — деформированные полигоны с достаточно четко выраженным уступом, поверхность которых не согласна (не параллельна) с поверхностью склонов, и вытянутые, переходящие в полосы образования с параллельной склонам поверхностью.

Образование первых М.Н. Пукемо связывает с повторным морозным растрескиванием, при котором трещины образуются не на старом месте, а с некоторым смещением, на небольшом расстоянии от бордюра, что приводит к перераспределению напряжений, образованию нового уступа и постепенному разрушению старого. Соответственно, возникает определенная цикличность, выражающаяся в постепенной смене положения в пространстве элементов ступенчатого рельефа. Через определенный промежуток времени первично голые грунты на подобных склонах исчезают, поскольку все пятна оказываются прошедшими через стадию растительного бордюра. Это соответствующим образом проявляется в микрокомплексности почвенного и растительного покрова.

Переход ступеней в полосы М.Н. Пукемо связывает с действием потоков поверхностных вод, разрушающих бордюры и нивелирующих выступы мерзлого грунта под ними. Это подтверждается приуроченностью полосчатых структур к наиболее увлажненным частям склонов, для которых в весенний период характерны мощные потоки талых вод.

Область относительной стабилизации на острове включает равнинные водоразделы, поверхности древних надпойменных террас, поверхности выравнивания в горах, а также пологие предгорные шлейфы и конусы выноса, являющиеся древними зонами аккумуляции, в которых, в настоящее время, последняя уравновешена выносом вещества.

⁴ Вслед за А.И. Поповым, М.Н. Пукемо все пятнистые образования, в том числе и возникшие благодаря морозному растрескиванию, называет пятнами-медальонами. Мы же предпочитаем разграничивать пятна-медальоны и полигоны растрескивания, в соответствии со взглядами Уошборна.

В подобных условиях наиболее распространены на острове разнообразные *мелко- и среднеполигональные системы*, господствующие на равнинных водоразделах, где они нередко преобразованы инволюциями в «поля морозного кипения».

На пологих шлейфах, в межгорных долинах и котловинах, а иногда и по периферии горной части острова солидные площади местами занимают *аструктурные мелкобугорковатые образования* (поля земляных кочек).

Аструктурные мелкобугорковатые (нанобугорковатые) образования считаются особенно типичными именно для областей относительной стабилизации. Происхождение их большинство исследователей связывает с пучением и сегрегационным выделением льда, наиболее интенсивно протекающими при высоком увлажнении. Последним, по мнению М.Н. Пукемо, объясняются небольшие размеры элементов этих образований на о-ве Врангеля и их ограниченное распространение.

Локально представлены и участки *крупнополигональных систем*, образовавшиеся в результате растрескивания проникающего в толщу вечномерзлых пород и характеризующиеся развитием полигонально-жилых льдов. Приурочены они к древним зонам аккумуляции, где сравнительно редко можно встретить настоящие крупные полигоны с валиками, образующимися в результате выжимания грунта вверх по контакту с ледяными жилами, в связи с их периодическим расширением. Чаще можно увидеть различные стадии их термокарстового разрушения, от полигональной системы ложбин до комплексов относительно высоких плосковершинных, а иногда и конусовидных байджарахов. Последние особенно характерны для конусов выноса небольших горных ручьев во внутренних районах острова.

Сортированные структурные грунты, как уже отмечалось, на острове представляют собой относительную редкость. В области относительной стабилизации хорошо сортированные круги и полигоны с каменными бордюрами встречаются только на поверхностях выравнивания, расположенных на значительной высоте, и преимущественно вблизи снежников, где создаются условия постоянно избыточного увлажнения. Другой разновидностью сортированных грунтов являются более или менее регулярно расположенные *пятна мелкозема* на преимущественно щебнистых с примесью камней поверхностях. Происхождение их не совсем ясно и связано либо с процессами морозной сортировки, либо со спонтанным переходом в мелкозем достаточно крупных обломков горных пород (глыб), происходящий в перигляциальных условиях, за счет постепенного накопления напряжений внутри этих обломков.

Что касается несортированных форм структурных грунтов, то для областей относительной стабилизации о-ва Врангеля следует отметить нетипичность настоящих *пятен-медальонов*, образующихся в результате разрыва дернины под действием пучения или смещения масс грунта, которые, тем не менее, встречаются небольшими группами во внутренних районах острова. Наиболее же типичны и разнообразны пятнистые и *мелкополигональные образования трещинного происхождения*. А.И. Попов, а вслед за ним и М.Н. Пукемо различают три основных типа подобных структур, одинаково хорошо представленных на острове Врангеля — полигоны с превышением пятна голого грунта над растительным бордюром, с их расположением на одном уровне и с превышением бордюра над поверхностью пятна, то есть с окружающими пятнами грунта валиками. По мнению А.И. Попова, эти три разновидности принципиально сходных структур отвечают, соответственно, условиям недостаточного, умеренного и избыточного увлажнения. М.Н. Пукемо, на основании своих исследований, полагает, что это три стадии общего процесса формирования пятнистых поверхностей, интенсивность которого, правда, может варьировать, в зависимости от исходных условий увлажнения.

Считается доказанным, что глинистые и пылеватые частицы при промерзании мигрируют от его фронта в область еще не промерзшего грунта. Следовательно, при промерзании разбитых морозобойными трещинами поверхностей в центре полигонов должно формироваться уплотненное ядро тонких частиц, мигрирующих не только от поверхности, но и сбоку, от трещин, а соответственно преддвигая влажность пятна оказывается больше, чем под бордюром, что вызывает более интенсивное его пучение и возвышение его поверхности над бордюром. Подобное состояние может достаточно долго поддерживаться за счет повторного морозного растрескивания. Однако, по мере развития растительного бордюра (если таковое происходит) грунт под ним уплотняется и укрепляется корнями, что само по себе способствует увеличению его влажности, а также препятствует миграции тонких частиц. Постепенно степень увлажнения и интенсивность пучения выравниваются, а соответственно, выравниваются и поверхности пятен голого грунта и растительного бордюра. Дальнейшее развитие растительности приводит к затормаживанию повторного растрескивания, а следовательно, к переориентации потока тонких частиц, который теперь оказывается направленным в сторону бордюра, пучение которого становится более интенсивным, и он начинает возвышаться над поверхностью пятна.

На северной равнине острова М.Н. Пукемо описана закономерная смена пятнистых (трещинно-полигональных) комплексов. У подножья гор преобладают структуры с превышением растительных валиков над пятнами голого грунта, по мере удаления от гор постепенно сменяющиеся «одноуровневыми» системами, а на расстоянии 4—5 км проявляется преобладание наиболее типичных для Тундры Академии полигональных структур с выпуклыми поверхностями полигонов, возвышающихся над растительным бордюром. Напомним, что очень часто эти структуры деформированы инволюциями и представляют собой «поля морозного кипения».

Для очень слабо развитой на о-ве Врангеля *области преимущественной аккумуляции*, представленной поймами, песчано-галечными косами и пляжами, а также участками маршей, наиболее характерны *крупнополигональные (часто тетрагональные) структуры* с полигонами диаметром 10 и более метров, ограниченными широкими мощными трещинами.

В общем, в горных районах острова, на фоне нивационного мезорельефа, наиболее развиты курумно-осыпные покровы и несортированные трещинно-полигональные ступенчатые образования зон преобладающей денудации, а кроме того, на сравнительно небольших участках представлены солифлюкционные образования, а также аструктурные мелкобугорковатые и крупнополигональные формы, приуроченные к локальным зонам относительной стабилизации. На равнинах безраздельно господствуют трещинно-полигональные по происхождению образования, часто преобразованные в «поля морозного кипения», в образуемый которыми фон вкраплены отдельные «пятна» крупнополигональных структур, грядово-мочажинных и прочих более редких образований. Здесь также хорошо представлены, играющие местами ландшафтообразующую роль, крупные термокарстовые формы, также как и нивационные образования в горах, относящиеся к категории мезорельефа.

В заключение настоящего очерка кажется интересным привести основные результаты проведенного М.Н. Пукемо сравнительного анализа комплексов криогенного рельефа о-ва Врангеля и о-ва Западный Шпицберген, также расположенного в пределах подзоны арктических тундр, но отличающегося гораздо более океаническим климатом и развитием наземного покровного оледенения.

Для этих двух островов автор анализа отмечает диаметрально противоположный характер распространения различных типов склоновых образований. Если на о-ве Врангеля преобладают курумы и ступенчатые структуры, то на Шпицбергене — полосчатые формы и солифлюкционные террасы. Это хорошо согласуется с климатическими различиями. Свойственные Шпицбергену большее количество осадков и постоянное поступ-

ление влаги от ледников приводят к преимущественному развитию названных форм. Морозное же выветривание и растрескивание более интенсивны там, где климат более континентален, что и обуславливает преобладание связанных с ними форм на о-ве Врангеля.

С тем же связано и то, что в областях относительной стабилизации на Шпицбергене распространены преимущественно сортированные структурные грунты и мелкобугорковые формы, наличие которых на о-ве Врангеля весьма ограничено. Несортированные же грунты на Шпицбергене сравнительно редки. Кроме того, для крупнопolygonального рельефа на Шпицбергене описаны только восходящие (или стабильные) стадии его развития, тогда как на о-ве Врангеля широко представлены все стадии его деградации.

Существует правда и мнение, что различия комплексов криогенных форм областей относительной стабилизации может быть связано не столько с самим климатом, сколько с длительностью развития территорий в отсутствие покровных или полупокровных оледенений. Так, сортированные формы на о-ве Врангеля могли постепенно исчезнуть в результате разрушения образующих каменные бордюры обломков под действием морозного выветривания.

Тем не менее, вполне очевидно, что, помимо зональных различий, комплексы криогенных форм имеют и свою региональную, точнее, секторную специфику, обусловленную различиями степени континентальности-океаничности климата, и хорошо проявляющуюся в пределах рассматриваемой нами подзоны арктических тундр.

Закончим знакомство с криогенным рельефом напоминанием о том, что он не просто придает приполярным ландшафтам специфический вид, определяя их специфические физиономические черты, но очень сильно влияет на органический мир арктических территорий, обеспечивая значительное разнообразие микростаций, условия существования в которых существенно различны для достаточно мелких организмов. В преимущественной мере благодаря именно криогенному морфогенезу почвенно-растительный покров областей его активного развития отличается особо сильно выраженной на разных уровнях мозаичностью и комплексностью.

ПУТИ И ПРЕДПОСЫЛКИ ОСВОЕНИЯ ОРГАНИЗМАМИ АРКТИЧЕСКОЙ СРЕДЫ

В предшествующих главах мы постарались не только дать характеристику природных условий собственно острова Врангеля, но и выделить общие для всей Арктики их особенности. Теперь самое время подвести некоторые итоги и постараться выделить наиболее существенные общие черты арктической среды, которые определяют условия существования организмов в высоких широтах и их отличие от таковых в прочих районах Земного шара. А также обеспечивают Арктике «право» именоваться одной из наиболее экстремальных областей Земли, то есть той, где существование и развитие жизни наиболее затруднено и сталкивается с большим числом наиболее сложных проблем. После этого логичным кажется рассмотреть те пути, по которым идут организмы, приспособляясь к существованию в арктических районах, что далее сделает для нас более понятными особенности состава арктической флоры и фауны, истории их формирования, специфику биоценологических отношений в высоких широтах.

Основные особенности арктической среды

Первое, что всегда приходит на ум, когда речь заходит об арктических условиях — это, конечно, холод, то есть низкие температуры. Речь при этом не идет, однако, об их минимальных значениях, которые в Северном полушарии, как мы знаем, свойственны отнюдь не арктическим широтам. В континентальных таежных и лесотундровых районах Сибири температура нередко опускается до -60°C , а уж -50 — -40° наблюдается во многих из них нередко и по многу дней, чего практически никогда не бывает в собственно Арктике. На побережье острова Врангеля, например, температура крайне редко опускается ниже -30° , а -40° и ниже отмечается только во внутренних межгорных котловинах, и то достаточно редко. Экстремальность же температурных условий Арктики определяется не этими минимальными значениями, а тем, что крайне короток период с положительными температурами, а сами значения последних, как мы знаем, крайне невысоки. Сверххолодные зимы континентальных районов Сибири сменяются жарким летом с температурами $+20$ — 30° , тогда как в Арктике в норме они еле-еле превышают нулевые значения и регистрируются на протяжении всего 2—3 месяцев, а то и меньше. Это и определяет свойственный Арктике *дефицит тепла*, отличающий ее от других зональных подразделений Северного полушария.

Как указывает Ю.И. Чернов, дефицит тепла является всепроникающим, сказывающимся на всех биологических процессах. При этом важно, что любые возможные адаптации организмов способствуют лишь некоторой его экономии, но не способны изменить общую специфику. Это, по мнению того же автора, существенно отличает арктическую экстремальность от аридной, где главным фактором является дефицит влаги. При этом даже в самых аридных районах влага все-таки есть и, имея более или менее изощренные приспособления, пустынные организмы могут быть ей вполне обеспечены. Тепло же в тундре взято негде.

Важным следствием суровых температурных условий арктических широт является *краткость вегетационного периода*, то есть времени, когда температуры достаточно высоки для протекания наиболее существенных биологических процессов — роста, размножения и т.д. Краткость этого периода сама по себе играет лимитирующую роль — даже при благоприятных тепловых условиях на рост, развитие генеративных органов растений, созревание семян, развитие яиц и птенцов у птиц, прохождение всех стадий жизненного цикла насекомых и т.д. требуется определенное время. В условиях же преобладания низких температур, когда биологические процессы замедляются, краткость этого относительно теплого периода имеет особое значение и сказывается на особенностях развития практически всех организмов, населяющих эти широты.

К числу основных факторов, определяющих экстремальную специфику (или специфичную экстремальность?) арктической среды следует отнести и *жесткость зимних условий* — результат сочетания низких (хотя и не минимальных) температур с частыми сильными ветрами. Ветры значительно усиливают охлаждающий эффект, а также являются причиной истончения и без того не особо мощного снежного покрова, служащего защитой многим организмам, и «движущей силой» снежной корразии — «наждачного» воздействия несомых ветром снежных частиц. Далеко не все организмы способны «лицом к лицу» противостоять несущему режущие и шлифующие частицы ветру, скорость которого нередко превышает 30 м/сек, достигая 40 м/сек и более, при температуре -20 — -25° . В принципе, нечто сходное характерно и для континентальных аридных пространств умеренных широт — внутренних районов Евразии, где зимы могут быть сопоставимы с арктическими по жесткости, но отнюдь не столь продолжительны.

Несомненную специфику арктической среде придают *особенности радиационного режима* — минимальная солнечная радиация в зимний период и круглосуточное освещение в весенне-летний период, которое при низких температурах вызывает избыток ультрафиолетовой радиации. В этом плане условия арктических широт демонстрируют определенное сходство с высокогорьями, где, правда, избыток ультрафиолета обусловлен несколько иными причинами.

Ну и, наконец, в качестве важнейшей черты, определяющей условия существования в Арктике, следует назвать *непостоянство погодных условий*, проявляющееся как в уже описанных нами различиях между годами, так и в резких сменах погоды в течение одного сезона. Арктическим летом относительно теплые дни могут смениться резким похолоданием, сопровождающимся снегопадом, а после этого может настать «жара», когда температура будет достигать 20—25 градусов. Как мы уже отмечали, абсолютные перепады температур здесь не столь уж и велики, по сравнению с южными широтами, но резкое падение температуры с +10 до 0° гораздо серьезнее, чем понижение на ту же величину, но с +30 до +20°.

В общем, мы, очевидно, назвали самые основные особенности, определяющие экстремальность арктической среды и ее специфику. Главными же из них, проявляющимися повсеместно и сказывающимися буквально на всех, как биологических, так и многих абиотических процессах, являются, конечно, *дефицит тепла и краткость вегетационного периода*. Для каждой отдельной группы организмов могут быть выделены и дополнительные частные или комплексные факторы, играющие для нее особую средообразующую роль, хотя, как правило, они являются либо прямыми следствиями, либо результатом взаимодействия названных выше основных особенностей, на фоне и под непосредственным воздействием которых протекает вся жизнь арктических организмов.

А.А. Григорьев, характеризуя условия жизнедеятельности растений тундровой зоны, в качестве основных их характеристик называет следующее:

— малую продолжительность вегетационного периода в сочетании с его низкими среднемесячными температурами воздуха, при очень большой амплитуде крайних температур; последнее вынуждает растение быть готовым в любой момент лета (включая периоды цветения и созревания плодов) перенести как заморозки, так и высокие температуры;

— почти ежегодный период в несколько жарких суток, когда относительная влажность воздуха понижается, а испарение увеличивается, что способствует высыханию не только подстилки, но и поверхностного минерального слоя, обуславливая недостаток влаги;

— высокие месячные показатели радиационного баланса и суммарной радиации в теплое время года, при господстве относительно низких температур, обуславливающие избыток ультрафиолетового излучения;

— чрезвычайно низкие температуры почвы, сопряженные с ее переувлажнением, делающие невозможной ее длительную нормальную аэрацию, что исключает долговременную жизнедеятельность аэробных почвенных бактерий (в том числе разлагающих органические остатки, нитрифицирующих и т.д.) и приводит к образованию «вредных» для многих растительных организмов закисей железа и подвижных форм алюминия;

— небольшое содержание минеральных питательных веществ и гумуса;

— ежегодная гибель значительной части активной корневой системы вследствие осеннего отслаивания дернины из-за образования ледяных стебельков;

— неравномерное распределение и перераспределение снега зимой, приводящие к высокой вероятности лишения растения защиты снежного покрова, снежная коррозия, воздействующая на непокрытые снегом растения или их части;

— весеннее иссушение вследствие сочетания все еще мерзлой почвы и уже значительной солнечной радиации.

В соответствии с перечисленными условиями, растениям, «желающим» произрастать в пределах тундровой зоны, необходимо быть приспособленными к пониженному и кратковременному снабжению питательными веществами и теплом, низким отрицательным температурам зимой и в отдельные моменты вегетационного периода, периодическому дефициту влаги и избытку ультрафиолетовой радиации в теплый период.

Столь же подробные и не менее «страшные» перечни можно составить и для других групп организмов — насекомых, птиц и т.д. Они будут несколько отличными, но сходными в том, что в каждом из них будут фигурировать дефицит тепла и краткость теплового периода. Каждая группа организмов имеет и свои комплексы приспособлений (адаптаций), позволяющих им осваивать эту среду, существовать и даже процветать в ней. При этом все без исключения должны быть в той или иной степени приспособленными к этим двум основным факторам. Приспособления эти могут быть достаточно сходными у весьма далеких групп организмов, а могут быть и существенно различными даже у сравнительно близких видов.¹

Стратегии освоения Арктики

Все многообразие адаптаций организмов, которое они способны демонстрировать даже в одной и той же среде, принято делить на несколько крупных групп, по их механизмам, выделяя адаптации физиологические, морфологические, экологические, поведенческие и т.д. Деление это, несомненно, полезно, но очень часто механизмы эти столь тесно переплетены, образуя направленные «в одну цель» адаптационные комплексы, что расчленив их на подобные составляющие, не потеряв общей сути явления, бывает очень сложно. Мы убедимся в этом чуть позже, рассматривая жизненные циклы арктических насекомых.

Существует и иной подход к классификации приспособительных признаков по характеру общей стратегии поведения организма в тех или иных условиях, реализуемой благодаря этим признакам. Так, согласно Ю.И. Чернову, в экстремальных областях, в том числе и в Арктике, у организмов существует три пути существования в неблагоприятных условиях. *Во-первых, от их прямого воздействия можно «уйти» или «спрятаться». Во-вторых, их можно преодолеть, а в-третьих, им можно подчиниться.*

Первый путь заключается в выборе организмами на протяжении всей их жизни, или на определенной стадии, тех биотопов, микростадий, почвенных горизонтов, где воздействие наиболее неблагоприятных факторов минимально. Следование по этому пути отражается в явлениях смены стадий и ему подобных, о которых мы будем говорить чуть ниже. Крайним вариантом являются и миграции за пределы экстремальной области в наиболее суровые периоды.

В основном же, «уход» от неблагоприятных условий заключается, конечно, в выборе оптимальных местообитаний и стадий. Ю.И. Чернов отмечает при этом, что в Арктике данный путь не дает такого эффекта, как в других экстремальных областях. Например, в пустынях «правильный» выбор местообитания может полностью снять дефицит влаги, тогда как от дефицита тепла в тундрах полностью не могут избавиться никакие нюансы распределения. Особо ярко проявляется это в предельно суровых вариантах арктической среды. Так, в типичных тундрах, да и в особо теплых районах арктических, на хорошо прогреваемых южных склонах формируются луговые сообщества из относительно теплолюбивых видов растений. В полярных же пустынях подобное невозможно ни в одном из самых теплых биотопов. То есть, для данной группы растений здесь этот способ приспособления уже не работает.

¹ Подобная ситуация складывается из-за того, что наличие тех или иных конкретных приспособлений к определенным факторам среды связано не только с систематическим положением вида и общими особенностями его морфологии и физиологии, но и его историей, в частности, спецификой его проникновения в арктические широты и их заселения.

Два остальных пути реализуются в основном за счет морфо-физиологических особенностей и особенностей жизненного цикла.

«Преодоление» суровых условий представляет собой «активный» (по терминологии Ю.И. Чернова) способ адаптаций, являющийся более расточительным, поскольку заключается в интенсификации жизнедеятельности и повышении автономности организмов. В Арктике он свойствен, в основном, близким родичам южных форм или арктическим популяциям видов, распространенных, преимущественно, в более южных широтах. Все они, более или менее успешно, освоили юг тундровой зоны, но на север проникли лишь единицы из них, то есть возможности «активного» пути в Арктике также достаточно ограничены.

Наиболее эффективным, а потому и наиболее распространенным, здесь оказывается третий «пассивный» (по Ю.И. Чернову) путь, девиз которого — «подчинение и экономия». Его последователям, в число которых входит большинство собственно арктических видов, свойственны наиболее яркие адаптационные особенности. Это замедленный рост и растянутое развитие, отсутствие четкой сезонной локализации, общий пониженный метаболизм, сильное варьирование плодовитости, общая лабильность жизненных циклов, способность к замедлению или ускорению развития, в зависимости от условий и т.д.

У каждого вида среди свойственных ему адаптивных приспособлений к существованию в экстремальных, в частности, арктических условиях, обычно можно отыскать и «активные», и «пассивные». Однако, как полагает Ю.И. Чернов, какие-то из них обязательно преобладают, и в целом можно говорить о *двух основных стратегиях освоения Арктики* — «активной» и «пассивной», при том, что среди адаптаций приверженцев последней могут быть и явно «активные» приспособления, а у «активных» видов могут присутствовать «пассивные» особенности жизнедеятельности.

В последующих разделах мы рассмотрим основные типы и наиболее яркие примеры адаптаций растений и животных о-ва Врангеля к перечисленным в начале главы главным особенностям арктической среды и постараемся отнести их к той или иной из предложенных Ю.И. Черновым категорий.

Смена стадий и выравнивание среды

Как только что было сказано, одним из способов минимизировать неблагоприятные воздействия арктической среды, в первую очередь, экстремальных погодных условий — низких температур, сильного ветра и т.д., является уход туда, где эти воздействия минимальны. То есть постоянное или временное (на периоды особой суровости условий) использование особо благоприятных местообитаний, стадий, ярусов и т.д. или же разного рода укрытий и убежищ. Рассматривая конкретные проявления данного способа адаптаций к климатическим условиям тундровой зоны, мы должны различать то, как «обустраиваются» в ее пределах широко распространенные и относительно южные виды и то, какие особенности рассматриваемого плана свойственны собственно тундровым видам организмов.

То, что многие организмы меняют предпочитаемые местообитания в зависимости от зональных условий, известно уже давно. В.В. Алехиным было установлено *правило предупреждения*, согласно которому широко распространенные виды растений на юге предпочитают северные склоны, а на севере встречаются только на южных. Для животных были сформулированы *принцип смены стадий* (Г.Я. Бей-Биенко), по которому беспозвоночные, предпочитающие в центре своего ареала умеренно увлажненные стадии, на севере его предпочитают более сухие, а юге более влажные, и *принцип смены ярусов* (М.С. Гиляров), заключающийся в том, что виды, населяющие на юге своего

ареала глубокие слои почв, на севере могут обитать преимущественно в подстилке или торфяно-моховой дернине.

Все эти и им подобные закономерности Ю.И. Чернов предлагает рассматривать в качестве проявления общего закона *выравнивания среды*. Он заключается в стремлении организмов занимать в различных зонально-климатических условиях те местообитания и стадии, которые наиболее соответствуют их экологическим требованиям, так что на всем протяжении своего ареала они оказываются в близком диапазоне конкретных условий, хотя занимаемые ими стадии могут быть приурочены к разным элементам ландшафтов, разным ярусам и т.д. Соответственно, способность вида к обитанию в разных климатических условиях тем выше, чем в большей степени избираемые им типы стадий могут сглаживать их непосредственное влияние.

Заметим, что явление выравнивания среды на самом деле представляет собой не смену стадий и местообитаний, а, наоборот, сохранение условий, отвечающих требованиям вида. Меняя со сменой зональных условий свои позиции в ландшафте, ярусы обитания и т.д., виды сохраняют для себя постоянные необходимые им термические, гидрологические и прочие параметры среды. Недаром Г. Вальтер, самостоятельно сформулировавший принцип, очень близкий к правилу предупреждения В.В. Алехина и принципу смены стадий Г.Я. Бей-Биенко, назвал его прямо противоположным образом — закон постоянства местообитаний.

Проявления смены стадий, а точнее местоположения, как адаптации к арктическому климату, позволяющей многим относительно южным флористическим и фаунистическим элементам освоить тундровые и, в частности, арктотундровые ландшафты, достаточно многочисленны и разнообразны. Особо много примеров дает в этом отношении именно о. Врангеля, где оптимальны условия для развития подобного явления вследствие охарактеризованного нами в предыдущих главах исключительного разнообразия его природных особенностей. На острове представлено значительное разнообразие растений и беспозвоночных животных, имеющих оптимумы своих ареалов в более южных зональных подразделениях. На острове они никогда не встречаются в собственно зональных условиях, то есть на плакорных и близких к ним позициях, а сосредоточены в особо благоприятных местообитаниях — на хорошо прогреваемых южных склонах, по дренированным бровкам речных долин, в хорошо укрытых ложбинах и т.д. Подробнее и с многочисленными примерами мы рассмотрим все это ниже, в главе о биотопическом распределении растений и животных острова. Здесь же можно упомянуть лишь о нескольких случаях.

Весьма характерным является распространение на острове прямостоячих кустарниковых ив, отсутствующих, как правило, в арктических тундрах. Их заросли сконцентрированы в наиболее теплых межгорных котловинах, местный климат которых приближается к субарктическому. В их пределах наиболее густые и наиболее высокие заросли формируются по ложбинам стока, долинам рек и ручьев, где в зимний период наиболее мощен снежный покров.

Другой интересный пример дают такие теплолюбивые и нехарактерные для тундр, особенно арктических, растения, как папоротники. На острове, как, впрочем, и в других арктотундровых районах, они, тем не менее, произрастают, но лишь в условиях южной экспозиции, причем, преимущественно, на каменистых склонах или на скальных останцах. Дело в том, что, как указывает Ю.В. Кожевников (1984), подобные стадии оказываются наиболее обеспеченными теплом за счет высокой теплоемкости скальных поверхностей, аккумулирующих тепло в дневное время и отдающих его ночью. А также вследствие того, что среди скал и глыбовых россыпей изобилуют поверхности самой разной ориентации, и в любое время суток значительные их площади обращены под прямым углом к солнцу, то есть максимальногреваются.

Среди беспозвоночных животных совершенно исключительным представляется обитание теплолюбивого бореально-степного долгоносика *Coniocleonus astragalii* на о-ве Геральд, причем на высоте около 200 м над уровнем моря. Находка эта была также сделана на склоне южной экспозиции, причем изобилующем скальными грядками и останцами, что в совокупности создает эффект оазиса.

В общем, следование организмов закону выравнивания среды, выражающееся в смене стадий с изменением зональных условий, является достаточно мощным механизмом преодоления климатических рубежей, отделяющих тундры от более южных районов, а арк-

тические тундры от более южных тундровых подзон, для видов, не имеющих каких-либо специальных адаптаций к экстремально холодным условиям. Следует, однако, иметь в виду, что возможности эти достаточно ограничены, и в предельно суровых условиях никакие нюансы распределения помочь уже не могут. Это хорошо видно на примере полярных пустынь, где отсутствуют многие группы животных и растений, а также формируемые ими сообщества (как, например, луговые), которые достаточно обычны в тундре, хотя и связаны в их пределах только с наиболее благоприятными в микроклиматическом отношении элементами ландшафта.

Ю.И. Чернов (1985, и др.) также указывает, что выравнивание среды как средство «борьбы с холодом» в Арктике не дает такого эффекта, как в пустынях, в качестве способа избегания недостатка влаги. В экстремально аридных условиях влага все же есть, и особенности распределения в ландшафте могут полностью избавить от ее дефицита. Дефицит же тепла в Арктике абсолютен и всепроникающ. Любые адаптации, в том числе и выбор наиболее теплообеспеченных стадий, могут лишь смягчить ситуацию, но не изменить ее кардинально.

И, наконец, надо иметь в виду, что возможность смены стадий с целью выравнивания среды может быть реализована только сравнительно мелкими видами, тогда как крупным оказывается весьма затруднительно, а то и невозможно спрятаться от характерных для арктических территорий неблагоприятных погодно-климатических факторов. Соответственно, «желающим» освоить Арктику крупным видам, приходится прибегать к иным способам адаптаций.

Ну, а куда же «убегают» и «прячутся» типичные тундровые виды, составляющие основу арктической биоты и формирующие тундровые сообщества?

Кардинальным образом решают проблему мигрирующие виды. Наземные птицы улетают осенью в более или менее теплые края, вплоть до тропиков, где и проводят всю полярную зиму. Морские птицы перемещаются в более южные незамерзающие акватории, куда следует и большинство населяющих Арктику видов морских млекопитающих. Материковые популяции северных оленей откочевывают в лесотундру и северную тайгу. В результате большая (за счет птиц) часть видов населяющих тундру позвоночных животных на самом деле не испытывает на себе главных «прелестей» арктического климата. Ясно, что подобные миграции не представляют собой специфической особенности арктических животных, но доля подобных видов в арктической фауне существенно выше, нежели в умеренных широтах. В арктических тундрах и полярных пустынях регулярными «зимовщиками» из позвоночных являются лишь лемминги, белый медведь, песец, кольчатая нерпа да островные популяции копытных — северного оленя и овцебыка, а регулярно зимующие здесь птицы, например, отсутствуют, хотя появляются уже в южной половине тундровой зоны (куропатки) и достаточно многочисленны в тайге и лесотундре.

Тем не менее, целый ряд видов птиц вполне способен переносить арктическую зиму, невзирая на холод, пургу и темноту. На о-ве Врангеля, при высокой численности леммингов, нередко перезимовывают белые совы. Иногда остаются на зиму и вороны. При наличии вблизи острова разводий до середины зимы могут держаться на побережье белые чайки. Известен и достоверный случай перезимовки в поселке пуночки. Эти примеры показывают, что для птиц главным фактором являются не сами климатические условия, а обуславливаемое ими отсутствие корма или невозможность его добычи.

В целом же, более или менее дальние миграции могут рассматриваться как основной вид приспособления позвоночных к жизни в Арктике, которую они осваивают так сказать «вахтовым методом».

Относительно млекопитающих стоит указать, что одним из широко практикуемых ими способов «ухода от действительности» в неблагоприятные периоды года является спячка, свойственная многим грызунам из семейства беличьих и другим видам. Благодаря этому, целый ряд подобных

видов, как, например, длиннохвостый суслик, черношапочный сурок, освоили довольно высокие широты, вплоть до северного побережья Чукотки и Аляски. Но в настоящих арктических тундрах и, тем более, в полярных пустынях нет ни одного подобного вида. Подобная стратегия оказывается здесь неприменимой в силу исключительной продолжительности неблагоприятного для этих зверей периода, длящегося по 9—10 месяцев. Очевидно, за оставшиеся 2—3 месяца, в условиях сравнительно низкой продуктивности тундровых ландшафтов, просто невозможным оказывается накопить достаточное количество жировых запасов для того, чтобы «проспать» остальное время. Недаром чукотские длиннохвостые суслики у северной границы своего ареала пробуждаются очень рано, когда большая часть территории еще находится под снегом.

Конечно же, самые разнообразные убежища и укрытия используются на протяжении всего года и тундровыми беспозвоночными животными. Многие членистоногие, например, используют в качестве стадий своего обитания крупные хорошо опушенные куртины бобовых и других растений, температура в глубине которых оказывается существенно выше окружающей. Упомянули мы уже и о тяготении к наиболее хорошо прогреваемым южным склонам и бровкам террас, температура на поверхности которых в центральных районах острова может превышать +40°. Основная же общая особенность распределения беспозвоночных в арктических широтах заключается, очевидно, в существенной редукции собственно почвенного комплекса. Минеральные слои почвы, вследствие неблагоприятного температурного режима (близость мерзлоты и т.д.), оказываются здесь очень слабо заселенными или почти безжизненными. Свойственные им в более южных широтах обитатели, в том числе и те же самые виды, перемещаются в более хорошо прогреваемые приповерхностные горизонты, толщу моховой дернины и т.д., подчиняясь упомянутому выше правилу смены ярусов М.С. Гилярова.

Многие массовые в тундре членистоногие стараются также использовать любую возможность получения тепла. С этим связаны миграции ногохвосток сквозь снежную толщу и концентрация их на поверхности снега, когда весеннее солнце начинает уже заметно «припекать», а также образование их крупных скоплений на поверхности скал и камней, где термические условия особо благоприятны.

Если беспозвоночные животные в высоких широтах концентрируются на поверхности и в приповерхностных слоях, как бы «стягиваясь» к ним снизу, то для тундровых растений наиболее общей тенденцией является прижимание к этой поверхности сверху. Подобным образом растения решают следующие задачи — они оказываются в наиболее теплом приземном слое воздуха, а кроме того, получают возможность укрыться в зимнее время под снегом или, по крайней мере, избежать наиболее сильного воздействия зимних ветров на непокрытых снегом, обдуваемых местах. Обеспечивается все это миниатюризацией, то есть уменьшением размеров растений, и (или) переходом к стелющейся форме роста, когда достаточно длинные побеги оказываются прижатыми к поверхности, располагаясь в пределах оптимального для обитания растений слоя. Очевидно, что это явление вполне аналогично характерным для животных сменам ярусов, тем более, что есть примеры, особенно многочисленные среди ив, когда один и тот же вид на юге тундровой зоны имеет форму прямостоячего кустарника, севернее становится гемипростратным (с приподымающимися над поверхностью ветвями), а на северном пределе распространения — строго простратным, то есть стелющимся. Кроме того, на самом деле растения «подтягиваются» и снизу — из-за близкого к поверхности залегания кровли вечной мерзлоты, особо свойственного арктическим тундрам и связанного с ним неблагоприятного температурного режима, корни большинства видов также сосредоточены в самых приповерхностных слоях грунта, а часто вообще не выходят за пределы моховой дернины.

Большинство, в том числе и самых что ни есть арктических видов растений, не упускают также возможности «пристроиться» в микропонижениях различного рода,

морозобойных трещинах и т.д. Это играет для них двойную роль — дополнительной защиты вследствие лучшего снегового покрытия и меньшего ветрового воздействия, а также дополнительного увлажнения в случающихся, как мы отмечали, периоды значительного иссушения. Тяготение растений к микропонижениям особо хорошо заметно на обдуваемых местах с полигональным нанорельефом, где формируются полигонально-сетчатые или пятнистые тундры пликвативного типа, с пятнами преимущественно голого грунта по вершинам полигонов, наиболее подверженных ветровому воздействию и иссушению.

Следующим, после прижимания к поверхности и концентрации в микропонижениях, этапом в совершенствовании защиты надземных органов арктических растений является их *геофитизация* (Мазуренко, 1986) — стремление к погружению в толщу дернины или грунт. У многих арктических стелющихся ив (ива полярная, круглолистная и т.д.) большая часть тела оказывается полностью скрытой в дернине и грунте, так что над их поверхностью выступают только листочки и генеративные органы (рис. 20). Почки возобновления, как раз и требующие максимальной защиты, находятся при этом в непосредственной близости от поверхности, т. е. в наиболее теплом слое, с наибольшей вероятностью укрываемом снегом и (или) опадом, вне опасности промерзания, которой они подвергались бы, находясь непосредственно в толще грунта. Геофитизация свойственна не только стелющимся, но и столь характерным для Арктики подушечным формам растений. Последние, как правило, обладают мощным стержневым корнем, который как бы втягивает подушку более или менее глубоко в грунт, иногда вплоть до уровня поверхности, так что внешне она выглядит не как подушка, а как простратное растение (рис. 20). На о-ве Врангеля типичными представителями подобных растений являются остролодочник чукотский и крупка бородастая.

Описанные приземистые геофитизированные формы растений, с расположением почек возобновления у поверхности почвы, по классификации жизненных форм Раункиера, о которой мы еще будем говорить, относятся к хамефитам, и Арктику справедливо называют «царством хамефитов». Следующей по распространению в Арктике подобной группой являются гемикриптофиты, почки возобновления которых лежат в самых приповерхностных слоях дернины или грунта.

Как видим, многие виды животных и растений арктических ландшафтов всячески стараются избежать наиболее губительных воздействий среды, играя с ней в «прятки» или же «убегая» в более благоприятные области на период наиболее жестких условий.

Для видов, не являющихся собственно тундровыми, распространенными более широко или преимущественно в более южных районах, характерно проникновение в Арктику по интразональным, прежде всего экстразональным южного типа элементам ландшафтов, в которых условия могут приближаться к свойственным для оптимумов ареалов этих видов. Распространение их оказывается довольно ограниченным, но в пределах населенных биотопов они могут практически не ощущать отличий от оптимальных для них областей, реализуя, таким образом, стратегию выравнивания среды и преимущественно сохраняя свойственные им морфо-физиологические и прочие особенности.

Большинство позвоночных животных предпочитают «вахтовый метод» освоения высоких широт, покидая их на самое неблагоприятное время, демонстрируя истинную «стратегию бегства». Что же касается настоящих «тундровиков», то их основной стратегией оказывается концентрация в сравнительно тонком слое у поверхности земли, где сосредоточена большая часть организмов и их жизненно важных органов, а также использование особенностей микро- и нанорельефа, минимизирующих особо неблагоприятные воздействия. При этом залогом возможности использования подобной стратегии

являются соответствующие особенности морфологии — размеры, форма роста, поскольку очевидно, что мелкому организму куда легче играть в подобные «прятки», нежели крупному, и что стелющемуся кустарнику куда легче найти подходящее место, нежели ортотропному (прямоходящему). Тем не менее, в большинстве случаев (за исключением разве что собственно почвенных организмов, да внутренних паразитов, практически не подверженных влиянию внешних условий) умения хорошо прятаться оказывается недостаточно для выживания и, тем более, процветания в арктических условиях. Потому всем подобным арктическим обитателям свойственны и иные адаптивные особенности, проявляющиеся в морфологии, физиологии, особенностях жизненного цикла и так далее, которыми истинные «полярники» и отличаются от «чуждых» для тундровой зоны видов, «жмухихся» к ее южной окраине или ограниченных пятнами относительных оазисов.

Наконец, существует целый ряд достаточно крупных видов млекопитающих, таких как белый медведь, песец, овцебык, островные популяции северного оленя и др., обитающих в условиях высоких широт в течение всего года и, по очевидным причинам, не имеющих возможности «выравнивания» своего обитания в более благоприятную сторону. Им остается уповать только на иные способы адаптации, о которых мы поговорим в следующих разделах.

Самые крупные лемминги и самые мелкие гуси — размеры растений и животных в арктической среде

Согласно достаточно широко известному правилу Бергмана, сформулированному еще в прошлом веке, для теплокровных² позвоночных животных характерно увеличение размеров тела в группах родственных видов или подвидов с юга на север, от экватора к полярным районам. Сам К. Бергман говорил об этом так: если два близких вида теплокровных отличаются размерами, то более крупный обитает в более холодном, а мелкий — в теплом климате. Данное правило базируется на вполне «школьном» физическом явлении — у более крупных тел меньше относительная поверхность, а следовательно, меньше и теплоотдача. То есть, более крупным животным легче сохранять тепло, и увеличение размеров тела может быть средством, позволяющим успешно существовать в экстремально холодном климате. Формулируя свое правило, его автор, однако, настоятельно подчеркивал, что «работает» оно только в отношении видов, не различающихся другими приспособлениями к терморегуляции.

Огромное значение в адаптациях животных к холоду могут играть особенности их покровов, использование убежищ и т.д., что способно существенным образом «смазать» картину закономерного увеличения размеров тела с юга на север. Так, по С.С. Шварцу (1963), из 17 видов млекопитающих, населяющих одновременно таежную и тундровую зону, для которых имеется достаточное количество данных, более северные (тундровые) популяции характеризуются более крупными, по сравнению с таежными, размерами у 9 видов, обратная ситуация имеет место в 5 случаях, а в 3-х — достоверные различия в размерах отсутствуют.

² По способностям к терморегуляции животные делятся на две группы — эндотермных или гомойотермных организмов, часто называемых теплокровными, к которым относятся только птицы и млекопитающие, и эктотермных или пойкилотермных, включающую всех беспозвоночных и «холоднокровных» позвоночных — рыб, амфибий и рептилий. Первые обладают способностью поддерживать постоянную температуру тела, независимо от температуры среды, за счет выработки собственного тепла, тогда как вторые зависят от тепла, поступающего извне, и температура их тела зависит от хода внешних температур.

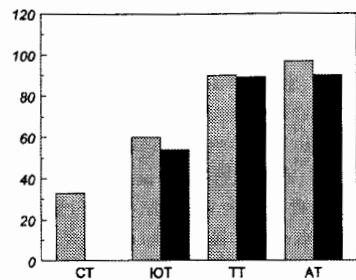


Рис. 17. Широтные изменения среднего веса сибирских (серый цвет) и копытных (черный цвет) леммингов на северо-востоке Азии (по данным В.Г. Кривошеева и Н.Д. Уманцевой, 1979).

СТ — северотаежные редколесья р. Олом, ЮТ — южные тундры Чаунской низменности, ТТ — северные типичные тундры арктического побережья Чукотки, АТ — арктические тундры о-ва Врангеля

В оговоренных Бергманом случаях рассматриваемое правило работает, и классическим примером его проявления, связанным с островом Врангеля, могут служить размеры обоих населяющих его видов леммингов, популяции которых являются самыми крупными среди как сибирских, так и копытных леммингов северо-востока Азии. На рисунке 17 отчетливо виден закономерный характер увеличения веса тела представителей обеих групп от северотаежных лиственничных редколесий до арктических тундр о-ва Врангеля, при том, что в каждом зональном подразделении представители обеих групп имеют очень близкие (статистически не различающиеся) средние весовые показатели³. Для полноты картины следует сказать, что сибирский лемминг Новосибирских о-вов (также арктотундровых) сходен по размерам с врангелевским. То есть также относится к наиболее крупным. Добавим, что распространенные южнее, преимущественно таежные амурский лемминг и лесной лемминг *Muoris* существенно уступают в средних размерах как сибирским, так и копытным леммингам, при том, однако, что вес и размеры наиболее северных популяций «таежников» и южных популяций «тундровиков» очень близки.

Наиболее частыми «нарушителями» правила Бергмана являются, очевидно, птицы, во многих группах которых с юга на север наблюдается не увеличение размеров тела, а, наоборот, заметное измельчение. Особо явственно это проявляется у северных гусеобразных, из которых наиболее далеко в Арктику проникают самые мелкие виды (черная казарка, короткоклювый гуменник), тогда как наиболее крупные ограничены сравнительно южными районами, и у куропаток, среди которых более северная тундровая имеет меньшие, по сравнению с белой, размеры. Притом, что самым крупным подвидом последней является наиболее южный, населяющий лесостепи.

Дело здесь в том, что будучи мигрирующими животными (куропатки тоже отлетают на зиму из наиболее северных районов), птицы не подвергаются воздействию наиболее низких температур, а основным лимитирующим фактором для них является продолжительность теплого периода, в который должен уложиться цикл их размножения, включающий инкубацию яиц и рост птенцов до того состояния, когда они уже способны к миграциям наравне с взрослыми особями. Чем крупнее вид, тем большее время требуется ему на прохождение этих стадий.

Обычный на о-ве Врангеля белый гусь, весом от 2,5 до 3 кг, которому требуется на размножение порядка 70—75 дней, на острове весьма «зажат» сроками теплого периода, в связи с чем вынужден приступать к гнездованию очень рано, при первой возможности

³ Н.В. Башенина объясняет подобную географическую изменчивость размерных признаков леммингов, проявляющуюся отнюдь не только на Северо-Востоке Азии, тем, что более мелкие лемминги населяют районы с пессимальными для вида условиями, каковыми являются южные части их ареалов.

и часто еще в не очень благоприятных условиях, в связи с чем успех его размножения, как мы подробно рассмотрим далее, в преимущественной мере, обусловлен стартовыми условиями гнездования, то есть погодой в весенний период. В норме этот вид на острове едва успевает вырастить своих птенцов, а иногда, при наступлении ранних заморозков или особо позднем весеннем снеготаянии, большинству пар этого не удается. Жесткую привязанность периода размножения белого гуся к теплому периоду года хорошо демонстрирует рисунок 18.

Фактически белый гусь существует на острове на «границе возможностей», и совершенно понятно, почему здесь не гнездятся более крупные виды гусеобразных, как, например, гуменник и белолобый гусь, обычные на материковой Чукотке. В отдельные годы их размножение на острове вполне могло бы быть удачным, но в большинстве случаев теплого периода им бы не хватило для роста птенцов, что исключает формирование здесь устойчивых популяций крупных гусей, не говоря уже о еще более крупных лебедях.

Второй вид гусей острова — черная казарка — весит, в среднем, всего около 1,5 кг и цикл размножения у нее составляет 60—66 дней. Это самый мелкий вид гусей, распространенный при этом дальше всех на север — фактически, до самых северных пределов суши. Она не столь «зажата», как белый гусь, и «позволяет» себе приступать к гнездованию чуть позже, когда уже меньше вероятность всяческих весенних погодных катаклизмов, способных свести к нулю все гнездовые усилия. При этом, как указывает Е.В. Сыроечковский, черная казарка и сходные с ней по размерам мелкие гуси вообще хуже переносят заморозки, которые для них гораздо губительнее, нежели для более крупных видов⁴.

В целом же, для северных гусеобразных, относящихся к трибе *Anserini*, включающей лебедей, гусей и казарок, характерно наличие пар и троек, близких по внешним признакам, но заметно различающихся по размерам видов и подвидов (Сыроечковский, 1998). Таковы, например, гуменники, среди которых наиболее крупными являются два таежных подвида. Немного более мелкие также два подвида, населяющих южную и среднюю часть тундровой зоны, а наиболее мелок короткоклювый гуменник, гнездящийся в Восточной Гренландии и на Шпицбергене, на северном пределе арктических тундр. Подобные пары образуют евразийские и американские лебеди — крупные лебедь-кликун и лебедь-трубач лишь изредка заходят на крайний юг тундровой зоны, а более мелкие малый лебедь и американский малый лебедь — типично тундровые виды (хотя и, преимущественно, отсутствующие в арктических тундрах). Из многочисленных подвидов канадской казарки наиболее крупными являются степные и лесные формы, а тундровые наиболее мелкие.

Наряду с этим существуют, однако, и исключения. Так, ареал мелкой пискельки ограничен лесотундрой, тогда как сходный с ней, но гораздо более крупный белолобый гусь распространен почти по всей тундровой зоне. Мелкий гусь Росса (из рода белых гусей) также сосредоточен лишь в южной части ареала более крупного собственно белого гуся, распространенного гораздо далее на севере. Наконец, из двух подвидов белого гуся наиболее крупным оказывается атлантический или большой белый гусь, имеющий наиболее высокоширотный ареал.

Последнее может быть объяснено тем, что, обитая в более высоких широтах, в Западной Гренландии и на северо-восточных островах Канадского Арктического архипелага, большой белый гусь на самом деле гнездится в не менее, а то и в более благоприятных условиях, нежели малый, распространенный южнее. Это обусловлено повышенной континентальностью климата районов его обитания, следствием которой является малое число осадков и относительно теплый и сухой

⁴ Вместе со стаями белых гусей на остров Врангеля регулярно залетают канадские казарки подвида *Branta canadensis minima*, близкие по размерам к черной казарке. Как правило, они погибают в периоды весенней непогоды. Черные же казарки появляются на острове уже после наиболее опасного периода.



Рис. 18. Вероятность наступления заморозков на о-ве Врангеля и периоды размножения белых гусей (по: Сыроечковский, 1998)

летний период, приводящие к достаточной продолжительности пригодного для размножения периода (за счет раннего стаивания маломощного снежного покрова и т.д.).

Объясняя описанную ситуацию с варьированием размеров арктических гусиных, Е.В. Сыроечковский (1998, и др.) сформулировал представление о двух главных стратегиях арктических гусеобразных в отношении размеров тела. Первая выражается в достижении максимально крупных размеров тела, допускаемых средой обитания, при которых птицы легче переносят весенние холода, легче находят пищу, легче обороняются от хищников, а соответственно, относительно свободны в выборе мест гнездования. Однако, «последователи» данной стратегии периодически сталкиваются с особо суровыми погодными условиями, препятствующими их успешному размножению, и чем крупнее вид, тем чаще это происходит. Реализуя вторую стратегию, птицы становятся существенно меньше, и за счет этого до предела сокращают период размножения. Это позволяет им приступить к размножению позже крупных видов, уже по окончании неустойчивого весеннего периода, и «пробраться» в самые северные районы с предельно коротким безморозным и бесснежным периодом. За это, однако, они расплачиваются повышенной уязвимостью к хищникам, будучи не в состоянии, в отличие от крупных гусей и, тем более, лебедей, защитить свои гнезда даже от песка, и вынуждены гнездиться на островках, обрывах или же под защитой соколов, крупных чаек и сов.

Первой стратегии, согласно Е.В. Сыроечковскому, придерживаются лебеди, все формы гусеника, белолобого и белого гусей, а также гусь-белошей и сравнительно крупный северный подвид канадской казарки — *Branta canadensis interior*, относимые автором к крупным видам. Среди них и проявляются описанные выше размерные пары и тройки, в которых наиболее северные формы являются наиболее мелкими⁵. Второй стратегии следуют мелкие виды из рода *Branta* — краснозобая казарка, все формы черных казарок, наиболее мелкий подвид канадской казарки (*B. c. minima*). Помимо этого, автор выделяет группу гусей средней величины, к которым относит упомянутых выше «нарушителей» общего правила — пискульку, гуся Росса, а также белошею казарку. По мнению автора, они вступили на путь уменьшения размеров тела, но находятся как бы на половине пути, не достигнув наиболее выгодных мелких размеров. Промежуточные размеры этих птиц не позволяют им в полной мере использовать преимущества, получаемые видами от реализации, как первой, так и второй стратегии, следствием чего является сравнительно низкая численность и меньшие ареалы этих видов.

Существенно уступающие гусям в размерах кулики заведомо укладываются в предоставляемые Арктикой сроки возможного размножения. Соответственно, в гораздо меньшей степени лимитируются фактором краткости теплого периода (хотя, конечно, и они не застрахованы от всяческих неприятностей типа весенних и летних снегопадов, ранних заморозков и прочих арктических «сюрпризов», которые в отдельные годы могут свести «на нет» все их стремление к размножению). Можно было бы ожидать преобладания среди них относительно крупных видов. В действительности же ситуация такова, что на юге тундровой зоны представлены виды весьма различающихся размеров, от совсем маленьких песочников вроде кулика-воробья, белохвостого песочника, американского песочника-крошки, до весьма крупных бекасов, веретенников и кроншнепов. В арктических же тундрах, как и в полярных пустынях, как первые, так и вторые по большей мере отсутствуют (мелкие песочники иногда населяют самые южные районы подзоны арктических тундр), а преобладают виды средних размеров — тулес, хрустан, галстучник из ржанковых, исландский песочник, краснозобик, песчанка, бэрдов песочник и другие виды из песочниковых. При этом среди ржанок рода *Phuvalis* наиболее крупные размеры имеет наиболее северный вид — тулес. Ареал плосконосого плавунчика, более крупного чем круглоносый, также заметно смещен на север, по сравнению с ареалом последнего (хотя самый крупный вид рода — трехцветный или Вильсонов плавунчик, называемый также большим, населяет степи Северной Америки). То есть, по крайней мере, среди ржанковых и песочниковых правило Бергмана, вроде бы, выполняется.

⁵ Различия в размерах могут быть выражены и между разными популяциями одного и того же подвита принадлежащих к этой группе видов. Так, Е.В. Сыроечковский (1998) приводит данные о том, что белые гуси из колонии на р. Мак-Конелл (Гудзонов залив), располагающейся гораздо южнее и в более благоприятных климатических условиях, чем колония этого же подвита на о-ве Врангеля, имеют, в сравнении с последними, и более крупные размеры.

Что же касается отсутствия на севере тундровой зоны наиболее крупных куликов из подсемейств бекасовых и веретенников, то оно, может, вызвано отсутствием удовлетворительной для них кормовой базы — малочисленностью крупных форм беспозвоночных (см. ниже), отсутствием плодоносящих ягодников (для ряда видов ягоды могут составлять важный компонент рациона в соответствующие периоды и т.д.). Ю.И. Чернов (1980) также указывает, что еще одним фактором, способствующим «измельчанию» северных популяций теплокровных животных, вопреки очевидной выгоде крупных размеров тела, может быть и проблема недостатка корма, более острая для крупных животных.

Имеет смысл также отметить, что наиболее типичные для тундры воробьиные, принадлежащие к семейству овсянковых — распространенный по всей зоне лапландский подорожник и пуночка, населяющая также и полярные пустыни, относятся к числу наиболее крупных видов этого семейства, обитающих в Голарктике, то есть в северных частях Евразии и Северной Америки. В первую очередь, это, конечно, относится к пуночке, с которой по размерам могут сравниться лишь 3—4 подобных вида.

Для большинства же арктических беспозвоночных животных, равно как и растений, характерна *миниатюризация* или *нанизм*, проявляющаяся разным образом — в виде преобладания в целом относительно мелких таксонов, как представленность таксона своими наиболее мелкими представителями, либо же как «измельчание» наиболее северных популяций одного вида. Выгоды мелких размеров в условиях Арктики для организмов, лишенных возможностей собственной терморегуляции, достаточно очевидны. Во-первых, так же как мелким формам эндотермных (гомойотермных) животных труднее сберечь свое тепло в атмосфере, за счет большей относительной поверхности тела, так мелким эктотермным (пойкилотермным), по тем же причинам легче получить необходи- мое количество извне.

Главное же преимущество миниатюризации заключается в том, что чем более мелок организм, тем легче ему найти благоприятные для жизни условия. Именно поэтому, среди населяющих арктические широты наиболее мелких организмов (почвенных клещей и нематод, коллембол и т.д.) много видов, обитающих, помимо этого, в лесной зоне, в степях, пустынях, и не имеющих каких-либо специальных приспособлений, адаптаций к арктической среде. Таковые им, собственно, и не нужны, поскольку они сосредоточены в таких микроушищах (включая и толщу почвы), где непосредственное воздействие суровых климатических условий, практически, не сказывается. Чем крупнее организм, тем в большей степени он подвержен подобным воздействиям и большими специальными приспособлениями он должен обладать для того, чтобы им противостоять. Для растений карликовость (нанизм) — это тоже возможность избежать неблагоприятных воздействий низких температур, снежной корразии, «спрятавшись» под снегом, в толще мха, в морозобойных трещинах и прочих понижениях. Кроме того, низкорослость позволяет им находиться в наиболее теплом приземном слое воздуха. Короче, мелкие размеры обеспечивают большие возможности для реализации «стратегии бегства», ухода организмов в различного рода «убежища», минимизирующего особо неблагоприятные воздействия природной среды.

Следующее важное обстоятельство мы уже рассматривали на примере гусей — мелким организмам требуется меньше времени на рост и развитие, а соответственно им легче уложиться в весьма краткие относительно теплые периоды арктических районов.

«Всеобщая миниатюризация» очень хорошо выражена у арктических членистоногих животных, среди которых резко преобладают мелкие формы (коллемболы, комары-звонцы и т.д.), а относительное обилие крупных существенно меньше, чем в более южных субарктических и умеренных широтах. В арктических тундрах, в том числе и на ост-

рове Врангеля, к процветающим, то есть достаточно широко распространенным и обильным, относительно крупным наземным членистоногим относятся лишь комары-долгоножки (типулиды) и некоторые виды бабочек-волнянок и шмелей. При этом, особо многочисленные и повсеместно распространенные типулиды все же мельче, нежели формы, характерные для более южных широт (для Гренландии, например, установлено закономерное уменьшение размеров имаго *Tipula arctica* с юга на север), а все названные организмы имеют другие специфические адаптивные приспособления к особенностям арктической среды (покровы, особенности жизненного цикла), позволяющие им процветать, достигая относительно крупных размеров.

Очень интересны в этом плане шмели, реализующие в Арктике две принципиально разные стратегии выживания (Чернов, 1980). Благодаря крупному густоопушенному телу, шмели способны накапливать теплоту, вырабатываемую в полете, что позволяет им быть активными при очень низких температурах. Логично предполагать, что их крупные размеры, по аналогии с теплокровными животными (а шмели как бы являются, по выражению Ю.И. Чернова, своего рода «теплокровными» насекомыми), должны быть полезными в арктических условиях. И действительно, многие населяющие тундровую зону виды, в том числе и обитающий на о-ве Врангеля *Bombus hyperboreus*, имеют крупные размеры. Последние неизбежно ведут к увеличению длительности развития. Компромисс достигается тем, что у крупных видов существенно сокращается число или полностью утрачиваются рабочие особи, а матка сама выкармливает других самок и самцов. Однако, помимо крупных видов, в тундре, в том числе и на острове Врангеля широко распространен и один из самых мелких шмелей — *Bombus lapponicus*, у которого имеются нормальные рабочие особи. Неблагоприятные в Арктике мелкие размеры этого вида компенсируются быстротой развития (вследствие мелких размеров) и «нормальной» семьей.

Из других наземных членистоногих острова крупные формы встречаются среди дневных бабочек, хотя по числу видов они уступают мелким чешуекрылым, да и распространены очень локально — по наиболее благоприятным, хорошо прогреваемым стациям. Среди жуков своими размерами выделяется единственный представленный на острове вид жуков рода *Carabus*, также ограниченный лишь наиболее прогреваемыми стациями наиболее теплых районов острова. Остальные же жуки весьма мелкие (менее 1 см), что еще более характерно для также хищных жуков-стафилинов, среди которых на острове отсутствуют формы длиной более нескольких миллиметров. Максимальные размеры обитающих на острове жуков-листоедов (*Chrysolina cavigera* — до 9 мм) соответствуют средним размерам бореальных видов, большинство же видов существенно мельче, что свойственно всей тундровой зоне. Размеры большинства видов долгоносиков также «укладываются» в пределы нескольких миллиметров и не превышают 1 см. Исключение составляет относительно южный вид рода *Coniocleonus*, который сравнительно редок, и так же, как и многие другие крупные виды, локализован в особо благоприятных стациях.

Конечно же, наиболее бросается в глаза «карликовость» тундровых растений, являющаяся главнейшим физиономическим признаком зоны. В данном случае миниатюризация также проявляется как за счет «выпадения» из состава флоры таксонов, которым свойственны крупные размеры (древесная и кустарниковая формы роста) и за счет «измельчания» представителей широко распространенных таксонов. Наиболее эффектный пример в последнем отношении дают, конечно же, ивы, представленные в умеренных широтах преимущественно древесными и крупнокустарниковыми формами. С продвижением на север среди них начинают преобладать относительно мелкие прямостоячие кустарники, далее кустарниковые стелющиеся формы, прижатые к поверхности земли и, на-

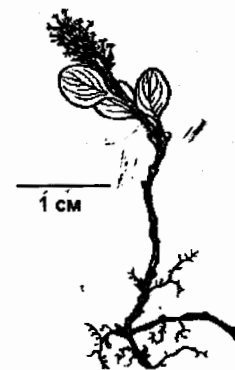


Рис. 19. Ивка полярная — один из самых мелких кустарничков

конец, совсем миниатюрные кустарнички. Крайний случай — один из самых маленьких в мире кустарничков — крошечная ивка полярная (*Salix polaris*) с тоненьким скрытым в моховой дернине стеблем и всего 2—3 листочками размером до 6—7 мм. Ту же тенденцию демонстрируют и березы, проникающие в тундры в виде кустарников, в том числе и стелющихся, хотя в арктические тундры они уже практически не проникают, не сформировав совсем мелких кустарничковых форм.

Аналогичное измельчание наблюдается и в полностью кустарничковых группах, не имеющих особо крупных форм. Так, южные горные виды дриад достаточно крупны, высокорослы, имеют приподнимающиеся ветви, тогда как в тундре представители этого рода всегда прижаты к земле и, в целом, более мелки. Размеры таких обычных в умеренных широтах ягодных кустарничков как брусника и голубика, в тундрах обычно не превышают 10, а в арктических — 3—5 см. Преимущественно, низкорослы и все тундровые травы. Так, в арктических тундрах растения высотой в 20 см выглядят уже «высоко-травьем».

Помимо общей миниатюризации, у растений проявляется и уменьшение отдельных органов. Так, например, среди близких по размерам стелющихся ивок из подсекции *Sempervirentes*, имеющих округлые цельнокрайные листья, диаметр последних составляет 1,5—3 см у обитающей на Камчатке ивы красноплодной, 1—2 см у ивы дарширской на хребте Черского и менее 1 см у ивы круглолистной, произрастающей на крайнем севере Чукотки и о-ве Врангеля. У трав характерной тенденцией является снижение высоты побегов, в результате чего многие арктические растения становятся как бы «бесстебельными», что свойственно многим остролодочникам, крупкам, некоторым камнеломкам, лапчаткам и т.д.

Многие растения, особенно широко распространенные от умеренных до арктических широт, в зависимости от условий способны менять свою форму роста, и, соответственно, размеры. Что, в частности, характерно для многих видов ив, сохраняющих ортотропность («прямостоячесть») в относительно благоприятной обстановке, или же, приобретая стелющуюся форму в особо суровых условиях. У многих же других видов свойственная северным популяциям миниатюрность закреплена генетически, что доказано в опытах с выращиванием в одинаковых условиях растений из разных мест.

В целом, как мы уже, в общем-то, говорили, преимущества низкого роста для арктических растений заключаются в возможности укрыться под снегом, в различных понижениях, находиться в наиболее теплом приземном слое воздуха, более коротком периоде и меньшем количестве питательных веществ, в том числе и дефицитного в тундрах азота, требующихся для роста и развития, в том числе и для вызревания семян. Отметим также, что низкорослость как защитная функция развивается не только у хионофильных (снеголюбивых) растений, давая им возможность укрыться под сравнительно небольшим слоем снега, но и видов хионофобных, предпочитающих обдуваемые места. В последнем случае она защищает от механического и охлаждающего воздействия сильного ветра (у поверхности земли скорость движения воздуха понижена за счет трения).

Наконец отметим, что некоторая миниатюризация у растений, проявляющаяся в уменьшении размеров отдельных органов, как, например, сокращение площади листовых пластинок, сочетающееся с их мелкоклеточностью, есть не что иное, как проявление ксероморфизма — особенностей строения, направленных на экономию влаги в условиях ее дефицита, в данном случае путем сокращения ее испарения через поверхность листьев.

В общем же, как видим, у населяющих Арктику организмов отсутствует какая-либо единая «размерная стратегия». Тенденции к «укрупнению» или «измельчанию» определяются способностями к внутренней терморегуляции, наличием иных специфических адап-

таций к арктическому климату и прочим условиям и тем, какие именно особенности арктической среды являются для данного организма наиболее лимитирующими. При этом разные пути адаптаций (при помощи укрупнения или же, наоборот, измельчания) могут быть свойственны даже очень близким видам, ярким примером чего служат арктические шмели. Однако возможность подобного выбора имеют далеко не все группы. Если некоторые теплокровные организмы могут «решать», стоит ли им стать крупнее, чтобы сэкономить тепло или же, наоборот, уменьшиться, дабы иметь возможность спрятаться от холода, то для большинства существует только один путь. Преобладающей стратегией арктических организмов является миниатюризация, направленная на расширение возможностей «бегства», минимизацию времени, необходимого для роста и развития, и снижение потребности в питательных веществах. Во всех этих случаях миниатюризация отражает пассивный путь адаптации к арктическим условиям, состоящий в «подчинении» им (уход в благоприятные микроклиматы) и экономии скудных ресурсов.

Форма тела и иные особенности «внешности»

Столь же широко, как и рассмотренное нами правило Бергмана, известно и так называемое правило Аллена — закономерность географического изменения признаков теплокровных животных, выражающаяся в уменьшении относительной величины выступающих частей тела с похолоданием климата. Как и правило Бергмана, данная закономерность также связана с терморегуляцией — чем больше у животного выступающих частей тела и чем они длиннее, тем больше потери тепла. Соответственно, меньшие их размеры выгодны в холодных районах, а крупные — в жарких, хрестоматийным примером чего является изменчивость длины ушей у разных видов лисиц. Наиболее крупные уши имеет пустынный фенек, несколько более короткие — степной корсак, еще более короткие — обыкновенная лисица, а самые короткие уши имеет арктический вид — песец.

Ю.И. Чернов (1980) рассматривает эту закономерность как частный случай проявления более общего явления — *принципа экономии поверхности тела*, который, несколько гипертрофированно, можно сформулировать таким образом: в условиях холодного климата форма любого тела, «заинтересованного» в сохранении тепла, стремится к шару. Последний обладает минимальной относительной поверхностью, а следовательно, и минимальной теплоотдачей. Следствием является то, что для теплокровных обитателей Арктики характерна довольно компактная, округлая форма тела с минимумом выступающих частей. Это характерно, например, для леммингов, и даже для овцебыков, длинная свисающая шерсть которых образует некое подобие «юбки» (волосы могут иметь длину до 50—60 см!), придавая им дополнительную обтекаемость (для вида характерны также сравнительно короткие уши и хвост). Свойственно подобное явление и некоторым птицам. Так, среди гусей, их наиболее северные виды — черная и краснозобая казарка, короткоклювый гуменник, помимо меньших размеров тела, отличаются от своих южных «собратьев» также укороченными шеями и клювами. Птицы же, в прямом смысле, с лебедиными шеями, не достигают обычно северной части тундры.

Внешне сходное, хотя и иное по эколого-физиологической сути явление наблюдается и у арктических насекомых, многим из которых свойственна *брахиптерия* — частичная или полная редукция крыльев, с которой связан и переход соответствующих видов к наземному (герпетобионтному) образу жизни. Брахиптерия широко распространена, в частности, в семействе комаров-звонцов, одной из наиболее многочисленных групп арктических насекомых, весьма характерна и для также особо многочисленных в тунд-

ровой зоне комаров-долгоножек (типулид). Из других, обитающих на о-ве Врангеля насекомых, которым свойственна брахиптерия, можно указать веснянок, которые, в отличие от своих более южных сородичей, не способны к полету и спариваются на земле, а не в воздухе. Кроме того, в арктической фауне отсутствуют способные к полету жуки, обычно нелетающие бабочки, с короткими и слабыми, по сравнению с мощным телом, крыльями, как, например, многочисленная на о-ве Врангеля волнянка *Gyrophora lugens* и др.

По мнению В.И. Ланцова и Ю.И. Чернова (1987), у типулоидных двукрылых, как и других насекомых, адаптивный смысл брахиптерии состоит в том, что в условиях низких температур и довольно постоянных сильных ветров полет оказывается энергетически невыгодным и насекомые переходят к более экономному чисто наземному образу жизни, заодно получая дополнительную возможность «экономить» на крыльях, редукция которых сокращает энергетические расходы и время, потребные на развитие взрослого насекомого, а также приводит к уменьшению общих размеров тела, что выгодно для беспозвоночных в условиях Арктики.

Брахиптерия часто представляет собой морфо-экологическое явление и далеко не всегда является генетически закрепленным видовым признаком. Так, широко распространенная в Арктике и обитающая на о-ве Врангеля веснянка *Archynopteryx altaica* характеризуется разным соотношением макроптерных (с нормальными крыльями) и микроптерных (с частично редуцированными крыльями) особей в разных микроклиматических условиях. В наиболее холодных и продуваемых биотопах преобладают последние, то есть брахиптерные особи.

В других случаях удается проследить ее возникновение в связи с освоением арктических ландшафтов (Савченко, 1983 и др.). Широко распространенный вид комаров-долгоножек *Tipula carinifrons* распадается на несколько подвидов, из которых наиболее древний и южный, обитающий на Курильских островах, имеет нормально развитые крылья, а у сравнительно молодых арктических подвидов, в том числе и населяющих о. Врангеля, они редуцированы.

Связанный с брахиптерией переход к герпетобионтному (наземному) образу жизни влечет за собой и другие морфологические перестройки. Так, у арктических брахиптерных типулид ноги обычно короче и толще, чем у их летающих сородичей.

У высокоширотных растений необходимость экономии энергетических затрат и питательных веществ, а также ограниченные сроки развития приводят, помимо нанизма, к *олигомеризации* (Мазуренко, 1986), то есть сокращению числа метамеров — цветков в соцветиях, листьев на побегах. Так, для ив умеренных широт характерно наличие нескольких десятков цветков в сережках и более десятка листьев на побегах. В Арктике же, у ивы круглолистной, например, в сережках бывает не более 5 цветков, а у ивы полярной не более 3 листочков на побеге.

Во многих родах растений, характеризующихся преимущественно многоцветковыми соцветиями, их наиболее высокоширотные представители отличаются одиночными цветками. Таковы произрастающие на о-ве Врангеля смолевка бесстебельная, незабудочник, проломник охотский, остролодочник Городкова и многочисленные представители семейства лютиковых — лютики, калужницы, анемон Ричардсона и т.д.

Несколько по-разному проявляется олигомеризация генеративных органов у арктических злаков. Настоящий арктический злак фипписия имеет одноцветковые колоски. В роде *Dupontia* колоски с 2—4 цветками, но собраны в очень разреженные метелки с 3—7 веточками. У *Pleuropogon* колоски многоцветковые, но весьма нехарактерное для злаков соцветие — кисть, то есть метелка с небольшим числом одноколосковых веточек.

В целом, для процветающих в Арктике растений оказываются характерны либо одиночные цветки, либо упрощенные соцветия. Для успеха размножения это требует определенной компенсации, которая также может выражаться разным образом. У арктических злаков, как мы видели, сокращается либо число цветков в колоске, либо число колосков. Для дриад, маков, горечавок характерно увеличение относительного размера цветка, а

у подушковидных растений одноцветковость компенсируется увеличением числа генеративных побегов.

Как мы уже упоминали, в высоких широтах, как, впрочем, и в высокогорье для растений весьма характерна подушечная форма роста. На острове Врангеля она свойственна многим видам лапчаток, остролодочников, проломнику охотскому, незабудочнику, камнеломке супротивнолистной, некоторым крупкам и многим другим, обычным для острова растениям. Согласно Г.П. Серебрякову, подушечная форма роста вызывается действием крайне неблагоприятных условий, противостоять которым можно только за счет сокращения всех потребностей и прежде всего путем ограничения роста. Но главным механизмом подобного «противостояния» является сгущенное расположение побегов, придающее поверхности сферическую форму и делающее ее похожей на панцирь, скрывающий внутренние части от губительного действия среды и создающий внутри растения как бы свою собственную внутреннюю среду. Внутри подушки, помимо стеблевых частей, располагается множество спящих почек и собственный опад растения (рис. 20). Часто развиваются и использующие этот опад придаточные корни. М.Т. Мазуренко (1986), рассматривая приобретение растениями подушечной формы в качестве одного из проявления геофитизации, указывает, что поверхность подушки является как бы поверхностью раздела между внутренней и наружной средами, и что располагающиеся внутри подушки почки возобновления аналогичны почкам гемикриптофитов, то есть растений с почками возобновления в приповерхностных слоях дернины или грунта, занимающими в Арктике второе место после хамефитов.

Ю.И. Чернов (1980) указывает, что подушечная форма роста, в какой-то мере, также является отражением принципа экономии поверхности, поскольку благодаря ей внутри подушек поддерживается более оптимальный температурный режим, а кроме того, растения в меньшей степени подвергаются иссушению и механическим воздействиям, типа снежной корразии.

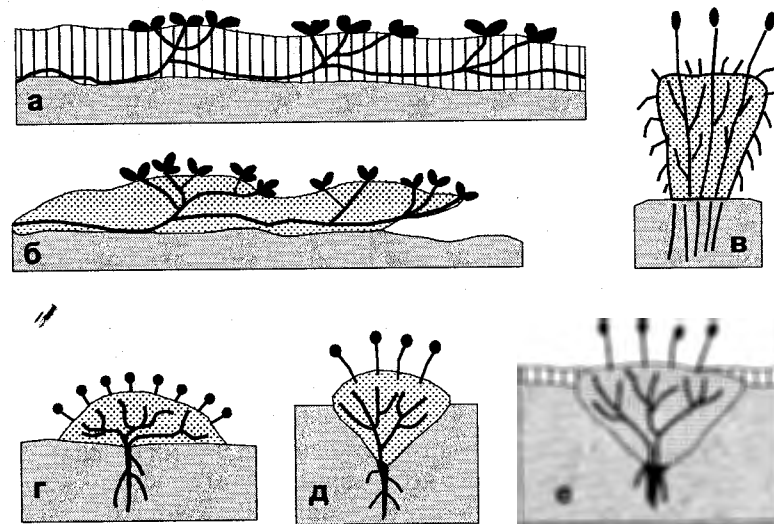


Рис. 20. Формы роста арктических растений (по: М.Т. Мазуренко, 1986):

а — шпалеры, погруженные в моховую дернину, б — шпалеры, покрытые собственным опадом, в — кочки, г-е — подушки разной степени погруженности в грунт. Серый фон — минеральный грунт, вертикальная штриховка — моховая дернина, точечная штриховка — отмершие части и опад растений

Этот же автор замечает, что для арктических растений можно было бы ожидать, что почки их должны быть защищены твердыми чешуями, предохраняющими от механических повреждений и иссушения. У подушечников же они вообще ничем не защищены, помимо стеблей и листьев самого растения, а также образуемого им опада — старых листьев и т.д. Ю.И. Чернов полагает, что твердые почечные чешуи могут препятствовать быстрому весеннему развитию, а соответственно, невыгодны в условиях короткого арктического вегетационного периода.

Помимо подушечной, столь же адаптивной является и розеточная форма роста — формирование прижатой к земле плотной розетки листьев, над которой могут возвышаться один или несколько генеративных побегов. Зимующие почки возобновления располагаются внутри розетки и так же как и у подушечников защищены живыми зимующими и отмершими частями растения. Фактически розеточники представляют собой переходную к подушечникам форму, отличающуюся возвышающимися генеративными побегами и несколько меньшей плотностью.

Еще одну геофитизированную, с аналогичными защитными функциями, форму роста представляют собой кочки, для которых, помимо тесно расположенных побегов, характерно и интенсивное развитие придаточных корней, находящихся внутри кочки. Как и подушечникам, кочкообразующим растениям свойственна «защитная» сферическая форма, а наиболее характерны они для арктических, субарктических, субантарктических, а также альпийских и субальпийских областей.

Мы уже неоднократно упоминали и о стелющейся (шпалерной) форме роста растений, позволяющей им находиться в наиболее теплом приземном слое воздуха и более надежно быть укрытыми снегом. Кроме того, подобная форма позволяет уплотнить тело растения за счет более плотного, как и в случае с подушечниками, расположения побегов. Подобные растения, например дриады или минуарция из гвоздичных, а также многие из стелющихся ивков, образуют плотную прижатую к земле распластанную дернину, выполняющую те же защитные функции, что и подушки. Дриадам же, например, помимо этого свойственно интенсивное накопление отмерших листьев, скапливающихся между живыми побегами, так что растения часто оказываются погруженными в подушку из собственного опада. Это также одно из проявлений геофитизации, фактически аналогичное описанной тенденции к погружению растений в толщу моховой дернины или грунта.

То, что описанные формы роста растений являются приспособительными к условиям особо жесткого климата, доказывается тем, что они гораздо менее характерны для тех же самых видов в более южных районах. Так, незабудочник, почти шаровидный на севере тундровой зоны, на ее юге образует рыхлые, распадающиеся дерновинки. Многие виды камнеломок также имеют на юге небольшие прикорневые розетки листьев и довольно высокие одиночные стебли, тогда как в арктических тундрах образуют плотные дерновинки. Формирующая на о-ве Врангеля очень плотные дерновинки минуарция, южнее имеет немногочисленные разреженно расположенные побеги. Ну, и так далее.

Как видим, в большинстве случаев, по крайней мере, среди беспозвоночных и растительных организмов, наиболее выгодные в арктической среде особенности формы тела одновременно являются наиболее экономными, за счет ограничения роста, редукции определенных органов или олигомеризации, то есть сокращения их числа. В целом, все описанные приспособления также отражают преимущественно пассивный путь адаптации, выражающийся в «подчинении» и экономии.

Внешние покровы и окраска

Как известно, в любой географической ситуации, будь то высокая Арктика, либо тропическая пустыня, важную роль в противостоянии животных и растений неблагоприятным температурным, радиационным и прочим внешним условиям, как, например, дефицит влаги, играют их покровы, которые в разных группах обитающих в одной среде организмов могут выполнять различные, в том числе и диаметрально противоположные функции.

У арктических теплокровных позвоночных животных основной проблемой терморегуляции является экономия вырабатываемого ими внутреннего тепла, то есть сокращение теплоотдачи, которая решается повышением теплоизоляционных свойств их покровных образований, в первую очередь перьевого и волосяного покровов. Широко известны исключительные теплоизоляционные свойства гагачьего пуха и пуха овцебыков, изделия из которых ценятся весьма высоко (овцебычий свитер стоит в США несколько сотен долларов), в том числе и благодаря сочетанию этих свойств с необычайной легкостью, невесомостью. В целом большинство арктических птиц имеет очень плотное и чистое оперение (загрязнения снижают теплоизоляционные свойства), а звери — густой мех, обладающий высокой изоляционной способностью, которая может достигаться разными способами.

Зимний меховой покров лемминга состоит из двух основных слоев. Очень плотный пух (подшерсток), задерживающий много воздуха у поверхности тела, сверху покрыт длинным остевым волосом, предотвращающим отток этого теплого воздуха. Длина зимних остевых волос у сибирского лемминга о-ва Врангеля может достигать 2,5 см (15—20% от длины тела) и в особо суровые морозы зверьки поднимают шерсть (волосы «встают дыбом»), что удваивает изоляционные способности меха у представителей рода *Lemmus* и еще более эффективно у копытных леммингов рода *Dicrostonyx* (Marsden, 1964). Имеются также данные (Кривошеев, Уманцева, 1979), что зимний мех леммингов с острова Врангеля несколько более плотен и более длинный, чем у зверьков, обитающих южнее, на материковой Чукотке. Кроме того, у наиболее северных популяций наименьшей оказывается разница показателей густоты мехового покрова в летний и зимний периоды.

В принципе, так же как у леммингов, устроен и волосяной покров овцебыка, но в нем выделяется целых 4 категории и 8 размерных порядков волос — направляющие волосы, остевые трех порядков, промежуточные двух порядков и пуховые двух порядков (Якушкин, 1998). Длина направляющих волос при этом достигает от 45 см на боках и животе, до 62 см по низу шеи, а пуховых — от 2,5 до 4,5 см. Плотность пуховых волос значительно возрастает к зимнему периоду, за счет чего общая плотность волосяного покрова на отдельных частях тела увеличивается вдвое. Так, по данным Якушкина (1988) число волос на 1 см² брюха составляет около 3000 летом и превышает 6000 зимой. Все это делает волосяной покров данного вида совершеннейшим теплоизоляционным механизмом, способным противостоять практически любым морозам. Губительной, однако, оказывается сырая погода с мокрым снегом и дождем, когда пух намокает и теряет свои теплоизоляционные свойства, что приводит к развитию у животных пневмонии. Соответственно, и уцелели овцебыки к современной эпохе лишь в наиболее континентальных районах Арктики (Гренландия, Канадский Арктический архипелаг), где преобладают сухие погоды.

Несколько по-другому устроен волосяной покров северного оленя, ничуть не уступающий по эффективности теплоизоляции овцебычьему. Очень тонкие извитые пуховые волосы образуют плотный, но не очень толстый слой, совершенно незаметный снаружи.

Остевые волосы также заметно уступают по длине таковым овцебыка — длина их составляет всего лишь от 5 до 10 см (на шее до 30), но имеют воздушную полость, занимающую порядка 90% всего объема каждого волоса. Это, в основном, и создает исключительно теплый и легкий, насыщенный воздухом меховой покров. При не худших, чем у овцебыков, теплоизоляционных свойствах, мех северного оленя имеет и важное преимущество — промокает он медленно и с трудом. А само намокание оказывает существенно меньшее влияние на теплоизоляционные свойства, и влажный климат, сам по себе, не является для оленей столь неблагоприятным, как для овцебыков⁶. В результате, и ареал этого вида к нашему времени оказался куда шире, чем у овцебыка, и включает районы, в которых губительные для последних зимние оттепели с дождями не представляют собой редкости, как, например, архипелаг Шпицберген.

Повышенными тепло- и ветрозащитными свойствами обладает и оперение многих северных птиц, хотя большинство из них покидает Арктику в зимний период и, соответственно, перед ними эти проблемы не стоят столь остро, как перед более или менее оседлыми млекопитающими. Отметим, однако, что как раз для наиболее «холодоустойчивых» видов, частично или эпизодически оседлых, каковыми являются белая сова и куропатки, характерно густое оперение лап, включая пальцы, что существенно снижает потери тепла.

Следующим «уровнем защиты» от воздействия низких температур является жировой слой, который помимо выполнения теплоизоляционных функций служит также запасом энергии на вполне обычные в Арктике случаи эпизодического недостатка или недоступности корма. У морских млекопитающих, населяющих арктические воды, моржа, кольчатой нерпы и т. д., жировой слой — основная защита от охлаждающего воздействия, позволяющий им достаточно комфортно себя чувствовать в воде, при температуре постоянно близкой к точке замерзания.

Наземные звери накапливают солидный слой жира к осени. Так, у копытных леммингов относительный вес белого подкожного жира в октябре в полтора раза превышает аналогичный показатель в июне. Аналогичным образом ведут себя и арктические копытные, активно питаясь в течение теплого периода, накапливая мощные жировые запасы. У северных оленей острова Врангеля толщина жирового слоя на задней части тела осенью нередко превышает 5 см, достигая 7—8 см! Значительны и жировые запасы белого медведя. У самцов слой подкожного жира обычно имеет толщину 3—4 см, а у самок даже весной, при выходе из берлог, жир нередко покрывает тело сплошным слоем, толщина которого достигает 5 см на спине и 10 см на огулке (Успенский, 1989)⁷. Общая же масса жира взрослого зверя может превышать 100 кг. Интересной особенностью белого медведя является также интенсивное отложение жира на подошвах (3—5 см).

Для перелетных птиц критическим временем является весна — необходимо приступать к гнездованию, дабы уложиться в отпущенные Арктикой сроки, но еще высока вероятность значительных холодов и многодневных пург. Переживанию этого времени также способствуют мощные жировые запасы, накапливаемые к прилету на места гнездования практически всеми видами.

Среди арктических насекомых также прослеживается тенденция к оптимизации терморегуляции путем совершенствования покровов. Для взрослых особей арктических (как, впрочем, и высокогорных) видов комаров-долгоножек (типулид) весьма характерна гипертрофия волосяного покрова, особо свойственная видам *Prionocera* и *Arctotipula* (Ланцов, Чернов, 1987), выполняющая фактически ту же функцию, что и остевые волосы млекопитающих, препятствуя интенсивному воздухообмену. Особая «волосатость» характерна также для шмелей, которым, как и теплокровным животным, необходимо экономить

⁶ Собственно говоря, меховой покров овцебыка особо прославился из-за того, что его пух представляет собой исключительно ценное сырье для производства вязаных вещей, тогда как зимний мех северного оленя в «цивилизованной» жизни ни на что не пригоден — пух слишком тонок и короток, а остевые волосы легко ломаются, из-за воздушных полостей.

⁷ Высокое содержание жира придает белым медведям особую плавучесть, что выгодно при их фактически полуводном образе жизни; плавучесть столь высока, что туши убитых животных, даже весьма истощенных, не тонут, а остаются на плаву.

вырабатываемое тепло, а также, пожалуй, самым крупным арктическим насекомым — гусеницам бабочек волнянок, ведущим, преимущественно, наземный образ жизни и в изобилии появляющимся на поверхности тундры тогда, когда большая часть площади еще находится под снегом. Получается, что развитый волосной покров свойствен наиболее крупным наземным насекомым, к которым как раз и относятся типулиды, шмели и волнянки, имеющие, в силу своих размеров, ограниченные возможности использования различного рода убежищ.

Для других групп насекомых, в частности для жуков-листоедов, характерна сильно бороздчатая, буквально «рифленая» структура поверхности надкрылий, из обитающих на острове Врангеля видов, особо ярко выраженная у *Chrysolina subsulcata*. Биологический смысл подобной структуры заключается в значительном увеличении плотности поверхности, а соответственно и количества поглощаемого извне тепла. Арктическим листоедам свойственны также тенденции к плотному смыканию надкрылий и образования под ними воздушной полости (субэлитерная полость).

Приспособительное значение для существования в высоких широтах имеют и многие характерные особенности покровов тундровых растений. Однако, если у арктических животных, причем как у теплокровных птиц и млекопитающих, так и у насекомых, адаптивные особенности строения покровов связаны, главным образом, с терморегуляцией, точнее с противостоянием низким температурам, то у растений они направлены на «борьбу» с иными факторами — дефицитом влаги, являющимся следствием физической (или) физиологической сухости, и повышенной ультрафиолетовой радиации.

Многим видам арктических растений свойственна толстая кутикула и восковой налет на листьях, снижающие потери влаги вследствие транспирации (испарение через поверхность листа), а также развитая опушенность побегов и листьев, за счет которой уменьшается прямой доступ солнечных лучей к поверхности листа, либо же гладкая блестящая поверхность листьев, от которой эти лучи отражаются. В совокупности с упоминавшимися нами мелкими или узкими листовыми пластинками, более густым жилкованием и мелкоклеточностью листьев, все это придает подобным видам ксероморфный облик, свойственный обитателям засушливых аридных областей.

Ксероморфизм, как известно, свойствен не только растениям сухих местообитаний, где лимитирующим фактором может быть чисто физическая сухость, но и обитателям холодных и влажных биотопов, так называемым психрофитам, к которым относятся такие широко известные растения как клюква, подбел, багульник, брусника, вороника (шикша) и др. При этом, если первые виды (криоксерофиты) достаточно обычны в наиболее высоких широтах, где вполне соответствуют элементы ландшафта, характеризующиеся повышенной сухостью, то психрофиты сосредоточены, преимущественно, в Гипоарктике, и в арктическую тундру, как правило, не проникают. Поскольку в большинстве своем связаны с торфяными болотами и похожими на них, не столь типичными для высокой Арктики, но и в умеренных широтах являющихся холодными, т. к. мощная дернина и торф препятствуют их прогреву.

Формирование у психрофитов ксероморфных черт связывают с физиологической сухостью — затрудненностью поступления воды в растения при низких температурах, при которых уменьшается осмотическая сила. Имеются, однако, экспериментальные данные о том, что осмотическое давление (лежащее в основе сосущей силы) северных растений достаточно велико при нулевых температурах и даже при -2° составляет порядка 11-24 атмосфер, что меньше, чем у настоящих ксерофитов, но больше, чем у луговых и болотных растений умеренных широт. Ссылающийся на эти данные А.А. Григорьев недостаток влаги в торфяных местообитаниях связывает не с низкими температурами, а со значительной влагоемкостью самого торфа, затрудняющей поглощение воды растениями.

Конечно же, ксероморфизм не является среди арктических растений «повальным», и в тундрах, в том числе и в арктических, вполне достаточно видов, с отсутствием ксероморфных признаков. В связи с этим Ю.И. Чернов (1980) отмечает, что ксероморфность арктических растений — явление в большей мере биотопическое, чем зональное. Б.А. Юрцев же считает, что для многих тундровых растений степного происхождения

характерно ослабление ксероморфных черт. Во всяком случае, многие виды осок, полыней, злаков в тундрах менее ксероморфны, чем их ближайшие степные родственники. Тем не менее, нельзя отрицать, что та или иная степень ксероморфности, выражающаяся в одном или более признаках, свойственна многим типично арктическим видам и группам. Это дриады и многие ивки с глянцевыми восковыми листьями, целый ряд видов густо опушенных остролодочников.

Помимо механических и физических свойств покровов растений и животных, приспособительное значение может иметь и их окраска. Хрестоматийным примером в этом отношении является темная, часто черная окраска большинства арктических наземных членистоногих, способствующая поглощению максимального количества солнечного тепла. Действительно, черные или темно-коричневые покровы свойственны большинству видов обитающих на поверхности или часто на ней оказывающихся клещей и ногохвосток. Среди типулоидных двукрылых, как указывают Ю.И. Чернов и В.И. Ланцов (1987), заметно понижено число светлоокрашенных форм. Фактически лишь некоторые виды арктических комаров-линофилид имеют яркую или светлую окраску, как, например, обитающий и на о-ве Врангеля светло-желтый *Molophilus pleuralis*. Все же островные виды типулид и трихоцерид имеют темно-коричневые или черные покровы.

Черная или близкая к ней окраска, иногда с синеватым или зеленоватым отливом, свойственна и большинству обитающих на о-ве Врангеля жуков. Таковы практически все без исключения стафилины и жужелицы, а также листоеды. Более светлоокрашенные формы, бежевые, светло-коричневые и даже розовые характерны только для ряда видов долгоносиков, населяющих наиболее прогреваемые станции, где они к тому же обитают в куртинах бобовых, температура внутри которых существенно превышает таковую окружающей среды. Темноокрашенными являются и гусеницы волнянок, многочисленные на проталинах уже в мае, когда хорошо начинает пригревать весеннее солнце.

Даже наиболее типичные для высоких широт виды дневных бабочек из рода *Erebia* семейства сатирид, довольно широко распространенные на острове, характеризуются темно-серой или буроватой окраской. Светлоокрашенные же голубянки и белянки встречаются очень локально, придерживаясь обращенных на юг склонов наиболее теплых районов острова.

Давно замечено, что в отличие от преимущественно темноокрашенных насекомых, многие населяющие высокие широты птицы и млекопитающие имеют постоянную белую окраску (белая сова, белый медведь, белый гусь), либо белеют (песец, куропатки, горностай, ласка) или, по крайней мере, заметно светлеют (полярный волк, северный олень) на зимний период. Наиболее часто выработку подобной окраски объясняют ее маскировочным значением⁸, однако В. Марсден (1964) указывает, что она может иметь и

⁸ Во многих случаях маскировочное значение светлой окраски арктических животных весьма сомнительно. Широко распространенное объяснение светлого на протяжении всего года оперения белой совы тем, что она, дескать, в бесснежный период «маскируется под обычные в тундрах валуны», не выдерживает никакой критики. По отношению же к белому гусю и сходному по окраске гусю Росса вообще более правильно говорить не о маскирующей, а о демаскирующей окраске их оперения. Скорее всего, в случаях с этими двумя видами птиц мы имеем дело с неким «высвобождением» их из-под действия факторов, вынуждающих их ближайших сородичей иметь более скромное оперение, действительно способное играть маскировочную роль, приводящую к отсутствию необходимости выработки соответствующих, окрашивающих перья пигментов. У совы это может быть связано с полярным днем (нет необходимости быть незаметным в сумерках) и отсутствием врагов, а у белого гуся — с колониальным способом гнездования. Отметим, что белое оперение постепенно само «вылезает» у всех одомашненных видов птиц, вплоть до индюков и цесарок, которые оказываются «освобожденными» от давления факторов их природной среды обитания. Напомним также, что на тех возрастных стадиях, когда это, несомненно, имеет смысл, маскировочная окраска у белой совы все-таки формируется — птенцы ее привлекают достаточно мало внимания.

другое значение, приводя полученные в опытах на морских свинках данные о том, что потеря внутреннего тепла при белой окраске идет медленнее, чем при темной. В качестве косвенного подтверждения подобной возможности автор напоминает, что из двух цветковых морф песца — белой и голубой, в собственно Арктике распространена только первая, а так называемые голубые песцы, имеющие на протяжении всего года серо-бурую окраску, обитают в более южных приморских районах.

В отношении сезонного изменения окраски очень интересны лемминги. Копытные лемминги рода *Dicrostonyx* считаются единственными грызунами, приобретающими зимой белую окраску, что свойственно и населяющему о. Врангеля леммингу Виноградова. Для большинства же популяций сибирского лемминга, относящегося к роду *Lemmus*, подобное явление не установлено. Карри-Линдал объяснял подобные межвидовые различия также маскировочным эффектом белой окраски, указывая, что копытные лемминги довольно рано начинают выходить на поверхность из-под снега, и нередко кормятся на поверхности снега в малоснежных местах, тогда как для сибирских леммингов белый окрас может быть полезен лишь в течение 1—2 недель периода снеготаяния, из-за которых он не стоит усилий. Однако со временем было выяснено, что на зиму белеет и один из самых северных подвидов сибирского лемминга — *L. sibiricus novosibiricus*, населяющий Новосибирские острова. Так что вполне вероятно, что белая зимняя окраска леммингов имеет не столько маскировочную, сколько терморегуляционную функцию.

Это может быть справедливо и по отношению к горностаю, мелкому представителю кунных, единственному из них освоившему тундровую зону до ее северных пределов (правда, за исключением острова Врангеля). В наиболее северных районах своего обитания, как, например, в Восточной Гренландии, горностаи проводят зиму в лемминговых подснежных ходах, охотясь на взрослых леммингов и разоряя их гнезда. Весьма сомнительно, что «маскировочная» белая окраска имеет для него при этом серьезное значение.

Есть некоторые общие особенности окраски и у арктических растений, не все из которых правда являются приспособительными сами по себе, а могут быть следствием биохимических адаптационных механизмов. Так, круглосуточное освещение обуславливает преобладание в Арктике светлюбивых форм с низким содержанием хлорофилла, с которым связаны преимущественно светло-зеленые тона в окраске растений. В качестве защиты от избытка ультрафиолетового излучения, который может быть губителен для тканей растения, особенно при недостатке влаги, многие виды вырабатывают антоцианы или гематокаротиновые пигменты, служащие своего рода экраном, поглощая избыток ультрафиолета, а заодно придавая листьям красноватый или фиолетовый оттенок. С повышенным содержанием данных пигментов в клеточном соке связано и то, что осенью листья многих тундровых видов приобретают очень яркую красную, фиолетовую, пурпурную окраску.

Особо это свойственно растениям хорошо дренированных местообитаний, где чаще и более сильно сказывается недостаток влаги, как, например, на щебнистых склонах и т.д. В результате, в осенний период растительность подобных биотопов нередко приобретает совершенно фантастический вид, демонстрируя широчайшую гамму различных оттенков желтого, красного и фиолетового и вполне сравнима по живописности с пиком цветения, когда эти же места напоминают скорее клумбу, нежели тундру в традиционном представлении как «царство мхов и лишайников».

Усиленная выработка пигментов характерна не только для листьев, но и для цветов многих арктических видов, вследствие чего они часто имеют более интенсивную окраску, чем у близких форм в умеренных широтах. Незабудки в тундре не голубые, а синие, тысячелистник не белый, а розово-фиолетовый и т.д. Столь характерная для тундровых растений розовая, голубая, синяя и фиолетовая окраска цветов вызывается выработкой антоцианов, а ярко-желтая — синтезом производных флавонов, химически

близких к антоцианам. Выработка обоих классов соединений усиливается при повышении содержания сахаров, синтез которых интенсифицируется при избытке ультрафиолетового излучения. Повышенная концентрация пигментов, поглощающих ультрафиолетовые лучи, создает защиту для глубже лежащих тканей растений, а кроме того, делает цветки более заметными для насекомых-опылителей, играя таким образом двойную роль.

Жизненные циклы, плодовитость и другие особенности размножения и развития

Приспособительная стратегия организмов к тем или иным не слишком благоприятным условиям существования в наибольшей мере отражается в особенностях их жизненных циклов или циклов размножения и прочих репродуктивных параметров. Особо показательны в этом отношении жизненные циклы членистоногих, все многообразие которых, по мнению В.И. Ланцова и Ю.И. Чернова (1987), может быть сведено к двум крайним вариантам стратегии развития: активному (высокая интенсивность роста и развития с фиксированными фенологическими сроками) и пассивному (лабильное развитие неопределенной длительности, сильно подчиненное конкретным условиям, нефиксированное в сезонном аспекте). При этом уже не раз отмечалось, что для многих тундровых членистоногих наиболее характерны элементы как раз второго, пассивного пути.

Так, например, согласно С.И. Ананьевой с соавторами (1979), сильно замедленным развитием в арктических тундрах характеризуются представители одной из наиболее многочисленных здесь групп членистоногих — панцирных клещей (орибатид). Развитие крупных видов орибатид, занимающее примерно полгода, при средней температуре около +20°, при летних температурах, свойственных арктическим тундрам, может растягиваться на три и более года, причем конкретная продолжительность определяется текущими температурными условиями. Это достаточно яркий пример «пассивности», когда скорость развития определяется конкретными условиями и может быть различной в разных поколениях. В результате это приводит к «накладыванию» одного поколения на другое, чем и определяется повышенная плотность клещей, несмотря на пониженную интенсивность репродуктивных процессов.

На самом же деле, в жизненных циклах населяющих Арктику видов, как правило, обнаруживаются элементы как активной, так и пассивной стратегии, причем преобладать могут не только вторые, но и первые. Хороший пример дают в этом отношении арктические жуки-листоеды, среди которых, в том числе, среди видов, населяющих о. Врангеля, представлены последователи как первого, так и второго пути, жизненные циклы которых, согласно Ю.И. Чернову с соавторами (1993), являются двумя альтернативными вариантами, соответствующими понятиям активных и пассивных форм адаптаций.

Первый вариант состоит в противостоянии неблагоприятным условиям среды, в частности, краткости теплого периода, путем интенсификации процессов питания и роста и завершения развития в течение возможно более короткого времени, за один сезон. Зимуют эти виды только на стадии жука, а потому, во что бы то ни стало, должны завершить полный цикл развития в течение одного теплого периода. Данная стратегия свойственна формам относительно южного происхождения — недавним выходцам из лесной зоны, в частности, эндемичному для острова подвиду преимущественно таежного рода *Chrysomela*. Что же касается собственно арктических видов (большинство обитающих на острове представителей рода *Chrysolina*), то им свойственна лабильность, выражающаяся в отсутствии постоянной сезонной локализации личиночного развития и способности зимовать, причем многократно, на разных стадиях и фазах. Личинки подобных видов растут медленно и зимуют не менее 2 раз, вследствие чего, в одном месте одновременно могут быть представлены личинки разного возраста. Однако и у арктических «пассив-

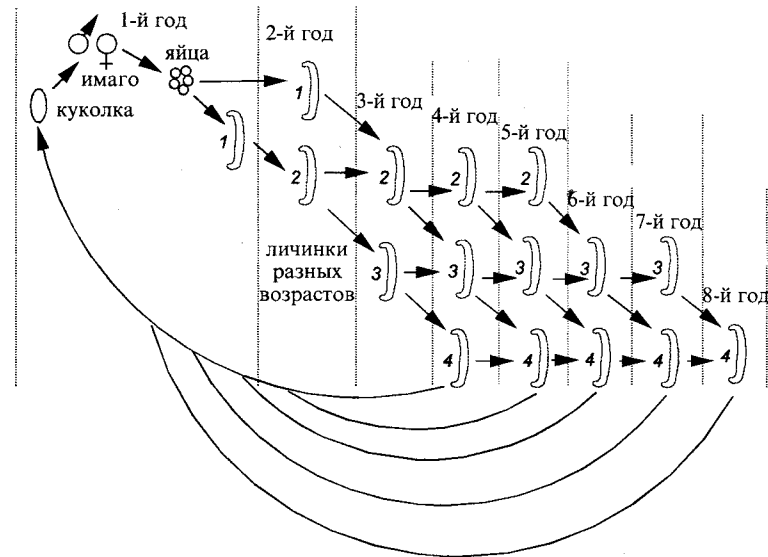


Рис. 21. Схема жизненного цикла арктических типулид

ных» *Chrysolina* есть особенности размножения, явно относящиеся к активным формам адаптаций. Таковы свойственные им живорождение и яйцеживорождение⁹, благодаря которым эти листоеды существенно сокращают длительность генеративных процессов, что, несомненно, имеет адаптивное значение в условиях короткого полярного лета.

Еще более впечатляющи особенности жизненного цикла арктических комаров-долгоножек, изученные В.И. Ланцовым и Ю.И. Черновым на примере широко распространенного и многочисленного в арктических тундрах (в том числе и на о-ве Врангеля) вида *Tipula carinifrons*. У него данный цикл может варьировать от 4 до 8 лет и также сочетает в себе как пассивные, так и активные черты. Очень интенсивно происходит развитие куколок этого вида, в большинстве случаев происходящее всего за 5—7 дней, тогда как, в целом, для типулид наиболее характерные сроки составляют от 6 до 20 дней. Выход из куколок взрослых особей (имаго) также происходит достаточно быстро, а главное, практически одновременно у основной массы особей, что позволяет им быстро завершить репродуктивные функции, отложив яйца. При этом для стадии имаго характерно интенсивное питание. Отложенные яйца, в зависимости от условий сезона, могут либо зимовать, либо дать личинок в год откладки. То есть, часть цикла от вылета имаго до появления личинок первого возраста может занимать 1 или 2 вегетационных периода. Всего же в цикле развития типулид имеются личинки четырех возрастов, из которых на развитие 2-го и 3-го приходится от 1 до 3 лет, также в зависимости от условий соответствующих сезонов. Личинки четвертого возраста обычно развиваются за 1 год, но в особо неблагоприятные годы не окукливаются и имеют дополнительную зимовку. В результате и образуется названная выше продолжительность жизненного цикла, притом, что бореальные типулиды проходят все стадии своего развития за 60—80 дней, высокогорные за 1—2 года, а для также тундрового, но более южного, с оптимумом ареала в типичных тундрах *Tipula arctica* характерно двулетнее развитие. Так же, как и у предыдущих групп,

⁹ В откладываемых яйцах находится уже сформировавшаяся личинка, выходящая через несколько часов

у типулид имеет место перекрывание поколений, выражающееся в «накоплении» разновозрастных личинок, а способность личинок последнего, четвертого возраста иметь дополнительную зимовку образует как бы резерв готовых к окукливанию личинок, который может пригодиться в случае неудачного размножения — неблагоприятной погоды в период вылета имаго.

Нетрудно заметить, что в описанных циклах развития арктических жуков-листоедов и комаров-долгоножек есть немало общих черт, в частности, сходным является интенсификация развития на личиночных стадиях и замедленное развитие самих личинок, сроки которого неопределенны и зависят от текущих погодных условий. Первое отражает активные адаптивные черты, второе — пассивные. В целом же, подобные жизненные циклы, свойственные и другим арктическим насекомым, например бабочкам-волнянкам, гусеницы которых также имеют несколько возрастов и развиваются неопределенно долго, наиболее адаптированы к неустойчивой арктической среде, поскольку позволяют использовать все предоставляемые ей возможности, без риска особых потерь в случае крайне неблагоприятных условий. Главное их приспособление — это способность приостанавливать развитие, при неблагоприятных условиях, на большинстве стадий жизненного цикла, что и обеспечило данным видам ключевые роли в арктических тундрах, где они наиболее широко распространены и преобладают по численности.

Виды же, остающиеся верными активному способу противостояния арктической среде, в число которых, помимо названных листоедов, на о-ве Врангеля входят, например, долгоносики бореального (*Hydrothrausa*) или степного (*Hypera, Coniocleonus*) происхождения и целый ряд других форм, могут достичь значительного успеха в южной части тундровой зоны. Но у ее северных пределов существенно сдают свои позиции и, преимущественно, ограничены наиболее благоприятными местообитаниями, дающими им возможность завершить свои циклы до наступления непригодных для развития условий. В целом они представлены на о-ве Врангеля, как и вообще в подзоне арктических тундр, гораздо меньшим числом видов и в гораздо меньшем обилии.

Любопытно, однако, что среди амфибиотических насекомых, личинкам которых свойствен водный образ жизни, как по числу видов, так и по их обилию, резко преобладают формы с однократным развитием (*унивольтенные*). Им также свойственно так называемое темперирующее развитие — бурное развитие водных фаз (личинки) в течение 2—3 месяцев и дружный вылет имаго, при пребывании всего остального времени в латентном состоянии в фазе яйца. Преобладание подобных форм, ведущих себя явно «активным» образом, несомненно, связано с полным промерзанием практически всех водотоков, что типично для острова Врангеля. На острове обитает лишь один вид веснянок (*Archynopteryx altaica*), развитие которого растягивается более, чем на два года, при зимней задержке роста, но обнаружен он лишь в р. Мамонтовой, самой глубокой и многоводной на острове, в русле которой имеются достаточно глубокие омуты.

Это, конечно, нельзя рассматривать как приспособление к арктической среде. Скорее, в данном случае мы наблюдаем действие, своего рода, фильтра, каковым является краткость теплого периода и относительность его теплоты, преграждающим путь в высокую Арктику тем формам, которые никак не укладываются в предоставляемые им здесь возможности. Таким же образом следует интерпретировать и отсутствие или крайнюю малочисленность в арктических тундрах насекомых с неполным метаморфозом, у которых отсутствуют настоящие личинки и куколки, а из яиц появляются молодые насекомые, сходные по внешнему облику и образу жизни с взрослыми. Развитие подобного типа требует откладки крупных и богатых питательными веществами яиц, развитие которых требует большого количества тепла и довольно продолжительного времени, поскольку из них появляются практически уже сформировавшиеся насекомые. Тепла-то как раз в Арктике и не хватает, и, тем более, его не бывает на протяжении длительного времени. Это и препятствует активному освоению высокой Арктики такими группами как тараканы, клопы, листоблошки, равнокрылые и т.д.

Многим членистоногим также удается освоить Арктику, но за счет отказа от определенных «излишеств». Так, у многих пресноводных ракообразных в высоких широтах растягивается период развития, вследствие чего сокращается число генераций. У широко распространенного в Арктике,

обитающего и на о-ве Врангеля, щитня, *Lepidurus arcticus*, период развития в высоких широтах составляет до 1,5 месяца. За лето он дает лишь одну генерацию, тогда как в южных тундрах эти рачки развиваются (от яйца до яйца) всего за 10-12 дней и, соответственно, дают по несколько генераций за один сезон (Вехов, 1986). Это также достаточно яркий пример подчинения условиям среды, который, однако, вряд ли стоит относить к приспособительным чертам.

Описанные приспособительные черты жизненных циклов арктических членистоногих направлены, как мы видели, прежде всего на преодоление краткости вегетационного периода, усугубляемого низкими температурами, замедляющими развитие. Сходная проблема стоит и перед другими группами организмов.

По очевидным причинам, птицы лишены возможности организовать цикл своего размножения по пассивному варианту (невозможно представить себе перезимовывающие яйца или зимующих не подросших птенцов). Соответственно, те из них, для кого достаточно высока вероятность не уложиться в отпущенные сроки, вынуждены всячески уплотнять свое время, сокращая до минимума период гнездования и развития птенцов. В первую очередь, это относится к наиболее крупным видам, с более длительным периодом размножения.

Как мы уже знаем, гнездящиеся на о-ве Врангеля белые гуси, по этим причинам, приступают к гнездованию очень рано, как только появляются подходящие проталины. При этом, по сравнению с более южными колониями (как, например, в зал. Лаперуза), у них проходит гораздо меньше времени между прилетом и появлением первых гнезд и более высока синхронность начала гнездования. В результате, прилетая на места гнездования позже, чем гуси зал. Лаперуза, способных к полету птенцов они имеют примерно в одно и то же время, а общий период гнездования и роста птенцов оказывается короче на 9—10 дней (Сыроечковский, 1998). Помимо сокращения времени на весеннюю «раскачку», определенный вклад в это вносит и сокращение периода инкубации, за счет более плотного насживания вследствие более холодной погоды на о-ве Врангеля. Период инкубации на острове оказывается, в среднем, на два дня короче, чем в районе зал. Лаперуза (там же).

Аналогичные явления свойственны и другим видам птиц. Так, у толстоклювой кайры между самыми ранними и самыми поздними кладками в сезоне, в южных частях ее ареала, может проходить до 15—16 дней, а в северных эта разница обычно не превышает 5—7 дней. Большинство арктических куликов, подобно белым гусям, также приступают к гнездованию при первой возможности, часто устраивая гнезда на небольших проталинах, в окружении снега. Этому, очевидно, способствуют их относительно крупные размеры, позволяющие им гнездиться в еще довольно холодное и малокормное время, с большой вероятностью возврата холодов и пург. Относительно южные формы, более характерные не для арктических, а для типичных тундр, на о-ве Врангеля представлены более мелкими видами (чернозобик, дутыш) и приступают к гнездованию на две, а то и на три недели позже собственно арктических испандского песочника, тулеса и др. Еще раньше, чем кулики и белые гуси, приступают к гнездованию белая сова — крупный вид с длительным периодом размножения. К раннегнездящимся видам, кладки у которых появляются еще задолго до схода снега, на островах Врангеля и Геральд, относятся также крупная чайка-бургомистр и ворон. Это, однако, явление несколько иного порядка, поскольку, очевидно, главной целью раннего гнездования этих птиц является то, что появление птенцов в их гнездах пришлось бы на период массовой откладки яиц у морских птиц, которыми они преимущественно питаются в этот период.

Наконец, очень раннее гнездование свойственно и самому арктическому виду воробьиных — пуночке. Даже в самой высокой Арктике она, как правило, имеет достаточно времени на размножение, но раннее гнездование дает ей дополнительные преимущества. В случае неудачи с первой кладкой, она имеет возможность для повторного гнездования, а в особо благоприятные сезоны, в отдельных случаях, возможно наличие у одной птицы и двух выводков за сезон, что обычно для многих видов умеренных широт, но не для тундровой зоны.

В общем, в Арктике среди птиц гораздо больше видов, нежели, скажем, в умеренных широтах, гнездятся очень рано, до разрушения снегового покрова. Разумеется, эта приспособительная к краткости теплого периода особенность не дается им просто так, а требует и определенных морфо-физиологических адаптаций, позволяющих гнездиться при экстремально низких температурах, возможном недостатке корма и постоянной угрозе существенных весенних похолоданий и (или) снегопадов.

Разумеется, что краткость вегетационного периода в Арктике критична не только для животных, но и для растений, которым также приходится прибегать к различного рода ухищрениям, имеющим в своей основе, чаще всего, физиологические и биохимические механизмы. Помимо уже рассмотренных нами миниатюризации и олигомеризации, за счет которых растение экономит потребные ему ресурсы, особенностью арктических растений является раннее начало вегетации и удивительная быстрота прохождения фенологических фаз. Закладка цветочных и листовых почек у многих видов происходит за год до начала их развития, то есть в начале предшествующего вегетационного периода, что обеспечивает полную сформированность почек к наступлению холодов. Кроме того, широко распространены виды, сохраняющие листья в течение зимы, часто не все, а лишь 30—50%, как это свойственно, например, целому ряду видов арктических злаков и осок. Все это позволяет растениям очень рано «пуститьсь в рост», тем более что многие из них способны к вегетации при нулевых температурах (это установлено, например, для очень обычной на о-ве Врангеля камнеломки супротивнолистной и многих других видов), причем, часто она начинается еще под снегом. Давно уже известно, что фотосинтез может осуществляться ими под слоем снега толщиной до 5 см, пропускающем достаточно солнечного света.

Вообще же, арктические растения используют любую малейшую возможность, для того, чтобы как можно раньше начать свое развитие. К интереснейшим чертам их экологии следует отнести, конечно же, так называемые снежные «парнички». Это полости вокруг растений, образующиеся в ходе весенней перекристаллизации снега, имеющие прозрачную ледяную крышечку, обеспечивающую настоящий парниковый эффект. При отрицательных наружных температурах в подобных парничках воздух может прогреваться в дневное время до +10°, что позволяет растениям активно развиваться и уже достигнуть в этом деле определенных успехов к моменту стаивания снега. Некоторые же виды даже зацветают в подобных парничках, что характерно, например, для обычного на о-ве Врангеля проломника охотского. Его подушки, покрытые мелкими ярко-розовыми цветками, нередко можно увидеть уже в мае, окруженные сугробами и выглядывающие из-под обламывающихся ледяных корочек. Разумеется, как указывает А.А. Григорьев и многие другие авторы, пользоваться подобными парничками способны не все виды, а только те, кто имеет хорошо развитые с осени почки и обладает достаточно мощными подземными частями, за счет которых и происходит усиленная жизнедеятельность «парниковых» видов в ранневесенний период.

В целом, растениям высоких широт свойствен быстрый весенний рост, ускоренное развитие побегов и побеговых систем. При этом разные стадии развития здесь как бы совмещаются, налегая друг на друга — у многих видов сначала распускаются цветки, а уж потом вытягиваются цветоносные побеги.

Несмотря на все старания, очень часто семена не успевают вызреть за короткий теплый период, и у значительной части видов семенное возобновление может быть возможным лишь в отдельные годы, а на пределе северного распространения некоторых форм оно вообще может быть им несвойственно, о чем мы поговорим чуть позже. У других же семена в состоянии перезимовывать и дозревать прямо под снегом или на следующее лето (не правда ли, похоже на задержки развития в циклах членистоногих?)

Большинство «ухищрений», к которым прибегают растения, для того чтобы наиболее полно использовать скудные возможности, предоставляемые полярным летом, связаны с заблаговременным заложением почек и накоплением питательных веществ в под-

земных органах. Поэтому, естественно, могут быть «взяты на вооружение» лишь многолетними видами, что и подтверждается составом арктической флоры, в которой такие, в том числе и среди трав, абсолютно преобладают. Однолетние же виды представлены в очень небольшом числе и, преимущественно, в южной половине тундровой зоны. Так, из почти 400 видов сосудистых растений, известных на острове Врангеля, однолетниками являются лишь два.

Несомненно, что немалую роль в выживании высших растений в условиях арктических тундр играет и свойственное многим из них долголетие. Известно, что многие кустарнички, такие как мелкие ивки, дриады, способны доживать до 70—80, а то и до 100 лет. Это, в какой-то мере, гарантирует достижение ими относительно крупных (в «дозволенных» арктической средой рамках) размеров и воспроизведение. Будь они короткоживущими, то несколько неблагоприятных сезонов подряд (что случается достаточно регулярно) могли бы свести на нет целые популяции некоторых форм.

В общем, можно отметить, что в жизненных циклах столь далеких друг от друга групп, как членистоногие животные и сосудистые растения, при всех различиях их адаптаций, существуют все же некоторые параллели, связанные с приспособлениями к существованию в условиях короткого лета с неустойчивой погодой. Так, и тем и другим свойственна повышенная интенсивность развития на одних стадиях (весенняя вегетация у растений, развитие куколок и имаго у типулид) и замедленное развитие или его прерывание на других (зимующие личинки насекомых, перезимовывающие незрелые семена растений, многолетний рост кустарничков).

Как и в случае с членистоногими, в жизненных циклах высших растений достаточно просто разглядеть черты как пассивных, так и активных адаптаций. Наиболее же полными последователями пассивной стратегии, бесспорно, являются споровые растения — мхи и лишайники, способные переживать крайне жесткие условия и в любой момент приостанавливать и возобновлять развитие. Эти способности, однако, появились у них не в связи с адаптацией именно к арктическим условиям, а наоборот, будучи их изначальным свойством, позволили им без проблем освоить высокие широты. То есть они, как и многие другие, процветающие в Арктике группы, оказались хорошо преадаптированными к ее условиям.

Притом, что в подавляющем большинстве случаев особенности жизненных циклов арктических растений и животных направлены на преодоление «неудобств», доставляемых им краткостью теплого периода, иногда достаточно интересные особенности годового ритма развития проявляются и в связи с другими обстоятельствами.

Самки белых медведей, как известно, рожают в подснежных берлогах, в которых медвежата вместе с матерью проводят первые месяцы своей жизни. Спаривание белых медведей происходит с середины марта и при минимальных сроках беременности, составляющих 195 дней, наиболее «ранние» самки могут быть готовы к родам уже в октябре. При этом достаточно важно, чтобы к моменту родов медведица находилась в уже хорошо обустроенной, достаточно надежной берлоге. Однако, несмотря на то, что Арктика — это «страна снега и льда», далеко не везде и не всегда к октябрю образуются достаточно мощные снежники, пригодные для устройства берлог. В массе они могут образоваться гораздо позже, а октябрь—ноябрь в этом отношении представляют собой довольно неустойчивое время, когда снега может быть очень много, а может быть и очень мало. Медведицы, однако, способны регулировать продолжительность беременности, сроки которой в действительности изменяются от 195—220 до 250—260 дней. Предполагается, что это следствие задержки имплантации яйцеклетки и развития эмбриона, которые происходят не сразу после оплодотворения, а незадолго до залегания в берлогу или даже уже в берлоге (Успенский, 1989). Приведенных же максимальных сроков беременности (8,5 месяцев), вполне достаточно, чтобы забеременевшая в марте самка «дотянула» до того времени, когда наличие пригодных снежников практически гарантировано.

Интересно и то, что у медведей весьма растянуты сроки возможного спаривания. Начавшись в марте, они продолжают как минимум до середины лета, а спаривание, предположительно, воз-

можно и в августе. Смысл этого заключается в следующем. В период с конца февраля по начало мая медведицы с детенышами покидают родовые берлоги, и первые месяцы после этого являются наиболее критическими для медвежат, именно в это время их больше всего гибнет. При указанных же сроках возможного спаривания самки, потерявшие свои выводки, имеют достаточно много шансов снова забеременеть в этом же году, а не ждать до следующей весны.

Еще одной связанной с размножением общей особенностью многих типично арктических организмов является их пониженная плодовитость, выражающая пассивную стратегию экономии. Пониженное производство семян, яиц и т.д., по сравнению с наблюдающимся в более южных широтах, отмечено в высоких широтах для многих видов растений и животных. Очень показательны в этом отношении птицы с непостоянной величиной кладки. Так, например, у гнездящихся на острове Врангеля чаек-бургомистров и моевок кладки из трех яиц представляют собой достаточно редкость. В большинстве гнезд этих видов находится по 2 яйца, тогда как во многих более южных районах преобладают «трехъяйцевые» кладки. Данный вопрос, как и многие другие экологические проблемы, хорошо изучен на острове Врангеля, на примере белого гуся (Сыроечковский и др., 1996).

Этому виду, как и другим арктическим гусям, свойственно сокращение величины кладки одной гусыни и подкладывание яиц (внутривидовой гнездовой паразитизм). За счет последнего среднее число яиц, откладываемых одной гусыней, и среднее число яиц в гнездах часто различаются. С ухудшением стартовых условий гнездования, то есть при неблагоприятной весенней обстановке, число откладываемых одной гусыней яиц сокращается и резко повышается подкладывание яиц в чужие гнезда. Оно совершается парами, не нашедшими подходящего места для гнезда и не «отвоевавшими» достаточную территорию, вследствие дефицита территории из-за позднего снеготаяния. Уровень гнездового паразитизма на врангелевской колонии может достигать 80%, что является наивысшим показателем для открыто гнездящихся гусеобразных. В результате столь интенсивного подкладывания в годы с неблагоприятными весенними условиями, среднее число яиц в гнездах не падает, а наоборот, возрастает. В оптимальных условиях этот показатель составляет порядка 3,7—4, а в годы с особым дефицитом гнездовой территории может достигать 6. Различаются не только средние показатели, но и распределение кладок разной величины. Как видно на рис. 22, в благоприятные годы оно более или менее симметрично и приближается к нормальному, а с ухудшением условий постепенно теряет симметричность, за счет увеличения числа подложенных яиц, приводящего к появлению гнезд с очень большим количеством яиц — до 12—17. При этом во всех случаях мода распределения (наиболее часто встречающееся значение) приходится на кладки из

4 яиц, доля которых в наиболее благоприятных условиях составляет 50—60%, а в худших снижается до 16—20%.

В целом преобладание кладок из 4 яиц не является типичным для этого вида. При общем для всех его популяций максимальном числе яиц, откладываемых одной гусыней, равном 6, в более южных колониях, как, например, в зал. Лаперуза, расположенном в субарктических широтах, нередко преобладают кладки из пяти яиц. По мнению указанных авторов, на широте о-ва Врангеля кладка именно из 4 яиц, по-видимому, оказывается оптимальной для популяции.

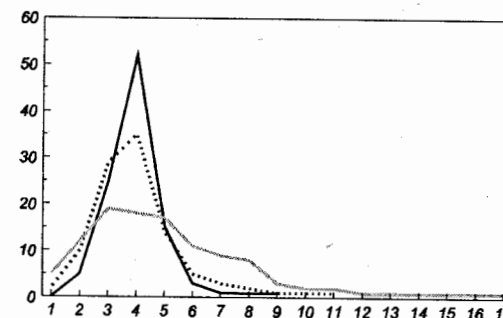


Рис. 22. Распределение кладок белого гуся о-ва Врангеля по размерам в наиболее благоприятные (чёрная сплошная линия), средние (прерывистая линия) и неблагоприятные (серая линия) годы. По оси абсцисс — число яиц, ординат — доля кладок (%)

Как мы уже говорили, гнездящиеся в высоких широтах гусеобразные в условиях короткого лета вынуждены начинать размножение как можно раньше, чтобы потомство успело начать летать до наступления холодов. Приступая к гнездованию, самки белых гусей используют преимущественно жировые запасы, накопленные во время зимовки и миграций. Соответственно, в наиболее суровых условиях, где повышены энергетические затраты, вследствие низких температур и напряженной ситуации с кормами, этих запасов просто не хватает на формирование большего числа яиц.

Однако, кладки из 4 яиц преобладают и в самые благоприятные годы, а доля кладок из 5 и 6 яиц всегда значительно меньше. Авторы указывают, что способность гусыни откладывать определенное число яиц — наследуемый признак и, очевидно, что краткость лета на о-ве Врангеля способствовала преимущественному закреплению способности к откладке именно 4 яиц. Известно, что каждое дополнительное яйцо означает продление периода размножения примерно на 34 часа (Кречмар, Сыроечковский, 1978), то есть у птицы, откладывающей пятое яйцо, на 20% повышается продуктивность, но возрастает и риск потерять 100% птенцов, в случае ранних холодов. Там где вероятность последних особо велика, подобный риск становится уже неоправданным. В общем, получается, что в данном случае, сокращение величины кладки, то есть снижение плодовитости, направлено на выполнение главной задачи, стоящей на острове перед белыми гусями — предельное сокращение периода размножения.

Помимо общего снижения плодовитости, для многих арктических видов характерна и значительная изменчивость этого показателя от года к году, в зависимости от конкретных условий. Собственно, как упоминалось, сокращение среднего числа яиц в кладках в неблагоприятные годы происходит и у белого гуся, вероятно, за счет перерасхода птицами своих энергетических запасов на другие нужды — на поддержание собственной жизнедеятельности. Наиболее впечатляюща изменчивость ежегодной плодовитости у хищников миофагов — белой совы и песца, но это связано не непосредственно с абиотическими условиями высоких широт, а с кормовой базой, и будет рассмотрено нами в других разделах.

В своем роде примечательно явление, установленное у овцебыков. При стабильной плодовитости отдельных особей, у них может варьировать репродуктивный возраст. Так, если гон происходит в неблагоприятных для популяции погодных и (или) кормовых условиях, то в размножение вступают самки, начиная с возраста около 3 лет. Если же условия благоприятны, то в этом процессе принимают участие и совсем молодые животные в возрасте около 1,5 лет. Соответственно, на следующий год, в период отела общая продуктивность популяции оказывается большей. Г. Д. Якушкин (1998) отмечает, что это способствует расселению овцебыков, формированию ими устойчивых популяций в новых для них условиях. В первые годы на новом месте размножение у них замедлено или вообще может отсутствовать, но после периода адаптации, когда звери уже становятся «привычными» к новым для них условиям, происходит «всплеск» размножения, в который вовлекаются фактически все способные к размножению самки, с самого минимального возраста.

С другой стороны, подобная стратегия может быть полезна в условиях свойственной высоким широтам цикличности погодных и связанных с ними прочих (в частности, кормовых) условий, когда периоды «плохих» лет чередуются с сериями вполне благоприятных сезонов. Приступив к особо активному размножению, популяция может сохранить его высокие темпы до тех пор, пока обстановка не станет менее благоприятной для выживания как молодых беременных самок, так и новорожденных телят, и далее вести себя более «скромно» и «сдержанно» до наступления очередного периода благоприятных лет.

Для растений, как мы уже упоминали, важной проблемой является недостаток тепла и времени для вызревания семян, существенно ограничивающий возможности семенного размножения в условиях высоких широт. Помимо уже рассмотренных нами стратегий и приспособлений, помогающих разрешить данную проблему (дозревание семян под снегом или на следующий год, ранняя вегетация и т.д.), особая роль среди арктических рас-

тений принадлежит так называемой *вегетативной подвижности* — клонообразованию путем укоренения различного рода побегов за счет способности закрепляться на субстрате растущими частями тела с помощью корней и ризоидов¹⁰. М.Т. Мазуренко (1986) рассматривает вегетативную подвижность как важнейшую форму приспособления к экстремальным условиям.

Важной предпосылкой развития вегетативной подвижности является склонность арктических растений к образованию стелющихся, шпалерных форм. При этом проявляться она может лишь дополнительным средством растения в борьбе за существование (своего рода страховкой на случай постоянных неудач с семенным размножением) или же достаточно специализированной, осуществляющейся с помощью специальных органов — надземных и подземных побегов, как это свойственно многим корневищным злакам, осокам, а также некоторым ивкам. По мнению М.Т. Мазуренко, второй вариант — это активная реакция растений на редуцирующее влияние среды. Следствием вегетативной подвижности является способность многих арктических видов к образованию сплошных одновидовых покровов (ивы, кассиопея, злаки, осоки).

В целом, в достаточно высокой Арктике, в том числе и в подзоне арктических тундр, вегетативное размножение преобладает над семенным. По способности к последнему произрастающие здесь виды растений делятся на *монофиты* (не проявляющие вегетативной подвижности и неспособные к вегетативному размножению) и *полифиты*, у которых эти способности достаточно выражены. К монофитам, помимо крайне малочисленных в Арктике однолетников, относятся также и подушечные формы, имеющие другие приспособления для выживания в экстремальной арктической среде.

В качестве еще одной особенности размножения растений, обусловленной арктическими условиями, можно рассматривать и преобладание ветроопыляемых (*анемофильных*) форм над *энтомофильными* — опыление которых происходит с помощью насекомых. Последний способ, ввиду крайней неустойчивости погодной обстановки и высокой вероятности затяжных похолоданий, снижающих активность насекомых, в любое время теплого периода, оказывается здесь не вполне надежным. На о-ве Врангеля энтомофильных видов может быть больше, чем где бы то ни было еще (ввиду описанной исключительности условий и связанным с ним богатством энтомофауны), но и здесь по числу видов преобладают анемофилы.

В общем, большинство населяющих Арктику организмов характеризуются определенной спецификой жизненных циклов или другими особенностями размножения и развития, которые часто оказываются достаточно сходными по своему смыслу, поскольку, несмотря на все разнообразие, направлены на повышение «стойкости» по отношению к краткости теплого периода и нестабильности погодных условий на его протяжении. Рассмотренными выше примерами, конечно же, не ограничивается многообразие адаптаций подобного типа, и многие их разновидности нам еще предстоит рассмотреть в других главах и разделах.

Экологические адаптации — местные миграции, использование убежищ, суточные ритмы и другое

К *экологическим адаптациям* обычно относят способствующие благополучному существованию в определенной среде особенности ценотических связей организмов (отношения с агентами неживой природы и другими организмами), их популяционных отно-

¹⁰ Вегетативная подвижность не является полным синонимом вегетативного размножения, так как последнее может осуществляться рассеиванием луковичек, укоренением листьев и т.д.

шений, а также направленные на повышение благополучия особенности поведения, иногда выделяемые в качестве *этологических* или *эколого-этологических* адаптаций. Эта категория адаптаций весьма условна и неоднородна, включая в себя самые разные приспособления, от особенностей суточных ритмов жизни до специфики трофических связей и местных сезонных миграций.

Один из типов экологических адаптаций — использование различного рода убежищ и выбор наиболее благоприятных местообитаний на определенных циклах своего развития или в определенные периоды жизни. Отчасти это приближается к описанной нами «стратегии бегства», отличаясь тем, что в данном случае организмы не всю свою жизнь проводят в выбранных местообитаниях, а кроме того, во многих случаях не довольствуются предоставляемой окружающей средой выбором и оптимизируют ее, сами создавая убежища. В целом подобный способ выживания уже нельзя отнести к пассивной стратегии. Скорее это следует интерпретировать как достаточно активное поведение, направленное на выбор оптимальных местообитаний и создание максимально благоприятных условий на тех или иных стадиях жизненного цикла.

Целый ряд хороших примеров подобного поведения демонстрируют столь многочисленные и чрезвычайно важные в тундровых сообществах типолоидные двукрылые. Так, самки комаров-долгоножек откладывают яйца в наиболее прогреваемые микростанции — на поверхность обнаженного или частично задернованного грунта, то есть на поверхности тундровых пятен. Личинки также придерживаются хорошо прогреваемых приповерхностных слоев дернины и грунта, но с возрастом меняют места своей локализации, выбирая условия, наиболее подходящие для соответствующей фазы развития, вследствие чего в пятнистых, например, тундрах наблюдается четкая микробиотопическая привязанность определенных фаз и возрастных стадий (Ланцов, Чернов, 1987), как показано на рис. 23.

Еще дальше в плане использования убежищ пошла другая группа типолоидных двукрылых, а именно зимние комары-трихоцериды, активно использующие норы леммингов, в которых протекает большинство фаз их жизненного цикла. Вне норы происходит лишь роение самцов, а спаривание осуществляется уже в норе, что создает определенную гарантию на случай неблагоприятных погодных условий. При этом, в случае достаточно низких температур зимние комары вообще «обходятся» без роения, то есть оно стало у них необязательной фазой цикла, реализующейся только при подходящих погодных условиях. Яйца откладываются обычно вблизи основания боковой стенки норы, а личинки концентрируются среди экскрементов и растительных остатков, накапливающихся на «полу». Для окукливания же они мигрируют в боковые стенки и свод норы, где ниже влажность и лучше прогрев (Ланцов, Чернов, 1987).

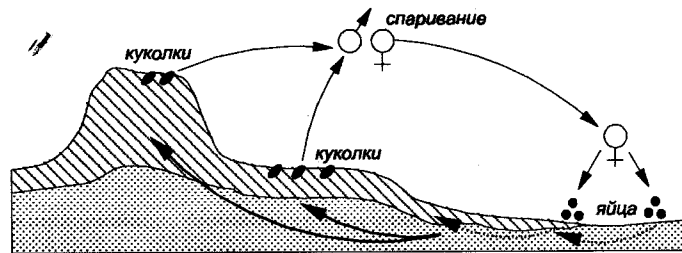


Рис. 23. Схема микробиотопической локализации фаз жизненного цикла комаров-долгоножек в пятнистых тундрах с моховыми валиками (по: Ланцов, Чернов, 1987).

Пунктирные стрелки — перемещения личинок 1-го и 2-го возрастов, сплошные жирные стрелки — перемещения личинок со 2-го возраста, точечная штриховка — минеральный грунт, косая штриховка — моховая дернина

К описанным явлениям близки и характерные для беспозвоночных периодические, в том числе и суточные, миграции в поисках оптимальных микроместообитаний, которые часто оказываются нерегулярными, а подчинены текущим погодным условиям. Мы уже упоминали скопления ногохвосток на прогретых поверхностях камней или на поверхности снежников в весенний период. Аналогичным образом ведут себя и многие другие беспозвоночные. При этом критическим для них может быть не только недостаток тепла, но и его избыток, приводящий к иссушению, что также заставляет членистоногих менять микростанции или ярусы своего обитания. Известно, например, что личинки зимних комаров трихоцерид способны уходить в почву на 35 см, спасаясь тем самым от подобных воздействий, периодически возникающих в летнее время (Ланцов, Чернов, 1987).

Еще более активно ведут себя остающиеся в Арктике на «зимовку» позвоночные, которые не «ждут милости от природы», а самостоятельно обустроиваются в арктической среде, используя «рукотворные» подснежные убежища. При этом характерной тенденцией является уход под снег на стадии рождения и роста детенышей. К подобной тактике прибегают белые медведи, самки которых рожают в подснежных берлогах, в которых проводят и первые 2—4 месяца жизни медвежата. Кольчатая нерпа устраивает подснежные хатки на поверхности льда, отчасти напоминающие по конструкции бобровые, располагающиеся обычно вблизи гряд торосов, где накапливается достаточно мощный слой снега. Несомненная выигрешность использования подобных убежищ заключается в том, что внутри них, за счет высоких теплоизоляционных свойств снега поддерживаются не только довольно благоприятные температурные, но и достаточно стабильные условия, какие в Арктике животным подобных размеров трудно отыскать даже в самый теплый период, на протяжении которого всегда существует вероятность похолоданий, снегопадов и т.д., что крайне неблагоприятно сказалось бы на выживании потомства этих видов, если бы они «вздумали» рождать в летнее время (для нерпы существенным фактором является и относительная стабильность ледового покрова — хатки устраиваются на припае).

Кольчатые нерпы, в результате, предпочли использование подснежных убежищ дальним миграциям, которые свойственны обычно у берегов о-ва Врангеля тюленю-лахтаку или морскому зайцу. Это еще один пример того, как даже близкие виды приспособляются к жизни в Арктике совершенно различными способами.

Подснежное размножение «практикуется» и арктическими грызунами — леммингами, организующими себе на зимний период двойную защиту. Во-первых, весь зимний период они проводят под снегом, где, на глубине 0,5—0,7 м температура может превышать наружную на 20°. Во-вторых, под защитой снежного покрова они устраивают гнезда из различных растительных остатков, часто с использованием пуха и перьев птиц, меха животных и т.д., теплоизоляционные свойства которых, по данным Масдена (1964), оказываются в 1,5 раза выше таковых собственного меха зверьков. В результате, температура внутри лемминговых гнезд в разгар зимы может составлять до 10°. Ясно, что само по себе обитание грызунов под снегом в зимний период особой специфики не представляет. Главное же то, что лемминги не просто переживают под снегом наиболее неблагоприятный период года, но и активно в это время размножаются. По общему мнению большинства исследователей, зимнее размножение в жизни грызунов имеет гораздо большее значение, по сравнению с летним — с ним, в частности связаны резкие повышения численности популяций. Вообще, зимний период оказывается для этих зверьков наиболее благоприятным, вследствие относительного постоянства условий под снегом, защищенности от хищников и т.д. Помимо леммингов, подснежное размножение свойственно, например, и узкочерепной полевке, отсутствующей на о-ве Врангеля, но успешно освоившей материковые тундры. По мнению С.С. Шварца (1966), именно подснежное размножение позволило этим грызунам успешно освоить тундру и успешно размножаться

вне зависимости от крайне переменчивых и грозящих всяческими погодными катаклизмами условий арктического лета.

По общему мнению, столь полезная в условиях Арктики особенность биологии как подснежное размножение, возникла явно не как результат приспособления к собственно тундровым условиям. Происхождение копытных леммингов и узкочерепной полевки связано со степными ландшафтами, причем в степях до сих пор представлен особый подвид последней, также способный к подснежному размножению. Очевидно, что, появившись в степях в качестве дополнительной возможности поддержания стабильности популяции, подснежное размножение оказалось именно той чертой, которая дала этим видам максимальную выгоду в тундровых условиях, где окончательно закрепилась и развилась, превратившись в необходимое условие существования. То есть, в данном случае мы имеем дело с особо ярким примером роли преадаптаций в освоении арктических ландшафтов.

Фактически, в образе жизни данных грызунов мы находим две адаптивные особенности — сам по себе подснежный образ жизни, как приспособление к противостоянию низким температурам, свойственный многим видам не только арктических, но и умеренных широт, а также активное подснежное размножение, что является уже более узкой адаптацией, особо выгодной именно в Арктике, с ее непредсказуемым летом. За все эти выгоды леммингам приходится «расплачиваться» зависимостью от распределения снежного покрова, и они, подобно многим тундровым растениям, концентрируются в зимний период по местам максимального снегонакопления — по ложбинам, долинам, подножьям склонов.

Во временных снежных убежищах в периоды особо сильных пург и прочих подобных явлений «скрываются» также песцы и самцы белых медведей. В результате из всех арктических видов позвоночных, по очевидным причинам, некуда деваться от непосредственного воздействия жесткости зимней погоды лишь обитающим на островах копытным — северному оленю и овцебыку, у которых развиваются адаптации иного, как морфофизиологического, так и эколого-поведенческого плана.

О первых мы уже говорили, а что касается вторых, то, например, для овцебыков характерны сезонные миграции в сочетании с изменениями активности. В теплый период они могут достаточно широко кочевать по наиболее богатым пастбищам, где очень интенсивно питаются, накапливая жировые запасы к зиме. В зимний же период они концентрируются на более или менее обдуваемых участках, где глубина снежного покрова не превышает 20 см, а обычно гораздо меньше, вплоть до наличия обширных пространств обнаженных поверхностей. Здесь относительно бедный растительный покров, то есть места не особо кормные, но добыть корм овцебыкам значительно легче (при глубине снега свыше 20 см их питание становится неэффективным — добывается мало, и добытое не покрывает энергетических затрат на пробивание наста и разгребание снега). До предела сокращается также двигательная активность животных. Овцебыки не совершают длительных перемещений и вообще стараются не делать лишних движений, дабы сэкономить с трудом добытую скудную энергию.

По наблюдениям Г.Д. Якушкина (1998) на Таймыре, в зимний период уровень кормодобывающей деятельности овцебыков резко снижается, по сравнению с бесснежным периодом, что связывается автором с экономией энергоресурсов.

В местах зимнего выпаса стад высота снежного покрова, обычно, в два раза ниже, чем средняя для местности, и колеблется около 16 см. Во время кормежки звери наносят два-три удара по насту то левым, то правым копытом, разгребают снег копытом и мордой, поедают корм в образовавшейся лунке, затем делают несколько шагов и делают новую лунку. Подобным образом, за восемь месяцев зимнего периода, среднее стадо в количестве 20—25 особей использует 5—6 тыс. га общей площади, в пределах которой непосредственно кормление происходит только на 25—50%. То есть, взрослый овцебык за весь этот период довольствуется примерно 60 гектарами площади активного выпаса.

У арктических растений ряд важных адаптивных черт связан с экологией опыления, которой именно на о-ве Врангеля был посвящен целый цикл исследований Е.А. Тихменева с соавторами (1974 и др.). Так, в отношении ветроопыляемых видов установлено, что подавляющее их большинство характеризуется дневным типом цветения. Причем интенсивность раскрытия цветков и выдвигания пыльников определяется суточным ходом температур. Его максимум приходится на наиболее теплые, как правило, околополуденные, часы¹¹. Однако, при сдвиге температурных максимумов происходит и временное смещение интенсивности цветения, вплоть до того, что при особо благоприятных условиях цветки могут быть открыты и ночью. В случае затяжной непогоды анемофильные арктические растения способны к длительному «выжиданию» благоприятных для цветения условий, при наступлении которых происходит массовое цветение, так что некоторые виды полностью отцветают за 1—2 суток. Далее, наблюдения показали, что для большинства ветроопыляемых растений острова, наряду с перекрестным опылением (*аллогамией*), в качестве резервного способа может выступать и *автогамия* — самоопыление.

Среди энтомофильных растений, опыляемых насекомыми, также преобладают виды с дневным типом цветения, суточный ритм которого тесно сопряжен с ходом температур, вследствие чего большинство цветков открывается в наиболее теплые околополуденные часы. Более обширна среди энтомофилов, по сравнению с анемофилами, группа растений с утренним типом цветения, массовое распускание цветков которых происходит с 6 до 10 утра. Однако и у них длительный период низких температур вызывает смещение массового распускания на наиболее теплые часы. Кроме того, в холодные пасмурные дни, когда активность насекомых резко снижается, удлиняется срок жизни цветков. Наконец, многие из энтомофильных растений также способны к автогамии.

Автогамия, будучи в большинстве случаев резервным способом опыления, у некоторых арктических видов из семейств маковых, лютиковых, камнеломковых и сложноцветных стала облигатной или почти облигатной, то есть превратилась в основной способ опыления. Это снижает генетическое разнообразие, что не всегда благоприятно сказывается на популяции, но страхует от погодных сюрпризов. У аллогамных видов успешность самого завязывания плодов подвержена резким колебаниям, в зависимости от погодных условий в период опыления. У автогамов же оно всегда приближается к 100%. Кроме того, для энтомофилов автогамия дает возможность сэкономить на производстве нектара, который практически отсутствует у склонных к самоопылению представителей названных выше семейств.

Подводя итоги своим исследованиям, Е.А. Тихменев (1974) в качестве общих приспособительных особенностей арктических как анемофильных, так и энтомофильных растений, называет их преобладающее стремление к смещению распускания цветков на наиболее теплое время, способность к автогамии, а также длительно сохраняющуюся чувствительность рыльца, что повышает вероятность опыления в случае затяжной непогоды.

И наконец, стоит упомянуть еще об одной общей для многих арктических организмов адаптивной особенности (при том, что конкретные примеры экологических и поведенческих адаптаций можно перечислять очень долго) — очень многие из них проявляют значительную эврибионтность или «поливалентность» по отношению к одному или нескольким факторам среды. Среди настоящих арктических видов очень редко встречаются узко специализированные во всех отношениях формы. Большинство же из них способно населять более или менее широкий спектр местообитаний (*эвритопность*), питаться достаточно разнообразной пищей (*полифагия*) и т.д., причем проявляться

¹¹ Низкие температуры сокращают период жизнеспособности пыльцы и вероятность оплодотворения, однако столь же губительно может быть и прямое солнечное освещение, при котором гибель пыльцевых зерен наступает через 1—4 часа, против 6—10 часов в пасмурную погоду или в тени.

подобная «поливалентность» может в самых разных аспектах. Например, в том, что энтомофильные растения «пользуются услугами» весьма широкого круга насекомых-опылителей. Более подробно эти и подобные им вопросы будут рассмотрены нами в разделах о биотопическом распределении и биоценологических связях организмов.

Физиологические механизмы противостояния низким температурам

В предыдущих разделах мы рассмотрели немало морфологических, поведенческих и прочих приспособлений, направленных на обеспечение жизнедеятельности организмов в условиях низких температур. Каждое из них, однако, обладает определенной ограниченностью и не способно само по себе достаточно надежно защитить от переохлаждения и замерзания. Вследствие этого большинство арктических видов применяют комплексную, «многоэшелонную» защиту от холода, используя одновременно несколько механизмов противостояния низким температурам. Важнейшим элементом этой защиты являются адаптивные механизмы тканевого, клеточного и молекулярного уровня, которые могут быть объединены в категорию физиологических адаптаций.

По большому счету, в процессе эволюции сформировались два основных типа температурных адаптаций (неважно, идет ли речь о приспособлении к низким или высоким температурам). Первый сводится к компенсации влияния температуры, когда температура тела, а следовательно, и скорость биохимических процессов, меняется в соответствии с температурой окружающей среды. Приспособления же направлены на сглаживание экстремальных влияний температуры. Этот тип адаптаций свойствен подавляющему большинству организмов.

Второй же тип выработался у сравнительно небольшой группы животных, называемых гомойотермными, и заключается в поддержании постоянной температуры тела. Этот путь совершеннее, поскольку избавляет от необходимости постоянной перенастройки отдельных биохимических и физиологических процессов. Однако, сама гомойотермия достигается ценой очень больших энергетических затрат, в связи с чем следует упомянуть высказывание К.П. Иванова о том, что у теплокровных животных даже в покое жизнь представляет собой очень тяжелую работу.

В принципе, в условиях низких температур, у гомойотермных организмов, к которым, собственно говоря, относятся лишь птицы да млекопитающие, для поддержания требуемой им постоянной температуры тела необходимо минимизировать теплопотери и максимизировать теплопродукцию. Первое достигается уже рассмотренными нами способами — развитием хорошо изолирующих покровов, оптимальной формы тела, использованием убежищ, снижением двигательной активности.

Что же касается второго, то одним из способов повышения теплопродукции является увеличение потребления пищи в холодный период года, свойственное зимующим в высоких широтах видам. Однако большинство видов птиц и многие млекопитающие в зимний период не могут обеспечить себя достаточным количеством пищи и вынуждены временно покидать высокие широты. Мы уже упоминали о том, что такой способ избежать бескормицы и прочих «неудобств» зимнего периода, как спячка, в Арктике не годится из-за слишком длинного зимнего периода. Не едят зимой лишь самки белых медведей в берлогах, но проводят они в них не более 3—4 месяцев. Отметим также хорошо известный факт, что именно отсутствие корма, а не низкие температуры сами по себе, часто являются непосредственным фактором, вынуждающим животных совершать се-

зонные миграции. Так, при большом количестве и доступности леммингов, на о-ве Врангеля остаются зимовать белые совы, известны случаи перезимовки пуночек в поселке, где они имеют возможность кормиться отбросами¹².

Помимо чисто количественного увеличения потребления пищи, известны и более тонкие, биохимические механизмы сезонного повышения теплопродукции у гомойотермных животных, связанные с усилением окисления жирных кислот и изменением их состава, что обеспечивает получение большего количества энергии из одного и того же количества корма.

В общем, зимующие в Арктике гомойотермы к зиме оказываются достаточно хорошо защищены от низких температур за счет сезонного изменения теплоизолирующих свойств покровов и перестройки некоторых звеньев метаболизма. В результате же получается, что значительное похолодание в летнее время, когда они сравнительно «беззащитны», может оказаться для гомойотермов более губительным, нежели гораздо более низкие температуры в зимний период.

Пойкилотермные животные, равно как и растения, не нуждаются в постоянной температуре тела, и их главными задачами в Арктике являются обеспечение протекания жизненно важных биохимических процессов при низких температурах и предотвращение замерзания (притом, что наиболее примитивные формы способны переносить полное замерзание, равно как и высыхание, возвращаясь к жизни при оттаивании или увлажнении). Большинство арктических животных и растений характеризуются очень низкими температурными порогами активности и стойкостью к замерзанию. Характерным примером этого могут служить типулиды, самцы которых могут быть активны при температуре -5° , а личинки способны переносить замерзание покровов тела и мышц (Ланцов, Чернов, 1989).

Как указывает Н.Д. Озернюк (1992), главная опасность низких температур для живых организмов — проникновение или образование кристаллов льда в жидкости тела. Одним из механизмов устойчивости к предельно низким температурам является образование льда во внеклеточных жидкостях, что предотвращает дальнейшее понижение температуры. Это, конечно, вызывает переход части воды из клеток в межклеточную среду и некоторую деформацию клеток и клеточных структур, но оказывается менее опасным, нежели образование внутриклеточного льда. Подобным способом, например, выживают в Арктике литоральные моллюски, способные переносить снижение внешней температуры до -20° . При этом у них замерзает около 70% жидкостей тела, но только внеклеточных, а в клетках кристаллов льда не образуется (Kanwisher, 1955).

Наиболее же интересным механизмом устойчивости к низким температурам заслуженно считается действие *биологических антифризов* — веществ, способных понижать температуру замерзания биологических жидкостей.

Впервые обнаружены они были у антарктических рыб, обитающих в водах с температурой от $-1,4$ до $-2,2^{\circ}$, притом, что большинство рыб умеренных широт замерзает при $-0,8$. Было установлено, что низкая точка замерзания определяется присутствием практически во всех жидкостях тела веществ гликопротеидной природы, составляющих около 3,5% от веса жидкостей. В дальнейшем у рыб, обитающих в полярных широтах, были обнаружены и антифризы пептидной природы и иные. У насекомых же, как было выяснено, их функцию выполняют преимущественно многоатомные спирты — глицерин, сорбит, маннит.

¹² В ряду подобных фактов стоят и известные случаи круглогодичного обитания сравнительно южных видов птиц в умеренных широтах, в том числе и случаи благополучной перезимовки в подмосковном лесу волнистых попугайчиков и т.д.

Известно два основных механизма действия биоантфризов. Первый, свойственный низкомолекулярным соединениям, определяется тем простым фактом, что чем больше частиц, независимо от их природы, присутствует в растворе, тем меньше у молекул воды возможности формировать зародыши кристаллов льда. Высокомолекулярные гликопротеидные соединения понижают температуру замерзания другим способом — адсорбируясь на кристаллах льда, они не дают им расти. У насекомых же, кроме того, были обнаружены и особые вещества, наоборот, инициирующие образование кристаллов льда во внеклеточных жидкостях. Это препятствует дальнейшему охлаждению, которое могло бы привести к спонтанному образованию льда внутри клеток и гибели организмов.

Аналогичные механизмы, то есть использование антфризов, свойственны и растениям, действующим в этом качестве простейшие сахара, затрудняющие кристаллизацию. Морозостойкость арктических растений, многие из которых сохраняют зимой вегетативные органы, основана на их способности к быстрому накоплению растворимых сахаров за счет распада нерастворимого крахмала, при существенных снижениях температуры. Кстати, то же самое затрудняет и испарение влаги, то есть является и приспособлением для переживания периодов ее дефицита, с которым растения Арктики могут сталкиваться весной и в разгар лета¹³.

Возвращаясь к пойкилотермным животным, мы можем констатировать, что они могут быть достаточно защищены от предельного воздействия низких температур, то есть от замерзания. Однако остается еще проблема нормального протекания метаболизма, при сравнительно низких температурах тела, ввиду того, что она зависит от температуры окружающей среды, а не поддерживается на сравнительно постоянном уровне, как у гомойотермов. Мы уже рассматривали различные морфологические и поведенческие ухищрения, позволяющие отчасти снизить отрицательные эффекты низкой температуры среды, за счет более эффективного использования солнечного тепла. Однако главным механизмом, позволяющим подобным животным существовать в арктической среде, представляется явление так называемой *температурной компенсации*, заключающееся в том, что у животных, обитающих при низких температурах, энергетический метаболизм оказывается выше, при расчете на одинаковую температуру, чем у более теплолюбивых. Температурная компенсация обнаружена у многих обитателей полярных широт и рассматривается как общий тип адаптаций к низким температурам, проявляясь на трех уровнях — тканевом, клеточном и молекулярном. На первом оно может выражаться в увеличении содержания красных мышечных волокон, на втором — в увеличении массы митохондрий, а на третьем — в повышенном содержании дыхательных ферментов (цитохрома С)¹⁴, что в совокупности (или по отдельности) обеспечивает более высокий уровень метаболизма, создавая приемлемые условия для протекания жизненно важных биохимических процессов.

¹³ Вообще воздействие крайне низких температур и недостатка влаги имеют много общего — и при увядании и при образовании ледяных кристаллов растение, прежде всего, страдает от обезвоживания цитоплазмы.

¹⁴ Это явление (повышенное содержание дыхательных ферментов) было наиболее загадочным, поскольку очевидно, что низкие температуры отнюдь не способствуют повышению интенсивности синтеза соответствующих белков; наконец было выяснено, что дело заключается в более длительном времени существования каждой белковой молекулы, выполняющей роль фермента, до ее распада, что и обеспечивает их более высокую концентрацию.

Фотосинтез в высоких широтах

Фотосинтез растений, являющийся базовым процессом для современной земной жизни, естественным образом зависит от режима освещения и освещенности, а так же, как и любой иной биохимический процесс, от температурных условий. В связи с этим особенности фотосинтеза арктических растений давно вызывают особый интерес у физиологов, в силу весьма специфических условий в области их произрастания, для которой характерен короткий вегетативный период с низкой температурой и непрерывной инсоляцией. Специально исследовались фотосинтетические процессы, равно как и строение фотосинтетического аппарата, и непосредственно на о-ве Врангеля (Т.В. Герасименко и др.). При этом были выявлены такие его черты, которые мы должны обязательно упомянуть, коль уж завели речь о главных приспособлениях организмов к существованию в Арктике.

Хорошо известно, что углекислородный газообмен растений складывается из поглощения углекислоты на свету в процессе фотосинтеза и ее выделения в процессе дыхания. Для арктических же растений было установлено, что в условиях круглосуточного освещения все они, независимо от систематической принадлежности, происхождения и прочих обстоятельств, способны поглощать углекислоту все 24 часа. При этом ночной фотосинтез может обеспечивать 20—30% суточной продукции.

Оптимальная температурная зона фотосинтеза растений о-ва Врангеля оказалась соответствующей 20—30° на поверхности листовой пластинки, что соответствует условиям в полуденные часы, при благоприятной погоде. Однако растения сохраняют способность к фотосинтезу и при низких, в том числе и отрицательных (!) температурах. Особо же интересно, что активный фотосинтез продолжается у них при весьма высоких температурах, порядка 40—50°, которые могут держаться на поверхности листьев по несколько часов. В общем, получается, что диапазон оптимальных для фотосинтеза температур у арктических растений, по сравнению с растениями более южных широт, не смещается в сторону более низких значений, как этого можно было ожидать, а расширяется.

Благодаря двум названным обстоятельствам, растения арктической тундры о-ва Врангеля получают возможность максимально использовать короткий вегетационный период, не приостанавливая и существенно не снижая интенсивности фотосинтеза ни днем, ни ночью, ни в заморозки, ни в исключительную «жару».

Круглосуточное освещение в летний период обусловило преобладание в Арктике светолюбивых растений с относительно небольшим содержанием хлорофилла, а потому окрашенных, преимущественно, в светло-зеленые тона. При этом по сравнению с другими природными зонами среди растений тундр очень невелик разброс значений содержания хлорофилла, при том, что его минимум, отмеченный у камнеломки *Saxifraga platycephala* и некоторых других видов, близок к значениям, характерным для светолюбивых обитателей экстрааридных пустынь. Разные авторы объясняли низкое содержание хлорофилла у арктических растений разными причинами — ограничением биосинтеза низкими температурами, недостатком азота, специфическим световым режимом, для которого характерна значительная контрастность. Так, на о-ве Врангеля, в ясную погоду, при максимальных высотах солнца, приток суммарной радиации может достигать очень высоких значений, что, при большом содержании хлорофилла, могло бы вызвать фотодинамическое разрушение хлоропластов и лишение их активности. Подобная перспектива не грозит только тем растениям, которые никогда не испытывают недостатка во влаге, в связи с чем обитатели наиболее увлажненных стаций могут содержать больше хлорофилла и соответственно иметь более насыщенную зеленую окраску.

Другой особенностью фотосинтетического аппарата растений тундры является активная выработка ими и высокое содержание в хлоропластах антоцианов и каротиноидов — фиолетовых, красных и желтых пигментов, выполняющих функцию защитного экрана против избыточной ультрафиолетовой радиации. Типично не просто высокое содержание этих пигментов, но и очень высокое отношение их количества к таковому хлорофилла — более высокие значения известны только для крайних светолюбив Памира, обитающих в условиях чрезвычайно высокой инсоляции.

Отметим также, что, помимо защитной функции, у каротиноидов есть и иная функция. При слабой освещенности они включаются в дополнительные сборщики энергии, компенсируя тем самым существующий из соображений безопасности недостаток хлорофилла.

Низкое содержание хлорофилла и значительная доля каротиноидов среди пигментов фотосинтетического аппарата — характерные признаки светолюбия. Однако, как отмечают Т.В. Герасименко с соавторами (1989 и др.), у многих растений о-ва Врангеля существуют особенности, указывающие на их способность эффективно использовать и слабый свет. К таковым относятся увеличенные размеры пластид, а также очень высокий угол наклона так называемых световых кривых — отражающие увеличение интенсивности фотосинтеза с увеличением освещенности. В связи с этим, по мнению названных авторов, по отношению к арктическим растениям правильнее говорить не об их светолюбии, а о довольно оригинальном сочетании свойств светолюбия и теневыносливости, что, очевидно, является оптимальным в высоких широтах, с их резкими контрастами освещенности.

При всех названных общих чертах тундровые растения, тем не менее, существенно различаются по ряду параметров, характеризующих процесс фотосинтеза.

Во-первых, довольно существенными могут быть различия их реакции на увеличение освещенности. Так, на острове Врангеля большинство кустарников и кустарничков имеют плато насыщения, при сравнительно низких уровнях освещенности, то есть, при повышении освещенности интенсивность их фотосинтеза сначала растет, но довольно быстро перестает увеличиваться с дальнейшим увеличением освещенности, оставаясь постоянной. Некоторым же злакам, бобовым, сложноцветным свойственна линейная зависимость — интенсивность фотосинтеза у них увеличивается вплоть до максимальной освещенности. Выделяется и промежуточная группа (синюхи, клайтония, осока блестящая и др.), у которой плато все-таки есть, но при очень высоких значениях освещенности.

Далее, растения о-ва Врангеля могут быть разделены на высокоассимилирующие, у которых интенсивность фотосинтеза (скорость поглощения углекислоты) превышает 150 мг на 1 г сухой массы в час, и низкоассимилирующие, у которых она существенно ниже. В группу высокоассимилирующих видов входят, преимущественно, представители относительно продвинутых семейств — бобовых, сложноцветных. Наиболее же низкоассимилирующими являются вечнозеленые кустарники, мхи и лишайники. В целом, распределение величины интенсивности фотосинтеза более соответствует распределению растений по жизненным формам, нежели по таксономическим группам. Любопытно, однако, что в пределах групп растений близких жизненных форм наиболее высокоассимилирующими являются арктические и арктоальпийские виды, тогда как более южные, гипоарктические и бореальные формы, характеризуются низкой интенсивностью фотосинтеза.

Тем не менее, среди доминант тундровых сообществ преобладают виды, низкоассимилирующие с длительно живущим листовым аппаратом, невысокими требованиями

фотосинтетического аппарата к свету и протяженной зоной температурного оптимума. Очевидно, что это как раз пример «успешного применения» «пассивной» стратегии. Однако есть на острове и весьма широко распространенные и обильные виды с высокими скоростями фотосинтеза, что, по мнению цитированных авторов (Герасименко, Швецова, 1989 и др.), не позволяет говорить об общем снижении интенсивности фотосинтетического процесса в арктических тундрах.

В целом, подводя итоги своим исследованиям на о-ве Врангеля, названные выше авторы приходят к выводу, что при несомненном наличии некоторых общих особенностей, у арктических растений не выработано единого типа реакций на уровне фотосинтетического аппарата. Они демонстрируют разные жизненные стратегии, различаясь по интенсивности фотосинтеза и проявляя себя «спринтерами» или «стайерами» в соответствии с темпом и скоростью накопления биологической продукции.

Главная же адаптивная черта свойственного арктическим растениям фотосинтетического процесса заключается не в снижении или повышении его интенсивности, а в приобретении им широкой толерантности по отношению к свету и температуре, способности достигать высоких скоростей при низких температурах. Это позволяет им максимально использовать как ночное освещение, так и сравнительно редкие благоприятные погодные ситуации.

* * *

После нашего, пусть и далеко не полного, обзора путей и вариантов приспособления организмов к существованию в экстремальных условиях арктических широт, мы можем сделать несколько важных выводов.

Во-первых, совершенно ясно, что разные организмы в одном и том же месте, к одним и тем же условиям могут приспосабливаться весьма различными способами. Причем это касается не только таксономически далеких форм, но и весьма близких родственников (разные стратегии тюленей и т.д.). Это говорит о несостоятельности довольно многочисленных в недавнем прошлом попыток установить сходство комплексов адаптаций к одинаковым условиям у разных видов и групп организмов. Применительно к Арктике это выразилось в том, что С.М. Успенский пытался обосновать существование жизненной формы «арктическое животное», включающей самые разные населяющие высокие широты виды, якобы обладающие подобным сходством (параллельно появились и аналогичные концепции жизненных форм — «пустынного животного» и др.). Нет сомнений, что выделение подобных «жизненных форм» весьма проблематично даже в пределах одного класса позвоночных.

Во-вторых, мы могли убедиться, что очень часто у одного вида по отношению к одному фактору существует не одно приспособление, а целый комплекс адаптаций, от биохимических и физиологических до поведенческих, образующих как бы многоуровневую защиту от одного вида неблагоприятных воздействий. Особо характерно развитие подобных многоуровневых комплексов для защиты от низких температур. Это свидетельствует о том, что ни один из способов защиты от дефицита тепла не является в Арктике достаточно эффективным — все они, в той или иной мере, ограничены. И только многоуровневая, комплексная защита обеспечивает возможность выживания.

Далее, следует обратить внимание еще на одно важное обстоятельство, давно уже отмеченное исследователями арктической природы. Заключается оно в том, что у арктических растений и животных практически отсутствуют какие-либо оригинальные адап-

тации, которые были бы свойственны только им. Все они, как правило, хотя, может быть, и не в столь совершенной форме, наблюдаются у организмов, населяющих другие ландшафты — таежные, высокогорные, степные и т.д. Это, как мы неоднократно отмечали в предшествующих разделах, свидетельствует о том, что в освоении арктических ландшафтов разными группами растений и животных огромную, если не первостепенную роль сыграла их преадаптированность, то есть наличие адаптаций, выработанных как приспособления к обитанию в иных ландшафтах, но оказавшихся крайне полезными в сравнительно молодой арктической среде. Недаром, как мы увидим в дальнейшем, значительная доля флоры и фауны беспозвоночных высоких широт приходится на выходцев из горных ландшафтов, где они задолго до формирования современной тундровой зоны приобрели холодостойкость, лабильность жизненных циклов, защитные приспособления от повышенной ультрафиолетовой радиации.

Наиболее же ярким примером преадаптированности к арктическим условиям являются такие примитивные растения как почвенные водоросли, а также более сложно организованные лишайники и, отчасти, мхи. Сравнительно невысокий уровень организации этих групп позволяет им относительно спокойно переносить резкие перепады температур и увлажнения, порой приводящие к их промерзанию или высыханию, и возобновлять жизнедеятельность при возвращении этих условий к норме. Эти «врожденные» свойства оказались весьма полезными в Арктике, где эти группы являются вполне процветающими и если в тундрах они еще испытывают конкуренцию со стороны цветковых растений, то на «пределе жизни», в полярных пустынях, водоросли и лишайники абсолютно господствуют в растительном покрове.

Как мы уже знаем, названные выше основные преадаптации водорослей и лишайников являются отражением «пассивной» стратегии этих групп в освоении ландшафтов с экстремальными условиями. При этом нетрудно сообразить, что такие свойства как способность временно приостанавливать жизнедеятельность или существенно снижать ее интенсивность в неблагоприятные периоды, варьировать протяженность фаз жизненного цикла, растягивать или интенсифицировать рост в зависимости от условий, и прочие «способности», которые мы относим к категории «пассивных» приспособлений, выражающихся в подчинении условиям и экономии всех ресурсов, могут быть свойственны как раз организмам, стоящим на относительно невысокой ступени эволюционного развития. У более сложно организованных, более продвинутых в эволюционном плане форм, возможности подобного «поведения» существенно ограничены. Происходящее в процессе эволюции усложнение организации направлено на повышение автономности организма, что оказывается выгодным в относительно благоприятных условиях, но требует непомерных энергетических и прочих затрат там, где они соответствуют пределу возможного существования жизни.

В общем, получается, что оптимальной в высоких широтах оказывается «пассивная» стратегия, для реализации которой наибольшими возможностями обладают относительно примитивные группы организмов. Прямым следствием этого является (неоднократно описанная Ю.И. Черновым) особенность состава арктических флоры и фауны, а также структуры растительности и животного населения, в которых все ведущие позиции принадлежат именно подобным таксонам. Так, в растительном покрове мхи и лишайники нигде более не имеют столь высокой значимости и не являются столь серьезными конкурентами цветковых растений. Среди двукрылых насекомых в тундрах безраздельно господствуют представители их наиболее примитивных семейств — типулиды и хириноиды. Что касается птиц, то тундры и полярные пустыни — это единственные

ландшафты, в которых воробьиные теряют свои ведущие позиции, уступая их более примитивным ржанкообразным. И т.д. и т.п. Это все, конечно, не совсем уж так просто, и более подробно мы рассмотрим все это в разделе об особенностях таксономического состава арктической биоты. Пока же лишь отметим, что из всех потенциальных обитателей высоких широт, имеющих те или иные преадаптации, позволяющие им рассчитывать на благополучное выживание и процветание в арктической среде, в действительности успешно осваивают эту среду, прежде всего, те формы, у которых наиболее совершенны «пассивные» приспособления. А это, преимущественно, представители относительно примитивных, то есть сравнительно древних таксонов. В результате получаем некий парадокс, заключающийся в том, что одни из самых молодых ландшафтов оказываются населены, прежде всего, относительно древними и примитивными таксонами, тогда как представители более молодых и продвинутых таксонов, хотя и могут быть также вполне процветающими, единичны¹⁵.

Другая сторона этого явления заключается в том, что если речь идет об активных адаптациях, то к ним наиболее «способными» оказываются представители наиболее эволюционно продвинутых таксонов. В результате, в арктической флоре и фауне последние оказываются представлены, хоть и скромнее, чем наиболее архаичные, но существенно лучше, нежели таксоны «среднего уровня». Так, среди птиц, в тройку ведущих отрядов наравне с относительно примитивными ржанкообразными и гусеобразными, входят и наиболее продвинутые воробьиные, тогда как полностью отсутствуют кукушки, голуби и прочие «промежуточные» группы. То же самое мы наблюдаем и среди двудольных цветковых растений, наиболее богатыми семействами которых являются относительно примитивные крестоцветные, гвоздичные, а также сложноцветные, находящиеся на вершине их эволюции.

Еще раз подчеркнем, что дело тут не в самом возрасте и эволюционной продвинутости таксона, а в том, к какому типу адаптаций он наиболее предрасположен и какую из двух основных стратегий освоения экстремальных условий — «пассивную» или «активную», он более способен реализовать. В суровых, но не предельных условиях обе они могут быть одинаково успешными, но на грани существования жизни наиболее эффективной оказывается все-таки первая. Помимо наиболее высокоширотных районов обоих полушарий, это, очевидно, должно быть справедливо и для наиболее высокогорных областей, а также для экстрааридных районов.

В общем, наблюдаемые в настоящее время в арктических широтах композиции таксонов, а также их относительная значимость в растительности или животном населении, далеко не случайны, а имеют совершенно определенные биологические предпосылки, связанные со способностью к тем или иным типам адаптаций, определяемой эволюционной продвинутостью, о чем подробнее можно прочитать в работе Ю.И. Чернова (1984).

¹⁵ Подобные «парадоксы» — вполне обычное явление для биогеографии. Так, влажные тропические леса считаются древнейшими на Земле экосистемами, но большинство самых примитивных таксонов многих групп растений и животных, населяющих низкие широты, встречаются в настоящее время в субтропических регионах и по периферии тропиков. Этот феномен объясняет так называемая «гипотеза отесненных реликтов», согласно которой в наиболее благоприятной среде тропических лесов происходит наиболее интенсивное видообразование с формированием все более высокоорганизованных и конкурентоспособных форм, которые и вытесняют своих предшественников на периферию оптимальной области. То есть предполагается явление типа спрединга — постоянное поступление все новых, более «сильных» форм в тропических областях и их «расползание» по направлению к полюсам.

ЛАНДШАФТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И РАЗНООБРАЗИЕ ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ

Помимо уже достаточно подробно рассмотренной нами климатически обусловленной зональности, к основным (планетарным) видам пространственной дифференциации земной поверхности, как мы уже упоминали, принято относить также климатогенную *секторность* и *литогенную (тектогенную) дифференциацию*.

Кроме того, в качестве особой закономерности выделяют *барьерную дифференциацию* или *барьерность* (Прокаев, 1980), причиной которой является наличие орографических барьеров (горных хребтов, возвышенностей и т. д.) на пути воздушных масс.

На наветренных и подветренных склонах горных сооружений происходит перераспределение секторно-зональных количеств влаги и тепла. На наветренных склонах выше влажность воздуха, благоприятнее условия для конденсации влаги, вследствие чего осадков выпадает здесь больше. Перераспределение тепла происходит как под прямым влиянием горного барьера, если он препятствует распространению холодных или теплых воздушных масс, так и под его косвенным воздействием, путем повышения температуры на подветренном склоне, где проявляется феновый эффект. Барьерное перераспределение тепла и влаги обычно не ограничивается макросклонами гор, а проявляется на предгорных равнинах и в межгорных котловинах.

Наконец, надо вспомнить и о *вертикальной дифференциации*, имеющей особое значение в горных странах и включающей как бы две составляющие — обусловленную изменением температуры с высотой, то есть климатогенную *высотную поясность* и литогенную *ярусность*, выражающуюся в вертикальных различиях геоморфологического строения и преобладающих форм рельефа. Ярусность имеет место и на равнинах, хотя и не столь резко выражена, как в горах.

В отличие от зональности, секторности и литогенной дифференциации, имеющих планетарный характер, барьерность и вертикальную дифференциацию относят к региональным закономерностям, поскольку степень их выраженности и значимости существенно варьирует и зависит от условий, создаваемых тремя названными планетарными явлениями.

Весь этот перечень основных видов географической дифференциации, благодаря которым существует разнообразие ландшафтов земной поверхности, был приведен потому, что все они, включая зональность, в той или иной степени проявляются на территории острова Врангеля, который представляет собой как бы миниатюрный материк, со своей геолого-геоморфологической неоднородностью, зональными и секторными климатическими различиями и вертикальной дифференциацией.

Главные черты проявляющейся в пределах острова литогенной дифференциации нам уже, более или менее, ясны из описаний его макро- и мезорельефа. В горной части хорошо различаются: 1) район наиболее высоких на острове средневысотных гор, «разбитый» крупными долинами на хребты Центральных гор и гор Минеева и массив Мамонтовых гор; 2) полоса Северных гор, с широкими долинами, обширными невысокими холмами и отдельными горными массивами, и близкий по строению район между реками Гусиной, Неожиданной и Мамонтовой; 3) Безымянные горы и Западное плато, с высокими платообразными вершинными поверхностями и сильным расчленением глубокими узкими долинами; 4) низкое Восточное плато; 5) изолированный горный массив Дрем-Хед, со слабой эрозионной расчлененностью, но сильно террасированный. Среди равнин острова можно выделить: 1) пологохолмистые (увалистые) варианты, представленные на западе Тундры Академии; 2) преимущественно наклонные предгорные равнины, с небольшими участками прибрежных низменностей (Южная равнина, юго-восток

Тундры Академии и предгорная поверхность у северо-западного подножья Безымянных гор); 3) преимущественно плоские, слегка возвышенные поверхности со слабо развитым термокарстом (Юго-Западная равнина); 4) низменные термопланационные поверхности с активным термокарстом, осложненные древними береговыми валами (северо-восток Тундры Академии). Всего, таким образом, на острове может быть выделено, по крайней мере, 13 геоморфологических районов, относящихся к девяти типам (вкладка, табл. IV).

Неоднородна территория острова и в зональном отношении. Более низкие летние температуры северной равнины и Восточного плато, по сравнению с остальными районами, обуславливающие более поздние, в среднем, сроки разрушения снежного покрова и определенные различия растительности (на севере полностью отсутствуют кустарниковые ивы, даже стелющиеся) представляются достаточным основанием для выделения здесь двух полос подзоны арктических тундр — северной и южной (вкладка, табл. IV). По представлениям физико-географов (см., например, Прокаев, 1980), полосы — это факультативные (необязательные) единицы зонального деления, обособление которых наблюдается только при особо благоприятных орографических условиях, способствующих усилению зональной дифференциации. Именно этот случай мы и имеем на о-ве Врангеля, где подобная дифференциация предопределена, преимущественно, широтной ориентацией горных сооружений.

Далее, как мы помним, в пределах острова наблюдаются и существенные колебания континентальности климата, выражающиеся, в основном, в различиях летних температур, количества осадков и повторяемости туманов. В связи с ними, представляется возможным выделить «морские» секторы, к которым следует отнести восток Тундры Академии вместе с Восточным плато, Западное плато с прилегающей Юго-Западной равниной, а также, очевидно, прибрежный горный массив Дрем-Хед. Все прочие районы составляют единый «континентальный» сектор (вкладка, табл. IV).

Наконец, в горах острова, относящихся к «континентальному» сектору и южной полосе подзоны, обособляются котловины верховий рек Неизвестной, Тундровой, среднего течения р. Мамонтовой и р. Гусиной (вкладка, табл. IV), отличающиеся особо теплыми мезоклиматическими условиями, вследствие защищенности от холодных сырых ветров и хорошо выраженного фенового эффекта, то есть являющиеся «продуктом» барьерной дифференциации. Отметим также, что обособление на острове двух полос подзоны также осуществляется при «содействии» барьерности.

Интересна ситуация с узкой полосой предгорных шлейфов и равнин западного побережья острова, от м. Западного до лаг. Нанауна, которая, казалось бы, должна обладать всеми чертами «морских» секторов, хорошо выраженными южнее и севернее ее. На самом же деле, обстановка в этой полосе вполне сходна с таковой на Южной равнине о-ва. Дело здесь, скорее всего, в том, что это полоса, ограниченная с востока крутыми склонами высоких Западного плато и Безымянных гор, испытывает постоянное воздействие феновых ветров, аналогичное наблюдаемому в межгорных котловинах центра острова. Из-за непосредственной близости моря здесь не столь тепло и безоблачно, но, в целом, климат гораздо более континентален, чем этого можно было бы ожидать, исходя из положения данной территории. Это подтверждается и характером ее растительности, в которой активно участвуют стелющиеся кустарники, совершенно не свойственные «морским» секторам острова, местами формируются крупные кочкарники субарктического характера и т.д. В данном случае мы сталкиваемся с интересным примером взаимодействия секторности и барьерности, при котором вторая как бы «одерживает верх» над первой.

Суммируя все виды климатической дифференциации (зональность, секторность и барьерность), мы получаем, как минимум, 5 мезоклиматических районов четырех типов, если не выделять в качестве таковых все особо теплые межгорные котловины (вкладка, табл. IV). При этом по метеорологическим характеристикам восток Тундры Академии и Восточное плато приближаются к зоне полярных пустынь, а «теплые» межгорные котло-

вины соответствуют северным субарктическим тундрам. Климатическую же обстановку остальных районов можно считать вполне типичной для подзоны арктических тундр.

Сравнив схемы литогенной и климатогенной дифференциаций, нетрудно заметить, что климатические границы, в основном, совпадают с литогенными и, в целом, для острова можно говорить о 13 комплексных ландшафтных районах, представляющих 11 разновидностей (типов) ландшафта.

В ландшафтоведении и физической географии где-то примерно с 60-х годов установилось 3 основных трактовки понятия ландшафт:

1) В широком смысле, ландшафт понимается как синоним природного территориального комплекса, безранговая единица, которая может быть как конкретным природным районом, так и совокупностью морфологически и функционально сходных территорий, то есть как региональной, так и типологической. Словоупотребление при этом аналогично понятиям «рельеф», «климат». То есть, можно сказать «ландшафт о-ва Врангеля», «ландшафт Чукотки» или же «тундровый ландшафт», «горный ландшафт».

2) В региональной трактовке ландшафт понимается как географический индивидуум — конкретная территория, однородная по происхождению и истории развития, обладающая единым геологическим фундаментом, однотипным рельефом и климатом, единообразным сочетанием почв и биоценозов и определенной внутренней структурой, то есть закономерным сочетанием его морфологических частей. В таком понимании ландшафт представляет собой синоним физико-географического района и является основной единицей физико-географического районирования.

3) Ландшафт в типологическом понимании — это территория определенного характера, относительно однородный природный комплекс с определенным сочетанием природных компонентов. От общей трактовки данная отличается тем, что ландшафт — это не любой, а только однородный природный комплекс (нельзя сказать «ландшафт о-ва Врангеля»), а от региональной — тем, что комплекс этот может быть любого ранга (можно говорить о «тундровом ландшафте», «ландшафте подзоны арктических тундр» и т.д.). Словоупотребление аналогично таковому со словом «почва» — можно сказать «тундровая почва», но не «почва о-ва Врангеля».

В целом, мне ближе последняя, то есть типологическая трактовка понятия ландшафта, исключая использование этого термина по отношению к неоднородным природным комплексам. Поэтому я говорю не о ландшафте, а о ландшафтах острова Врангеля. С другой стороны, в соответствии с данной трактовкой можно выделять ландшафты любого ранга. Поэтому, применительно к острову Врангеля, можно сказать, что вся его территория представляет собой тундровый или, более узко, арктотундровый ландшафт. А в ином аспекте можно говорить о его горном и равнинном ландшафтах. Те единицы, которые мы выделили выше, назвав их ландшафтными районами, по своему рангу наиболее соответствуют тому, что называют ландшафтом сторонники его региональной (индивидуальной) трактовки, как, например, Н.А. Солнцев, чье определение ландшафта было приведено выше. Каждый из 13 этих районов обладает геолого-геоморфологическим и мезоклиматическим единством, отличаясь по этим характеристикам от соседних аналогичных участков. Сходство же этих сочетаний на нескольких разобценных участках позволяет говорить об 11 типах ландшафта или об 11 ландшафтах в типологическом понимании, включающих:

- холмистые равнины «континентального» сектора северной полосы (запад Тундры Академии);
- термопланационные равнины «морского» сектора северной полосы (северо-восток Тундры Академии);
- наклонно-возвышенные равнины «морского» сектора северной полосы (юго-восток Тундры Академии);
- низкие плато «морского» сектора северной полосы (Восточное плато);
- террасированные горные массивы «морского сектора» южной полосы (горы Дрем-Хед);
- высокие плато «морского» сектора южной полосы (Западное плато);
- плоские равнины «морского» сектора южной полосы (юго-западная равнина);
- высокие плато «континентального» сектора южной полосы (Безымянные горы);
- наклонные, с плоскими участками прибрежных низменностей, равнины «континентально-го» сектора южной полосы (Южная и Северо-Западная равнины);
- низкогорья и холмогорья «континентального» сектора южной полосы (Северные горы, район между реками Гусиняя, Неожиданная и Мамонтова);
- среднегорья «континентального» сектора южной полосы (Центральные горы, горы Минеева, Мамонтовые горы);

Разумеется, что и в пределах каждого из примерно выделенных нами ландшафтных районов острова, достаточно велико разнообразие среды, которое может быть названо внутриландшафтным. Существует оно благодаря литогенно-орографической пространственной неоднородности и тем выше, чем более сложно геолого-геоморфологическое строение. Применительно к районам, выделенным на о-ве Врангеля, можно считать, что проявляющаяся здесь вертикальная дифференциация также относится к внутриландшафтной (хотя в более обширных горных странах она может служить основой для выделения разных ландшафтов).

Любая территория, выделяемая в качестве ландшафта, не вполне однородна и обычно характеризуется определенным пространственным сочетанием большего или меньшего числа элементов, которые называют морфологическими частями ландшафта. Принципиальное их отличие от ландшафтов состоит в том, что последние (как в типологическом, так и в индивидуальном понимании) теоретически могут занимать неограниченно большие площади, тогда как морфологические части ландшафта всегда соответствуют определенным формам рельефа или их частям, протяженность которых ограничена и не может измеряться десятками и сотнями километров.

В качестве морфологических частей ландшафта, в его пределах, прежде всего, выделяются ландшафтные урочища¹ или микроландшафты, под которыми понимаются участки, соответствующие определенным формам мезорельефа или их крупным частям. В качестве примера урочищ острова Врангеля можно привести достаточно крупные конуса выносов, нагорные террасы, термокарстовые озерные котловины и т.д.

Ландшафтные урочища состоят из фаций² или элементарных ландшафтов, представляющих собой простейшие природные комплексы, соответствующие определенному элементу формы мезорельефа или форме микрорельефа, характеризующиеся единством нанорельефа, однородностью литологии, условий увлажнения и инсоляции, одной почвенной разностью и одним биоценозом.

В качестве дополнительных (факультативных) единиц используется также местность — группа урочищ, связанных с крупной формой рельефа (например, речной долиной), и подурочище — группа фаций, образующих закономерное сочетание. В соответствии с последним, среди урочищ различают простые (состоящие из фаций) и сложные (состоящие из подурочищ).

По отношению к равнинам острова, прежде всего надо сказать о трех выделяющихся морфологических (структурных) ярусах, с которыми связаны определенные различающиеся комплексы фаций или ландшафтных урочищ. Верхний из них составляют вершины увалов, древние береговые валы и останцовые гряды. Далее следует ярус плоских и пологонаклонных водораздельных поверхностей, а третий, нижний, составляют речные долины и различные депрессии, в основном термокарстового происхождения. Всего на равнинах можно выделить 5 основных типов местности (плоские водоразделы, наклонные предгорные поверхности, увалистые водоразделы с возвышенностями, речные долины, термокарстовые котловины и термопланационные поверхности), представленных в каждом или почти каждом из равнинных ландшафтных районов, различающихся их площадным соотношением.

Важнейшим градиентом факторов среды на равнинах является градиент увлажнения, с которым сопряжены степень растительного покрытия и мощность растительной дернины, изменяющиеся от крайне разреженного куртинно-подушечного, напоминающего полярно-пустынный, растительного покрова наиболее сухих урочищ и фаций, до сплошной, довольно мощной моховой дернины заболоченных котловин.

В горных районах пестрота и разнообразие ландшафтных элементов существенно выше. За счет того, что, помимо градиента увлажнения, не меньшее дифференцирующее

¹ В широком (народном) понимании, урочище — это любой участок местности, отличный от окружающих.

² В данном случае мы говорим о фациях в ландшафтоведении; в геологии, почвоведении этот же термин используется в ином смысле, в связи с чем многие ландшафтоведы и физико-географы предпочитают отказаться от него, заменив на элементарный ландшафт и др.

значение имеют здесь *градиент механического состава грунта* (от суглинистых шлейфов до сложенных глыбами вершинных поверхностей), *условия снегонакопления* или *хионность* (от хорошо обдуваемых поверхностей, где снег практически не задерживается, до глубоких расщелин и оврагов, где скапливаются его многометровые толщи), *разница в экспозиции* (от склонов, обращенных к наиболее холодным и сырым ветрам, до ориентированных на юг бровок речных долин, на поверхности которых температура может достигать 50°), *термические различия, связанные с абсолютной высотой*, уже неоднократно упоминавшиеся нами *барьерные эффекты, различия химизма горных пород* (от кислых гранитов до известняков). Все эти факторы, взаимодействуя друг с другом, создают огромное число различающихся по тем или иным параметрам элементов ландшафта — фаций и урочищ, образующих различные сочетания ранга местности.

Собственно высотная поясность, несомненно, имеет место на острове с его амплитудой абсолютных высот, но ее проявления в растительности и т.д. существенным образом затенены морфологической ярусностью горных сооружений — верхние части гор, преимущественно, покрыты глыбовыми отложениями, местами спускающимися и к подножьям, что определенным образом нивелирует условия существования растений и других организмов. Тем не менее, роль поясности достаточно отчетливо предстает при сравнении умеренно каменистых платообразных вершин, располагающихся на разных высотах. Наиболее высокие из них на высоте 400—600 м могут быть сочтены за образец полярнопустынных ландшафтов, тогда как ниже они обладают всеми чертами, свойственными арктическим тундрам.

В качестве основных типов местности в горных районах могут быть выделены островершинные хребты, подобные Центральным горам, террасированные горные массивы более мягких очертаний, с преимущественно платообразными вершинами, участки плоскогорий и холмогорий, крупные речные долины, обширные межгорные котловины с пологими склонами.

Обусловленное всеми названными различиями разнообразие ландшафтных элементов острова, выражающееся в поистине грандиозном многообразии условий обитания живых организмов (от голых каменистых полей до моховых болот и от засоленных такыровидных пространств до зарослей кустарников), о чем нам еще предстоит более подробные разговоры, может быть названо *структурным* или *структурно-морфологическим*.

Существует, однако, и несколько иной аспект внутреннего разнообразия ландшафтов, когда все его элементы ранга ландшафтных урочищ и фаций оцениваются по степени выраженности в них черт, свойственных именно данному зональному подразделению (зоне, подзоне), и наличию большего или меньшего сходства с типичными ландшафтными элементами соседних зональных единиц. Основным критерием при этом, как и при выделении природных зон, служат особенности растительного покрова, в структуре и составе которого отражаются все основные особенности местообитаний.

Как мы помним, собственно зональные условия наилучшим образом выражены на плакорных позициях. Формирующаяся здесь растительность считают зональной, и по ее особенностям судят о принадлежности территории к той или иной подзоне. Соответственно, все плакоры, а также близкие к ним по характеру грунта и увлажнения, а главное по структуре растительности, морфологические части ландшафта можно отнести к категории *зональных* элементов ландшафта. Все прочие части, соответствующие значительно отличающимся от равнинных водоразделов формам рельефа, составят категорию *интразональных* элементов. При этом нередко, в особо сложных, преимущественно горных ландшафтах, последние могут занимать гораздо большие площади, нежели зональные.

Согласно Ю.И.Чернову (1975), среди интразональных подразделений следует различать три основные категории. Во-первых, это *интрастенозональные* элементы, отличающиеся от плакорных, но достаточно типичные для данного зонального подразделения. Это могут быть внепла-

корные урочища с иным характером грунта, увлажнения и т.д., но с растительным покровом, близким по основным параметрам к зональному. Или же весьма отличающиеся от зональных участки, но ограниченные именно этим или двумя-тремя соседними зональными единицами (например, тугайные леса в пустынях).

Зональные и интрастенозональные элементы могут быть объединены в группу *типоморфных* элементов ландшафта, наиболее характерных для данного зонального подразделения и наиболее адекватные его общим гидроклиматическим условиям.

Далее, выделяются *интраполизональные* или просто полизональные элементы, одинаково характерные для всех или многих природных зон, примером которых могут служить каменистые россыпи, илистые отмели, песчано-галечниковые поймы, косы и пляжи и т.д. Они составляют группу *индифферентных* ландшафтных подразделений, не обладающих хорошо выраженной зональной спецификой.

Наконец, существуют *экстразональные* элементы ландшафта, идентичные или очень близкие по особенностям своего растительного покрова к плакорным урочищам соседних зональных подразделений. Этим они принципиально отличаются от интрастено- и интраполизональных элементов, которые не имеют «своих» зональных подразделений, в которых они занимали бы плакорные позиции. Формирование их за пределами «своих» зон и подзон, как правило, предопределяется особыми мезо- и микроклиматическими условиями, возникающими под действием различных азональных факторов, чаще всего рельефа. В каждом ландшафте могут быть представлены *северные* и *южные* экстразональные элементы, близкие к плакорным урочищам более северного и более южного зонального подразделения, соответственно. Вместе они составляют группу *ксеноморфных* частей ландшафта, «чуждых» господствующим зонально-климатическим условиям.

Разумеется, мы назвали лишь основные категории, между которыми в реальных ландшафтах существует множество переходов. Все же разнообразие ландшафтных элементов по степени выраженности специфических зональных, полизональных и экстразональных черт можно отобразить, разместив их в системе координат, опорными точками которой будут категории зональных, полизональных, северных и южных экстразональных элементов (рис. 24).

Большинство ландшафтных урочищ острова Врангеля относится к группе *типоморфных*, то есть обладают достаточно хорошо выраженными подзональными особенностями, с которыми мы уже хорошо знакомы. При этом здесь различается несколько вариантов зональных урочищ, соответствующих плакорам и плакороподобным местообитаниям равнин и гор разных полос и разных секторов, о чем подробнее будет сказано в очерке о растительном покрове острова.

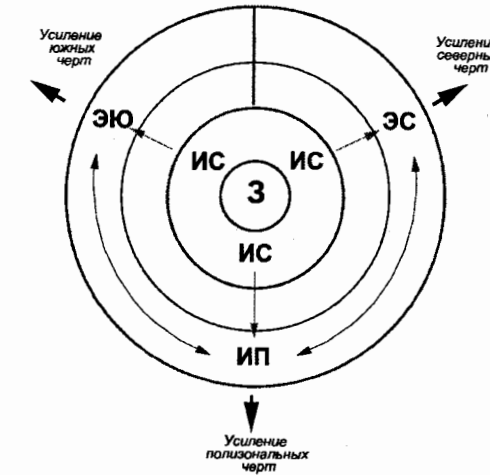


Рис. 24. Внутриландшафтные зональные категории.

Элементы ландшафта: З — зональные, ИС — интрастено-зональные, ИП — интраполи-зональные, ЭС — северные экстразональные, ЭЮ — южные экстразональные. Тонкими стрелочками обозначены направления основных переходов

осыпными склонами, скальными массивами, песчано-галечниковыми поймами, косами, барами и пляжами, илистыми ваттами. Урочища высоких платообразных вершин и некоторые прибрежные участки северного побережья, по особенностям растительного покрова, близкого к полярно-пустынному, могут быть отнесены к северным экстразональным. Южные экстразональные местообитания, сходные с типичными элементами ландшафта субарктических тундр, представлены различными вариантами кустарниковых тундр и пойменных ивняков, хорошо развитыми кочкарниками с полустелющейся ивой, осоково-пушицевыми болотами.

То есть на острове представлены все основные рассматриваемые категории, помимо

которых разнообразны и всяческие переходные и смешанные варианты. Различаются интраэкозональные урочища с южными (моховые озерные котловины), полизональными (щебнистые тундры), либо северными (сухие суглинистые поверхности) чертами.

Разумеется, что названные категории элементов ландшафта распределены по разным районам острова отнюдь неравномерно. Так, все урочища южного экстраэкозонального характера сосредоточены в «континентальном» секторе южной полосы, урочища с северными чертами занимают большую относительную площадь и более разнообразны в северных районах.

С особым явлением, более высокого порядка, мы сталкиваемся в случае с «теплыми» межгорными котловинами выделяемых нами в качестве особо специфичных местностей горных ландшафтов острова. Южные экстраэкозональные урочища в них не только особо разнообразны, но иногда и преобладают по площади, как это имеет место в верховьях р. Неизвестной, в среднем течении р. Гусиной и др. Фактически в их пределах формируются как бы анклавные субарктических ландшафтов. Как мне кажется, подобное явление следует отличать от экстраэкозональности отдельных ландшафтных урочищ и фаций, назвав его *гиперэкстраэкозональностью* или *экстраэкозональностью ландшафтного порядка*.

Итак, по сказанному в данном и в предыдущих разделах мы могли убедиться, что остров обладает крайне высоким разнообразием природных условий на всех уровнях, чем он, в первую очередь, обязан особенностям своего геологического строения и орографии. Здесь проявляются все основные закономерности географической дифференциации, представлено несколько типов ландшафтов, различающихся особенностями рельефа, мезоклимата, сочетанием растительных сообществ, характером морских берегов. Внутри каждого из ландшафтных районов мы сталкиваемся с широким диапазоном морфологических элементов, различающихся микро- и нанорельефом, характером грунта, увлажнения, химизмом горных пород, снегонакоплением, микроклиматическими особенностями, относящимися к различным зональным категориям, в том числе и к ксеноморфным экстраэкозональным.

Очень велико на острове разнообразие ландшафтных подразделений, не характерных для подзоны арктических тундр. Помимо кустарниковых и кочкарниковых урочищ субарктического характера, в их числе следует назвать участки криофитных степей, тундростепных урочища, солончаки, грядово-мочажинные болота и другие элементы, о которых мы далее будем рассказывать более подробно. Все они, как правило, где-нибудь в пределах арктических тундр встречаются. Кустарники есть на севере о-ва Вайгач и на о-ве Виктория в Канадском Арктическом архипелаге, такыровидные солончаки характерны для о-ва Элсмир, рефугиумы тундростепных и остепненных растительных группировок формируются в вершинах фьордов Гренландии (так же, кстати, под действием фьонов). Однако, пожалуй, нигде в пределах подзоны нельзя найти всего этого разнообразия, сконцентрированного на столь сравнительно небольшой территории.

Таким образом, вполне обоснованно можно говорить о том, что на о-ве Врангеля представлено подавляющее большинство возможных, в пределах арктических тундр, вариантов ландшафтных подразделений разного ранга, и он обладает максимальным в подзоне разнообразием среды.

Единственное, что отсутствует на острове, так это активные ледники и связанные с ними ландшафтные комплексы. Это, однако, и является причиной или обратной стороной столь уникального разнообразия природных условий, которое не могло бы сформироваться при развитии ледниковых покровов и существовать при климате, «допускающем» наличие оледенения.

ОСТРОВ ВРАНГЕЛЯ — ОСКОЛОК БЕРИНГИИ: ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ В КАЙНОЗОЕ¹

Многие особенности биоты острова и уникальные черты его растительного и животного мира связаны с тем, что на протяжении длительного периода он развивался как часть огромной палеогеографической страны Берингии, которая периодически объединяла территории Северо-Востока Азии, запада Северной Америки и прилегающих к ним осушавшихся шельфов, неоднократно консолидируясь и разрушаясь на протяжении кайнозойской эры.

Наиболее распространено представление о Берингии как об области, простирающейся от Колымы на западе до р. Маккензи на востоке, которого мы, в основном, и будем придерживаться в нашем дальнейшем изложении. А.Я. Тугаринов считал ее западной границей горное правобережье Енисея. А.В. Шер называл соответствующую область Берингидой, различая Арктическую Берингиду — область осушавшихся шельфов арктического бассейна и прилегающих к ним равнин и невысоких горных сооружений, от восточной окраины Таймыра до восточных районов Аляски, и Притихоокеанскую Берингиду — шельф Берингова моря с прилегающими территориями.

Б.А. Юрцевым была предложена также концепция Мегаберингии, включающей Берингию в узком смысле (от Колымы до Маккензи), восточный Таймыр, всю Верхояно-Колымскую горную страну, Охотское побережье, Камчатку, Алеутские о-ва и Северные Курилы, Тихоокеанское побережье Аляски и Канады, а также север Кордильер, весь бассейн Маккензи и западные о-ва Канадского Арктического архипелага. Эта гигантская территория, включающая разнообразные по природе и истории части, выделена им в качестве целого на основе тесного взаимодействия их флор и фаун в позднем кайнозое. Помимо собственно Берингии, в ее пределах в качестве самостоятельных палеогеографических, преимущественно флоро- и фауногенетических стран, часто выделяют Охотию (побережье Охотского моря и запад Камчатки), Хультению (Командоры, Алеуты, юго-восток Камчатки, северные и средние Курилы) и т.д.

Достаточно распространено также использование такого названия как Берингийский мост суши, под которым обычно понимают территории неоднократно осушавшихся шельфов Чукотского и Берингова моря, соединявших Чукотку и Аляску.

По мнению многих исследователей, Берингия не только выполняла роль моста суши, по которому осуществлялись интенсивные миграции растений и животных между Евразией и Северной Америкой, но и важной областью флоро- и фауногенеза, с которой связано происхождение многих элементов, играющих ныне важные роли в тундровых и таежных флорах и фаунах. Более того, нередко именно с этой областью связывают и первичное становление тундровых и таежных ландшафтов. Важной предпосылкой весьма существенной, если не ключевой роли этой области в формировании северных флор и фаун, а также целых типов сообществ организмов явилось то, что здесь в один «узел» сходятся морские побережья двух океанов, окаймляющие Арктический бассейн равнины, а также горные сооружения, простирающиеся с одной стороны до Центральной Азии, а с другой — до пустынных областей Северной Америки.

По отношению к интересующим нас вопросам развития современного органического мира арктической окраины Берингии наибольшую важность представляет история этого региона на протяжении четвертичного периода (последний миллион лет), а также предшествующей ему поздней эпохи неогена (плиоцену), с которой связан целый ряд принципиально важных событий.

Вообще же Берингийская суша впервые сформировалась в начале юрского периода и представляла собой северо-западную окраину Северной Америки, к западу от которой простирались

¹ Там, где это особо не оговорено, сведения для настоящего очерка почерпнуты мной преимущественно из работ Б.А. Юрцева, А.В. Шера, Д. Холкинса, Р.Д. Гатри, А.А. Величко. Очень полезна оказалась и сводка Ю.П. Кожевникова и Н.К. Железнова-Чукотского (1994), в которой, при неясности и сомнительности многих построений авторов, сделан весьма полный обзор основных данных по истории Берингии. Конкретные сведения по палеогеографии о-ва Врангеля сообщены С.Л. Вартаняном.

эпиконтинентальные моря. В меловом периоде Северо-Восток Азии уже приобрел очертания, близкие к современным (включая ныне затопленные шельфы), в результате интенсивных орогенических (горообразовательных) движений (киммерийская или мезозойская складчатость), с точки зрения фиксизма, или за счет исчезновения так называемого Анюйского моря вследствие сдвига Евразии и Северной Америки, по представлениям мобилистов². С конца позднего мела и на протяжении всего палеоцена (ранний палеоген) большая часть шельфа восточной Арктики, а также территории современной Яно-Индиго-Колымской низменности испытывали пенепленизацию, то есть постепенное разрушение возникших к середине мела гор, с образованием денудационных (остающихся на месте разрушенных гор) равнин.

Палеоген, то есть первая половина третичного периода кайнозоя, в интересующем нас регионе характеризуется активными тектоническими движениями, обусловившими значительную контрастность рельефа, а также крупной трансгрессией (расширением морской акватории, за счет затопления суши) в эоцене — раннем олигоцене, явившейся результатом изменения (сокращения) объема океанических впадин, вызванного ростом срединно-океанических хребтов³. В максимум трансгрессии большая часть шельфа Восточно-Сибирского моря оказалась под водой, но Чукотский шельф, включая и территорию острова Врангеля, оставались сушей, представляющей низменные и возвышенные денудационные равнины с участками озерно-аллювиального накопления.

Большинство исследователей склоняются к тому, что в эоцене, на территории Берингии, включая Новосибирские о-ва и север Чукотки, климат был близок к субтропическому, и субтропические растения распространялись до 76° северной широты. В олигоцене произошло похолодание, которое связывают с образованием *атлантического моста суши*, соединившего Гренландию и Европу и тем самым изолировавшего Арктический бассейн, прекратив доступ теплых атлантических вод. С этим похолоданием связано становление и развитие так называемой *тургайской* или *аркто третичной* листопадной и хвойно-листопадной флоры, сохранившейся к настоящему времени в Китае, Японии, Закавказье, Приамурье и на юго-востоке Северной Америки. Леса Новосибирских о-вов, например, состояли в это время из берез, ольхи, миртовых, сосновых, таксодиевых, каштанов, дубов, а также отдельных субтропических форм.

В раннем миоцене завершился длительный тектонический этап, результатом которого явилось формирование поверхности выравнивания на высоте 200—250 м, фрагменты которой (реликты бывлой денудационной равнины) хорошо прослеживаются в рельефе о-ва Врангеля. Шельф восточно-сибирских морей в это время представлял собой выровненную полигенетическую (денудационную и аккумулятивную) поверхность с небольшими относительными превышениями. В среднем миоцене интенсификация тектонических движений знаменует начало новейшего тектонического этапа в развитии территории. В пределах всей шельфовой области преобладает континентальное осадконакопление. Поздний миоцен характеризуется крупной трансгрессией, во время которой море проникло в низовья Колымы и Чаунскую губу. На Чукотском шельфе образовалась крупная островная суша, объединявшая современные территории о-вов Врангеля и Геральд, а также лежащий восточнее район Центральных банок Чукотского моря, где были представлены участки озерно-аллювиальных равнин в сочетании с высокими и низкими денудационными равнинами. Вполне возможно, что частично затоплялась и часть современной Тундры Академии, о чем свидетельствуют отложения серых глин в низовьях реки Тундровой, для которых предполагается неогеновый возраст. Кроме того, в позднем миоцене впервые возникает Берингов пролив.

На рубеже миоцена и плиоцена начала проявляться глобальная тенденция к похолоданию и усилению континентальности климата, связанная с продолжающейся со среднего миоцена активизацией тектонических движений, знаменующей новейший тектонический этап в развитии земной коры, пришедший на неоген-четвертичное время. Общее поднятие суши (особо значимое во внутренних областях Азии) привело, в частности, к подъему подводных хребтов Менделеева и Ломоносова; в результате чего на месте современного Северного Ледовитого океана (который еще не был ледовитым) образовалось два изолированных бассейна — Центральный и Норвежско-Гренландский, причем последний был изолирован и от Северной Атлантики, из-за подъема так называемого

² *Фиксизм* и *мобилизм* — два основных направления в тектонике; первое объединяет гипотезы, отрицающие возможность горизонтальных перемещений обширных материковых масс и признающие решающую роль вертикальных тектонических движений, второе — гипотезы, основанные на первостепенной значимости горизонтальных перемещений материковых глыб земной коры по отношению к полюсам и друг к другу.

³ Срединно-океанические хребты, являющиеся одним из главных элементов рельефа и геологической структуры дна Мирового океана, прослеживаются в виде планетарной системы связанных между собой горных сооружений на дне всех океанов. Считаются новообразованием на дне океанов, связанным с подъемом магмы из верхней мантии.

Гренландско-Фарерского порога («моста Туле»), и соответственно в него прекратилось поступление теплых атлантических вод.

Плиоценовая эпоха имеет особое значение, поскольку с ней связывают первичное появление сообществ и ландшафтов, которые в настоящее время определяют «лицо» Северной Азии и значительной части Северной Америки — тундровых, таежных и степных. Дальнейшее развитие проявившейся в конце миоцена тенденции к похолоданию привело в плиоцене к появлению первых ледников в горах высоких широт и началу формирования ледового покрова Арктического (Полярного) бассейна и постоянной области холодного и сухого арктического воздуха. Это, в свою очередь, еще более усугубило данную тенденцию, вызвав еще большее похолодание и усиление континентальности климата.

По этой причине, со среднего плиоцена, в северной части Берингии началась деградация относительно третичной растительности — полностью исчезают теплолюбивые тургайские компоненты, начинает господствовать *бореальная хвойная и мелколиственная флора*. В позднем плиоцене на северной окраине шельфа условия были уже достаточно суровы для начала формирования первичных *тундроподобных* ландшафтов, близких современным арктическим (вкладка, табл. V).

По мнению С.Ф. Биске и Ю.П. Баранова (1973) на северо-востоке Азии, в раннем и среднем плиоцене, на островах и шельфе были представлены ландшафты лесотундрового типа — болотно-кустарниковые с рощами берез, ольхи и ив, которые, согласно Хопкинсу (1972), сменялись к югу мелколиственными и светлехвойными лесами и горной светлехвойной тайгой. По тихоокеанской окраине Берингии была распространена темнохвойная тайга. В позднем плиоцене, по представлению названных и многих других авторов, в том числе и Б.Н. Городкова, описанная система природных зон сместилась к югу, а на северной окраине Берингийской суши сформировались безлесные ландшафты с низкорослой растительностью.

К этому времени предполагают и появление в Берингийской области степных и саванноподобных ландшафтов, которые могли быть довольно широко распространены в ее внутренних районах. Предполагается, что глобальное похолодание привело к аридизации (иссушению) климата Внутренней Азии, что и обусловило развитие разнообразных растительных формаций типа эфемероидных лугов, степей, полусаванн, распространившихся затем далеко на север. Впрочем, существует и мнение о том, что в Сибири степи впервые сформировались в конце неогена на севере, на широте 65—70°, откуда затем распространились к югу (Попов, 1963).

В плиоцене Берингия предстала в качестве центра формирования и распространения таежных флоры и фауны, а также области становления таежных растительных формаций, осуществлявшихся при интенсивном обмене таежными или потенциально таежными элементами между Евразией и Северной Америкой. Существуют и многочисленные свидетельства миграций в высокие широты этой области степных флористических и фаунистических элементов (в конце плиоцена здесь появились степные насекомые). Это, в конечном счете, также привело к обмену между евроазиатскими и североамериканскими степными комплексами, осуществлявшемуся по гигантской дуге ксерофильной растительности, протянувшейся через срединные районы Берингии от Монголии и Южной Сибири до юго-запада современных США.

К позднему плиоцену обычно относят и начальные этапы становления современной арктической флоры и фауны, вобравших в себя изначально таежные, прибрежные, степные и горные (альпийские) элементы. Считается, что возникновение и развитие арктических таксонов происходило по окраинам осушенных шельфов и на островах Арктического бассейна, где к тому времени распространились первичные тундроподобные формации. При этом большинство исследователей склоняются к тому, что именно северные окраины Берингии явились местом их первого появления и наиболее широкого распространения на рубеже плиоцена и плейстоцена, а соответственно именно здесь должны лежать генетические корни многих арктических элементов.

Существует, однако, и мнение о том, что областью первичного развития тундроподобных ландшафтов, а соответственно, и формирования наиболее древних арктических таксонов, могли быть безлесные побережья и острова центрально-приатлантических районов Арктики. Включая и архипелаги, образованные возвышающимися над уровнем моря вершинами хребтов Менделеева и Ломоносова (эти цепочки островов, протянувшиеся между Евразией и Северной Америкой, также могли обеспечивать межконтинентальные миграции, но между центральными, а не окраинными частями материков, что подтверждается современным распространением некоторых видов растений). Позже, под натиском разраставшихся в плейстоцене ледниковых щитов, эти первичнотундровые и им подобные комплексы постепенно оттеснялись на запад и восток от приатлантической области максимального развития покровных оледенений, «встретившись» в Берингии, где сформировался вторичный центр разнообразия древних арктических элементов.

Завершился плиоцен началом продолжительной трансгрессии, происходившей в несколько фаз и продолжавшейся до среднего плейстоцена, в котором она достигла своего максимума. В предшествующий ей период максимального распространения суши территория о-ва Врангеля находилась в центре области осушенного шельфа, на стыке зон распространения тундроподобных, лесотундровых и степеподобных или саванноподобных ландшафтов (вкладка, табл. 5).

Главной особенностью плейстоцена (эпохи начавшейся около одного миллиона лет назад), конечно же, были циклические изменения природной обстановки, заключающиеся в чередовании относительно «холодных» ледниковых эпох и так называемых межледниковий (табл. 4). В периоды оледенений огромные территории Евразии и Северной

Таблица 4

Хронология ледниковых этапов плейстоцена
(в одной ячейке помещены синонимы названий одних и тех же событий;
для оледенений первыми даны названия, принятые для Сибири,
вторыми — для Северной Америки, третьими — для Европы)

Отдел	Нижняя граница, тыс. лет	Оледенение	Межледниковья	Трансгрессии
Поздний плейстоцен	25	Сартанское Поздний висконсин Поздний вюрм	Каргинское	Каргинская Бароусская
	40	Зырянское Ранний висконсин Ранний вюрм		
Средний плейстоцен	100	Самаровское Иллинойс Рисс	Казанцевское	Пелукская Колочинская Бореальная
	180—50			
	390—250	Канзас Миндель	Афтонское	Пинакульская Анвильская
700	Небраска Гюнц			
1000		Беринговская		

Америки покрывались ледниковыми щитами, особо мощными и далеко проникающими на юг в Европе и на востоке североамериканского континента, менее развитыми в Западной и Центральной Сибири и еще менее значимыми в Берингийском секторе. Развитие покровного оледенения сопровождалось понижением уровня моря и осушением обширных шельфовых пространств, а также повышением континентальности климата, из-за чего эти этапы называют также *криоксеротическими*, то есть «холодно-сухими». В межледниковья покровные ледники постепенно таяли, отступая на север или исчезая, за счет чего повышался уровень моря, затапливались шельфовые равнины и современные прибрежные низменности, климат становился более теплым и влажным⁴.

Для нас наиболее важно то обстоятельство, что в Берингии, несмотря на также весьма значительное в некоторые периоды развитие покровного оледенения, всегда оставались достаточно обширные свободные ото льда площади, и ее органическому миру, соответственно, было свойственно непрерывное, на протяжении всего плейстоцена, достаточно «полноценное» развитие. В Европе же, Гренландии и на большей части севера Северной Америки, в течение достаточно протяженных, неоднократно повторявшихся в плейстоцене периодов, жизни приходилось ютиться в отдельных мелких «оазисах», окруженных льдами, или же она вообще исчезала на огромных пространствах.

Говоря о возможностях межматерикового обмена элементами флоры и фауны, а также их новообразования вследствие географической изоляции, важно отметить, что на протяжении плейстоцена Берингов пролив открывался и закрывался как минимум три раза. По некоторым данным, сухопутная связь между Азией и Америкой в области Берингии устанавливалась за это время не менее 5—6 раз. Как правило, хотя и не всегда, образование Берингийского моста суши означало и сухопутное соединение территории о-ва Врангеля с материком, а разрушение моста — его отделение.

Причины плейстоценовых оледенений и сопровождавших их трансгрессий моря до сих пор активно дискутируются. Наиболее давняя система взглядов представлена топографической концепцией, рассматривающей рост гор в качестве основной причины оледенений.

Многочисленны гипотезы, связывающие оледенения с глобальными похолоданиями, имеющими космические причины. Так, например, согласно Гросвальду (1983), подобные похолодания, обеспечивающие снижение снеговой границы (высоты, на которой выпавший снег уже не тает) до 1000 м и ниже, могли задействовать механизм так называемой «мгновенной инициации оледенения», заключающийся в быстром накоплении снега на плато, быстром утолщении снежного покрова с его метаморфизацией и превращением в ледниковый.

В 1946 г. Д.Г. Поповым был предложен сценарий развития оледенений из-за изменений степени континентальности климата вследствие изменений степени изоляции Арктического бассейна. Согласно этому сценарию, погружение Гренландско-Фарерского порога на рубеже плиоцена и плейстоцена, вызванное тектоническими причинами, внесло существенные перемены в циркуляцию атмосферы и гидросферы Арктики, обусловив снижение континентальности климата, выражающееся, в частности, в увеличении количества осадков. Это и привело к развитию оледенения, поскольку температуры оставались достаточно низкими и преобладали осадки в твердом виде. Далее, в стадии максимального развития ледниковых щитов, над их поверхностью формировались постоянные антициклоны, нарушающие (из-за центростремительного направления ветров) питание их центральной части и соответственно ведущие к их постепенной деградации. Это усугублялось тем, что береговая линия удалялась от ледников вследствие осушения шельфовых пространств, происходящего из-за снижения уровня моря по причине концентрации воды в теле ледников, а также из-за компенсационного поднятия (гляциоизостазии) окружающих ледниковые щиты территорий, происходящего при прогибе земной коры под тяжестью льда. Удаление береговой линии еще более ухуд-

⁴ Более или менее строгое соответствие регрессий и повышений континентальности климата ледниковым этапам, а трансгрессий и усиления океаничности климата — межледниковьям, доказано только для позднего плейстоцена. В более ранние периоды, местами, на фоне развития оледенений, фиксировались и трансгрессии, сопровождающиеся «помягчением» климатической обстановки, что, по мнению большинства исследователей, могло быть вызвано локальными особенностями тектонических движений.

шало условия питания, и все это вело к постепенной деградации ледников, погружению шельфов и восстановлению океанического климата, после чего все начиналось снова.

В настоящее время принято считать, что в основе развития плейстоценовых оледенений лежит достаточно обширный комплекс причин. В числе которых, в том или ином сочетании, называются циклические изменения солнечной активности, параметров движения Земли, ее излучающей способности, потоков внутреннего тепла, колебания прозрачности атмосферы (из-за вулканической активности в эпоху альпийского горообразования), уменьшение содержания в атмосфере углекислого газа, перемещения материков в районы полюсов с соответствующими изменениями циркуляции атмосферы и системы океанских течений и т.д. и т.п.

Трансгрессии и регрессии моря, отнюдь не всегда и не полностью синхронные этапам ледниковых циклов, по современным представлениям могут быть следствием изменений уровня моря из-за тектонических движений и горообразовательных процессов (*изостазия*), выделения больших объемов воды магмой (*эвстазия*), консервации воды в теле ледников и ее освобождения при таянии (*гляциоэвстазия*) и уже упоминавшейся *гляциоизостазии*. Последнее явление, каким бы невероятным оно ни казалось, вполне реально, поскольку мощность ледниковых щитов измерялась километрами.

В Берингийской области ледниковое время наступило позже, чем на западе Евразии и востоке Америки, где еще в раннем плейстоцене прошло два ледниковых этапа — гюнц и миндель, по европейской шкале, или небрасское и канзасское оледенения, по американской. В Берингии же первая ледниковая эпоха пришлось на средний плейстоцен, последовав вслед за *крестовской* (*коцебусской*) *трансгрессией*.

Последняя эпоха явилась последней и максимальной фазой упоминавшейся нами трансгрессии, начало которой относится к позднему плиоцену. В крестовское время уровень моря поднимался существенно выше современного так, что затопливалась Ванкаремская низменность и другие прибрежные равнины Чукотки. Берингийский мост суши был также затоплен, существовал Берингов пролив. Что же касается о-ва Врангеля, то его современная периферия также вероятно находилась под водой, но центральные горные районы оставались сухой.

В общей сложности, на территории Берингии различают три плейстоценовых ледниковых этапа (хотя дискуссии об их числе все еще ведутся), разделенных двумя продолжительными межледниковьями, совпадающими с мощными трансгрессиями (табл. 4).

Среднеплейстоценовое *самаровское оледенение* (рисское в Европе и иллинойское в Северной Америке) считается для Северо-Востока Азии наиболее мощным и обширным, хотя и во время него здесь оставались довольно значительные свободные ото льда пространства (табл. 4). Уровень моря в «разгар» этого оледенения опускался на 135 м ниже современного, благодаря чему осушались огромные шельфовые пространства, соединявшие Евразию и Северную Америку. В горных районах были распространены мощные ледниковые покровы, а шельфовые равнины представляли своего рода рефугиум, свободный ото льда (вкладка, табл. V).

Остров Врангеля в это время представлял собой возвышенность посреди шельфовой равнины, протягивающейся от Таймыра до Аляски. Его горная часть также подвергалась оледенению, которое предположительно носило горно-долинное, а скорее всего, полупокровное характер, то есть, помимо долин, ледники частично покрывали и склоны гор, спускаясь к равнинам, а местами возможно и достигая моря. По данным С.Л. Вартаняна, древние ледниковые отложения встречаются на острове практически везде, включая и равнины. По представлениям большинства ученых, на северной окраине шельфовых равнин в самаровское время существовали ландшафты полярнопустынного типа, сменяющиеся к югу высокоарктическими тундрами (очевидно, это время первого появления сообществ, близких к современным арктическим тундрам в районе о-ва Врангеля!) Для большей же части шельфовых пространств предполагается господство своеобразных *тундростепных* растительных формаций, представляющих собой сообщества тундровых и степных элементов, с господством плотнотермофильных злаков и осок.

Последовавшее за самаровским оледенением *казанцевское межледниковье* ознаменовалось существенным потеплением (древесная растительность достигла современного северного предела распространения) и наиболее значительной на северо-востоке Азии относительно тепловодной (по сравнению с предшествующей крестовской) *бореальной* (*колючинской*, *пелукской*) *трансгрессией*, в результате которой оказались затоплены Яно-Индиго-Колымская низменность, все прибрежные низменности и межгорные долины Чукотки, а Чукотский полуостров превратился в архипелаг островов. Соответственно островом стала и территория острова Врангеля, причем зна-

чительная часть его равнин также оказалась затопленной — относимые к этому времени отложения, с моллюсками казанцевского времени, прослеживаются до середины Тундры Академии.

Теплое казанцевское ледниковье снова сменилось похолоданием приведшего к формированию ледового покрова *зырянского оледенения*, новому осушению шельфов арктических морей и образованию Берингийского моста суши. Общие масштабы зырянского оледенения на северо-востоке Азии точно не известны. Одни полагают, оно было сопоставимо с самаровским, другие считают его значительно более скромным. На территории острова Врангеля (который опять перестал быть островом) оледенение носило горно-долинное характер, и ледники не выходили за пределы его горной части. В целом же природная обстановка Берингии зырянского времени была близка к таковой предшествующего самаровского времени. Климат, по сравнению с современным, был более континентален, с чем было связано широкое распространение ксерофитной растительности. Для окружавших территорию острова Врангеля шельфовых и современных прибрежных равнин в это время предполагается преобладание безлесной тундростепной растительности, с отдельными деревьями и рощами на юге, или же сочетание кустарничковых тундр (исчезающих в северной части шельфов), степных и тундростепных сообществ на возвышенностях, и осоковых болот во впадинах.

В последующее *каргинское межледниковье* также происходила очередная трансгрессия, которая, однако, была не столь значительна, как предшествующая бореальная. Низменные Ляховские о-ва, например, вообще не затопливались, но остров Врангеля снова отделялся от материка. Существовал и Берингов пролив, хотя имеется и мнение о том, что между п-вами Чукотским и Сьюарт сохранялся узкий перешеек. Климат этого времени, как предполагают, был, по крайней мере, не холоднее современного, а возможно и теплее. Б.А. Юрцев предполагает засушливое лето, при снежных ветреных зимах, и преобладание полуоткрытых «тундро-лесостепных» ландшафтов. По данным Р.Е. Гитерман, на северном побережье в это время были распространены типичные тундры, на Чукотском п-ове — кустарничковые, а во внутренних континентальных районах — редколесья. На острове Врангеля, очевидно, также преобладали растительные формации тундрового типа, при значительном участии кустарников.

Последнее, *сартанское оледенение*, по общему признанию было на северо-востоке Азии преимущественно цирковым, местами горно-долинным, то есть ледники не образовывали обширных покровов и не распространялись за пределы горных районов (вкладка, табл. VI). Наличие следов этого оледенения на о-ве Врангеля достоверно не установлено, и многими авторами его наличие на острове вообще отрицается. Если же оно и имело место, то носило исключительно горный, скорее всего, цирковый характер. З.И. Яшина полагает, что сартанское похолодание ознаменовалось на острове не наземным оледенением, а интенсивным промерзанием грунтов с распространением полигонально-жильных льдов.

Сартанское похолодание было менее продолжительным, чем предшествующие и, к тому же, прерывалось относительным потеплением (интерстадиалом), во время которого ледники существенно сократились, хотя и не исчезли. Тем не менее, для этого времени была характерна максимальная, на протяжении плейстоцена, степень континентальности. По представлениям А.В. Шера, территория его Полярной Берингиды, то есть преимущественно шельфовых равнин, представляла собой в эту эпоху, в основном, сухую твердую поверхность, со снежным покровом не более 20 см, холодным сухим климатом (не более 300 мм осадков) и преобладанием тундростепной растительности. Об исключительно широком распространении тундростепных растительных сообществ на северо-востоке Азии и северо-западе Северной Америки в сартанское время говорит и палинолог Н.В. Верховская (1986). Б.А. Юрцев полагает, что на водоразделах берингийских шельфовых равнин в это время преобладали комплексы сухих травяно-дриадовых тундр, тундростепей, степей и травяных сообществ близких к сухим лугам, то есть разнообразные травяные и кустарничково-травяные сообщества с преобладанием более или менее ксерофильных (сухотлюбивых) видов растений. Кустарничково-моховые тундры сохранялись на северных склонах, а к экотопам с дополнительным притоком влаги могли быть приурочены кочкарничковые, лугово-болотные и кустарничковые сообщества. На северных же окраинах шельфов, в нескольких сотнях километров от о-ва Врангеля, ландшафты, по его мнению, могли напоминать современные криоаридные пустыни северной оконечности Гренландии, где сомкнутая растительность формируется только в «оазисах» у ручьев и т.д., при годовой сумме осадков в 20—30 мм и среднеиюльской температуре +6°.

Сартанский ледниковый этап завершился 10—12 тыс. лет тому назад голоценовым потеплением и соответствующей ему трансгрессией, продолжающейся по настоящее время.

Своеобразие плейстоценовой эпохи заключалось не просто в циклических изменениях природной обстановки, но и в чередовании выраженных в умеренных и полярных широтах северного полушария двух принципиально различных систем природных зон.

По представлениям А.А. Величко (1970), в относительно теплые межледниковые эпохи система природных зон северной Евразии была близка к современной и включала все выраженные в настоящее время зональные подразделения. В холодные же ледниковые *криоксеротические* этапы, когда на огромных пространствах Евразии устанавливался сухой холодный резко континентальный климат, на месте нескольких природных зон формировалась единая *перигляциальная гиперзона*, простирающаяся на сотни и тысячи километров от границ ледников (до северного Китая), характеризующаяся наличием вечной мерзлоты, маломощным снежным покровом в зимний период и специфичной ксерофитной растительностью. К ней примыкала аридная зона, объединяющая полупустыни и пустыни, которая в холодные периоды становилась практически не отличимой от перигляциальной, и составляла с ней одно целое. Фактически, образование единой перигляциальной гиперзоны происходило за счет, как бы, выклинивания всех лесных зон и смыкания безлесных приполярных и аридных ландшафтов. Преобладающими растительными сообществами гиперзоны были *тундростепи*.

Представления о перигляциальных степях и тундростепях сформировались еще в конце прошлого века в попытках объяснить установленное по находениям костных остатков совместное обитание северных и южных видов крупных травоядных, представителей так называемого мамонтового комплекса, куда входили мамонт, шерстистый носорог, лошадь, бизон, северный олень, овцебык, сайгак и другие виды. Д.И. Литвинов (1891) и Танфильев (1902) высказали предположение о совместном произрастании тундровых и степных видов на холодных и малоснежных приледниковых пространствах. Сам термин «тундростепь» появился в 30-е годы нашего столетия и связан с именем А.Я. Тугаринова. С 60—70-х годов он прочно вошел в обиход палинологов, палеонтологов, палеогеографов и всех занимающихся реконструкциями ландшафтов, флоры и фауны, растительности и животных сообществ плейстоцена. В настоящее время наблюдается недостаточная сдержанность в использовании этого названия, и многие авторы предлагают вообще от него отказаться, из-за того, что в это понятие разными исследователями и в разное время вкладывался слишком разный смысл, и термин дискредитировал себя. Действительно, диапазон представлений о тундростепях колебался от густого высокотравья до растительности, напоминающей современные северные варианты арктических тундр. В последнее время «активизировались» и ярые противники концепции тундростепей, отрицающие их существование.

Большинство неясностей, недоразумений и споров, возникающих по поводу тундростепей, имеют, по моему мнению, вовсе не содержательный характер, а связаны с тем, что при использовании этого термина далеко не всегда оговаривается, о чем, собственно, идет речь.

Первые серьезные противоречия были вызваны тем, что тундростепи традиционно рассматривались и рассматриваются как биом мамонтовой фауны, включающей крупных травоядных и, как многие полагают, весьма многочисленных животных. Соответственно, к тундростепям «предъявляется требование» прокормить все эти «бесчисленные стада» мамонтов, бизонов, сайгаков и т.д., тогда как практически ни одна из обоснованных реконструкций климата ледниковых периодов не допускает развитие в высоких широтах высокопродуктивных растительных сообществ, сравнимых по своей биологической продукции с африканскими саваннами. На самом деле, плейстоценовые травоядные могли быть и не столь многочисленны, как это представляется по впечатлениям от огромных скоплений костных остатков, в исключительно благоприятных для их захоронения местах. Самое же важное, что для наиболее крупного и самого проблематичного (в смысле обеспечения кормом) представителя комплекса плейстоценовых травоядных — мамонта, для которого, по аналогии с современными слонами, вполне логично предположить питание не травой, а ветками деревьев и кустарников, появляется все больше и больше свидетельств того, что особо далеко на север он проникал отнюдь не в холодные ледниковые эпохи, а, напротив, в межледниковые периоды относительного потепления, когда широко распространялись кустарниковые, лесотундровые и лесостепные формации. Все это, в частности, подтверждается и датировками костей позднеплейстоценовых мамонтов с о-ва Врангеля, показывающими, что все они здесь жили не в сартанское (ледниковое), а в каргинское (межледниковое) время. Таким образом, вопросы о существовании и облике тундростепей и о питании крупных травоядных вовсе не обязательно должны быть связаны и могут решаться самостоятельно.

Далее, как и в случае с современными тундрами, степями и т.д., следует четко разграничивать понятия тундростепных растительных сообществ и тундростепных ландшафтов, а следовательно, различать, когда говорят о «смешении степных и тундровых комплексов», идет ли речь о

совместном произрастании тундровых и степных видов в одном сообществе или о сочетании тундровых и степных сообществ в одном ландшафте. В многочисленных дискуссиях часто это-то и остается неясным. Всеобщую путаницу увеличивает и разное понимание того, что является тундрой, степью, степным или тундровым видом и т.д.

На состоявшемся в 1979 г. симпозиуме по палеоэкологии тундростепного биома было признано, что тундростепные ландшафты не были однородными, а представляли собой скорее мозаику из степных, тундровых, тундростепных и иных сообществ, в числе которых могли быть участки лугов, кустарниковые группировки и т.д., состав и распространение которых зависели от широты местности. Подобное представление о перигляциальных ландшафтах ледниковых этапов плейстоцена разделяется большинством исследователей, хотя многие из них не согласны называть их тундростепными, но это уже чисто терминологическая проблема.

Что же касается вопроса о тундростепных сообществах, то здесь тоже преобладают терминологические проблемы. Во-первых, существует тенденция называть тундростепными травяные сообщества, экологически сходные со степями, но существующие там, где «положено» быть тундрами, то есть в высоких широтах. Это представляется в корне неверным, да и не нужным, поскольку для подобных группировок существует термин «криофитные степи», которым обозначают степные по основным параметрам группировки со значительным участием криофитных («холодолюбивых») видов. То, что подобные группировки, сохранившиеся в виде реликтовых участков на северо-востоке Азии, в том числе и на о-ве Врангеля, были достаточно обычны на территории Берингии в криоксеротические эпохи, мало у кого вызывает возражения, но никто не рассматривает их в качестве господствующего типа растительности.

Согласно иным, наиболее оправданным, на мой взгляд, представлениям, тундростепями следует называть сообщества, образованные тундровыми и степными видами. Конкретизируя это понятие, Б.А. Юрцев определяет их как сообщества с доминированием арктических и арктоальпийских криофильных (холодолюбивых) кустарничков, главным образом дриад, и ксерофитных (сухотлюбивых) трав. Подобные сообщества рассматриваются им как переходные (эктонные) между собственно тундровыми и собственно степными (криофитностепными). Достаточно близко определяет тундростепи и Гатри, один из основоположников современной концепции тундростепей, включающей в их понятие разнообразные варианты тундровых растительности со значительным участием ксерофитных трав. То, что подобные сообщества определяют облик плейстоценовых перигляциальных ландшафтов, доминируя и на шельфовых равнинах, не вызывает возражения и у такого яркого противника тундростепной концепции как Ю.П. Кожевников, который, однако, упорно отказывается признать правомочность использования по отношению к ним самого термина «тундростепь». Возражения его сводятся к тому, что в составе современных сообществ подобного типа отсутствуют «настоящие» степные виды, то есть имеющие степное происхождение и расселившиеся в приполярные широты из аридных областей в неизменном виде. Думается, однако, что коль речь идет о сообществах, то значение имеет не то, откуда родом их составляющие, а каковы их экологические особенности.

Кстати, по тем же самым соображениям Ю.П. Кожевников отказывается признать, криофитностепные растительные группировки степями, называя их «степоидами», хотя в них нередко доминируют те же самые виды, что и в степях Монголии и Забайкалья. По его мнению, на севере Берингии в плейстоцене не было ни степей, ни тундростепей, а господствовали высокоарктические тундры и арктические болота. Настоящие же степи были здесь развиты лишь в позднем плиоцене, но не в криоаридных (холодных и засушливых), а еще в термоаридных условиях. Формирование же представленных здесь в настоящее время криофитностепных группировок он связывает с недавними миграциями степных видов во время голоценового потепления.

Думается, однако, что большинство накопленных наукой фактов говорит не в пользу представлений Ю.П. Кожевникова. Так, существование многих достаточно древних и хорошо обособленных, реликтовых в настоящее время, видов растений и насекомых, имеющих явно степную экологию, но ограниченных в своем распространении приполярными берингийскими районами, говорит в пользу того, что здесь они и сформировались, условием чего должно быть и существование соответствующих растительных группировок.

Разумеется, на столь огромном широтном протяжении перигляциальной гиперзоны, при существенно различающихся радиационных и термических условиях, ее ландшафты не могли быть полностью однородными. А.А. Величко предполагал, что в ее пределах существовала внутренняя зональная дифференциация, и выделялось не менее четырех полос — безлесная и бескустарниковая, с кустарниками в долинах, с кустарниками на плакорах, с деревьями в долинах. Все эти полосы, по мнению А.А. Величко, не соответствовали рангу природных зон в их современном понимании.

В межледниковья восстанавливалась система природных зон, близкая к современной. Господствующие тундростепные и степные формации «уходили» в интразональные элементы ландшафтов. Или же сохраняли свое положение на водоразделах в отдельных регионах, с наибольшей континентальностью климата, определяя тем самым их провинциальные особенности.

А.А. Величко пришел к выводу о том, что для плейстоцена были характерны два типа динамики зональных структур — систем природных зон. Внутри ледниковых и межледниковых эпох преобладал *миграционный* тип, выражающийся в смещении границ природных зон, при сохранении их набора, а на рубежах «холодных» и «теплых» периодов он сменялся *трансформационным*, при котором как бы «менялись местами» зональные и интразональные компоненты ландшафтов. Подобное свойство — способность интразональных элементов становиться зональными и наоборот, А.А. Величко назвал *транзитивностью зональных структур*. В современную эпоху, являющуюся, по общему мнению, очередным межледниковьем, «рудименты» перигляциальной гиперзоны мы находим в виде интразональных реликтовых тундростепных и степных комплексов северо-востока Азии, в том числе и о-ва Врангеля, достаточно обширных степных и лесостепных ландшафтов центральной Якутии и т.д.

Очевидно, что периодическое образование единой перигляциальной гиперзоны имело огромное биогеографическое и флоро- и фауногенетическое значение. В ее пределах, на огромных пространствах, происходило смещение бореально-таежных, степных, первично-тундровых, приморских (связанных с безлесными побережьями) и альпийских элементов. А также их широкие миграции как в широтном направлении, между аридными и арктическими областями, так и между материками (поскольку гиперзональность была свойственна именно криоксеротическим эпохам, когда осушались шельфы, образуя Берингийский мост суши). В особо благоприятных условиях оказалась именно Берингия, где смыкаются два материка, два океанских бассейна и горные сооружения, тянущиеся до Центральной Азии и южных областей Северной Америки. Все это, в сочетании с периодическим распадом гиперзоны и единой Берингийской суши, не могло не привести к активизации эволюционных процессов и мощному видообразованию, положившему начало формированию современного комплекса арктических таксонов. В сфере всех этих процессов находился и остров Врангеля, расположенный в наиболее северной бездревесной полосе перигляциальной гиперзоны, где шло становление и развитие собственно арктических (эварктических) элементов, в сочетании с миграциями различных таксонов по осушенным и свободным ото льда шельфам.

В связи с вопросом о циклических изменениях природной обстановки в Берингии, на протяжении плейстоцена, следует упомянуть и представления И.А. Каревской (1973), полагавшей, что здесь имело место не менее 5 этапов похолоданий (холодных полуритмов) — один во второй половине раннего плейстоцена, 2 — в среднем и 2 — в позднем. В каждом из них выделяется три фазы. В верховьях Колымы первая из них характеризуется преобладанием кустарниковых тундр и сфагновых болот, при холодном приокеаническом климате, с избыточно влажным холодным летом и умеренно суровой многоснежной зимой. Во второй фазе господствуют арктические и типичные тундры, распространяются гипновые болота и ивняково-осоковые группировки, на фоне более суровой зимы и невысоких летних температур. Третья фаза отличается преобладанием травяной растительности с широким распространением ксерофитных группировок, при более континентальном климате, с повышенными летними температурами и суровыми малоснежными зимами. Данная реконструкция растительности проведена для верховий Колымы, то есть района весьма удаленного от арктического побережья, но общая схема климатических изменений, очевидно, прилагается ко всей Берингийской области.

В общем, на протяжении плейстоцена территория острова Врангеля неоднократно входила в состав обширной шельфовой Берингийской суши, соединяющей северо-восточную Азию и Аляску, по которой осуществлялось активное расселение флористических и фаунистических элементов, от Монголии и Южной Сибири до аридных районов Северной Америки, и которая сама являлась одним из мощных очагов формообразова-

ния. При этом территория острова ни разу не покрывалась полностью льдом и никогда полностью не затапливалась, то есть развитие его органического мира шло непрерывно. Его положение в центре шельфовых равнин способствовало обогащению флоры и фауны за счет многочисленных мигрантов, как со стороны Евразии, так из Америки. Периодическая же островная изоляция способствовала развитию эндемичных элементов, а кроме того, препятствовала активному проникновению сюда бореальных и гипоарктических элементов, расселявшихся на север в связи с межледниковыми потеплениями, что, вероятно, препятствовало вытеснению ими «криоксеротических» комплексов, для которых остров выполнял также и роль «ковчега», в периоды затопления шельфов. При следующих регрессиях остров, несомненно, был не последним источником, из которых происходило заселение вновь осушавшихся территорий.

Следует также остановиться и на особенностях сухопутных связей территории острова с Азией и Северной Америкой. Остров расположен ближе к азиатскому побережью и соединялся с ним на более продолжительное время и, возможно, чаще, чем с Аляской. Однако от горных сооружений и возвышенных равнин Чукотки он оказывался отделен полосой низменных шельфовых равнин, на которых в течение длительных периодов проявлялось избыточное увлажнение и остаточное засоление. Кроме того, с потеплением и восстановлением «нормальной» картины природной зональности, их ландшафты приобретали более южный характер. Сухопутная связь с Америкой возникла реже и была менее устойчивой, но осуществлялась она по цепочке возвышенностей и горных сооружений, от гор о-ва Врангеля к хребту Брукса на Аляске, через поднятие Центральных банок Чукотского моря, располагавшихся на одной широте и имевших сходные зонально-климатические и ландшафтные условия. Подобные обстоятельства делают американские связи не менее, а, может быть, и более важными для флоры и фауны острова, нежели евроазиатские. Подтверждается это находками на острове американских видов растений и не известных в материковой Азии насекомых.

Что же касается ландшафтной обстановки на территории острова на протяжении плейстоцена, то на основании всех имеющихся данных по сопредельным областям и непосредственным материалам с острова, следует полагать, что в криоксеротические эпохи здесь господствовали ландшафты, описанные нами выше как тундростепные, представляющие мозаику тундростепных, степных, сухих вариантов тундровых сообществ и разнообразных ксерофильных травяных и кустарничковых группировок. Укажем также, что согласно некоторым палеоклиматическим реконструкциям (Сергин, Щеглова, 1976), в северной части Берингийской суши, на широте острова Врангеля, летние сезоны криоксеротических эпох были теплее современных и среднеиюльские температуры составляли около +8°, что благоприятствовало распространению криофитностепных и остепненных растительных сообществ.

В умеренные периоды межледниковий обстановка была, очевидно, близка к современной, с преобладанием арктических тундр. А в особо теплые эпохи с повышенной океаничностью климата могли быть широко распространены и кустарниковые формации, о чем свидетельствуют находки мощных стволов ив в каргинских отложениях. По всей видимости, амплитуды изменений среды на протяжении плейстоцена здесь были не столь велики, как в более южных районах, и территория острова отличалась большим постоянством природных условий, что усиливало ее значение как рефугиума для отдельных элементов и комплексов флоры и фауны криоксеротических эпох.

Современная эпоха — **голоцен**, началом которого считают резкое глобальное потепление, произошедшее 10—12 тысяч лет назад, представляет собой, по общему признанию, очередное межледниковье, продолжающее природные циклы плейстоцена. По срав-

нению с казанцевским и каргинским, оно считается наиболее прохладным. Одновременно с этим существует точка зрения, что мы живем в продолжающуюся эпоху оледенения, точнее в ее фазу относительного потепления (инерстадиал). Основой для подобных взглядов является продолжающееся существование ледниковых покровов Гренландии и Антарктиды.

Глобальное потепление, ознаменовавшее начало голоцена и давшее начало таянию позднеледниковых ледников и затоплению шельфов (вкладка, табл. VI), на севере Берингии уже примерно через тысячу лет сменилось столь же значительным, но и столь же кратковременным похолоданием, за которым наступило следующее потепление, ставшее в Сибири и на Дальнем Востоке наибольшим за все голоценовое время. На территории о-ва Врангеля своего максимума оно достигло около 9 тысяч лет назад, и примерно в это же время (9—8 тысяч лет назад) остров окончательно отделился от материка⁵. В середине голоцена (6—5 тысяч лет назад) было еще одно потепление, проявившееся повсеместно в приполярных районах и заслужившее название голоценового *климатического оптимума* или *альтитермала*, во время которого, согласно Фэйрбриджу (1970), температуры превышали современные в среднем на 2—3°. Последнее означает, что на южном побережье о-ва Врангеля средняя температура июля могла достигать +5—8°, а в его центральных районах +10—12°, что соответствует современным термическим условиям развития типичных и южных тундр. Напомним, однако, что в раннем голоцене (9 тысяч лет назад) климат на острове был еще более теплым и очевидно более влажным. За алтитермалом снова последовало похолодание, а на протяжении последних 4 тысяч лет климат острова, по мнению С.Л. Вартаняна, практически не изменялся⁶.

В раннем голоцене климат на Чукотке и на о-ве Врангеля был теплее современного. Есть данные, что в районе м. Биллингса, то есть на самом северном участке современного побережья Чукотки, была представлена березовая лесотундра со значительным распространением сфагновых болот. На острове Врангеля широкое распространение получили кустарниковые формации из ив, берез и ольхи, распространявшиеся и на северную равнину острова, где, по крайней мере, в речных долинах, были образованы крупными прямостоячими формами кустарников. Очевидно, более широко были распространены болота (в том числе и сфагновые) и кочкарниковые осоково-пушицевые тундры. Сравнительно теплый климат обусловил и сохранение, по крайней мере, в центральных районах острова, разнообразных ксерофитных, в том числе криофитностепных и тундростепных, растительных группировок. К этому же времени относится и активное развитие термокарстовых процессов, обусловивших формирование термокарстовых озерных котловин на равнинах, и комплексов байджарахов на шлейфах гор.

Подобная ситуация, вероятно, с некоторыми колебаниями, сохранялась до середины голоцена, когда климатический оптимум сменился похолоданием, сопровождавшим

⁵ Существует также, основанное на анализе донных осадков пролива Лонга и сопредельных территорий, мнение о том, что это отделение произошло всего около 3 тыс. лет назад (Дегтяренко, 1971), которое, однако, не пользуется «популярностью».

⁶ Вообще голоценовое время принято делить на пять этапов: *пребореальный* (первые 2—3 тысячи лет), *бореальный* (9—8 тысяч лет назад), *атлантический* (8—5 тысяч лет назад), *суббореальный* (5—2,5 тысяч лет назад), *субатлантический* (последние 2,5 тысячи лет). В Европе климат бореального этапа был умеренным и сухим, атлантического — теплым и влажным, суббореального — также теплым, но более сухим, а субатлантический этап считается умеренным и влажным. Глобальный климатический оптимум голоцена, когда повсеместно отмечалось потепление, пришелся на атлантическое и суббореальное время. Но в каждом регионе были свои особенности климатических изменений, связанные с местными неотектоническими, климатическими и прочими процессами, в результате чего общая их картина, в частности, максимумы потеплений и похолоданий, не обязательно совпадают в разных секторах приполярной области.

ся повышением влажности, приведшими к формированию на Северо-Востоке Азии современных ландшафтов, в результате их «гипоарктизации» (Юрцев, 1966). Это выразилось в возрастании площади болот, сырых тундр и кочкарников, при сокращении таковой кустарниковых формаций, исчезновении степных сообществ в океанических районах и их существенном вытеснении тундровыми группировками в континентальных районах, что было связано с недостатком тепла, при избытке влаги. На острове Врангеля существенно сокращаются площади распространения кустарников, обедняется их состав: прямостоячие и гемипростратные кусты исчезают с равнин острова, около 5 тысяч лет назад вымирают березки и ольха. Существенно сокращается распространение осоково-пушицевых болот, кассиоповых группировок гипоарктического характера, а также степных и остепненных сообществ, сохраняющихся в виде реликтов, в наиболее теплых районах острова. Значительно ухудшаются также позиции бореальных и гипоарктических видов, проникших сюда в начале голоцена, при более теплом климате и еще существовавшей связи острова с материком. Многие из них сохранились до настоящего времени в виде лишь крошечных реликтовых «осколочных» микропопуляций. Господствующее положение на острове занимают растительные сообщества аркто-тундрового характера.

После похолодания 5—4 тысяч лет назад, нанесшего основной «удар» по раннеголоценовой гипоарктической флоре и растительности острова, климат, предположительно, стал несколько более теплым, и какие-то из исчезнувших видов вполне могли бы здесь существовать в наиболее теплых районах. Однако сухопутной связи с материком уже не было, что исключало повторное проникновение на остров гипоарктических форм. С этим связано то обстоятельство, что в межгорных котловинах острова развиты растительные сообщества, охарактеризованные Б.А. Юрцевым как «гипоарктические по структуре, но арктические по слагающим их видам».

Самыми важными из голоценовой истории острова были два обстоятельства. Во-первых, благодаря отделению в самом начале климатического оптимума, он избежал особо массовой экспансии бореального и гипоарктических элементов, которая могла бы повлечь более кардинальные перестройки его ландшафтов и растительного покрова, в частности — более существенное или полное вытеснение степных, тундростепных и близких к ним группировок. Во-вторых, в силу уже упоминавшейся нами тенденции к снижению амплитуды климатических изменений в плейстоцене с юга на север, эти изменения оказались здесь минимальными, по сравнению с другими районами, что особо касается наиболее континентальных внутренних районов. По мнению Б.А. Юрцева и В.В. Петровского, современные условия о-ва Врангеля, особенно его внутренних районов, наиболее близки к господствующим в плейстоцене на обширных пространствах осушенных шельфов арктических морей, а ландшафты его межгорных котловин с сочетанием аркто-тундровой и тундростепной растительности, при участии степных, луговых, а также кустарниковых группировок, представляют собой наиболее полный современный аналог криоксеротических ландшафтов позднего плейстоцена. В подтверждение этого укажем, что на острове обнаружен единственный современный споропыльцевой спектр, идентичный тем плейстоценовым, что считаются «тундростепными». Весьма показательным и то, что по расчетам В.В. Косьминского (Ушаков, Ясаманов, 1984), типичные условия плейстоценовой перигляциальной зоны характеризовались годовым количеством осадков около 200 мм, средней температурой самого теплого месяца до +10°, а самого холодного — до -40—50°. К аналогичным результатам пришли также Сергин и Щеглова (1976), реконструируя климат плейстоценовых осушенных шельфов на широте о-ва Врангеля. Как видим, приведенные параметры, практически, идентичны современным условиям внутренних межгорных котловин острова. Это, собственно, и явилось главной причиной

того, что на острове уцелели многие реликты плейстоценовой эпохи — виды и целые группировки, которые, очевидно, были широко распространены по осушенным шлейфам в криоксеротические эпохи⁷.

Таким образом, определение Л.В. Громова, назвавшего остров Врангеля «осколком Берингии», оказалось справедливым не только в чисто геологическом смысле, но и в палеогеографическом плане. Остров Врангеля действительно представляет собой «кусочек» Берингийской суши, в пределах которого, лучше чем где-либо еще, представлены свойственные ей в прошлые эпохи черты и особенности.

ФЛОРА И ФАУНА

Термины *флора* и *фауна*, широко распространенные в обыденной жизни, часто употребляются в качестве синонимов растительного и животного мира. Вместе с тем, они имеют достаточно определенный более узкий научный смысл. Как указывает Ю.И. Чернов (1984), уже в прошлом веке был осознан и сформулирован важнейший принцип изучения растительного и животного мира Земли: разграничение двух аспектов, имеющих дело, с одной стороны, с композициями видов и вообще таксонов, а с другой — совокупностями организмов, особой разнообразных видов. Первому аспекту соответствуют категории флоры и фауны, под которыми следует понимать *исторически сложившиеся композиции таксонов растений и животных, соответственно, свойственные тому или иному участку земной поверхности*. Второму — категории «растительность» и «животное население»¹.

Для композиций таксонов существуют и более узкие вторичные понятия. Так, ботаники, а вслед за ними и зоологи, используют такой термин как *конкретная (элементарная) флора (фауна)*, которая обозначается совокупность видов территории, в пределах которой не проходит ни одной флористической (фаунистической) границы, и все различия набора видов определяются пространственными различиями экологических условий обитания. Район распространения подобных комплексов видов называют *районом конкретной флоры (фауны)*. Кроме того, используется понятие о *парциальных флорах (фаунах)*, под которыми понимаются совокупности видов, обитающих в одном типе местообитаний (как правило, в одном типе фаций) флористически (фаунистически) однородного района. И так далее.

Для обозначения суммы флоры и фауны существует термин «*биота*», который, однако, к настоящему времени практически утратил свой строгий изначальный смысл и наиболее часто употребляется для обозначения органического мира вообще. В связи с этим П.П. Второвым и Н.Н. Дроздовым был предложен термин «*биофлота*» для исторически обусловленных региональных комплексов таксонов растительного и животного мира.

⁷ Другой останец Берингийской шельфовой суши — Новосибирские острова — всех этих особенностей не имеют. По мнению Б.А. Юрцева, это связано с их изначальной бедностью, обусловленной тем, что даже в периоды осушения шельфов на них была затруднена миграция степных и горных элементов из-за очень широкой полосы низменных лессовых равнин, отделяющих их от ближайших материковых гор. Кроме того, гораздо более равнинный их рельеф не смог обеспечить формирование климатических рефугиумов, как это произошло на о-ве Врангеля, а более длительная связь с материком способствовала экспансии влаголюбивых тундровых комплексов. Так что большинство относительно теплолюбивых и сухолюбивых элементов, населявших их территорию в голоцене, скорее всего, исчезли к настоящему времени в результате голоценовых ландшафтных перестроек.

¹ Термин «животное население» с 20-х годов нашего столетия употребляется для обозначения аналога растительности в животном мире, а научное направление, изучающее животное население, неоднократно предлагалось назвать геозоологией, по аналогии с наукой о растительности — геоботаникой.

Аналогичным образом растительность и животное население объединяются понятиями «биоценоз», «сообщество», на биотопическом уровне, или понятием «биом» (тундровый, таежный биом), в ландшафтно-географическом масштабе. В качестве же общего, «безразмерного» понятия, не связанного с определенным масштабом, Е.М. Лавренко предлагал, ныне почти забытый, термин «*биостром*».

Различия рассмотренных категорий (флоры и фауны, с одной стороны, растительности и животного населения — с другой) кажутся сами собой разумеющимися. Но, как указывает Ю.И. Чернов (1984), в связи с естественным стремлением к синтезу, по мере развития флористики и геоботаники, равно как и фаунистики и геозоологии, возникали и продолжают возникать тенденции к смешению двух подходов или фактическому включению одних категорий в другие.

Пожалуй, наиболее частой из этих тенденций, особо хорошо выраженной во флористике, является стремление расширить традиционные рамки понятий флоры и фауны, включив в них характеристики обилия, ценотические отношения, популяционные особенности и т.д., так что постепенно теряется граница между флорой и фитоценозом, фауной и зооценозом. Предпосылкой развития подобных стремлений служит, по мнению Ю.И. Чернова, неверное представление о классическом понимании флоры и фауны как лишь о «списке видов», из которого следует, что удел флористики и фаунистики — составление подобных списков. Ю.И. Чернов считает это глубоко неверным, поскольку характеристики флоры и фауны включают в себя соотношения таксонов всех уровней, соотношения генетических, ареалогических, зональных групп, адаптивных типов и т.д. и т.п., анализ которых, особенно в сравнительном плане, способен выявить многие важные и интересные биогеографические тенденции и закономерности.

Остров Врангеля, без сомнения, является одной из наиболее хорошо изученных, во флористическом и фаунистическом отношении, арктических территорий. Конечно, до полного выявления видовых списков всех групп организмов еще очень далеко. Практически не изучены грибы и водоросли, отрывочны сведения по микроартроподам (клещам, коллемболам и т.д.), червям и пресноводным ракообразным, не завершена инвентаризация мхов и лишайников. Вместе с тем, видовой состав сосудистых растений, многих групп наземных беспозвоночных (пауков, жуков, клопов, бабочек и др.), а также позвоночных животных выявлен достаточно полно. Соответственно, на примере преимущественно этих, наиболее полно изученных групп, мы и рассмотрим главные черты островной биоты на фоне свойственных арктическим широтам особенностей.

Всякая флора и фауна, прежде всего, характеризуется своим *видовым богатством*, т.е. числом составляющих ее видов, *таксономической структурой* — набором надвидовых таксонов (родов, семейств, отрядов и т.д.) и их соотношением по числу видов. Помимо таксономической принадлежности составляющих флору и фауну видов, важны их зональные и биотопические предпочтения, экологические особенности и жизненные формы, современные географические и исторические (флоро- и фауногенетические) связи. В совокупности соотношения элементов, различающихся по названным признакам, помимо того, что дают более полное и всестороннее представление о биоте, позволяют выявить основные черты ее взаимодействия со средой, наметить источники и пути ее формирования. В частности, установить причины тех или иных особенностей видового богатства и таксономической структуры. Поэтому мы также рассмотрим набор и соотношение *широтных-ландшафтных* (зональных) групп, *экологических* групп и *жизненных форм, ареалогических* (фауно- и флорогеографических) и *географо-генетических* (фауно- и флорогенетических) групп видов. Кроме того, еще одну важную характеристику флоры и фауны составляет *эндемизм*, характеризующий, с одной стороны, таксономические, а с другой — географо-генетические особенности биоты, и имеющий, в случае острова Врангеля, особое значение.

Видовое богатство

Всем известно, что число видов животных и растений закономерно убывает от экваториальных и тропических широт к полюсам, и общее видовое богатство арктической флоры и фауны неизмеримо ниже такового не только тропиков, но и умеренных широт. Лишь некоторые специфические арктические таксоны, о которых речь пойдет ниже, наилучшим образом представлены именно в Арктике и Субарктике (гагары и песочниковые из птиц, например, и др.)

В пределах самой Арктической области мы наблюдаем продолжение той же глобальной закономерности — общее видовое богатство снижается от наиболее южных к наиболее северным, полярно-пустынным районам. Здесь также проявляются и другие общегеографические закономерности пространственной изменчивости видового богатства — меньшее число видов на островах, по сравнению с материковыми территориями той же площади, и снижение числа видов с уменьшением площади островов. Кроме того, в приарктических районах выражена еще одна тенденция — при прочих равных условиях, видовое богатство флор и фаун оказывается выше в притихоокеанских (берингийских) районах, по сравнению с приатлантическими. Причины тому — отсутствие в Берингийском секторе покровных оледенений и периодическая связь между двумя материками, благодаря чему эта область была ареной межматериковых миграций, непрерывного видообразования и рефугиумом (убежищем) для многих организмов, во время гляциальных (ледниковых) эпох.

В самых общих чертах, флора и фауна острова Врангеля укладывается в описанную систему тенденций и закономерностей. Вместе с тем, совершенно очевидно, что остров представляет собой хорошо выраженную флористическую и фаунистическую аномалию, так как видовое богатство многих групп организмов здесь существенно выше, чем на других территориях подобной площади, находящихся в сходных зональных условиях.

Наиболее впечатляющий пример аномально высокого видового богатства дает флора сосудистых растений острова, насчитывающая более 400 (415 на конец 90-х годов) видов и подвидов. В Арктике нет ни одной территории, даже близко приближающейся к о-ву Врангеля по этому показателю. Достаточно сказать, что флора острова богаче флоры всего огромного Канадского Арктического архипелага (!) и включает половину всех видов сосудистых растений, известных для Чукотки. Для других островов и архипелагов, расположенных, большей частью, в пределах подзоны арктических тундр, характерно в 2—3 раза меньшее видовое богатство флоры сосудистых растений. Так, на Шпицбергене их 162, на Новосибирских о-вах — 135 и т.д. При этом, все эти территории заметно превышают остров Врангеля по площади.

Чрезвычайно богаты и конкретные флоры острова. Даже флора района бух. Роджерс со среднеиюльской температурой равной всего +2,4° содержит 230 видов, для более теплого района бух. Сомнительной, на том же южном побережье, известно 328 видов, а в центральных районах конкретные флоры еще богаче — в верховьях р. Неизвестной около 340 видов. Для сравнения укажем, что конкретные флоры в аналогичных зональных условиях включают на р. Нижняя Таймыра и в бух. Марии Прончищевой на Таймыре, 102 и 96 видов, соответственно, на о. Котельном — 89 видов, в районе м. Барроу на Аляске, на южной границе арктических тундр, — 130 видов и т.д. Даже конкретные флоры подзоны типичных тундр часто оказываются существенно беднее врангелевских. Так, конкретная флора окрестностей пос. Тарей на западе Таймыра, в подзоне типичных тундр, включает 221 вид.

Эта очевидная аномалия не может быть объяснена только высоким разнообразием среды обитания, хотя чрезвычайно высокое разнообразие экотопов, безусловно, играет немалую роль. Несомненно, велика значимость исторических факторов и общих особен-

ностей климата и географического положения. Подтверждением этого служит факт и столь же разительно высокого богатства парциальных флор острова. Так, в зональных местообитаниях его южной равнины обитает 40—60 видов сосудистых растений, а в луговых группировках южных склонов 70—90, тогда как, например, в районе бух. Марии Прончищевой соответствующие цифры составляют 30 и 30—35.

С другой стороны, флоры наиболее суровых восточных и северо-восточных районов острова вполне соответствуют по своему богатству арктотундровой «норме», включая по 100—140 видов. То же самое справедливо и по отношению к парциальным флорам этих районов, в которых редко бывает более 25—30 видов. То есть, речь может идти не только об общем богатстве флоры острова, но и о существенном разнообразии его конкретных и парциальных флор.

От сосудистых растений не отстают и споровые, в частности мхи. Полный состав флоры бриофлоры, т.е. флоры мхов, еще далеко не выявлен, но отдельные конкретные флоры изучены достаточно хорошо для того, чтобы можно было судить об их относительном богатстве. В районе бухты Сомнительной выявлено 174 вида листостебельных и 51 вид печеночных мхов (Афонина, 1994), тогда как для конкретных флор арктических тундр Таймыра подобные значения составляют: 65 и 46 — для бух. Марии Прончищевой, 48 и 15 — для района пос. Диксон. Зато очень близкое видовое богатство выявлено во флорах подзоны типичных тундр, как на Таймыре (Тарей), так и на Чукотке (поселки Лаврентия и Яндраккыно), где было найдено по 175—180 видов листостебельных и 42—56 видов печеночных мхов. Всего же для острова Врангеля известно 87 видов печеночных и 238 видов листостебельных мхов, а список лишайников включает 289 видов.

О видовом богатстве беспозвоночных животных можно судить только на примере отдельных групп насекомых, так как изучение многих таксонов еще далеко не закончено и полный их видовой состав не выявлен. Кроме того, далеко не по всем группам имеются сопоставимые данные по другим районам. Богатство же наиболее хорошо изученных групп можно сравнить с наиболее полно изученными, в энтомологическом плане, энтомофаунами полуострова Таймыр (табл. 5).

Таблица 5

Видовое богатство разных групп насекомых в фаунах Таймыра (Чернов, 1978) и острова Врангеля

Группы насекомых	р. Агапа, юг типичных тундр	пос. Тарей, север типичных тундр	бух. Марии Прончищевой, арктические тундры	о. Врангеля
<i>Цикадки</i>	6	3	0	3
<i>Листоблошки</i>	5	4	0	1
<i>Клопы</i>	5	3	1	4
<i>Трипсы</i>	3	2	0	0
<i>Жужелицы</i>	20	12	3	15
<i>Стафилины</i>	нет данных	нет данных	2	14
<i>Пилюльчики</i>	2	1	0	3
<i>Щелкуны</i>	1	0	0	1
<i>Божьи коровки</i>	3	2	0	1
<i>Листоеды</i>	8	6	3	9
<i>Долгоносики</i>	10	5	0	11
<i>Дневные бабочки</i>	13	9	3	15
<i>Ночные бабочки</i>	нет данных	20	5	18
<i>Пилюльчики</i>	нет данных	10	2	5
<i>Шмели</i>	6	4	2	3
<i>Журчалки</i>	13	7	1	6
<i>Комары-долгоножки</i>	16	12	6	14

Нетрудно заметить, что почти все приведенные группы характеризуются на о-ве Врангеля видовым богатством, более близким к свойственному типичным тундрам Таймыра (причем нередко их южной части), но никак не арктическим. При этом нет ни одного таксона, который в последних был бы более богат видами, чем остров Врангеля. Впечатляюще также различия в видовом богатстве пауков, которых в типичных тундрах Таймыра отмечено 20 видов, в арктических — 10, а на острове Врангеля — более 40 (!).

Что касается птиц, то на о-ве Врангеля установлено гнездование 49 наземных видов (т.е. исключая чисто морские виды, связанные с сушей только в период размножения). Предполагается гнездование еще 6 видов. Ряд видов гнездится весьма нерегулярно, а для некоторых известны лишь единичные случаи гнездования, так что с уверенностью можно говорить о 40 регулярно гнездящихся видах. Но и это число, хотя и не столь разительно отличается от аналогичных показателей по другим районам, как в случаях с растениями и насекомыми, но, все равно, превышает видовое богатство всех известных арктических авифаун, что вполне наглядно демонстрирует таблица 6.

Таблица 6

Видовое богатство конкретных авифаун и парциальных авифаун зональных местообитаний северной половины тундровой зоны (по: Стишов и др., 1989)

Районы	Вся фауна	Зональные местообитания
<i>Центральная часть подзоны арктических тундр:</i>		
о. Южный, Новая Земля	33	12
бух. М. Прончищевой, Зап. Таймыр	30	13
о. Б. Ляховский, Новосибирские о-ва	37	14
о. Врангеля	40	11
о. Банк (север)	32	13
Понд-Инлет, Баффинова Земля	29	12
Упернавик, Зап. Гренландия	26	11
зал. Скорсби, Вост. Гренландия	31	13
<i>Крайний юг подзоны арктических тундр:</i>		
Диксон, Зап. Таймыр	37	13
м. Барроу, Аляска	35	15
п-ов Аделаиды, Киватин	33	17
<i>Северная часть подзоны типичных тундр:</i>		
о. Вайгач	43	17
Усть-Тарей, Зап. Таймыр	40	18
о. Айон, Зап. Чукотка	41	16
о. Виктория (юго-запад)	36	18
п-ов Фокс (Баффинова Земля)	40	16

Как и в предыдущих случаях (мхи, насекомые), общее число видов в конкретных фаунах птиц оказывается ближе к значениям, свойственным для типичных тундр. Однако, в отличие, например, от сосудистых растений, число видов, населяющих зональные местообитания, оказывается типичным для арктических тундр, где оно изменяется от 10 до 15, и закономерно меньше такового в типичных тундрах (17—20). Это дает основания связывать повышенное видовое богатство птиц острова, в основном, с высокой степенью биотопического разнообразия.

Что касается фауны наземных млекопитающих, то она, скорее, несколько обеднена, хотя, в целом, вполне типична для арктических островов — 2 вида грызунов (лемминги),

песец, россомаха (очень редка). Кроме того, факультативным обитателем острова является волк (заходят эпизодически с материка, оставаясь на долгое время) и известны заходы лисицы. К настоящему времени териофауна обогащена двумя интродуцированными видами — северным оленем и овцебыком.

Обедненной выглядит и фауна пресноводных ракообразных. В пресных озерах острова обнаружен один вид щитней (*Phyllopora*) и 3 вида жаброногов (*Anostraca*), притом, что для Шпицбергена известно 29, а для Новой Земли 66 видов пресноводных ракообразных, относящихся к 6-8 отрядам, и даже в водоемах полярных пустынь Земли Франца-Иосифа найдено 8 видов (Вехов, 1986). Вполне вероятно, что это связано со значительной неполнотой фаунистических данных, так как гидробиологические исследования пресных вод острова были довольно ограничены и не охватили районы с наибольшим обилием и разнообразием пресноводных водоемов. С другой стороны, обращает на себя внимание, что отмеченная обедненность фауны ракообразных проявляется в выпадении большей части отрядов, свойственных арктическим тундрам приатлантического сектора Арктики, тогда как видовое богатство представленных отрядов сохраняется на том же уровне. Щитни везде представлены одним видом жаброногов на Шпицбергене 1 вид, на Новой Земле — 4.

Наконец, стоит упомянуть морских птиц и млекопитающих. Морской орнитокомплекс острова включает 7 видов собственно морских птиц (не считая крупных чаек — серебристой и бургомистра), то есть столько же, сколько и в наиболее богатых морскими птицами районах Арктического бассейна — в Гренландии и на о-вах Новой Земли. То же самое относится и к морским млекопитающим, в числе которых, помимо характерных для прибрежных районов всего Арктического бассейна двух видов тюленей и белухи, регулярно присутствуют тихоокеанский морж и серый кит (не считая случайных заходов южных ластоногих и пелагических китов, не встречающихся в прибрежных водах). Несколько повышенное число видов морских позвоночных, несомненно, связано с положением острова вблизи Берингова пролива, что, вкуче с соответствующими гидрологическими условиями, благоприятствует смешению арктических и северо-пацифических морских фаун.

Итак, необычайно высокое или, по крайней мере, повышенное видовое богатство наблюдается практически для всех компонентов биоты острова и имеет в своей основе единый комплекс причин. Подробнее мы рассмотрим их позже, после анализа структуры флоры и фауны. Здесь же лишь стоит отметить, что для птиц и млекопитающих основное значение имеют высокое биотопическое разнообразие и современное географическое положение острова, тогда как уникальное богатство флоры и энтомофауны, в значительной степени, связано с историей развития острова, в ходе которого он выступал в роли «накопителя», «ковчега» и значимого центра видообразования.

Необычайное богатство биоты, само по себе, чрезвычайно интересная и привлекательная особенность, которая, однако, должна бы лишать остров «эталонности», выводя его далеко за рамки «нормы» видового разнообразия для подобных широт. Отчасти это так, но лишь отчасти. На востоке острова и, особенно, в восточной части северной равнины, флора и фауна весьма обеднены и, в целом, не богаче, а в случаях некоторых отдельных таксонов беднее, чем большинство биот подзоны арктических тундр. Общее же богатство «обеспечивается», преимущественно, наиболее континентальными центральными и южными районами, с более благоприятными климатическими условиями и большим разнообразием местообитаний. То есть, в пределах острова, наряду с предельно богатыми, представлены конкретные флоры и фауны, не выделяющиеся своим богатством на общем фоне арктических тундр, притом, что общее богатство биоты острова или, по крайней мере, рассмотренных таксонов, характеризуется явно максимальными для подзоны значениями. При этом, в ряде таксонов «отрыв от нормы» столь велик, что они вполне сопоставимы с флорами и фаунами более южных зональных подразделений — типичных, а иногда и южных, тундр.

Таксономическая структура

В качестве основной особенности таксономической структуры арктической биоты, в целом, Ю.И. Чернов выделяет повышенный «удельный» вес наиболее примитивных, архаичных таксонов, которые проявляют в тундровой зоне наиболее яркие признаки биологического прогресса, в том числе и высокое видовое богатство. Проявляется это на разных таксономических уровнях, т.е. не только и столько на уровне наиболее высших таксонов, классов, отрядов, но и в их пределах, так что достаточно продвинутый отряд представлен здесь, в основном, своими низшими, в эволюционном плане, группами. Примерами могут служить лютиковые, гвоздичные, крестоцветные, ивовые, розоцветные среди двудольных растений, жужелицы среди жуков, типулоидные комары среди наиболее продвинутого из насекомых отряда двукрылых, ржанкообразные и гусеобразные из птиц. При этом основную роль часто играет не столько доля архаичных таксонов в арктической биоте, сколько их относительная представленность, по сравнению с таковой наиболее эволюционно продвинутых групп. Так, в арктических районах видовое богатство мхов и лишайников вполне сопоставимо с таковым цветковых растений, тогда как, в целом, и в большинстве более южных флор последние, безусловно, преобладают. То же самое касается куликов и воробьиных: первые в тундрах не уступают вторым по числу видов, а часто и существенно преобладают, в то время как всего в мире их в 15—20 раз меньше, чем воробьиных. Данное явление связывают с различиями основных адаптивных стратегий освоения арктической среды, в которой наиболее выгодными оказываются пассивные пути, связанные с пониженными темпами развития, подчиненности экстремальным климатическим условиям, к которым больше склонны как раз наиболее примитивные группы. Наиболее же эволюционно продвинутые группы (воробьиные среди птиц, сложноцветные среди двудольных

растений), либо ограничены лишь южной частью тундровой зоны, не проникая в собственно арктические широты, либо же представлены в Арктике специфичными глубоко адаптированными, но единичными видами или малочисленными (часто монотипичными, т.е. содержащими 1 вид) родами. Притом, что в более южных широтах они занимают доминирующее положение (Чернов, 1978; Чернов, Матвеева, 1979). Соответственно, в арктических тундрах (равно как и в полярных пустынях) эта черта выражена особенно хорошо.

Флора цветковых растений о-ва Врангеля, по своим общим структурным характеристикам, в целом отвечает основным признакам арктических флор, выделенным А.И. Толмачевым. В частности, как и в остальных арктических флорах, 10 ведущих семейств включают около 80% видов (рис. 25). Сходен и набор этих семейств. Но общее число семейств (35) уже значительно превышает «норму» (во флоре бухты Марии Прончищевой их 17). Кроме того, набор ведущих семейств отличается от характерного для арктических тундр и более сходен со свойственным для типично тундровой подзоны.

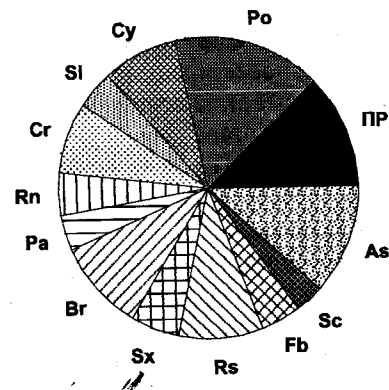


Рис. 25. Таксономическая структура флоры цветковых растений острова Врангеля:

Po — злаковые (*Poaceae*), 16%; Cy — осоковые (*Cyperaceae*), 8,1%; Si — ивовые (*Salicaceae*), 4,1%; Cr — гвоздичные (*Caryophyllaceae*), 7,7%; Rn — лютиковые (*Ranunculaceae*), 4,5%; Pa — маковые (*Papaveraceae*), 3,8%; Br — крестоцветные (*Brassicaceae*), 9,8%; Sx — камнеломковые (*Saxifragaceae*), 5,3%; Rs — розоцветные (*Rosaceae*), 9,1%; Fb — бобовые (*Fabaceae*), 4,3%; Sc — норичниковые (*Scrophulariaceae*), 3,1%; As — сложноцветные (*Asteraceae*), 12%; PP — прочие, 12,2%;

Так, во флоре района бухты Марии Прончищевой, на восточном побережье Таймыра первые места во флоре принадлежат крестоцветным, злаковым, камнеломковым, гвоздичным и лютиковым, тогда как, например, осоковые, в отличие от типичных тундр, находятся только на 6 месте. На острове Врангеля в первую пятерку семейств также входят злаковые, крестоцветные и гвоздичные, но, кроме того, и осоковые (как в типичных тундрах), а вторым и четвертым по числу видов семействами оказываются сложноцветные и розоцветные, занимающие в арктических флорах, как правило, последние места.

Своеобразна и родовая структура. В целом, в большинстве арктических районов по числу видов выделяются, как правило, два рода — крупки (*Draba*) и камнеломки (*Saxifraga*). На о-ве Врангеля более чем 20 видами представлены те же крупки, а также осоки (*Carex*) и лапчатки (*Potentilla*), и по 16—17 видов включают мятлики (*Poa*), маки (*Papaver*) и одуванчики (*Taraxacum*). Повышенное богатство характерно и для рода *Oxytropis* (остролодочник), представленного на острове 8 видами. То есть, помимо высокого относительного богатства второстепенных для Арктики семейств, отмечается и повышенное видовое богатство второстепенных родов. Особо обращают на себя внимание примеры с лапчатками и одуванчиками.

Подобная ситуация в основном является следствием биогеографического положения острова (Берингия — центр видообразования и разнообразия многих родов, в том числе лапчаток и одуванчиков) и существования на острове районов с относительно теплым мезоклиматом, обеспечивающим существование здесь множества достаточно южных форм (в основном с этим связано разнообразие сложноцветных). Однако для ряда родов основную роль сыграло активное видообразование на самом острове, обусловившее формирование эндемичных видов, составляющих около 1/3 в родах *Papaver* и *Taraxacum*.

Наконец, необходимо отметить наличие на острове представителей совсем не характерных для арктических тундр относительно «южных» семейств, отсутствующих на прочих арктических островах. Это вересковые, грушанковые, зонтичные, брусничные и др. Все они, правда, представлены 1—2 видами, крайне редки и малочисленны и встречаются только в центральных районах острова.

Таксономические структуры бриофлоры (флоры мхов) и лишайнофлоры (флоры лишайников) большим своеобразием не отличаются. По крайней мере, на южном побережье острова спектры семейств и родов и распределение по ним видов, в основном, сходны с наблюдающимися во всех арктических районах (Афонина, 1994 и др.) При этом, однако, бриофлора все же выделяется необычным для Арктики богатством поттиевых мхов (семейство *Pottiaceae*), представленных здесь 19 видами. Большинство видов этого семейства связаны по происхождению с аридными ландшафтами и на острове распространены в различных ксерофитных сообществах.

Примерно такая же ситуация, как с цветковыми растениями, наблюдается и среди насекомых, из которых, как везде в Арктике, по числу видов лидируют ногохвостки (*Collembola*), перепончатокрылые (*Hymenoptera*) и двукрылые (*Diptera*). Хорошо выражены и прочие типично арктические особенности: среди жуков наибольшим числом видов представлены жужелицы и стафилины, среди перепончатокрылых — их низшие группы, наездники и пилильщики, среди двукрылых — наиболее примитивные семейства *Tipulidae* и *Chironomidae* и др.

Однако, наряду с этим, здесь также наличествуют черты, сближающие фауну с более южными районами. Прежде всего, надо сказать, что достаточно ярким отличием арктических энтомофаун является крайне слабая представленность подкласса *Hemimetabola* — насекомых с неполным метаморфозом (поденок, веснянок, клопов, равнокрылых), которые более или менее хорошо представлены еще в типичных тундрах, но в арктических исчезают или же представлены единичными видами (табл. 5).

В отличие от *Holometabola* — насекомых с полным превращением, в жизненном цикле *Hemimetabola* отсутствуют стадии куколки, а из яйца выходит личинка, напоминающая маленькое взрослое насекомое, в которое она превращается после нескольких линек. Подобный тип развития требует достаточно крупного яйца, с большим запасом питательных веществ, а соответственно достаточно времени и тепла для его развития. Поскольку и время, и тепло в Арктике крайне ограничены, то эта группа оказывается здесь в весьма невыгодных условиях, по сравнению с имеющими полный метаморфоз со стадиями яйца, личинки, куколки и взрослого насекомого (имаго).

На о-ве Врангеля насекомых с неполным превращением также существенно меньше, чем *Homometabola*, но несравненно больше, чем в других районах подзоны. Здесь обнаружено 2 вида поденок (*Ephemeroptera*), 4 вида веснянок (*Plecoptera*) и 4 вида клопов (*Heteroptera*), а отряд равнокрылых (*Homoptera*) представлен четырьмя (!) семействами, содержащими 3 вида цикадок (*Cicadellidae*), 2 вида тлей семейства *Aphididae* и по одному виду листоблошек *Aphalaridae* и свинушек (*Delphacidae*). Большинство из них совершенно чужды арктическим тундрам, и более нигде в их пределах не обнаружены.

Обогащенность второстепенными или вообще несвойственными арктическим тундрам видами наблюдается и среди *Homometabola* (табл. 5). Так, среди жуков необычайно богато для подзоны представлены листоеды (*Chrysomelidae*) и особенно долгоносики (*Curculionidae*), представляющие наиболее эволюционно продвинутое семейство отряда; среди двукрылых повышено богатство мух-журчалок (*Syrphidae*). Кроме того, присутствуют таксоны вообще для подзоны нетипичные и, как правило, отсутствующие в ее пределах — ручейники (*Trichoptera*), жуки — плавунцы (*Dytiscidae*), шелкуны (*Elateridae*), пилюльщики (*Byrrhidae*), малашки (*Melyridae*), скрытники (*Lathridiidae*) и божьи коровки (*Coccinellidae*), комары-бибиониды (*Bibionidae*). При этом, пилюльщики, например, представлены тремя видами, столько же видов ручейников и т.д. Ну, и, наконец, нельзя не отметить высокого видового богатства бабочек (*Lepidoptera*), особенно дневных (табл. 5), представленных здесь четырьмя семействами (столько же семейств ночных бабочек) — сатиридами (*Satyridae*), перламутровками (*Nymphalidae*), голубянками (*Lycaenidae*) и белянками (*Pieridae*).

В фауне ногохвосток (коллембол), очевидно, еще далеко не полно выявленной, также наиболее отчетливы особенности, свойственные ей в других районах арктических тундр, в частности, тех же окрестностях бухты Марии Прончищевой (см.: Ананьева, Чернов, 1979 и др.). Преобладают представители относительно низших семейств *Hypogastruridae* и *Isotomidae*, к которым относится около 2/3 всего видового богатства. Другие семейства, которым свойственно существенное снижение разнообразия в арктических тундрах, включающие, преимущественно, надпочвенные (*Entomobryidae*, *Sminthuridae*) или же, преимущественно, типично почвенные (*Onychiuridae*, *Anuridae*) формы, здесь также представлены единичными видами (Челноков и др., 1973). При этом, однако, обращает на себя внимание то, что на острове обнаружено не менее 3 представителей сминтурид (в бух. Марии Прончищевой — 1), а также виды, принадлежащие семействам *Neanuridae*, *Brachystomellidae* и *Lepdocyrtidae*, которые в типичных тундрах Таймыра представлены немногочисленными, но очень характерными видами, а в арктических отсутствуют. Весьма показательно и то, что при идентичном видовом богатстве фаун коллембол бух. Марии Прончищевой и о-ва Врангеля (около 30 видов), в первом случае они принадлежат к 10 родам из 6 семейств, а во втором — к 18 родам из 9 семейств.

Отметим также, что все 4 вида пресноводных ракообразных, найденных на острове, также относятся к низшим отрядам этого класса — *Phyllozoa* и *Anostraca*.

Для фауны птиц Арктической области характерна ведущая роль трех отрядов — гусеобразных (*Anseriformes*), ржанкообразных (*Charadriiformes*) и воробьиных (*Passeriformes*), что вполне соответствует изложенным выше представлениям о филоге-

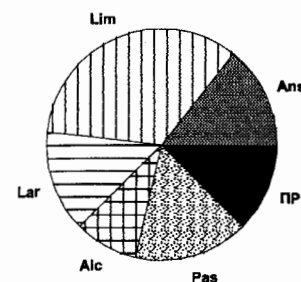


Рис. 26. Таксономическая структура гнездовой авифауны острова Врангеля:

Ans — гусеобразные (*Anseriformes*), 14,3%. Ржанкообразные: Lim — кулики (*Limicolae*), 33,9%; Lar — чайковые (*Laridae*), 14,3%; Alc — чистиковые (*Alcidae*), 8,9%; Pas — воробьиные (*Passeriformes*), 16,1%. PP — прочие, 12,5%

нетическом уровне таксонов, наиболее активно осваивающих арктическую среду — первые два отряда занимают низшие ступени в филогении птиц, а воробьиные — высшую. В пределах Арктической области, с юга на север, от субарктических тундр к арктическим и полярным пустыням закономерно изменяется соотношение ржанкообразных и воробьиных. Если на юге области воробьиные нередко занимают первое место по числу видов или делят его с ржанкообразными (особенно в удаленных от моря районах, где отсутствуют чистиковые и немногочисленны чайковые), то уже в арктических тундрах мы наблюдаем абсолютное господство составляющих отряд чистиковых куликов, чайковых и чистиков. Именно такова ситуация на о-ве Врангеля, где к данному отряду относится более половины (57%) гнездящихся видов птиц (рис. 26).

При этом основная доля ржанкообразных приходится на куликов, являющихся наиболее многочисленной группой птиц острова, на долю которой приходится треть всех гнез-

дящихся видов. Что же касается числа видов и участия в сложении фауны воробьиных, то оно представляется повышенным по сравнению с большинством других островных арктических территорий, где их обитает 2—4, от силы 5 видов.

Помимо названных, на острове гнездятся представители еще пяти отрядов, представленных 1—2 видами — гагарообразных (*Gaviiformes*), веслоногих (*Pelicaniformes*), соколообразных (*Falconiformes*), журавлеобразных (*Gruiformes*) и совобразных (*Strigiformes*). Гагары, соколообразные и совы — вполне типичные компоненты арктических фаун. Что же касается довольно многочисленного берингова баклана (*Phalacrocorax pelagicus*) из веслоногих и, предположительно, иногда гнездящегося канадского журавля (*Grus canadensis*), то их к числу таковых никак не отнесешь. Это представители, в целом, более южных таксонов, находящиеся на о-вах Врангеля и Геральд, на самом краю своих ареалов.

Интересны и некоторые негативные особенности авифауны острова. Так, например, здесь отсутствуют куропатки, распространенные практически по всем арктическим островам, включая Шпицберген, крайний север Гренландии и острова Королевы Елизаветы в Канадском Арктическом архипелаге. Поскольку какие-либо причины отсутствия на острове куропаток, имеющие экологический или географический характер, отсутствуют (вполне достигаемый для них остров ранее был еще менее изолирован и обладает всеми необходимыми для их обитания условиями), эту ситуацию можно считать неким биогеографическим «недоразумением».

Распределение представителей ведущих отрядов птиц острова по таксонам ранга семейства и ниже также демонстрирует в основном черты, характерные для любой арктической авифауны. Гусеобразные представлены преимущественно гусями (*Chen*, *Branta*) и гагами (*Somateria*, *Polysticta*). Среди куликов ведущее положение занимают ржанковые (*Charadriinae*) и песочниковые (*Calidriinae*), представленные 5 и 9 видами, соответственно. Воробьиные представлены овсянковыми и трясогузковыми, с отдельными представителями вьюрковых (чечетки) и дроздовых (каменка — *Oenanthe oenanthe*).

Особо следует отметить высокую значимость песочниковых, включающих наиболее богатый видами род *Calidris*, представленный на острове 7 гнездящимися видами. Данное подсемейство вообще уникально по своей совершенно особой роли в фауне и населении птиц тундровой зоны,

являясь, фактически, единственной крупной группой птиц, преимущественно арктического распространения. Подсемейство включает 23 вида, населяющих диапазон от полярных пустынь до лесной зоны, с максимумом видового богатства, приходящегося на срединную часть тундровой зоны, где накладываются ареалы относительно северных и относительно южных видов, при наличии видов, предпочитающих именно эту полосу. Распространены представители подсемейства циркумполярно, и, наряду с циркумполярными, среди них имеются виды как с евроазиатскими, так и американскими ареалами. Центральным для подсемейства является род *Calidris*, включающий 18 видов, демонстрирующий максимальную для арктической авифауны степень адаптивной радиации — среди его представителей есть типичные обитатели горных тундр, заболоченных территорий, морских побережий и т.д.

Наряду с типично арктическими свойствами, на только что рассмотренном таксономическом уровне в авифауне острова также проявляются особенности, отличающие ее от фаун всех остальных арктических островных территорий. Так, присутствие среди куликов веретенниковых (*Limosinae*), а среди воробьиных — славковых (*Sylviidae*), представленных, соответственно, американским бекасовидным веретенником (*Limnodromus scolopaceus*) и таловкой (*Phylloscopus borealis*), явно уникально для Арктики.

Итак, во всех рассмотренных группах организмов мы сталкиваемся, фактически, с одним и тем же. Как флора, так и энтомофауна, и авифауна острова демонстрируют в своей таксономической структуре основные черты, свойственные арктическим флорам и фаунам. Но при этом они отличаются повышенным разнообразием, за счет обогащения представителями относительно «южных», малохарактерных для Арктики таксонов, и наличии таксонов, совершенно ей не свойственных и отсутствующих где-либо еще на арктических островах. Это существенным образом отличает биоту острова от флор и фаун других арктических территорий, делая ее, вместе с необычно высокими общим видовым богатством и уровнем эндемизма (см. ниже), совершенно неповторимой и уникальной.

Широтно-ландшафтные (зональные) группы

Широтно-ландшафтными или зональными группами мы, следуя, в основном, Ю.И. Чернову (1978 и др.), называем группы видов со сходным положением оптимумов ареалов в системе природных зон и подзон². При этом оптимум ареала понимается как та область, в которой вид проявляет наиболее тесную связь с зональными и интрасубзональными, т.е. наиболее специфичными для данного зонального подразделения, местообитаниями. Подобный оптимум можно назвать зонально-климатическим, отличая его от оптимума ареала, часто выделяемого по максимальному обилию вида и не всегда совпадающего с первым. В областях своих зонально-климатических оптимумов виды имеют, как правило, и наиболее широкие топические диапазоны.

Принадлежность вида к той или иной широтно-ландшафтной группе не формальный признак, а достаточно определенная характеристика его связей с зональными типами среды, отражающая как предпочитаемые зональные (ландшафтные и гидроклиматические) условия, так и силу связи с конкретной зональной обстановкой, а соответственно, относительную значимость для вида зональных и азональных факторов среды (значимость первых тем ниже, а вторых тем выше, чем ближе распространение вида к полизональному).

Как указывает Ю.И. Чернов (1978, 1980 и др.), дифференциация видов растений и животных на подобные группы, т.е. их специализация к условиям достаточно узких зо-

² Понятие о широтно-ландшафтных группах и близких к ним категориях в понимании разных авторов подробно рассматривается нами в специальных работах (Стишов, 1985, 1993 и др.).

нальных диапазонов, особо хорошо выражена и имеет наибольшее значение в наиболее экстремальных природных областях. К которым, прежде всего, относятся арктические районы, где зональная дифференциация среды особо интенсивна и природная обстановка может существенным образом меняться на протяжении нескольких десятков километров. В результате оптимумы ареалов нередко оказываются приурочены здесь не к целым зонам, а к отдельным подзонам и даже отдельным полосам в пределах последних.

Дифференциация отдельных групп организмов (цветковых растений, насекомых, птиц и т.д.) на широтно-ландшафтные группы имеет свои особенности, наряду с которыми, однако, хорошо выражены и общие для всех крупных таксонов черты.

Так, практически во всех группах организмов, все виды, свойственные только или преимущественно Арктической области, могут быть отнесены к одной из трех крупных широтно-ландшафтных групп — эварктам, гемиарктам и гипоарктам (Чернов, 1978; Чернов, Матвеева, 1979; Стишов, 1994 и др.). **Эварктами** называют виды с оптимумами ареалов, приуроченными к северной половине тундровой зоны (рис. 27), т.е. к подзоне арктических тундр и северной полосе типичных (субарктических) тундр. Их типичные представители на острове — исландский песочник (*Calidris canutus*), желтозобик (*Tryngites subruficollis*), камнешарка (*Arenaria interpres*) из птиц, паук *Alopecosa mutabilis* из семейства пауков-волков, комар-долгоножка *Tipula carinifrons*, хищный клоп-прибрежник *Calacantha trybomi*, а из сосудистых растений — мак *Papaver polare*, камнеломка *Saxifraga platysepala*, лютик *Ranunculus sabini*, крупка *Draba subcapitata*, карликовая ивка *Salix polaris* и др. Нередко из них, в качестве самостоятельной группы, выделяют **гиперарктов**. К ним относят виды, населяющие зону полярных пустынь и подзону арктических тундр, практически не распространяющиеся к югу от последней. Мне кажется, что среди эварктов целесообразно различать **стеноэварктов** («узких» эварктов), отсутствующих или крайне редких за пределами зонально-климатического оптимума, и **эвриэварктов** («широких» эварктов), которые могут быть обычными и многочисленными вне этого оптимума, сохраняя преимущественную приуроченность к тундровой зоне. Из птиц к первой группе могут быть отнесены тулес (*Pluvialis squatarola*), краснозобик (*Calidris ferruginea*) и др., а ко второй — такие широко распространенные в пределах тундровой зоны виды как лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus*), длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus*), плосконосый плавунчик (*Phalaropus fulicarius*).

Группа **гемиарктов** объединяет виды, оптимумы ареалов которых охватывают всю тундровую зону, помимо арктических тундр, или же приурочены к ее центральной части — подзоне типичных тундр (северным и средним субарктическим тундрам, по В.Д. Александровой) (рис. 27). Сюда

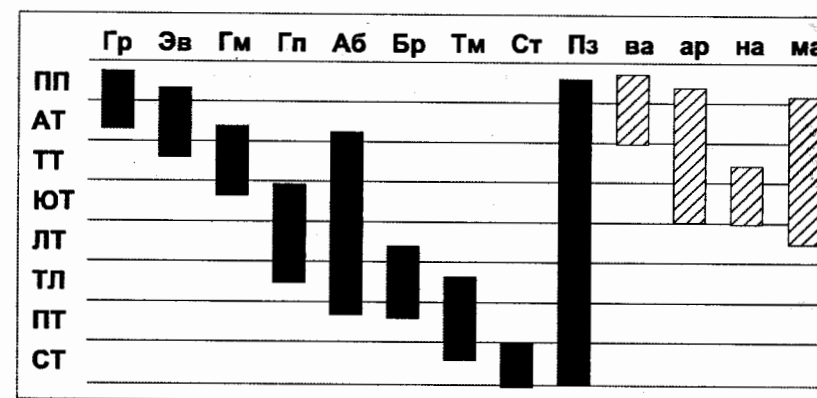


Рис. 27. Зональное положение оптимумов ареалов широтно-ландшафтных групп арктической области

Зональные подразделения: ПП — полярные пустыни, АТ — арктические тундры, ТТ — типичные тундры, ЮТ — южные тундры, ЛТ — лесотундра, ТЛ — тайга, ПТ — подтаежные лиственные леса, лесостепь, СТ — степь. Виды: Гр — гипераркты, Эв — эваркты, Гм — гемиаркты, Гп — гипоаркты, Аб — аркто-бореальные, Бр — бореальные, Тм — температурные, Ст — степные, Пз — полизональные. Категории, используемые в Арктической флоре СССР: ва — высокоарктический, ар — арктический, на — низкоарктический, ма — метарктический

относятся такие широкораспространенные тундровые кулики как чернозобик (*Calidris alpina*) и дутыш (*Calidris melanotos*), бурокрылая ржанка (*Pluvialis fulva*), листоед (*Chrysolina septentrionalis*), бабочка волнянка (*Gynophora lugens*), шмель (*Bombus lapponicus*), осока (*Carex stans*), ива (*Salix reptans*), каспиея (*Cassiope tetragona*) и др. Группа также далеко не однородна, и среди ее представителей можно выделить более северные элементы, тесно связанные с типичными тундрами и проникающие в подзону арктических тундр, и более южные — тяготеющие к южным тундрам и, как правило, отсутствующие в тундрах арктических.

Эваркты и гемиаркты объединяются в категорию **арктических видов**. О группе арктических видов, как целом, особо принято говорить у ботаников. При этом иногда выделяют виды высокоарктические, близкие к стеноэварктам в принятом здесь понимании. А в категорию «вообще» арктических включают эвриэваркты и гемиаркты, относя к ним такие характерные для тундр виды как щучка северная (*Deshampsia borealis*), лисохвост альпийский (*Alopecurus alpinus*) и др. Из насекомых к подобным видам могут быть отнесены жужелица *Pterostichus pinguideneus* и стафилин *Micralymma dicksoni*, пресноводная хирономида *Cricotopus glacialis* и др. Реже говорят о **низкоарктических** видах, которые отличаются несколько более южным распространением, чем гемиаркты (юг типичных и южные тундры). Некоторые различия систем широтно-ландшафтных групп отчасти отражают объективно существующие различия зональной дифференциации в разных группах организмов, но, в любом случае, хорошо обособленной представляется объединенная группа арктических видов, оптимумы ареалов которых лежат к северу от южной границы тундровой зоны.

Иное положение в системе зонального деления занимают ареалы **гипоарктов**, охватывающие южные тундры и лесотундру, а также, иногда, северные редколесья и северотаежные районы (рис. 27). Характерными представителями гипоарктов на о-ве Врангеля являются пепельная чечетка (*Acanthis homemannii*), американский бекасвидный веретенник (*Limnodromus scolopaceus*), жужелица *Pterostichus agonus* и *Carabus truncatocolus*, стафилин *Boreaphilus nordenskioldi*, долгоносик *Sitona borealis*, комар-долгоножка *Tipula anceps*, осока *Carex rariflora*, пушица *Eriophorum brachyanterum*, *Astragalus tugarinovii* из бобовых, *Arnica iljinii* из сложноцветных и т.д. Представители этой группы характеризуются достаточно четкой экологической определенностью. Так, из птиц это, преимущественно, влаголюбивые («болотные») кулики, либо кустарниковые воробьиные, гипоарктические насекомые и растения либо также гигрофильные (предпочитающие хорошо увлажненные и сырые местообитания), либо мезофильные луговые элементы.

По А.А. Кищинскому (1988 и др.), среди гипоарктических птиц следует различать собственно гипоарктические виды, ограниченные в своем распространении приполярными районами и виды бореально-гипоарктические, которые, обладая оптимумом ареала в указанном диапазоне, распространяются до крайнего юга таежной зоны, проникая и в лесостепные районы — турухтан (*Philomachus pugnax*).

Иную категорию составляют широтно-ландшафтные группы, объединяющие виды, свойственные тундровым ландшафтам, а также физиономические и климатически сходным с ними поясам гор более южных зональных подразделений, по которым они распространяются далеко на юг, иногда вплоть до субтропических и тропических широт. Разнообразие подобного типа распространения достаточно велико, но может быть сведено к трем основным вариантам (рис. 28). Во-первых, выделяется группа **аркто-гольцовых видов**, оптимумы ареалов которых, помимо тундровых территорий, охватывают также гольцовый пояс лесотундровой и таежной зон, характерным примером чего является распространение пуночки (*Plectrophenax nivalis*), а из цветковых растений — лапчатка одноцветковая (*Potentilla uniflorae*), остролодочник чукотский (*Oxytropis czukotika*), камнеломка супротивнолистная (*Saxifraga oppositifolia*) и др. Есть на о-ве Врангеля и беспозвоночные с подобным типом зонального распространения — паук *Acanthylosa subsolana*. Большинство аркто-гольцовых видов нередко включают в группу **метаарктических** (термин Б.А. Юрцева), близких к арктическим, но оптимум ареала которых лишь чуть-чуть выходит за пределы тундровой зоны. Соответственно, к ней относят виды, населяющие преимуще-

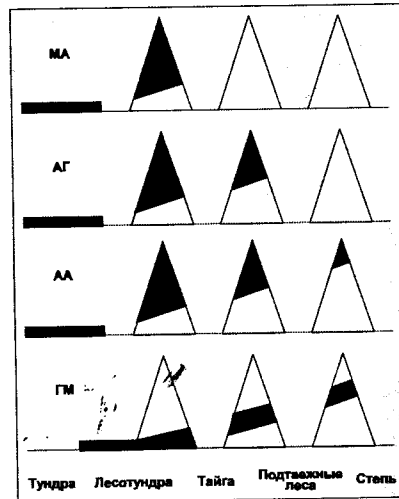


Рис. 28. Положение ареалов широтно-ландшафтных групп арктической области, имеющих горную составляющую в системе зональных и высотных подразделений.

Виды: МА — аркто-гольцовые метаарктические, АГ — собственно аркто-гольцовые, АА — арктоальпийские, ГМ — гипоаркто-монтанные

ственно тундровую зону, а также гольцовый пояс примыкающих к ней горных сооружений или же самый краешек гипоарктического пояса³.

Особо важна группа собственно **арктоальпийских видов**, одинаково характерных для тундровой зоны и альпийского пояса высокогорий, по которому, в отличие от аркто-гольцовых, они могут распространяться до самых низких широт. Подобные виды очень характерны среди населяющих Арктику растений и беспозвоночных. К ним относится подавляющее большинство видов лишайников, значительная часть видов мхов и цветковых. Типичные представители из последних — ллойдия (*Lloydia serotina*) из лилейных, камнеломка поникающая (*Saxifraga cernua*), лапчатка двухцветковая (*Potentilla biflora*), астрагал альпийский (*Astragalus alpinus*), ива сетчатая (*Salix reticulata*), ожика *Luzula confusa*, кобрезия *Kobresia myosuroides* и т.д. Из арктоальпийских насекомых на острове особо характерны жужелица *Curthonutus alpinus*, долгоносики рода *Hypera*, клоп-слепняк *Chlamydatus wilkinsoni*, бабочка-голубянка *Polyommatus aquilo*, совка *Lasionycta staidingeri* и др. К ним также относится большинство видов комаров-звонцов (*Chironomidae*). Что же касается позвоночных животных, то из птиц подобных видов всего несколько (на острове только сухолюбивый кулик из семейства ржанковых — хрустан *Eudromias morinellus*), а среди млекопитающих нет совсем. Иногда говорят об арктоальпийских видах в широком понимании, объединяя их с аркто-гольцовыми, в том числе и с метаарктическими, что в принципе неверно, так как смешиваются лишь внешне похожие типы распространения — метаарктические виды все-таки, прежде всего, арктические.

Еще одна крупная группа **гипоаркто-монтанные виды**, оптимум которых, помимо зонального диапазона свойственного гипоарктам, распространяется и на субальпийский пояс гор, т.е. эта группа как бы параллельна аркто-альпийцам. Как и в случае с последними, подобный тип распространения в разной степени свойствен разным таксонам. Так, в совокупности гипоарктических и гипоаркто-монтанных видов среди напочвенных лишайников преобладают вторые (*Peltigera aphthosa*, *Cladonia amaurocrucea*, *Leotogium tenuissimum*), для сосудистых растений и те и другие характерны в равной мере (примерами гипоаркто-монтанных видов на острове могут служить ива *Salix lanata*, багульник *Ledum decumbens*, а также изредка встречающиеся брусника и голубика), а среди птиц и млекопитающих гипоаркто-монтанные виды отсутствуют.

Подчеркнем, что представители трех последних групп, с горной «составляющей» оптимума ареалов столь же характерны для приполярной области, как арктические и гипоарктические виды, и ведут себя подобно эв-, геми- или гипоарктам. Поэтому, при анализе, не выходящем за рамки тундровой зоны, их можно объединять с арктическими и гипоарктическими видами, поскольку в ее пределах им свойственны те же реакции на пространственные и временные изменения условий обитания. Иногда выделяют еще группы **аркто-степных** и **арктоальпийско-степных** видов. Однако, выделение подобных категорий вряд ли целесообразно, поскольку речь идет либо о видах, населяющих горные (альпийские) степи и тундровую зону, что подпадает под категорию аркто-альпийцев, либо же о степных видах, проникающих в тундровую зону. В последнем случае они остаются степными, так как в настоящую эпоху ни для одного из подобных видов (см. ниже) нельзя говорить об оптимуме ареала в пределах тундровой зоны.

К числу видов, которые также следует считать вполне типичными для тундр и полярных пустынь, нужно отнести и **полизональные виды**, одинаково характерные для многих природных зон, а также **аркто-бореальные** — одинаково характерные для тундровой зоны и бореальных широт. Обе группы, как правило, сдают свои позиции в северной половине тундровой зоны, особенно сосудистые растения и птицы. Что же касается споровых растений и мелких членистоногих (клещи, ногохвостки), то среди них много полизональных видов, вполне обычных и многочисленных как в арктических тундрах, так и в полярных пустынях. Аркто-бореальные виды преобладают среди мхов, к полизональным относится большинство ногохвосток.

Наконец, в пределы тундровой зоны проникают и чуждые для Арктики виды — **бореальные**, свойственные таежной зоне, **температные**, характерные для всех умеренных широт, а также **степные**. Подобные элементы проникают в несвойственные им ландшафты благодаря явлениям экстремальности или же являются реликтами предшествующих ландшафтных обстановок.

В целом, если говорить о наиболее продвинутых группах организмов, сосудистых растениях, крылатых насекомых, птицах, в арктических тундрах основная роль принадлежит арктическим (включая метаарктические) и арктоальпийским видам (последние в

³ Надо иметь в виду, что во флористике остается принятым характеризовать широтно-зональное положение ареала более по его общим очертаниям, а не по положению оптимума, а, соответственно, к метаарктическим нередко относятся типично арктические, в том числе и эварктические формы, часть гипоарктов относится к аркто-бореальным видам и т.д.

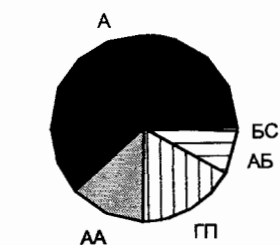
тундровой части ареалов ведут себя как арктические). Гипоаркты (включая гипоаркто-монтанные виды) занимают подчиненное положение, а прочие, чуждые тундрам группы (бореальные, борео-монтанные, температурные, степные) крайне редки и, в большинстве случаев, особенно на островах Арктического бассейна, отсутствуют. Отличительная особенность биоты подзоны — высокий удельный вес видов, специфичных именно для нее, т.е. эварктов (Чернов, 1978, Чернов, Матвеева, 1979 и др.), при крайне незначительном участии относительно южных и широко распространенных элементов (гипоарктов, аркто-бореальных, бореальных и т.д.), которые в типичных и, особенно, южных тундрах играют значимые роли.

Наряду с этим, для таких групп как мхи, лишайники, ногохвостки, клещи, свойственна вообще слабая широтно-ландшафтная дифференциация и повсеместное преобладание полизональных и широко распространенных, в приполярных районах — аркто-бореальных, видов. Это прямо связано с низким филогенетическим уровнем, относительной примитивностью данных групп, обуславливающих преобладание пассивных путей адаптаций к экстремальным условиям, за счет чего ими достигается относительная «независимость» от зонально-климатических условий. Однако и в этих группах проявляется тенденция к образованию форм, тяготеющих к арктическим районам, и даже достаточно специфических для них. Так, среди лишайников эварктическим могут считаться *Cetraria elenkinii*, *C. nivalis*, *Stereocaulon rivolorum* и др. (Чернов, Матвеева, 1979, 1986 и др.). В фауне ногохвосток острова, помимо преобладающих полизональных форм и видов с предполагаемым арктоальпийским (*Hypogastrura tullbergi*, *Corinotrix borealis*) распространением, представлены и виды, явно тяготеющие к тундровой зоне как целому (*Ceratophysella nivalis*, *C. arctica*), а также формы, которые, согласно Ананьевой и Чернову (1979), можно считать эварктическими — *Folsomia taimyrica*, *F. regularis*, *Vertagopus arcticus*). То есть, повышенная экстремальность и специфичность арктической среды «не дает покоя» и самым «неприхотливым» таксонам.

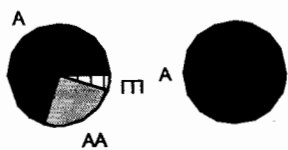
Интересно также отметить, что аналогичное явление, т.е. возникновение специфических арктических форм, на фоне преобладания полизонального распространения, отмечено в арктических тундрах и полярных пустынях Таймыра, среди панцирных клещей-орибатид, к сожалению, совершенно не исследованных на о-ве Врангеля. Из девяти обнаруженных здесь видов четыре могут быть отнесены к эварктам (Ананьева и др., 1979). При этом эварктические формы оибатид оказались очень хорошо обособленными, что, при свойственных этой группе медленных темпах формообразования, свидетельствует, по мнению названных авторов, либо о том, что арктическая фауна имеет гораздо более длительную историю, чем это принято считать, либо о том, что условия Арктики оказываются столь специфичными для данной группы, что стимулируют резкое ускорение процессов видообразования.

Биота острова Врангеля демонстрирует достаточно хорошо выраженные общие особенности арктических флор и фаун — во всех крупных группах организмов, которым

Вся флора



Draba



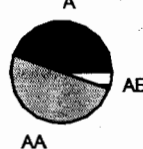
Papaver



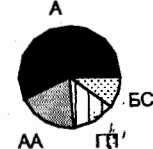
Salix



Saxifraga



Potentilla



Taraxacum



Рис. 29. Соотношение широтно-ландшафтных групп видов во флоре цветковых растений о-ва Врангеля и ее отдельных родах.

Виды: А — арктические и метаарктические, АА — арктоальпийские, ГП — гипоарктические и гипоаркто-монтанные, АБ — аркто-бореальные, ВС — бореальные, бореально-степные и степные

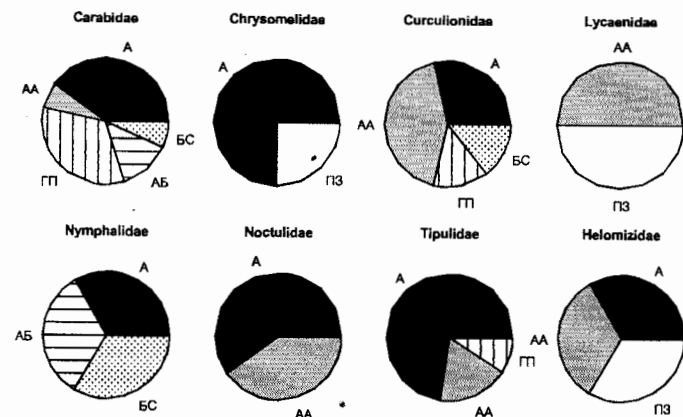


Рис. 30. Соотношение широтно-ландшафтных групп видов в некоторых семействах насекомых о-ва Врангеля (без учета эндемиков).

Виды: А — арктические и метаарктические, АА — арктоальпийские, ГП — гипоарктические и гипоаркто-монтанные, АБ — аркто-бореальные, ВС — бореальные, бореально-степные и степные, ПЗ — полизональные

свойственна активная широтно-зональная дифференциация, преобладают арктические и (или) арктоальпийские виды. При этом их соотношение между собой различно в разных крупных таксонах, отражая различие путей освоения ими арктической среды.

Так, среди лишайников специфические арктические виды составляют около 8% флоры, а все наиболее типичные представители лишенофлоры — аркто-альпийцы (60,5%). Почти то же свойственно и мхам, среди которых аркто-альпийцев существенно больше, чем собственно арктических видов. В этих группах растений максимальна также доля широко распространенных, полизональных и аркто-бореальных видов. Так, среди лишайников более 13% представленных на острове видов имеют полизональные ареалы.

Во флоре цветковых растений и фауне высших (крылатых) насекомых арктических видов (включая метаарктические) существенно больше, чем арктоальпийских (рис. 29 и 30), хотя, в целом, последние составляют вполне весомую долю. Исключение составляют, пожалуй, только гидрофильные группы насекомых. Так, комары-звонцы (*Chironomidae*) оказываются более сходными со мхами и лишайниками, поскольку среди них на острове известно два арктических (эварктический *Cricotopus glacialis*, найденный, помимо о-ва Врангеля, только на Шпицбергене, и несколько более широко распространенный *Diamesa appendicularia*) и один метаарктический (*Diamesa davisi*), а все остальные — арктоальпийские или широко распространенные. Почти то же характерно и для веснянок — 1 арктический, 1 арктоальпийский и 2 полизональных вида. Данные отклонения явно связаны с особенностями водной среды, в которой сглаживаются зональные климатические различия и тормозится процесс дифференциации широтно-зональных групп. Что же касается птиц, то аркто-альпийцев среди них лишь один (хрустан), в сравнении с 28 арктическими видами (рис. 31). Арктоальпийские же млекопитающие отсутствуют вообще, и все постоянные обитате-

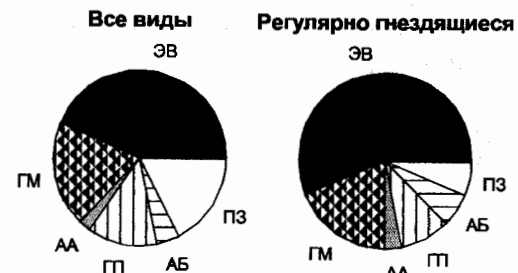


Рис. 31. Соотношение широтно-ландшафтных групп видов в авифауне о-ва Врангеля.

Виды: ЭВ — эварктические и метаарктические, ГМ — гемиарктические, АА — арктоальпийские, ГП — гипоарктические, АБ — аркто-бореальные, ПЗ — полизональные

ли острова (за исключением аркто-бореальной россомахи) — типичные арктические виды (песца, очевидно, следует считать метаарктическим).

Общая закономерность достаточно очевидна: чем более эволюционно продвинутой является группа и чем менее ей доступны пассивные способы адаптации к среде, тем больше в ней удельный вес специфических арктических видов. Различия среды высокой Арктики и относительно южных высокогорий оказываются достаточно существенными для позвоночных, но, практически, не значимыми для споровых растений.

Из сказанного выше есть, однако, и исключения. Так, из четырех известных для острова видов пресноводных ракообразных *Lepidurus arcticus* и *Artemiopsis bungei* — эварты, *Chirocephalopsis rostratus* — более широко распространенный, но арктический вид, а *Brachynecta paludosa* — метаарктический.

Собственно арктический (арктотундровый) характер биоты острова выражается и в соотношении видов внутри группы арктических. Так, при общем преобладании во флоре тундровой зоны метаарктических видов над собственно арктическими на острове они представлены в примерно равных соотношениях. При этом здесь практически полностью представлен комплекс высокоарктических видов (см. выше). Среди арктических насекомых преобладают стено- и эвриэвартические формы, а виды, которые можно отнести к гемиарктам и метаарктическим, сравнительно немногочисленны. В авифауне эвартков в 2 раза, а среди только регулярно гнездящихся видов — в 3 раза больше, чем гемиартков.

То есть, в целом мы имеем вполне арктотундровую биоту, сходную по главным особенностям соотношения широтно-ландшафтных групп с флоро-фаунистическими комплексами иных территорий подзоны. Особо отметим, что на острове достаточно хорошо выражена и такая особенность арктических тундр как обособление специфических для данной подзоны арктических видов в тех группах, которым зональная дифференциация не свойственна или мало свойственна (коллемболы, клещи, лишайники, пресноводные ракообразные).

Вместе с тем, налицо и определенные отклонения. Как мы уже говорили, для биоты подзоны достаточно типично присутствие единичных гипоарктических и гипоаркто-монтанных элементов. Однако нигде в пределах подзоны они не встречаются в таком обилии как на о-ве Врангеля. Достаточно сказать, что если во флоре сосудистых растений бухты Марии Прончищевой, на Таймыре, они составляют 2%, то на о-ве Врангеля их доля превышает 17% (!) Шесть видов гнездящихся гипоарктических птиц — также величина, выходящая за пределы «нормы» для арктических тундр. В энтомофауне обращает на себя внимание обилие гипоарктических жужелиц и стафилинов.

Наконец, биота острова «чрезмерно», для подзоны арктических тундр, обогащена совершенно чуждыми для нее бореальными, бореально-степными и степными элементами. Все они, правда, полностью отсутствуют среди позвоночных животных, но представлены как среди растений, так и среди насекомых. В качестве примера бореальных видов острова можно назвать лишайник *Cetraria laevigata*, мятлик *Poa pratensis*, ортилию (*Orthilia obtusata*) из семейства грушанковых, жужелицу *Amara quinseli*, пилюльщик *Byrrhus pilula*, бабочку-перламутровку *Clossiana thore*, пяденицу *Rheumoptera subhastata*, совку *Aramea zeta*. При этом, в некоторых группах доля этих видов может быть довольно значительной — среди лишайников, например, их около 5%. Бореально-степные и степные элементы представлены населяющими равнинные и горные сухие степи Монголии, Бурятии, Якутии мхами *Pterygoneatum ovatum* и *Tomenthyprum falcifolium*, особой формой мха *Tayloria hornsuschii* f. *propagulifera*, также известной для Монголии, тремя видами лишайников (ареал которых характеризуется как «ксероконтинентальный»), овсяницей

Festuca lenensis, осоками *Carex duriuscula* и *C. obtusata*, лапчаткой *Potentilla arenosa*, жуком-долгоносиком *Coniocleonus astragalli* и др. Все названные и подобные им виды на острове, более или менее, редки и, практически, для всех это единственный населенный ими остров Арктического бассейна и самый северный участок ареала.

Отмечу также, что по экологии и особенностям биотического распространения к комплексу названных выше «степняков», населяющих в настоящее время степную зону, близка группа видов, попадающих по современной приуроченности своих ареалов в категорию арктических или гемиарктических, но связанных исключительно со степными и лугово-степными группировками и отсутствующими в зональных тундровых местообитаниях. Таковы, например, известные только для о-ва Врангеля и Чукотки паук *Dictyna tychenkoi wrangeliana*, цикадка *Athysanella profuga*, клоп *Orthotylus bermanii*, пилюльщик *Morychus viridis*, листоед *Chrysolina arctica*, обитающий на о-ве Врангеля и на Аляске долгоносик *Prisistus olgae* и другие. Есть такие виды и среди сосудистых растений — например, мятлик *Poa arctosteporum*. Вряд ли подобные виды правомерно объединять с настоящими арктическими формами, и, скорее всего, они заслуживают выделения в качестве самостоятельной реликтовой широтно-ландшафтной группы, свойственной ранее тундростепной криоксеротической зоне.

Несколько слов надо сказать и о проникающих в арктические тундры широко распространенных аркто-бореальных и полизональных видах, которые являются обязательным и нередко весомым компонентом южной половины тундровой зоны, но часто сдают свои позиции в некоторых таксонах, на севере. Аркто-бореальные (и аркто-борео-монтанные) виды, более или менее, одинаково характерные для субарктических и бореальных широт, представлены почти во всех группах организмов, причем, среди них довольно много достаточно обычных или регулярно встречающихся видов. Среди растений это целый ряд обычных на острове видов мхов (*Tomenthyprum nitens*, *Polytrichum alpinum* и др.), а также крестовник скученный (*Senecio congestus*), одуванчик рогатый (*Taraxacum ceratophorum*), ива сизая (*Salix glauca*), из насекомых комар-долгоножка *Prionocera lapponica*, среди птиц — краснозобая гагара и обыкновенная гага. Гораздо более редки и (или) ограничены в своем распространении на острове грушанка (*Pyrola grandiflora*), астра альпийская (*Aster alpinus*), сон-трава (*Pulsatilla multifida*), *Cnidium cniidiifolium* из зонтичных, жужелица *Bembidion hastii*, перламутровка *Clossiana frigga*, которые, хоть и относятся к аркто-бореальным видам, но для арктической тундры и, тем более, для арктических островов совсем нехарактерны.

Что же касается полизональных видов, то их особо много среди лишайников (*Cetraria islandica*, *Parmelia saxatilis* и мн. др.), а также среди ногохвосток (не менее 2/3 фауны) и, вероятно, среди клещей. Из других беспозвоночных животных это листоед *Hydrothrassa hannoverana* и другие, а также дождевой червь *Eisenia nordenskioldi*. Из полизональных видов птиц регулярно встречаются каменка, а также белая и желтая трясогузки.

Надо обратить внимание, что во многих группах прослеживается одна и та же, казалось бы, парадоксальная тенденция — виды с оптимумами ареалов в «соседних» с арктическими тундрами и близких к ним зональных подразделениях, например, гипоаркты представлены в них хуже, чем виды с широким распространением — аркто-бореальные, полизональные. Особо хорошо это выражено в лихенофлоре, но справедливо и для сосудистых растений и для птиц. Ю.И. Чернов, одним из первых обративший внимание на эту закономерность, объясняет ее тем, что узкий зональный оптимум вида всегда означает некую специализацию к определенным зональным условиям. А, следовательно, в освоении иных зональных подразделений преимущество получают виды такой специализации (не имеющие или выраженной более слабо, пусть даже они специализированы к определенным типам местообитаний), которые могут быть представлены в разных зонах и подзонах. С последним согласуется и то, что почти все полизональные виды связаны с интразональными местообитаниями.

Итак, наряду с выраженными арктическими чертами, биоте острова Врангеля свойственна существенно повышенная, по сравнению с другими арктотундровыми территориями, обогащенность относительно южными элементами, что прямо связано с разно-

образом и широким распространением экстразональных местообитаний, обусловленными климатическими особенностями. Существование условий для проникновения на остров (или) длительного существования несвойственных арктическим тундрам видов — важный фактор повышенного видового богатства биоты острова, обуславливающий, в частности, ее (отмеченное нами выше) обогащение нехарактерными для Арктики таксонами.

Остановимся еще на одном вопросе. Все, что было сказано выше, касается, в основном, наиболее крупных групп организмов — лишайников, цветковых растений, насекомых, птиц. Причем было отмечено, что этим группам свойственна определенная специфика соотношений широтно-ландшафтных групп, отражающая различие преобладающих путей адаптации к арктической среде и (или) комплексов преадаптаций, позволивших им освоить высокие широты. Однако аналогичные различия наблюдаются и внутри этих крупных групп, как, например, между родами двудольных (рис. 29) или семействами насекомых (рис. 30). Так, все маки (*Papaver*) представлены на острове арктическими видами, и аркто-альпийцев среди них нет, так же, как и среди одуванчиков. Среди камнеломок же аркто-альпийцы составляют половину всех видов и т.д. При этом обнаруживаются некоторые параллели между таксонами двудольных растений и насекомых — соотношение широтно-ландшафтных групп сходно у крупок (*Draba*) и комаров-долгоножек (*Tipula*), камнеломок (*Saxifraga*) и совков (*Noctuidae*), лапчаток (*Potentilla*) и долгоносиков (*Curculionidae*). То есть, и между подобными таксонами явно существуют различия в путях и стратегиях освоения арктической среды, что может быть тесно связано с историей их становления и развития. При этом сходные закономерности развития могли быть присущи таксонам из разных групп организмов, процессы освоения Арктики которыми протекали как бы параллельно.

В самых же общих чертах, разнообразие соотношений широтно-ландшафтных групп в разных таксонах сводится к разнообразию выраженности двух тенденций — к преобладанию широко распространенных (полizonальных, аркто-бореальных) или же специфических арктических форм. Первая находит свое крайнее выражение у лишайников и ногохвосток, вторая у птиц. Таксоны с преобладанием аркто-альпийцев занимают как бы промежуточное положение.

Ну и в заключение надо отметить, что все специфические особенности островной биоты выражены, опять-таки преимущественно, в наиболее теплых и континентальных центральных и южных районах острова. Что же касается Северо-Востока, то там единичны гипоарктические элементы, полностью отсутствуют бореальные и степные, при абсолютном господстве арктических и арктоальпийских видов. При этом, например, в энтомофауне восточной части северной равнины острова представлены, почти исключительно, высокоарктические и эвризварктические виды насекомых, что придает ей существенное сходство с полярно-пустынными фаунами.

Экологические группы и жизненные формы⁴

Важная характеристика флор и фаун — набор и соотношение экологических групп и (или) жизненных форм (биоморф), которые, с одной стороны, отражают условия обитания и их разнообразие в пределах области данных флор и фаун, а с другой стороны, определяют экологический характер складывающихся здесь сообществ, т.е. характер растительности и животного населения.

Экологические группы и жизненные формы — понятия, частично пересекающиеся. В учебниках по экологии они часто разграничиваются следующим образом. В экологические группы объединяются виды со сходным отношением к какому-либо одному фактору среды (влажности, температуре и т.д.), тогда как под жизненными формами понимаются морфологические типы, сформировавшиеся в результате адаптации к определенным условиям. То есть, понятие жизненной формы

⁴ Вопрос об экологических группах и жизненных формах, представленных во флоре и фауне острова, тесно связан с вопросами особенностей биотопического распределения, биоценологических взаимодействий и особенностей адаптаций организмов к арктическим условиям. Эти аспекты будут затронуты нами в дальнейших разделах, а здесь мы концентрируем внимание на факторах, обеспечивающих разнообразие островной флоры и фауны, и их сходстве с таковыми других территорий.

подразумевает, во-первых, характер отношения не к одному фактору, а к их комплексу, а во-вторых, морфологическое выражение этого отношения. На самом деле, на практике не все так просто. Экологические группы, во многих случаях, удобно выделять по комплексу факторов или признаков, принадлежность к одному морфологическому типу далеко не всегда гарантирует сходство реакций на внешние условия и т.д. Поэтому, видимо, стоит говорить о **жизненных формах (биоморфах)** в тех случаях, когда речь идет именно о типе строения организмов, а во всех остальных случаях использовать понятие **экологической группы**.

Растения и животные, как и их отдельные группы, разумеется, существенным образом различаются характером своих отношений со средой. А, соответственно, в каждой группе организмов реализуется своя система экологических групп⁵. Тем не менее, во многих группах наблюдается сходная (параллельная) дифференциация на экогруппы по отношению к одним и тем же факторам среды — характеристикам предпочитаемых местообитаний. Так, в тундрах достаточно много общего обнаруживается в экологической дифференциации растений и наземных беспозвоночных, экологическое разнообразие которых мы попробуем рассмотреть вместе.

Поскольку в тундре вообще, а в арктических тундрах в особенности, главным лимитирующим фактором для всех без исключения организмов является тепло, то и одной из основных характеристик населяющих тундры видов является их отношение к теплу.

В целом, тундры и, особенно, тундры арктические — это царство **криофилов**, т.е. холодолюбивых или холодоустойчивых видов. Из растений и беспозвоночных животных к ним относят **гексистотермные** формы, способные к процветанию при средних температурах самого теплого месяца (июля), не превышающих +10°. Иногда внутри этой группы выделяют виды **гипергексистотермные** и **микротермо-гексистотермные**. Первые нормально себя чувствуют при средних температурах июля менее +2°, тогда как для вторых необходимо не менее +8—10°.

Иногда, применительно к растениям, словом **криофилы**, точнее **криофиты**, обозначают только холодолюбивые виды сухих местообитаний, а для влаголюбивых форм, с тем же отношением к температурным условиям, используется термин **психрофиты**. Однако, поскольку существует целый набор терминов, характеризующих отношение видов к увлажненности (см. ниже), подобное деление представляется излишним. Тем более, оба термина — синонимы (слова *kyos* и *psychia* в переводе с греческого обозначают одно и то же — холод). Из двух же вариантов предпочтительнее использовать слова с приставкой «крио-», как более распространенные.

Криофилы, в приведенном здесь понимании, абсолютно господствуют во флорах и фаунах типичных, арктических тундр и полярных пустынь. При этом, в типичных тундрах в число господствующих групп попадают и микротермо-гексистотермы, а в полярных пустынях увеличивается роль гипергексистотермов. В арктических же тундрах преобладают собственно гексистотермные виды, диапазон процветания которых находится в интервале +2—10°.

Флора и фауна острова Врангеля не представляют собой исключения, здесь так же, как и везде в подзоне, господствуют криофилы. Однако, существенную особенность (опять уникальную!) его биоты представляет собой ее обогащенность более термофильными, **микротермными** элементами, для которых средняя температура июля, равная +10°, является нижним порогом выживания. В принципе, подобные формы проникают в арктические, главным образом материковые, тундры по особо хорошо прогреваемым стациям (южным склонам и т.д.), но лишь единично. Существование же на острове Врангеля довольно обширных районов с фактически экстразональными особо теплыми континентальными мезоклиматическими условиями обуславливает наличие весьма разнообра-

⁵ Так, в отличие от растений, при экологической классификации животных большое значение имеют их пищевые (трофические) связи, которые мы подробно рассмотрим в другом разделе, а также характер их движений, способов добычи корма и т.д.

ной для подобных широт микротермной флоры и фауны. Подобные элементы со степной и луго-степной экологией представлены как среди лишайников (*Peltigera praetextata*, *Rinodina archaea*), мхов (*Pterygoneurum ovatum* и др.) и цветковых растений (осочки *Carex duriuscula*, *C. obtusata* и *C. supina*, овсяницы *Festuca lenensis* и *F. auriculata*, мятлик *Poa arctosteporum*, смолевка ползучая — *Silene repens*, лапчатка песчаная — *Potentilla arenosa* и др.), так и среди беспозвоночных животных (пауки *Alopecosa hirtilis* и *Dictyna tychenkoi wrangeliana*, цикадки *Streptanus marginatus* и *Athysanella profuga*, свинушка *Achorotile wrangeliana*, клоп *Orthotylus bermanii*, жужелица *Pterostichus rubripes*, листоеды *Chrysolina caecianta*, клоп *Orthotylus bermanii*, жужелица *Pterostichus rubripes*, листоеды *Chrysolina brunnicornis* и *Ch. arctica*, долгоносики *Coniocleonus astragalii*, *Apion arcticum*, *Prisistus olgae*, малашка *Troglocollops arcticus*, пилюльщик *Morychus viridis*). Все эти виды относительно малочисленны и ограничены на острове в своем распространении центральными и южными районами, в пределах которых также приурочены исключительно к наиболее хорошо прогреваемым экотопам южных склонов. Тем не менее, значимость их на острове Врангеля неизмеримо больше, чем где-либо еще в подзоне, так как эти элементы формируют свои микротермные сообщества, в которых являются доминантами.

К числу термофильных элементов флоры следует также относить и папоротники, группу для Арктики нехарактерную, но регулярно встречаемую в ее пределах, причем вплоть до самых высоких широт (для острова Элсмир известно целых четыре вида папоротников). На о-ве Врангеля наиболее обычен *Cystopteris dickiana*, довольно часто встречающийся по каменистым южным склонам центральных и южных районов острова. Как отмечает Ю. П. Кожевников, преимущество подобных биотопов заключается не только в южной экспозиции, но и в высокой теплоемкости скальных пород, а также в том, что на скально-каменистых участках всегда, при любой высоте солнца, есть поверхности перпендикулярные падению солнечных лучей, что существенно оптимизирует утилизацию солнечного тепла.

Более широко распространены экологически близкие к ним, но более «холодоустойчивые» гемикриофильные виды, как бы промежуточные между гекистотермами и микротермами, к которым относятся злаки *Festuca rubra* и *Bromus pumellianus*, *Aster alpinus* и *Arnica iljini* из сложноцветных, долгоносики *Hypera ornatus* и *Mesotrichapion wrangelianum*, бабочки *Colias nastes*, *Clossiana frigga*, *Grammia quinseli* и др.

Практически все микротермы, характеризующиеся степной и луго-степной экологией, связаны с очень сухими или умеренно сухими местообитаниями, т. е. являются ксерофилами и мезоксерофилами. Что же касается господствующих криофилов, то они демонстрируют самое широкое разнообразие по отношению к увлажнению, которое, по видимому, является наиболее важным дифференцирующим фактором в арктических, равно как и в типичных тундрах, то есть фактором, вносящим наибольший вклад в обеспечение экологического разнообразия, как отдельных организмов, так и их сообществ⁶.

Высокая вариабельность ландшафтных подразделений острова по данному фактору обеспечивает существование, помимо видов с высокой толерантностью к фактору увлажнения (мхи *Ditrichum flexicaule*, *Aulacomium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, камнеломка *Saxifraga cerkva*, щавель *Rumex pseudoxyria*, полынь *Artemisia furcata*, паук *Alopecosa mutabilis*, жужелица *Curthonotus alpinus*, стафилины *Tachinus brevipennis* и *Micralymna dicksonii*, листоед *Chrysolina subsulcata* и др.), хорошо развитых комплексов видов, связанных с сухими (ксерофилы), умеренно увлажненными (мезофилы) и сырыми (гигрофилы) местообитаниями, а также промежуточными условиями (мезоксерофилы, ксеромезофилы, гигромезофилы, гемигигрофилы).

О микротермных и гемикриофильных ксерофилах и мезоксерофилах мы уже упоминали. Прочие сухолюбивые виды, относящиеся к числу криофилов, принято называть

⁶ К югу от типичных тундр, для животных все большее значение, в качестве дифференцирующего фактора, приобретает структура растительного покрова.

криоксеро- и криомезоксерофилами. Их примерами могут служить мятлик *Poa malacantha*, осочка скальная (*Carex rupestris*), костер арктический (*Bromus arcticus*), ясколка *Cerastium maxima*, а также большое число петрофильных (см. ниже) растений и насекомых. Некоторой особенностью острова представляется довольно обширный комплекс ксерофильных мхов из родов *Stegonia*, *Desmatodon*, *Tortula* (семейство Поттиевых). Есть ксерофилы и среди печеночных мхов — *Mannia sibirica*.

Из видов, предпочитающих умеренное увлажнение (мезофилов, ксеро- и гигромезофилов) примерами наиболее характерных для острова могут быть мятлик *Poa arctica*, камнеломки *Saxifraga nivalis* и *S. nelsoniana*, астрагал *Astragalus umbellatus*, незабудка *Myosotis asiatica*, мелколепестник *Erigeron komarovii* и многие другие растения, а из насекомых — клоп *Calacanthya trybomi*, долгоносик *Hypera ornatus*, листоеды *Chrysolina tolli* и *Ch. wollosowiczii*, мертвоед *Cryocatops poppiusi*, комары-долгоножки *Tipula carinifrons*, *T. lionota* и *T. wrangeliana*.

Разнообразен и богат гигрофильный комплекс, включающий влаголюбивые лишайники *Solorina crocea*, *Nephroma expallidum*, *Siphula ceratites* и др., многие виды листостебельных мхов (роды *Sphagnum*, *Drepanocladus*, *Schistidium* и др.), большинство видов печеночников, такие характерные арктические влаголюбивые злаки, как *Arctophila fulva*, *Dupontia fisheri*, *Deshampsia borealis*, осоки (*Carex stans* и др.), пушицы, лютики, крестовник арктический (*Senecio congestus*), ситники (*Juncus castaneus*). Характерные представители гигрофильных беспозвоночных — пауки *Hilaria vexatrix* и *Pardosa algens*, клоп *Chiloxanthus stellatus*, стафилин *Boreophilus nordenskioldi*, жужелицы *Pterostichus agonus* и *Pt. ventricosus*, плавунец *Gaurodytes nigripalpis*, пилюльщик *Simplocaria*. Среди цветковых растений так же, более или менее, четко очерчен гемигигрофильный комплекс, объединяющий виды, которые избегают наиболее сырых, а также и дренированных экотопов — арктополевица *Arctogrostis latifolia*, осока *Carex lugens*, лютик снежный (*Ranunculus nivalis*), первоцвет чукотский (*Primula tschukotskorum*) и др.

Что же касается гидрофильного комплекса видов, населяющих водоемы, то, как это вообще свойственно арктическим широтам, его развитию среди растений, особенно цветковых, мешают глубокое промерзание водоемов, поздние освобождение ото льда и оттаивание дна, свойственные стоячим водоемам, и горный характер (с бурным половодьем и паводками) водотоков. Помимо некоторых видов мхов к гидрофильным растениям можно отнести калужницу арктическую (*Caltha arctica*) и лютик (*Ranunculus hyperboreus*), произрастающих по старицам, неглубоким лужам и т. д. Гидрофильные же беспозвоночные гораздо более разнообразны. В разных водоемах острова отмечено около 30 видов комаров-звонцов (*Chironomidae*), в реках и ручьях обитают ногохвостки *Podura aquatica*, веснянки (*Mesocapnia*, *Nemoura* и др.) и поденки (*Pseudocloenon* и др.), встречаются ручейники (сем. *Brachycentridae*), в стоячих водоемах и в залитой водой дернине обычны комары-долгоножки (*Prionocera lapponica*, *Tipula salicetorum*), в озерах обнаружено 4 вида ракообразных из отрядов *Phyllozoa* (1) и *Anostraca* (3).

Будучи в значительной степени горной страной, остров Врангеля характеризуется широким распространением экотопов со щебнистыми, каменистыми и скальными грунтами. Соответственно, здесь представлен хорошо развитый комплекс петрофильных, произрастающих преимущественно на подобных субстратах, растений, который, помимо многочисленных эпилитных лишайников, включает немало мхов (*Politrichum juniperinum*, виды рода *Racomitrium* и др.) и цветковых растений (злаки *Festuca brevissima*, *Hierochloa alpina*, лапчатки *Potentilla pulviniformis* и *P. elegans*, камнеломки *Saxifraga monticola* и *S. oppositifolia*, остролодочки *Oxytropis czukotica* и *O. gorodkovii* и мн. др.). Среди беспозвоночных типичным петрофилом является паук *Acantholycosa subsolana*.

Характер субстрата — важный фактор распространения лишайников, которые, по предпочтению того или иного его типа, обычно делятся на *эпилитные* — поселяющиеся на камнях и скальных поверхностях, *эпигейные* — поселяющиеся на почве, виды, *поселяющиеся на растительных остатках* и *эврисубстратные* виды. В лишенофлоре острова преобладают две первые группы, к которым относится, соответственно, 44 и 39% видов. А.А. Добрыш указывает, что выявленное на острове преобладание эпилитных лишайников над эпигейными довольно необычно для арктических лишенофлор, и может быть связано с большим разнообразием горных пород, создающим предпосылки для распространения лишайников, по разному относящихся к химическому составу субстрата.

Еще одним важным для растений тундровой зоны фактором является снегонакопление. Снеговой покров выполняет теплоизоляционную функцию и защищает растения от снежной корразии. Мощностью покрова определяются темпы и сроки его схода, а соответственно, продолжительность вегетационного периода и режим увлажнения. Сильная пересеченность территории острова и разнообразие рельефа обуславливают и большое разнообразие условий и характера снегонакопления. Среди растений, наряду с многочисленными *хионофобами*, предпочитающими места с маломощным рано разрушающимся покровом (типичный представитель — эндемичный остролодочник *Oxytropis uniflora*), на острове, как и везде в тундрах, многочисленны и типичные *хионофилы* — виды низовальных местообитаний, с мощным и медленно разрушающимся снежным покровом (лишайник *Cetraria nivalis*, мхи *Conostomum tetragonum* и др., кустарничек *Cassiope tetragona*, мак *Papaver chionophilum*, карликовая ивка *Salix polaris*, а также все кустарниковые ивы, высота которых четко определяется уровнем снегового покрова, в результате чего их заросли выглядят как бы выровненными по линейке).

В распределении растений важную роль играет также их отношение к наличию органогенных подушек — растительной, в том числе моховой, дернины, торфяного горизонта. По этому отношению растения принято делить на *органофилов*, предпочитающих экотопы с развитыми органогенными подушками (большинство гигрофильных видов, олиготрофные кустарнички из вересковых, ивка *Salix polaris* и др.) и *органобобов*, избегающих подобных условий и предпочитающих слабозадренованные и обнаженные субстраты. К последним относится большинство видов двудольных, и наиболее типичными их представителями являются разнообразные ксеро- и петрофильные виды. Кроме последних существует и особый комплекс видов, тяготеющих к обнаженным суглинистым грунтам умеренного увлажнения — *Papaver polare*, *P. gorodkovii* и др. Большой удельный вес органобобов и, особенно, группы, связанной с обнаженными, умеренно увлажненными грунтами суглинистого состава, представляет собой характерную особенность именно арктических тундр с повсеместно распространенными, даже на водоразделах, пятнами голого грунта, отличающую их от подзон типичных и южных тундр, где на водоразделах господствует моховая дернина, препятствующая расселению органобобовых видов.

Разнообразие горных пород, являющееся результатом сложного геологического строения острова, обуславливает существенные различия химизма почвогрунтов. Это, в свою очередь, приводит к тому, что, помимо амфитолерантных (безразличных) к этому фактору видов, во флоре острова представлены хорошо очерченные комплексы *ацидофильных*, приуроченных к кислым, обедненным кальцием грунтам, селящиеся преимущественно на сланцах, их делювии, а также на элювии гранитоидных пород и т.д., и *кальцефильных*, в том числе и стенокальцефильных (тесно связанных с богатыми кальцием грунтами) видов. Примерами первых из цветковых растений могут служить лапчатка изящная (*Potentilla elegans*), полынь арктическая (*Artemisia arctica*), камнеломка Нельсона (*Saxifraga*

nelsoniana), ива сетчатая (*Salix reticulata*), вторых — камнеломка супротивнолистная (*Saxifraga oppositifolia*), мак *Papaver calcareum*, астрагал Толмачева (*Astragalus tolmachevii*), ива круглолистная (*Salix rotundifolia*) и др. Сильную зависимость от химизма субстрата проявляют споровые растения. Особо характерно это для эпилитных лишайников. Среди листостебельных мхов кальцефильный комплекс представлен самыми разными, по отношению к другим факторам, видами — гигрофильными (*Schistidium andreacopsis*), мезофильными (*Tortula arctica*, *Aulacomium acuminatum*), ксерофильными (*Leskeella nervosa*), петрофильными (*Racomitrium canescens*). Есть и чисто ацидофильные листостебельные мхи — *Dicranella subulata*, *Grimmia affinis*. Печеночные мхи также дифференцированы по отношению к содержанию кальция (ацидофильные — *Diplophyllum taxifolium*, кальцефильные — *Calicularia lasca*, *Mannia sibirica*). Любопытно, что стенокальцефильный вид есть и среди насекомых. Это петрокальцефильная жужелица *Pterostichus kaninensis*, населяющая только щебнистые известняковые местообитания.

В связи с последним следует заметить, что приуроченность не только беспозвоночных, но и многих растений к субстратам определенного химического состава иногда связывают не столько с самим химизмом, сколько с различиями физических характеристик разных пород (сланцев, гранитов, известняков и т.д.), обуславливающих разницу температурного режима и режима увлажнения, при одинаковых условиях нагревания, одинаковом количестве осадков и т.д.

Представлен на острове и комплекс *галофитов* — растений засоленных грунтов. При этом, помимо характерной для всех арктических побережий группы приморских гигрофильных галофитов (*Puccinella phryganoides*, *Carex subspathacea* и др.) и видов, характерных для подверженных подтоплению морскими водами песчано-галечниковых кос (*Mertansia maritima*, *Honckenya peploides*), здесь существует крайне нехарактерный для Арктики (хорошо выражен помимо острова лишь в экстрааридных районах Гренландии и о-ва Элсмир) комплекс *континентальных галофитов*, включающий, преимущественно, ксеро- и мезоксерофильные виды. Наиболее типичными его представителями на острове являются местный подвид регнегии мохнатой (*Roegneria villosa ssp. coerulea*), *Puccinella angustata*, континентальная раса приморской галофитной лапчатки красивенькой (*Potentilla pulchella ssp. gracilicaulis*). Комплекс приурочен к ксероморфным солончачковым экотопам, названным Б.А. Юрцевым «арктическими такырами», формирующимися, в прибрежных районах, на незаливаемых участках под действием импультверизации (выпадения из воздуха) солей⁷, а в континентальных районах, в центре острова, в условиях выпотного режима (переувлажнение весной и крайнее иссушение летом), при возможной роли дополнительной сульфидизации по тектоническим трещинам. Для подобных условий, сопровождающихся обогащением кальцием, характерен весьма специфический комплекс галокальцефитов, включающий довольно редкие на о-ве виды, преимущественно американского происхождения — мятлики *Poa hartzi* и *P. vrangolica*, *Braya thorid-wulffi* и *Lesquerella arctica* из крестоцветных, эндемичная лапчатка *Potentilla ushakovii*.

Ну и, наконец, следует упомянуть, что как среди растений, так и среди наземных беспозвоночных острова есть виды, строго приуроченные к пойменным галечникам, экологически связанные не с отдельными факторами, а с пойменным режимом как целым. Из цветковых растений это иван-чай *Chamaenerion latifolium* и скерда *Crepis nana*, а из беспозвоночных — несколько видов ногохвосток (*Hypogastrura viatica*, *Anurida tundricolae*, *Agrenia bidenticulata*), паук *Erigona articola*, жужелицы из родов *Amara* и *Bembidion*, щелкун *Oedostemus*, мухи-скатофагиды (*Scathophagidae*).

⁷ Любопытно, что к подобным условиям приурочена одна из нескольких на острове микропопуляций степной осочки *Carex diuruscula*, которая в степной части своего ареала часто связана с солонцеватыми почвами, формирующимися на днищах котловин в результате весеннего переувлажнения и преобладающего выпотного режима в летнее время.

Среди птиц экологические группы также выделяются по самым разным признакам и их сочетаниям, от связи видов с определенными ландшафтами (таежные, болотные) до характера передвижения при кормодобывании (прыгающие, лазающие). Естественно, особое значение придается характеру питания. Для экологической характеристики птиц тундровой зоны наиболее важными представляются как раз особенности питания и предпочитаемые места сбора корма. В последнем случае речь идет не об определенных типах биотопов, а о микростациях, таких как поверхность или толща растительной дернины, травяной ярус, кроны кустарников и т.д. Кроме того, в отдельных случаях, необходимо учитывать и особенности гнездования видов (при преимущественном расположении гнезд не на земле, как свойственно большинству тундровых видов, а в кустарниках, на скалах). В разных таксономических группах названные признаки имеют разное значение.

Так, населяющие тундры кулики наилучшим образом различаются по предпочитаемым стациям сбора корма, обладая существенно большим сходством особенностей гнездования (на земле) и питания (все преимущественные зоофаги, т.е. животновядные виды). Названные предпочтения отражаются и в их морфологии, длине и форме клюва, длине ног и т.д. (рис. 32), что может служить основой для классификации их жизненных форм.

Для подзоны арктических тундр характерно преобладание *относительно сухолюбивых (мезофильных) видов, собирающих корм преимущественно на поверхности грунта и растительной дернины и в их приповерхностных слоях*, что вполне согласуется с описанными выше общими особенностями арктикотундровой среды. Не составляет исключения и остров Врангеля, на котором подобные виды составляют более половины числа более или менее регулярно гнездящихся куликов. Это тулес, исландский и бэрдов песочники, желтозобик, камнешарка и другие виды. Характерно, что почти все они, за исключением ржанок, являются эварктами, т.е. оптимумы их ареалов расположены как раз в этой подзоне.

Вторую по значимости группу куликов арктических тундр составляют более *влаголюбивые виды, собирающие корм в основном в толще грунта и растительной дернины, а также с их поверхности и с растений (в кочках и т.д.)*. На о-ве Врангеля подобные виды представлены чернозобиком и дутьшем, распространенными, преимущественно, по хорошо увлажненным местообитаниям. В целом данная группа более свойственна типичным тундрам, в соответствии с чем большинство ее представителей являются гемиарктами.

Помимо двух названных групп куликов, в арктических тундрах вполне обычны и *плавунчики, кормящиеся на поверхности водоемов и в переувлажненной дернине по их берегам*, из двух тундровых видов которых на о-ве Врангеля преобладает эварктический, более северный, плосконосый плавунчик.

В отличие от прочих тундровых подзон, в арктикотундровых фаунах, и, прежде всего, островных, отсутствуют *глубокозондирующие кулики* (бекасовые и веретенниковые), добывающие корм почти исключительно в толще дернины и грунта, а также *гидрофильные виды, облигатно связанные с берегами водоемов* (некоторые песочники, улитовые). Преимущественное отсутствие в арктических тундрах этих групп, особо разнообразных в

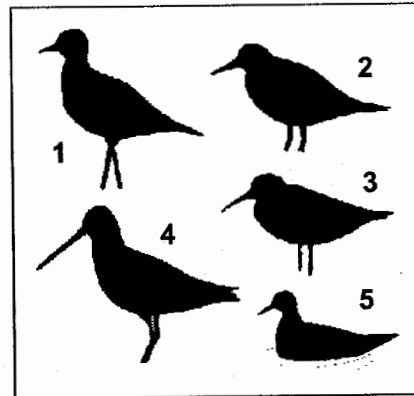


Рис. 32. Типичный облик куликов разных экологических групп.

1 — сухолюбивые ржанки, 2 — сухолюбивые песочники, 3 — влаголюбивые песочники, 4 — зондирующие веретенники, 5 — гидрофильные плавунчики

южных тундрах и являющихся, преимущественно, гипоарктическими, связано со свойственными этой подзоне небольшой мощностью растительной дернины, малой мощностью ежегодной оттайки и поздним освобождением водоемов и (или) их берегов из-под льда и снега. Все это проявляется и на о-ве Врангеля, где, однако, регулярно гнездится американский бекасовидный веретенник, который находится здесь в самой северной точке своего ареала и представляет собой, по-видимому, единственный пример обитания подобного вида на арктическом острове, целиком расположенном в пределах подзоны арктических тундр.

Тундровые утки различаются в экологическом отношении, прежде всего, характером своего питания, будучи представленными, в основном, *животновядными* (гаги, турпаны, синьга и др.) и, преимущественно, *растительновядными (зеленовядными) или смешанновядными видами* (речные утки рода *Anas*). Последние хорошо представлены в южных тундрах, где достаточно хорошо развита растительность водоемов, но, как правило, отсутствуют в арктических тундрах, где кормовая база недостаточна для них и характерно абсолютное преобладание животновядных видов, которые значительную часть времени кормятся на солончковых лагунах и в прибрежной акватории моря, будучи облигатно связанными с малопродуктивными пресноводными местообитаниями лишь в относительно короткий период гнездования.

На о-ве Врангеля к животновядным, тесно связанным с морем, относится три из четырех регулярно гнездящихся видов уток — обыкновенная гага (*Somateria mollissima*), гага-гребенушка (*S. spectabilis*) и морянка (*Clangula hyemalis*). Четвертый же вид — это шилохвость (*Anas acuta*), регулярное гнездование которой в пределах арктических тундр также представляет собой в некотором роде уникальное явление.

Экологические особенности фауны воробьиных птиц острова также характеризуются типично арктическими чертами — основу ее составляют *наземные смешанновядные виды* (пуночка, лапландский подорожник) и *насекомоядные виды, связанные с каменистыми и просто оголенными грунтами*, представленные здесь полизональными белой трясогузкой и каменкой. Помимо этого, достаточно обычна и чечетка, также смешанновядная, но, как правило, относимая к *кустарниковым видам*. На самом деле это весьма пластичный вид, регулярно присутствующий на арктических островах, в том числе и на полностью лишенных кустарниковой растительности (как, например, на о-вах Девон и Элмир в Канадском Арктическом архипелаге), где он гнездится в скалах и каменных россыпях. Любопытно, что именно такая ситуация имеет место на о-ве Геральд, что подробно будет рассмотрено ниже, тогда как на о-ве Врангеля чечетка действительно тесно связана именно с кустарниковыми формациями.

Некоторую специфику фауне воробьиных острова придает регулярное гнездование желтой трясогузки (*Motacilla flava*) — *насекомоядного «лугового» или «луго-болотного» вида*, предпочитающего открытые местообитания с хорошо развитой растительностью, и предполагаемое гнездование таловки (*Phylloscopos borealis*) — *типичного насекомоядного «кронника»*. Эти два вида представляют экологические группы достаточно обычные южнее, но совершенно нехарактерные для арктических тундр.

Нетрудно заметить, что все рассмотренные нами группы имеют свои особенности экологической дифференциации, связанные с их биологической спецификой и выражающиеся в разном наборе значимых для них факторов, при несомненной их частичной общности. Так, практически во всех группах организмов реализуется дифференциация по отношению к влажности, выделяются группы гидро-, гидро-, мезо- и ксерофильных видов. Сильная связь с условиями теплообеспеченности объединяет цветковые растения с наземными беспозвоночными, тогда как для крупных теплокровных организмов, каковыми являются птицы, к тому же покидающих остров на наиболее суровый зимний период, мезоклиматические и микроклиматические различия в пределах острова, хотя и имеют некоторое значение, но не приводят к обособлению какого-либо «термофильного» комп-

лекса. Для растений, которые, в отличие от беспозвоночных животных, не могут подыскать себе убежище на зиму, особую значимость приобретает фактор снегонакопления, а особенности их физиологии обуславливают тесную связь с химизмом почвогрунтов. Последний фактор особую важную роль играет в экологической дифференциации лишайников и мхов. Ну и так далее. Различия ведущих факторов экологической дифференциации определяют и разное в разных таксонах богатство видов, специфичных для определенных условий. Так, среди беспозвоночных слабозавит ксеро-петрофильный комплекс, зато видов, специфичных для водоемов и пойменных биотопов, среди них гораздо больше, чем среди растений.

Интересно также отметить, что у растений экологическая дифференция проявляется не только на видовом уровне. Для ряда видов характерно наличие на острове экологически разных, замещающих друг друга в пространстве, экологических рас. Так, например, у всех четырех видов дриад острова существуют специализированные хионофобные ксерофильные расы — *Dryas punctata* var. *cinerea*, *D. incisa* var. *cana*, *D. integrifolia* var. *canescens*, *D. chamissonis* var. *incana*. *Parrya nudicaule* у крестоцветных имеет ацидофильную и кальцефильную расы, различающиеся формой листьев и выделяемые как разные подвиды. Типичная форма широко распространенной лапчатки *Potentilla hyperarctica* местами замещается хионофильной расой *P. hyperarctica* var. *nivicola*. Факультативно га-лофитная лапчатка *P. pulchella* представлена приморской и внутренней «континентальной» расами и т.д.

Как мы уже упоминали в предыдущем разделе, экологический характер видов растений и животных, в значительной степени, сопряжен с их принадлежностью к той или иной широтно-ландшафтной группе. Как правило, в последних преобладают виды, наиболее экологически адекватные самым типичным местообитаниям того зонального подразделения, к которому приурочен оптимум широтно-ландшафтной группы. Так, все арктические виды растений и беспозвоночных — криофиты. Большинство термофильных элементов — бореальные, бореально-степные и степные виды. Среди арктоальпийских растений особенно много ксеро- и мезофильных петрофильных видов, тогда как среди гипоарктических — олиготрофных органофилов и гигрофильных форм и видов с луговой экологией. Гипоарктические птицы — это, в основном, «болотные» и околотовные кулики и кустарниковые воробьиные. Это обстоятельство всегда важно учитывать при флоро-фаунистическом анализе, разбираясь в причинах тех или иных особенностей биоты, которые могут быть, в разной степени, обусловлены биотопическими и общими зонально-климатическими условиями, примеры чего будут даны нами в последующих разделах книги.

Важная характеристика флоры — представленность различных жизненных форм растений, непосредственно связанная с климатическими особенностями территории.

Тундры, в целом, характеризуются господством кустарников, кустарничков⁸ и поликарпических (неоднократно плодоносящих на протяжении жизни) многолетних трав, отличаясь от лесных зон отсутствием деревьев, а от аридных, пустынно-степных территорий — очень слабой представленностью (единичные виды) монокарпических однолетних трав, при отсутствии эфемеров⁹. Особенностью подзоны арктических тундр является меньшее число видов кустарничков и преобладание среди них простратных (стелющихся) форм, а также почти полное или полное отсутствие кустарников и однолетних трав, что характерно, например, для флоры бухты Марии Прончищевой на восточном побережье Таймыра.

⁸ Как кустарники, так и кустарнички, характеризуются наличием нескольких одревесневших скелетных осей (стволов), при выраженности главного ствола только в начале жизни; между собой они различаются по продолжительности жизни надземных частей, которая у кустарничков не превышает 5-10 лет; как правило, кустарнички характеризуются и меньшей высотой (до полуметра, но обычно ниже).

⁹ Существует, однако, мнение, что тундровые однолетние травы принципиально не отличаются от эфемеров аридных территорий, выделяемых по краткости их вегетационного периода, который отнюдь не длинней у арктических видов; отличие этих групп лишь в том, что все тундровые однолетники — влаголюбивые растения.

Кустарники в тундрах представлены тремя формами — стелющиеся (простратные), приподнимающиеся (гемипростратные) и прямостоячие (ортотропные). Последние характерны, преимущественно, для южных тундр, в типичных их существенно меньше, а в арктических они, как правило, отсутствуют. В арктических тундрах нет и гемипростратных кустарников, и, если они вообще представлены, то стелющимися формами.

Кустарнички в равной мере характерны для всех тундровых подзон, но в остальном им свойственны те же тенденции, что и кустарникам — в арктических тундрах абсолютно преобладают стелющиеся виды (дриады, ивки), а из гемипростратных, более или менее, обычна лишь кассиопея (*Cassiope tetragona*). Среди кустарничков, в том числе и стелющихся, различают *азроксильные* и *геоксильные* формы. Вторые характеризуются подземным ветвлением (или ветвлением в толще моховой дернины), примером чего являются обычные на острове ивки *Salix polaris* и *S. phlebophylla*, первые — только поверхностным ветвлением, с образованием шпалерных форм (представители рода *Dryas*, ивка *Salix reticulata*).

Из всего экоморфологического разнообразия многолетних поликарпических трав для тундр характерно преобладание трех крупных групп — *стержнекорневых*, *длиннокорневищных* и *короткокорневищных*, которые в сумме составляют 70-80% всех видов цветковых тундровых флор. Согласно Т.Г. Полозовой (1979 и др.) различия их соотношения во флоре между разными подзонами тундр отсутствуют, но существует разница в их распределении. Если в южных и типичных тундрах стержнекорневых трав очень мало в зональных местообитаниях, где господствуют мхи, кустарники и корневищные травы, то в арктических они не менее обильны, чем корневищные, и наравне с ними входят в состав доминант.

Стержнекорневые травы характеризуются мощным стержневым корнем, разветвленным погруженным каудексом, строго розеточным ростом. Им свойственно медленное развитие, большая продолжительность жизни, вегетативная неподвижность и исключительно семенное размножение. Преобладают среди них травы многоглавые, образующие плотные скопления побегов, но есть и одноглавые — с одним или немногими побегами. Некоторые виды образуют «подушки» или прижатые к земле «коврики» (латки). Максимум разнообразия стержнекорневых трав приходится на ксероморфные биотопы, но на острове эта группа включает целый ряд особо активных видов, которые, благодаря повсеместно распространенным голым грунтам, распространены очень широко (лапчатка *Potentilla hyperarctica*, остролодочник *Oxytropis wrangelii* и др.).

Короткокорневищные травы арктических тундр, в том числе и острова Врангеля, характеризуются преобладанием недернистых, розеточных и полурозеточных форм с короткими, слабо ветвящимися недолговечными корнями. Им свойственно быстрое развитие в онтогенезе и преобладание семенного размножения, при наличии вегетативного. По экологическому профилю они распределены достаточно равномерно, но теряют свои позиции на его концах, соответствующих минимальным и максимальным значениям увлажнения. Среди них есть мезоксеро- и ксеромезофиты (*Erigeron komarovii*, *Myosotis asiatica*), гемигидрофилы (*Lagotis minor*) и виды с довольно широким топическим диапазоном (*Saxifraga cernua*), но нет настоящих ксерофитов и гиофитов.

Длиннокорневищные травы довольно разнообразны, но общими их чертами являются наличие специализированных подземных горизонтальных корневищ, быстрое развитие в онтогенезе, вегетативная подвижность и очень большая, нередко преобладающая, роль вегетативного размножения. Видов с широким экологическим диапазоном в этой группе мало (*Poa arctica*), в основном они специализированы к определенным условиям увлажнения и на острове имеют 2 максимума разнообразия — в криофитностепных и близких к ним ксероморфных сообществах (*Carex obtusata*, *C. rupestris*, *Bromus arcticus*, *Silene repens*) и в гемигидрофильных вариантах тундр (*Carex lugens*, *Arctogrostis latifolia*, *Alopecurus alpinus* и др.). Наиболь-

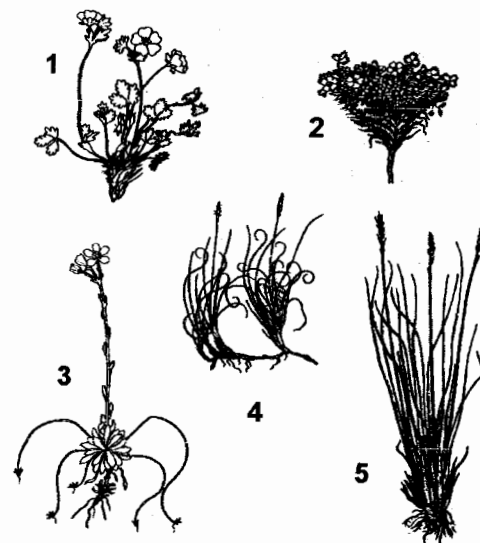


Рис. 33. Представители преобладающих в арктических тундрах жизненных форм травянистых растений.

1 — стержнекорневые травы (*Potentilla hyperarctica*), 2 — стержнекорневые розеточные травы (*Potentilla elegans*), 3 — короткокорневищные розеточные травы (*Saxifraga setigera*), 4 — длинокорневищно-кустовые граминоиды (*Carex rupestris*), 5 — плотнoderновинные граминоиды (*Kobresia myosoroides*)

шая ценотическая роль в этой группе принадлежит *длиннокорневищно-кустовым граминоидам*. Их типичным представителем является, к примеру, осочка скальная — *Carex rupestris*. Ее основные побеги образуют систему подземных корневищ, которые на следующий год после выхода на поверхность переходят к кущению, образуя парциальный куст. В результате, ее травостой образован мелкими дерновинками (парциальными кустами, живущими по 7—9 лет), которые соединены корневищами длиной 10—40 см. У осочки притупленной (*Carex obtusata*) подземные побеги гораздо более короткие и многократно ветвящиеся, результатом чего является образование густого травостоя, в виде ковра. Другой важный представитель этой жизненной формы — осока блестящая (*Carex lugens*), растущая то распланными во мху рыхлыми дерновинками, то плотными кочками, имеет корневище двойной природы — отчасти подземный, отчасти ползучий наземный побег. К этой же жизненной форме относится эндемичная зубровка врангельская (*Hierochloa wrangelica*), у которой семенное размножение, практически, не играет никакой роли, и генеративные побеги формируются не каждый год.

Помимо трех охарактеризованных основных групп трав, следует упомянуть и о *плотнодерновинных граминоидных травах*, которых существенно меньше, но которые, местами, могут иметь существенное ценотическое значение (разные виды овсяниц — *Festuca* и др.). Они не образуют корневищ, растут плотными дерновинками, образуя местами почти сплошной травостой (*Kobresia myosuroides*) и характеризуются только семенным размножением.

Из данных специальных исследований, проведенных в разных подзонах тундр Таймыра (Полозова, 1979) и на о-ве Врангеля (Полозова, 1994), следует, что остров Врангеля, по набору и соотношению видов растений, относящихся к разным жизненным формам, оказывается ближе к типичным, а не арктическим, тундрам Таймыра. При характерном для обеих подзон господстве многолетних поликарпических трав, представленных в типичном для всех тундр соотношении, здесь имеются однолетние монокарпики, такие как *Koenigia islandica* из гречишных и горечавка *Comastoma tenella*. Присутствует несколько видов кустарниковых ив (*Salix lanata*, *S. glauca*, *S. pulchra*, *S. reptans*) и также представлены несколькими видами, помимо единственной характерной для арктических тундр *Cassiope tetragona*, гемипростратные («полустелющиеся», приподымающиеся) и ортотропные (прямостоячие) кустарнички — брусника, голубика, багульник. Особую специфику острова представляет наличие ортотропных кустарниковых ив (*S. lanata ssp. richardsonii* и *S. glauca*)¹⁰, которые совершенно чужды арктотундровым ландшафтам.

Широко известна также система жизненных форм растений Раункиера, основанная на расположении и степени защищенности почек возобновления. По этим признакам Раункиер выделил пять основных групп растений, основных жизненных форм: *фанерофиты* (почки возобновления и концевые побеги которых, предназначенные для переживания неблагоприятного периода года, поднимаются в воздух на стеблях, живущих по несколько, иногда по много лет), *хамефиты* (почки и концевые побеги, предназначенные для перенесения неблагоприятного периода, развиты на побегах, лежащих на земле или расположенных настолько близко к ней, что покрываются снегом или растительными остатками), *гемикриптофиты* (побеги в начале неблагоприятного периода отмирают до уровня почвы, и живыми остаются только нижние части растения, защищенные почвой и отмершими листьями), *криптофиты* (почки или окончания побегов, предназначенные для перенесения неблагоприятного периода, расположены под землей или на дне водоемов) и *терофиты* (переживающие неблагоприятные периоды в виде семян).

Фанерофиты, к которым, в частности, относятся все древесные и кустарниковые формы, преобладают в теплых и влажных областях земного шара, климат которых Раункиер называл «климатом фанерофитов». В большинстве остальных районов среди растений преобладают гемикриптофиты, с почками возобновления на уровне поверхности почвы. Что же касается тундры, то ее Раункиер отнес к области «климата хамефитов», поскольку это единственная на Земле область, где хамефиты, т.е. растения с почками возобновления, расположенными вблизи поверхности почвы, но все же выше ее, являются, вместе с гемикриптофитами, одной из господствующих групп. Поэтому, тундры вполне обоснованно можно называть «царством хамефитов», что также может быть справедливо и по отношению к высокогорьям.

¹⁰ С ивой сизой (*S. lanata*) на острове связано еще одно интересное обстоятельство: помимо типовой гемипростратной и ортотропной формы, она представлена здесь и своеобразной расой, близкой к описанному из Гренландии подвиду *salicarpa*, имеющую строго простратную форму и распространенную, помимо внутренних районов, и на южном побережье острова; в центре она сохраняет простратный рост даже при совместном произрастании с ортотропными ивами.

Процветание здесь именно этой группы обусловлено полным и продолжительным промерзанием почвы, ограничивающим возможности гемикриптофитов и особенно криптофитов, при наличии моховой дернины и зимнего снежного покрова, обеспечивающих защиту почек возобновления, расположенных вблизи земной поверхности.

По Раункиеру, в тундровой зоне наиболее распространены три подтипа хамефитов: *пассивные хамефиты*, со слабыми вегетативными побегами, лежащими на земле из-за недостаточно развитой механической ткани и поднимающимися только на концах (некоторые виды камнеломок, крупок, звездчаток и т.д.), *активные хамефиты*, со стелющимися побегами, и *растения-подушки*, побеги которых, как и пассивных хамефитов, растут вверх, но расположены так густо, что даже при малом развитии механических тканей не дают друг другу упасть (многие камнеломки, крупки, незабудки и другие виды). Из гемикриптофитов для тундровых районов особо характерны *розеточные гемикриптофиты*, у которых удлинненная наземная часть побега несет только цветки, а листья сосредоточены у основания побега.

Среди лишайников обычно выделяют 3—4 основные жизненные формы — кустистые и шиловидные, листоватые, чешуйчатые (иногда объединяют с листоватыми) и накипные, слоевища которых представляют собой тонкие пленки на поверхности камней, почвы или растительных остатках. Последняя группа на о-ве Врангеля, как и в других районах Арктики, наиболее многочисленна, к ней относится 156 видов, то есть более половины всей флоры.

Листостебельные мхи также подразделяют на близкие к жизненным формам категории, которые, наверное, правильнее именовать формами роста. Так, выделяются группы *плотнодерновинных мхов*, образующих плотные дернинки различного размера, в том числе и весьма обширные ковровые покрытия. Последние могут формироваться и *рыхлоковровыми* мхами, и в этом случае они не столь плотны. Для многих влаголюбивых видов, как, например, сфагнумов, характерно образование *подушек*. Отличие данных категорий от жизненных форм сосудистых растений заключается в том, что они представляют собой не форму одной особи, а образование, сформированное множеством отдельных растений. Значительное же число мхов подобных моновидовых образований не формирует, а произрастает рассеяно среди других видов, или же формирует смешанные дернинки в близких пропорциях с ними. При всем этом, в разных ситуациях для одного и того же вида могут быть характерны разные формы роста, причем даже в одном месте каждый вид обычно демонстрирует большее или меньшее разнообразие последних.

Обзор разнообразия жизненных форм птиц острова фактически был сделан выше. Что же касается беспозвоночных животных, то у наземных видов принадлежность к определенным жизненным формам, преимущественно, сопряжена с ярусом обитания. Соответственно, в разных их группах выделяются имеющие черты конвергентного сходства *тамнобиоты* (обитатели древесно-кустарникового яруса), *хортобиоты* (обитатели травостоя), *эпиздафические виды* (герпетобий), обитающие на поверхности грунта или растительной дернины и в их самых верхних слоях, а также *гемиздафические* и *эуздафические* формы, населяющие толщу дернины и, собственно, почвенный слой. Для фауны арктических тундр характерно резкое преобладание эпиздафических форм над всеми остальными, в том числе и над гемиздафоном — важнейшим комплексом типичных тундр. Все это характерно и для фауны беспозвоночных о-ва Врангеля. Стоит лишь отметить, что в отличие от большинства типичных арктотундровых районов, здесь относительно развит комплекс хортобионтов, включающий цикадок, некоторые виды ногохвосток и др.

Одной из наиболее хорошо и полно разработанных систем жизненных форм для беспозвоночных является их классификация у ногохвосток, предложенная С.К. Стебаевой (1970), объединившей все выделенные жизненные формы в 4 группы (рис. 34):

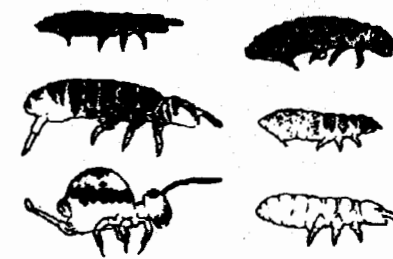


Рис. 34. Некоторые жизненные формы ногохвосток (по: Стебаева, 1971).

Слева сверху вниз: поверхностная кортицикоидная гипогаструида, нейстонная изотмида и нейстонная сминтурида; справа — неануриды и онхиуриды: верхнеподстильная, нижнеподстильная, подстильно-почвенная

1. **Поверхностные и верхнеподстилочные формы**, с полным набором глазков, сильным развитием пигмента, конечностей и прыгательной вилки. Сюда относятся:

атмобиионты — обитатели растений и поверхности рыхлых подстилок, характеризующиеся яркой окраской, длинными усиками, ногами и прыгательной вилкой, а также крупными размерами. На острове представлены *Sminthurus viridis*;

верхнеподстилочные формы — обитатели верхних слоев подстилки и моховой дернины, обычно имеющие средние размеры, усики и ноги умеренной длины, полный набор глазков. Это виды родов *Hypogastrura*, *Brachystomella*, *Morulina*, *Isotoma*;

нейстонные формы — обитатели водной поверхности и переувлажненных грунтов, имеющие, в связи с жизнью в водных пленках, ряд специфических особенностей. На острове их типичными представителями являются *Podura aquatica* и *Sminthurides malmgreni*;

«кортицикоидные» формы — ксерорезистентные (то есть хорошо переносящие иссушение) ногохвостки, обитатели лишайников, каменистых и скальных поверхностей и т.д. — *Vertagopus arcticus* и другие виды *Isotomidae*, с интенсивной пигментацией и уплотненной кутикулой, имеющей ячеистый орнамент.

2. **Гемиздафические (полупочвенные) формы**, с частичной редукцией глаз, пигмента, прыгательной вилки. Среди них различают **нижнеподстилочные формы**, адаптированные к обитанию в толще мхов, и **подстилочно-почвенные**, к которым относятся виды родов *Folsomia*, *Neanura*, *Anurida* и др.

3. **Эуздафические (почвенные) формы** с полной редукцией глаз, пигмента, а часто и прыгательной вилки. Среди них различаются более крупные **верхнепочвенные формы**, населяющие верхние слои почвы, а в глубь проникающие по крупным ходам и трещинам, и мелкие (менее 1 мм) **глубокопочвенные формы**, способные проникать в глубь по тонким почвенным капиллярам. Представлены видами родов *Onychiurus*, *Folsomia* и др.

Кроме того, в качестве отдельной группы жизненных форм С.К. Стебаева выделяет специализированных обитателей пещер, муравейников и термитников, которые в Арктике отсутствуют.

Как было сказано выше, в арктических тундрах все наземные беспозвоночные как бы «притянуты» к поверхности почвогрунтов, и чем дальше от нее, как вверх (травяной и кустарниковый ярус), так и вниз (вглубь дернины и почвы), тем меньшим числом видов и в меньшем обилии они представлены, причем снижение это происходит очень быстро и резко. В полном соответствии с этим, на острове Врангеля, как и везде в арктических тундрах, преобладают ногохвостки поверхностно-верхнеподстилочного комплекса, представленного здесь всеми четырьмя своими жизненными формами. Особо же характерным является высокий удельный вес «кортицикоидных» видов.

Несколько по иному построена И.Х. Шаровой (1975, 1976 и др.) система жизненных форм жужелиц. Понимая под жизненной формой «группу организмов на определенной стадии онтогенеза (имаго, личинки), занимающих сходные экологические ниши и обладающих комплексом основных адаптивных морфологических признаков, определяющих их общий габитус и возникших в процессе эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора», И.Х. Шарова разработала детальные классификации жизненных форм имаго и личинок жужелиц, в которых высшие категориальные классы выделены по типам питания, подклассы — по обитаемому ярусу, а входящие в подклассы группы — по типу передвижения.

Так, среди имаго в классе зоофагов выделяются подклассы **геобионтов** (обитающих в толще почвы), **эпигеобионтов**, **стратобионтов** (населяющих подстилку и различные пустоты), **фитобионтов** (живущих на растениях) и **псаммобионтов** (обитателей сыпучих песков). Уже должно быть ясно, что на о-ве Врангеля, как и в других районах арктических тундр, большая часть видов жужелиц относится к эпигеобионтам (среди которых различают «ходящих» и «бегающих»), населяющим поверхность грунта и дернины, хотя представлены и другие группы, в том числе и фитобионты.

Среди личинок жужелиц, относящихся к зоофагам и миксофитофагам, различают подклассы **скважников** (живущих в пустотах) и **роющих**, а в пределах каждого подкласса серии **гемикриптобионтов**, **криптобионтов** и **норников**. В Арктике господствуют виды с личинками, относящимися к первой серии, которые подразделяются на **поверхностно-подстилочных** (*Nebria*), **подстилочных** (*Bembidion*), и **подстилочно-почвенных** (*Pterostichus*). То есть, опять-таки, наблюдается редукция комплекса собственно почвенных видов и максимально возможное «подтягивание» к поверхности.

Итак, подводя итоги обзора экологического разнообразия островной биоты, следует сказать, что характерный для нее состав и соотношение ведущих экологических групп и жизненных форм растений и животных не выходят за пределы типичности для подзоны арктических тундр, и в этом плане остров может считаться вполне типичной территорией. Однако, чрезвычайное разнообразие природной среды острова, выражающееся в

наличии биотопов и станций с самыми разными сочетаниями условий, при проявлении всех мыслимых для подзоны факторов природной дифференциации (включая, например, далеко не везде входящие в число подобных факторов особенности химизма почвогрунтов, в том числе и солончаковость), приводит к столь же высокому разнообразию экологических групп и жизненных форм организмов. Важно, что большинство подобных групп и форм, в принципе, достаточно характерны для подзоны, но далеко не везде они представлены все вместе, тем более в столь выровненном соотношении, как на о-ве Врангеля. Кроме того, биота острова беспрецедентно обогащена относительно южными, несвойственными арктическим тундрам экогруппами и экоморфами, яркими примерами которых служат ортотропные кустарники, микротермные травы и насекомые, кустарниковые птицы, хортобионтные насекомые. Все это позволяет достаточно уверенно сделать вывод о том, что биота острова Врангеля характеризуется максимальным и, может быть, максимально возможным для современных арктических тундр экологическим разнообразием, следствием которого, в значительной степени, является и высокое таксономическое разнообразие. Помимо разнообразия современных природных условий, обеспечивающих существование и развитие этого необычно богатого комплекса, значимую роль в его формировании, несомненно, сыграли также и исторические факторы, обеспечившие «встречу» на острове представителей разных экологических групп.

Ареалогические группы и биогеографические связи флоры и фауны

Ареалогические или **флоро- и фауногеографические группы** выделяются по современному положению ареалов видов или таксонов более высокого ранга (родов, семейств) в системе географических регионов (материков, субматериков, физико-географических стран и т.д.), без учета их генетических и ландшафтно-зональных связей. Ареалогический анализ, то есть анализ состава и соотношения ареальных групп во флорах и фаунах, хотя и не дает сам прямых ответов, касающихся истории становления и развития отдельных таксонов и региональных биот, но является обязательным начальным этапом биогеографического анализа, направленного на выявление происхождения и источников формирования флор и фаун. Подобный анализ, в комплексе с другими сравнительными методами, лежит, например, в основе разработанного А.А. Кищинским (1970) биогеографического метода реконструкции истории развития фаун, незаменимого в тех случаях, когда речь идет о группах, по которым скудны или отсутствуют палеонтологические данные. Соотношение разных ареальных групп в локальных и региональных флорах и фаунах служит основой для биогеографического (зоогеографического и ботанико-географического) районирования и позволяет оценить положение той или иной биоты в системе зоогеографических или ботанико-географических областей, провинций и т.д.

В зоогеографии обычно принимается единая Голарктическая фаунистическая область, охватывающая все внетропические широты Северного полушария, в пределах которой выделяется циркулярная Арктическая подобласть, соответствующая приполярным, преимущественно тундровым и полярнопустынным территориям. Ботанико-географы придерживаются примерно той же схемы, но говорят об Арктической флористической области, поскольку высшие региональные единицы называются у них царствами. Иногда в пределах Голарктики в качестве субрегионов или же самостоятельных областей (царств) различают Палеарктику и Неоарктику (или Неарктику), соответствующие ее евроазиатской и американской частям. Эти названия широко используются и вне схем районирования. Принято говорить о голарктических, палеарктических (евроазиатских), неарктических (североамериканских) видах и ареалах.

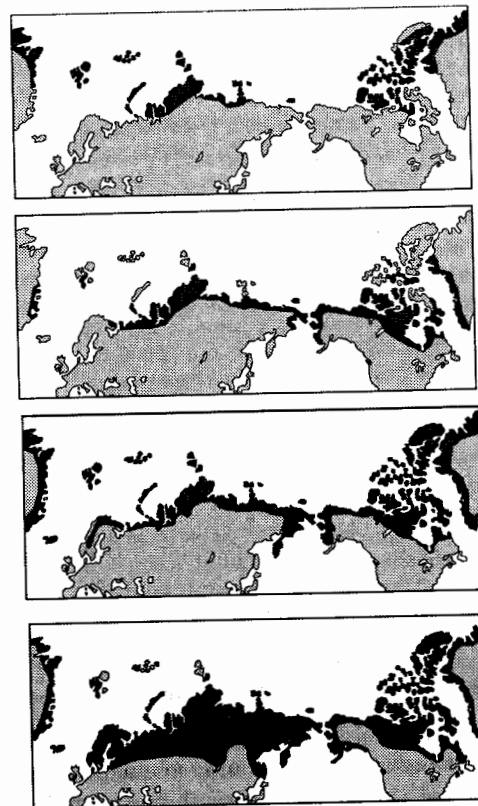


Рис. 35. Примеры циркумполярных ареалов. Сверху вниз: эвразийский крупнок Draba capitata, арктический комар Trichocera borealis, метаарктический пуночки, арктобореальный краснозобой гагары

Характерной чертой биоты приполярных районов является существенная доля таксонов, в том числе и надвидового ранга, с циркумполярными и близкими к таковым (гемициркумполярными) ареалами, располагающимися вокруг северного полюса как бы кольцами различной ширины, на разном удалении от него (рис. 35). Подобные ареалы свойственны и некоторым бореальным видам в таежных районах, где их сравнительно не много. Далее к северу их относительное участие во флорах и фаунах повышается, и в арктических тундрах и полярных пустынях они становятся преобладающими. Высокая значимость циркумполярных и гемициркумполярных элементов в сложении флоры и фауны полярных пустынь и тундр как раз и служит основанием для выделения этих районов в качестве самостоятельной Арктической области или подобласти в системах как зоогеографического, так и ботанико-географического районирования, так они играют существенную интегрирующую роль, обеспечивая высокое флористическое и фаунистическое сходство приполярных территорий от Гренландии до Чукотки и Аляски. Тенденция же к увеличению доли циркумполярных элементов с юга на север обусловлена меньшей протяженностью и большей компактностью более северных зон, а также историческими факторами — между более северными районами существовали более устойчивые и наиболее поздние связи по Берингскому мосту суши.

Кроме того, для довольно обширного ряда видов, населяющих высокие широты обоих материков, характерны ареалы, которые трудно отнести к циркумполярным, ввиду их распространения достаточно далеко на юг, и лучше называть *голарктическими*, или *трансголарктическими*. Свойственны они арктоальпийским и арктостепным видам (рис. 36), а по своей биогеографической сути в общем-то аналогичны циркумполярным, с которыми их сближает то, что они в одинаковой или близкой степени охватывают как Пале- так и Неоарктику.

Что же касается видов с менее протяженными ареалами, то они весьма разнообразны, и образуют ряд от *трансматериковых* (свойственных всей Евразии, от Европы до Дальнего Востока, или Северной Америке, от Аляски до Гренландии) или широких *амфиокеанических* (от Центральной Сибири до Центральной Канады и т.д.) до узорегиональных и «точечных». При этом наблюдается хорошо выраженная тенденция увеличения абсолютного числа и относительной доли видов, имеющих все более узкие ареалы, от приатлантических к берингийским районам. Результатом этого является существенно более низкое относительное участие циркумполярных элементов в берингийских биотах, по сравнению с приатлантическими, при их большем видовом богатстве, образующимся как бы в результате наложения все более узких ареалов, при движении от Атлантики к Пацифику. Так, например, на европейском Севере обитает 6 видов песочников, в Сибири — 10, а на Чукотке — 13, при этом, из тех видов, которые населяют Европу, на

Чукотке отсутствует лишь два. Аналогичные цифры для таких характерных для Арктики родов растений, как остролодочник и лапчатка, составляют соответственно 3, 21, 31 и 18, 24, 38. Очевидные причины этого — исторические. На протяжении всего позднего кайнозоя, Берингия, в отличие от приатлантических и срединных материковых районов, не подвергалась покровным оледенениям и служила не только основным центром видообразования и перекрестком миграций, но и рефугиумом для многих видов, в периоды оледенений, из которого они затем вновь заселяли освобождающиеся ото льда территории.

В соответствии со сказанным выше, на острове Врангеля мы наблюдаем достаточно высокую долю циркумполярных видов среди представителей всех основных групп животных и растений. Примерами их могут служить *Alopecurus alpinus*, *Deshampsia brevifolia* и *Phippsia algida* из злаков, осока *Carex stans*, ожика *Luzula confusa*, ива *Salix reticulata*, мак *Papaver polare*, крупка *Draba nivalis*, лапчатка *Potentilla hyparctica*, одуванчик *Taraxacum arcticum*, такие широко распространенные виды воробьиных, как пуночка и лапландский подорожник, и куликов — тулес, камнешарка, ряд видов ногохвосток (*Hypogastrura tullbergii*, *Folsomia regularis*) и двукрылых (*Trichocera borealis*), а из водных беспозвоночных — жаброног *Lepidurus arcticus*, веснянка *Nemoura arctica* и др. Наиболее велики доли циркумполярных видов среди лишайников, где они составляют около 70% (или около 75%, вместе с 15 *биполярными* видами, распространенными в высоких широтах обоих полушарий, то есть в арктических и антарктических районах), птиц (50%), а также среди мхов, и первичнобескрылых насекомых (ногохвосток). Однако, среди сосудистых растений их не более 36%, а среди крылатых насекомых и пауков — не более 15—20%. Доля циркумполярных элементов во флоре сосудистых растений существенно ниже, чем в других районах подзоны (во флоре бухты Марии Прончищевой их 63,5%, на Новосибирских о-вах — 66%), что указывает на повышенную региональность биоты или, по крайней мере, ее флористической составляющей.

Другую крупную ареальную группу составляют на острове виды с одинаково характерными для Евразии и Северной Америки, т.е. для Пале- и Неоарктики, но не циркумполярными, а *сибирско-американскими* и *сибирско-западноамериканскими* или *восточно-сибирско-западноамериканскими* ареалами (рис. 37), общей чертой которых является

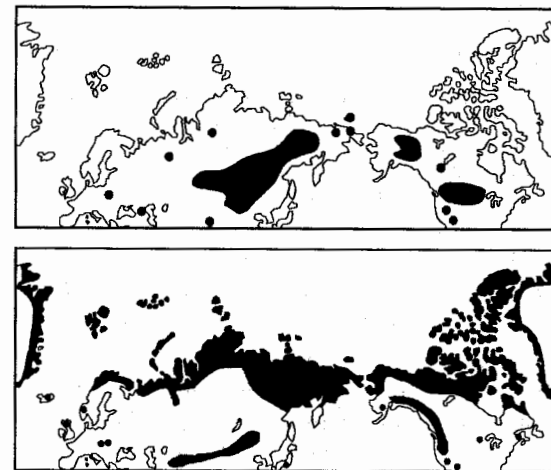


Рис. 36. Примеры гоарктических ареалов. Вверху — арктостепной осочки *Carex obtusata*, внизу — арктоальпийской камнеломки *Saxifraga cernua*

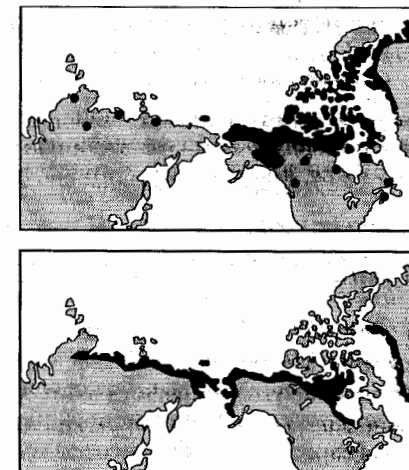


Рис. 37. Примеры сибирско-американских ареалов. Вверху — *Lesquerella arctica* из крестоцветных, внизу — гемиарктический песочник дутьш

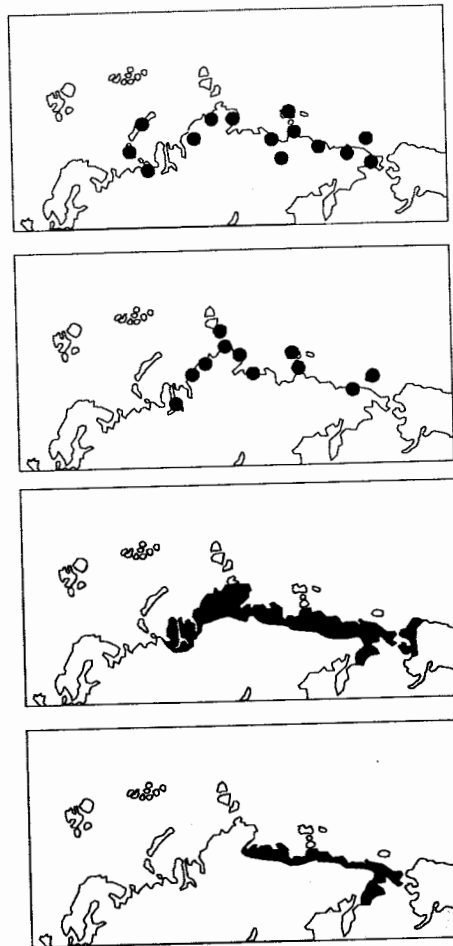


Рис. 38. Примеры евроазиатских арктических ареалов.

Сверху вниз: эвразийский трансевроазиатский комара долгоножки *Tipula carinifrons carinifrons*, эвразийский сибирский комара долгоножки *Tipula glaucosentepa*, гемиярктический сибирско-алаянский бурокрылой ржанки, гемиярктический восточносибирский песочника-красношейки

скими (к востоку от Урала) и восточносибирскими (к востоку от Енисея) ареалами. Их доля во флоре сосудистых растений не превышает 10% (трансевроазиатские ива *Salix reptans* и лютик *Ranunculus spübergensis*, сибирские *Festuca auriculata*, *Erigeron komarovii*, *Arnica iljinii*, восточносибирские *Saussurea tilesii*, *Claytonia arctica*, *Papaver pulvinatum*). Среди птиц их доля вырастает почти до 20% (трансевроазиатские белохвостый песочник, хрустан, таловка, белая и желтая трясогузки, гренландско-транспалеарктический галстучник, восточносибирский песочник-красношейка). Среди наземных насекомых доля евроазиатских элементов составляет около 45%, а среди водных беспозвоночных — более 55%.

Преимущественно американские по распространению виды, с трансамериканскими, западноамериканскими, чукотско-американскими и чукотско-американско-гренландскими ареалами (рис. 40), присутствуют практически во всех группах и везде уступа-

отсутствие в приатлантическом, гренландско-европейском секторе Арктики. К ним относятся около 20—25% цветковых растений (злаки *Hierochloa pauciflora* и *Koeleria asiatica*, осока *Carex lugens*, крупка *Draba arctica*, камнеломка *Saxifraga funstoni*; лапчатка *Potentilla uniflora*, полынь *Artemisia borealis*, одуванчик *Taraxacum hyperarcticum* и др.) и беспозвоночных (листоеды *Chrysolina tolli*, *Ch. subsulcata*, *Ch. septentrionalis* и др.), в числе которых есть и пресноводные (веснянка *Mesocapnia variabilis*). Из птиц к таковым можно отнести лишь дутьща (*Calidris melanotos*), американского бекасвидного веретенника (*Limnodromus scolopaceus*).

Обе рассмотренные группы, объединяющие широко распространенные в Арктике виды, в одинаковой степени характерные для двух материков, включают более половины населяющих остров сосудистых растений и птиц и не менее трети всех насекомых. Важно, что к ним относится подавляющее большинство наиболее многочисленных, арктических по своему зональному характеру, видов.

Для Берингийского сектора Арктики и Субарктики характерно смещение элементов с преимущественно евроазиатским и преимущественно американским распространением, чего естественно ожидать и для острова Врангеля, притом, что их соотношение представляет особый интерес в связи с выявлением преобладающих связей биоты на разных этапах ее становления.

Преимущественно евроазиатские элементы (рис. 38, 39) представлены во флоре и фауне острова главным образом видами с трансевроазиатскими (от Европы до Чукотки), транссибир-

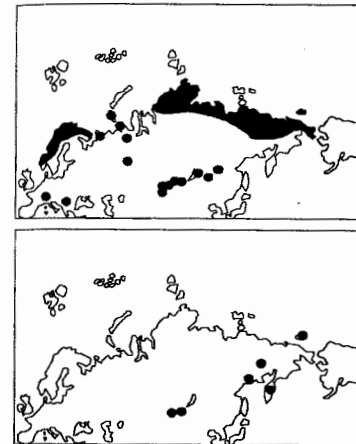


Рис. 39. Примеры евроазиатских ареалов.

Вверху — трансевроазиатский арктоальпийский хрустана, внизу — сибирский арктоальпийский долгоносика *Conioleopus astragalii*

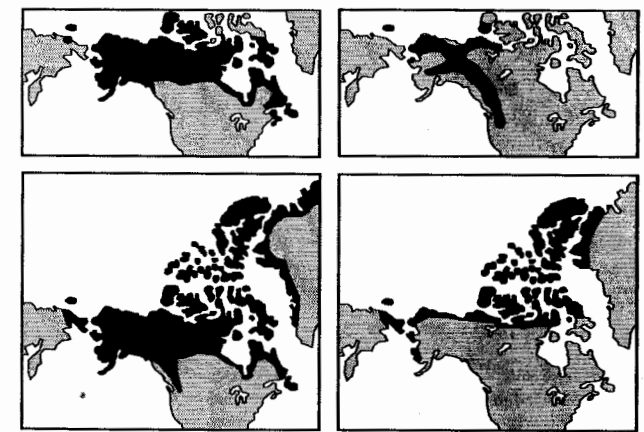


Рис. 40. Примеры американских арктических ареалов.

Вверху слева — чукотско-американо-гренландский гемиярктический галстучника *Charadrius semipalmatus*, вверху справа — западноамериканский арктоальпийский горечавки *Gentiana arctophila*, внизу слева — чукотско-американо-гренландский мегаарктический дриады *Dryas integrifolia*, внизу справа — чукотско-американо-гренландский эвразийский берло-ва песочника

ют палеарктам (евроазиатским элементам) по числу видов, хотя и в разной степени. Максимально перевес палеарктов над неоарктами у беспозвоночных, а среди птиц, а также среди лишайников (по три евроазиатских и американских вида) они практически равны по значимости.

Крайний случай представляет фауна пресноводных беспозвоночных, в которой американские элементы полностью отсутствуют, и при наличии небольшого числа циркумполярных и общих для Восточной Азии и северо-запада Северной Америки форм преобладают виды с палеарктическими ареалами, на основании чего можно утверждать (Макарченко и др., 1980), что заселение пресных водоемов острова происходило по осушенному евроазиатскому шельфу в периоды существования Берингова пролива или крупного залива Полярного бассейна к востоку от острова, препятствовавшего миграциям американских форм.

Так, пресноводные ракообразные представлены двумя циркумполярными, одним транспалеарктическим и одним восточносибирским видом, веснянки — одним циркумполярным, двумя восточносибирскими и одним берингийским. Среди хирономид господствуют циркумполярные и транспалеарктические виды, при нескольких имеющих восточносибирское распространение.

Однако и среди них обнаруживаются американские «следы» — берингийский еще не описанный вид веснянок *Mesocapnia* наиболее близок к американскому *M. bergii*!

Из американских видов растений, присутствующих в Евразии только на Чукотке (преимущественно на Чукотском п-ове) и на о-ве Врангеля, следует назвать листостебельные мхи *Funaria polaris* и *Pseudoleshea chilensis*, печеночник *Lophozia hyperarctica*, камнеломку *Saxifraga monticola*, колокольчик *Campanula uniflora*, мелкоцветник *Erigeron compositus*, *Braya thorid-wulfii* из крестоцветных. Большинство подобных видов редки как на острове, так и на Чукотке, где многие из них имеют «точечные ареалы», будучи известными из одного-двух районов. Интересно, что некоторые, как, например, *Erigeron compositus*, на о-ве Врангеля гораздо более обычны, чем на Чукотке.

Примером членистоногих с преимущественно американскими ареалами, известными и для Чукотки, могут служить паук *Hilaira vexatrix* и долгоносик *Lepyrus canadensis*, а из

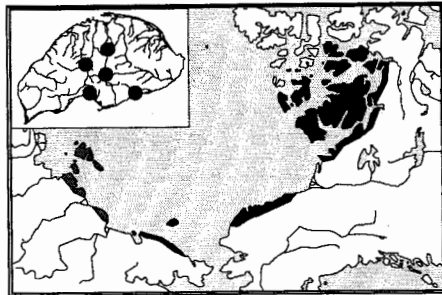


Рис. 41. Ареал желтозобика (*Tryngites subruficollis*).

Черный фон — выявленный гнездовой ареал, серый фон — районы, где вид может быть обнаружен с высокой вероятностью, кружки — районы регулярного гнездования на о-ве Врангеля

птиц данную группу представляют на острове белый гусь (также гораздо более обычный на острове, чем на Чукотке), бэрдов песочник (*Calidris bairdii*), а также желтозобик (*Tryngites subruficollis*)¹¹, американская ржанка (*Pluvialis dominica*) и перепончатопалый галстучник (*Charadrius semipalmatus*).

Желтозобик, считавшийся исключительно американским, точнее западноамериканским видом, был обнаружен на гнездовании на о-ве Врангеля В.Е. Флинтом в конце 60-х годов. В последующие годы было установлено его регулярное здесь гнездование и довольно широкое распространение в центральных и южных районах. В конце 80-х — начале 90-х годов, в ходе экспедиций, организуемых заповедником «Остров Врангеля» на северное побережье Чукотки, было выявлено его гнездование на о. Айон, п-ове Аачим, районе м. Якан, низовьях р. Эквиватап, т.е. на всем побережье от Чаунской губы до Ванкаремской низменности (рис. 41). При этом он повсеместно населял не зональные биотопы, а экстра- и интразональные местообитания арктикотундрового и тундростепного характера. Это дает основание предполагать реликтовый характер его современного ареала и былые связи с плейстоценовыми тундростепными ландшафтами. Соответственно, можно ожидать его гнездование и в более западных районах, вплоть до Новосибирских о-вов.

В эти же годы на острове было установлено эпизодическое гнездование ранее не известных для Евразии американской ржанки и перепончатопалого галстучника, которые впоследствии были найдены нами и на арктическом побережье Чукотки, в районе мыса Шмидта и м. Якан.

Особо же интересно присутствие на острове элементов, которые нигде более в Азии, в том числе и на Чукотке, не обнаружены и которые могут быть свидетельствами прямых (минуя Чукотку) фауно- и флорогенетических связей острова с американским континентом (это же относится и к видам, более обычным для острова, чем для Чукотки, которые могли сначала появиться на острове и окружавших его шельфовых территориях, а уж потом проникнуть на Чукотку). Таковы три вида редких на острове лишайников — *Cladonia thompsonii*, *Dactylina beringiana*, *Polyblastia gothica*, мох *Didymodon maximus*, селеночник Розендаля (*Chrysosplenium rosendalii*), крестовник пурпуровый (*Cardamine purpurea*), мятлик *Poa hartzii*, горечавка *Gentianella arctophila*, ногохвостка *Morulina thulensis*, паук *Emblyna borealis*, листоед *Chrysomela blaisdelli wrangeliana*, пяденица *Semiaspilates orciferratus*, совка *Parrobarrovia keeli*, комары-долгоножки *Tipula crowfordii* и *T. cineracea*.

Американские связи прослеживаются и в том, что ряд эндемичных врангелевских таксонов подвидового ранга являются подвидами чисто американских, отсутствующих еще где-либо в Евразии, видов (*Gastrolachnis triflora* из гвоздичных, *uva Salix stolonifera*), а ряд эндемичных видов таксономически наиболее близки к таковым (*Poa wrangelica* к *Poa hartzii*, *Papaver gorodkovii* к *P. walpoiei* и т.д.). Добавим, что и эндемичный копытный лемминг *Dicrostonyx vinogradovii* относится к группе американских копытных леммингов, достаточно обособленных от евроазиатских (Чернявский, 1984)¹², а субэндемичная

¹¹ С учетом явного тяготения к западным областям американской части ареала и очевидно еще не определенной его западной границы в Евразии, вполне вероятно большая оправданность отнесения желтозобика к видам с амфиберингийским типом ареала.

¹² Любопытно, что также эндемичная для острова форма сибирского лемминга, наоборот, ближе к евроазиатским леммингам, распространенным от Европы до востока Якутии, нежели к чукотским желтобрюхим леммингам, которых сейчас объединяют в один вид с формой, свойственной Северной Америке.

цикадка *Athysanella* принадлежит к преимущественно американскому роду, представленному в Евразии всего 4 видами из 80.

Возвращаясь к вопросу о соотношении американского и евроазиатского комплексов в биоте острова, отметим, что при достаточно естественном (исходя из положения острова и очевидно более протяженных и частых его сухопутных связей с евроазиатским материком, что, впрочем, не является окончательно установленным фактом) преобладании палеарктических элементов, своеобразие его биоте, отличающее ее от всех флор и фаун подзоны, придает как раз наибольшая выравненность этих двух групп видов. Ясно, что нигде более в американских арктических тундрах евроазиатские виды не имеют столь высокой значимости, но и в Евразии нигде не наблюдается такого относительного обилия американских элементов.

Отметим также, что если применительно к флоре и фауне беспозвоночных, положение о преобладании палеарктического комплекса над неоарктическим вполне бесспорно, то с птицами ситуация несколько иная. Дело в том, что все преимущественно палеарктические виды птиц крайне редки и гнездятся на острове нерегулярно. Американские же виды уступают им в числе, но включают один весьма многочисленный вид (белый вид) и два вида с невысокой численностью, но встречающиеся постоянно и довольно широко распространенные на острове (бэрдов песочник и желтозобик). Так что, с какой-то стороны, позиции американских видов на острове прочнее. Характерно также, что преобладание палеарктов в авифауне достигается за счет полизонных и гипоарктических воробьиных (проникших, кстати, и на Аляску), тогда как по числу арктических видов куликов оба комплекса на острове равны. Это может означать, что наблюдаемое в настоящее время преобладание палеарктов возникло сравнительно недавно, в процессе расселения относительно южных видов воробьиных.

Последний ареальный комплекс в биоте острова образуют виды с региональными берингийскими, чукотско-аляскинскими (амфиберингийскими) или чукотскими ареалами (рис. 42). К этой же категории следует отнести и все эндемичные для острова формы, о которых речь пойдет ниже. Региональная специфика биоты определяется, в основном, растениями и насекомыми, среди которых довольно обильны чукотские (остролодочник *Oxytropis czukotica*, маки *Papaver ushakovii*, *P. anjuicum*, *P. paucistamium*, камнеломка *Saxifraga arctolitoralis*, одуванчик *Taraxacum tamarae*, паук *Dictyna tychenkoi wrangeliana*, клоп *Orthotulus bermanii*, листоед *Chrysomela arctica*, долгоносик *Prisistus olgae*, жук-малашка *Troglocollops arcticus*, пилльщик *Morychus viridis*) и чукотско-аляскинские (остролодочник *Oxytropis gorodkovii*, поденка из рода *Pseudocloeon*, комар-долгоножка *Tipula wrangeliana*, листоед *Chrysomela blaisdelli wrangeliana* и др.) элементы. При этом, такие таксоны как *Oxytropis gorodkovii*, *Chrysomela blaisdelli wrangeliana*, *Prisistus olgae* и ряд других, относятся к чукотско-аляскинским несколько условно, ввиду того, что на материковой Чукотке они пока не обнаружены, а известны для Азии только с острова Врангеля, с которого, кстати, были описаны и некоторое время считались его эндемиками. Считать же их американскими тоже не совсем корректно, поскольку и на Аляске известный их ареал крайне ограничен и иногда даже

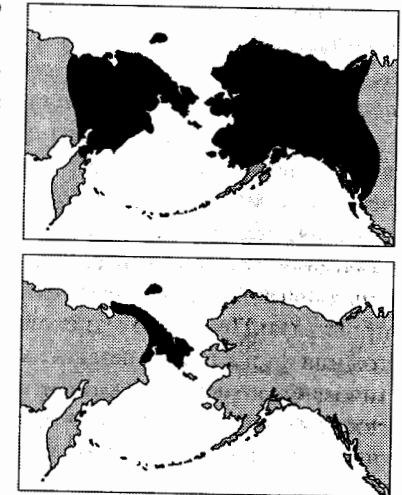


Рис. 42. Примеры берингийских ареалов.
Вверху — чукотско-аляскинский ивки *Salix phlebophylla*, внизу — чукотский камнеломки *Saxifraga arctolitoralis*

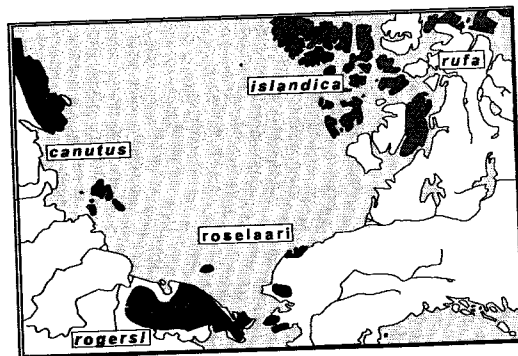


Рис. 43. Распространение подвидов исландского песочника (*Calidris canutus*) в тихоокеанском секторе Арктики (по: Томкович, 1990)

С выявлением врангелево-аляскинского подвида исландского песочника связана довольно длинная история (Томкович, 1990). Долгое время всех птиц этого вида с о-ва Врангеля и Чукотки относили к подвиду *rogersi*, описанному из Китая (с миграционного пути). Считалось, что данный подвид населяет крайний Северо-Восток Азии и Аляску, зимует в Австралии, где ежегодно отмечался в большом количестве. Западнее, на Таймыре и Новосибирских о-вах, располагался ареал подвида *canutus*, а птицы востока Канады относились к подвиду *rufa*. С.С. Roselaar (1983) обратил внимание, что особи подвида *rogersi* оказывались то самыми крупными, то самыми мелкими, в зависимости от того, были ли эти птицы с о-ва Врангеля или с материковой Чукотки. На этом основании он сделал заключение, что врангелевские птицы не имеют ничего общего с самыми мелкими чукотскими, используют иные пролетные пути и неизвестные районы зимовки, предположив также их идентичность с птицами Западной Аляски. Все эти предположения были подтверждены П.С. Томковичем (1990), установившим общность врангелевских и аляскинских птиц, отличающихся общей окраской от *rufa* и гораздо более крупных, чем *rogersi* (от последних их также отличает интенсивная рыжая окраска брюха и подхвостья). В результате, им был описан подвид *roselaari*, районом зимовки которого предполагается побережье Мексиканского залива.

Что касается других птиц, то к категории берингийских видов, возможно, следует относить желтозобика, а кроме того, некоторая региональная специфика отмечается лишь на подвидовом уровне — чукотско-аляскинскими подвидами на острове представлены чернозобик (*Calidris alpina sakhalina*) и лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus alasensis*), населяющий Аляску и крайний восток Чукотского полуострова.

Сравнительная бедность авифауны специфичными берингийскими формами особенно впечатляет на фоне существования довольно богатого регионального авифаунистического комплекса в районе Берингова пролива, включающего гуся-белошею, кулика-лопатня, перепончатопалого и берингийского песочника и т.д. Однако все это виды преимущественно гемиарктические, и среди них нет ни одного эваркта. Это дает основания предполагать, что процессы формирования авифауны Арктической (к северу от Берингова пролива) и Притихоокеанской Берингии существенно образом различались и были в той или иной степени независимыми. Косвенным подтверждением этого является и эварктический характер тех элементов авифауны острова, которые можно отнести к берингийским (желтозобик, исландский песочник подвида *roselaari*), тогда как субарктические районы Чукотки населены иным подвидом исландского песочника (*rogersi*), а чернозобик подвида *sakhalina* распространен на Аляске только по ее северу, тогда как южнее также замещается иным подвидом (*pacifica*).

Итак, на фоне характерной для арктических флор и фаун высокой значимостью циркумполярных видов и видов менее широко распространенных, но свойственных как Евразии, так и Северной Америке, биота острова Врангеля выделяется следующими хоро-

меньше такового на о-ве Врангеля. То есть, можно говорить о самостоятельной ареальной группе, включающей виды, распространенные на Аляске и острове Врангеля, существование которой свидетельствует об особо тесных флоро- и фауногенетических связях между этими территориями.

Кстати, среди этой, врангелево-аляскинской, ареальной группы имеются и представители позвоночных животных, точнее, птиц. Речь идет о местном подвиде исландского песочника (*Calidris canutus roselaari*), распространенном также и на Аляске, а на Чукотке, по крайней мере, в ее внутренних районах, замещенный другим (рис. 43).

шо выраженными региональными особенностями: 1) одновременным присутствием как палеарктических, так и неарктических элементов, в наиболее выровненном соотношении; 2) наличием узкорегionalных берингийских форм. Плюс к этому, островной биоте свойствен и чрезвычайно высокий для Арктики уровень эндемизма, о котором мы подробнее поговорим чуть ниже.

Благодаря этим особенностям остров Врангеля выделяется в качестве самостоятельной единицы, практически во всех схемах биогеографического районирования. В качестве самостоятельного зоогеографического округа, основываясь на особенностях ави- и териофауны, его выделяли Л.А. Портенко (1973), А.А. Кищинский (1977) и Ф.Б. Чернявский (1978). В системе ботанико-географического районирования Арктики (Юрцев и др., 1980) он также выделялся как округ в составе Западно-Чукотской подпровинции Чукотской провинции. Однако результаты последних ботанических находок заставили повысить его ранг до самостоятельной Врангелевской подпровинции, наравне с Западно- и Восточно-Чукотской (Yurtsev, 1994).

Все названные особенности врангелевской биоты наиболее полно выражены среди сосудистых растений, демонстрирующих максимальное обилие эндемиков, американских и узкорегionalных берингийских видов. Фауна птиц, а также флора низших растений характеризуются наибольшей «арктичностью», выражающейся в преобладании циркумполярных и небольшом количестве эндемичных и (или) региональных элементов. Энтомофауна отличается преобладанием видов палеарктического комплекса. Данные различия отражают, как и в предыдущих случаях, различия истории освоения Арктики этими группами и их расселения в приполярных районах.

Важно, что и таксоны более низкого ранга имеют существенные различия в соотношении ареальных групп, часто превосходящие различия между наиболее крупными группами организмов. Весьма показательным в этом отношении сравнение соотношения ареальных групп в некоторых характерных для Арктики родах цветковых растений (рис. 44). Хорошо видно, что при сохранении долей преимущественно американских и евроазиатских видов, а соответственно и их близком соотношении, мы имеем практически непрерывный ряд изменения соотношений широко распространенных и узкоареальных видов, от абсолютного преобладания первых в роде крупок (*Draba*), до такого же преобладания вторых среди маков (*Papaver*). Различные таксоны крылатых насекомых и птиц различаются между собой участием «американцев» (рис. 44), притом, что для всех

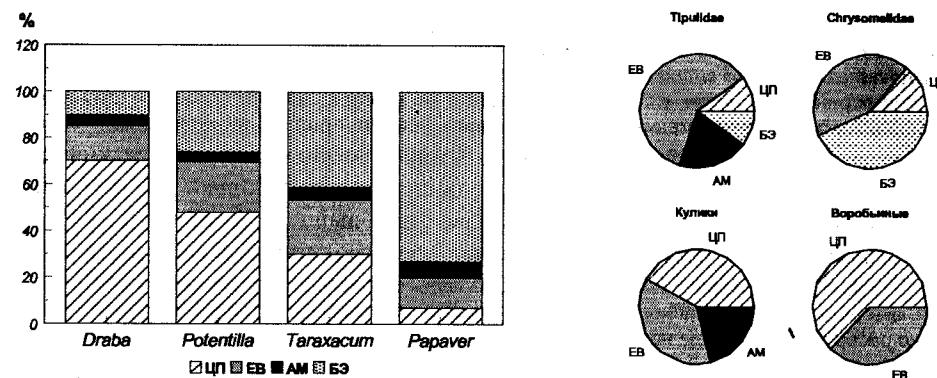


Рис. 44. Соотношение ареальных групп в некоторых таксонах цветковых растений (вверху слева), насекомых (вверху справа) и птиц (внизу справа) о-ва Врангеля.

Виды: ЦП — циркумполярные и сибирско-американские, EB — евроазиатские, AM — американские, БЭ — берингийские и эндемичные

насекомых характерна ведущая роль палеарктов, а для птиц — циркумполярных видов. На указанном рисунке видны также и различия в доле узкорегionalных видов между представленными таксонами насекомых.

Очевидны различия истории представленных на рисунке 44 таксонов в Арктике, выразившиеся в разном соотношении тенденций к широкому распространению большинства представителей таксона и к региональному видообразованию, либо же к разному соотношению процессов расселения и вымирания (сконцентрированные в берингийском секторе узкие ареалы могут иметь, а часть их, несомненно, имеет, реликтовый характер). Различную для разных таксонов роль играли и американские связи — одни таксоны, благодаря им, существенно обогатились, другим же они ничего не дали.

Эндемизм

В целом в Арктике немало эндемичных видов, т.е. видов, не встречающихся за ее пределами, к югу от тундровой зоны. Есть и достаточное число примеров *регионального эндемизма*, когда виды встречаются в пределах тундровой и полярнопустынной зон, только в определенном, но достаточно обширном регионе, сопоставимом с физико-географической страной. Гораздо менее свойствен арктическим территориям *локальный* или *узкорегionalный эндемизм*, т.е. наличие видов только в очень ограниченном районе и их отсутствие где-либо еще за их пределами. Это связано со сравнительной молодостью арктических ландшафтов и относительной компактностью всей территории Арктики, способствующей расселению. Правда, материковые горные районы, особенно приберингийские (Чукотка, Аляска), имеют по целому ряду узкоэндемичных форм, главным образом среди растений. Что же касается арктических островов, то для них известны лишь единичные случаи — подвиды сибирского лемминга и, возможно, белой куропатки на Новосибирских о-вах, остролодочник и одуванчик на о-ве Айон, шпидбергенский и новоземельские подвиды северного оленя и немногие другие.

На этом фоне остров Врангеля представляет собой яркое исключение, демонстрируя необычайно высокий уровень эндемизма. Эндемичны для острова оба обитающих здесь лемминга, 22 (!) вида и подвиды цветковых растений (5% всей флоры) и целый ряд видов насекомых, главным образом жуков и бабочек. Специфичными формами представлены и некоторые птицы.

Следует, конечно, иметь в виду, что из-за далеко неполной изученности распространения видов многих таксонов, особенно насекомых, в Арктике некоторые виды, считающиеся эндемичными для острова, впоследствии могут быть найдены где-нибудь еще. Так, с острова Врангеля было описано немало видов пауков, ногохвосток и представителей других групп, найденных потом в других районах Арктики, в том числе и достаточно удаленных от острова. Поэтому в подобных ситуациях, особенно применительно к насекомым, принято говорить об «условных эндемиках».

Среди *суккулентных* растений по числу эндемиков особо выделяются маки (*Papaver*), из 16 представленных на острове видов и подвидов которых только для него известны пять — маки темно-зеленый (*P. atrovirens*), известняковый (*P. calcareum*), снеголюбивый (*P. chionophilum*), многолучевой (*P. multiradiatum*) и островной (*P. nudicaule ssp. insulare*).

Кроме того, три вида маков могут быть названы *субэндемиками*, так как, помимо о-ва Врангеля, они обнаружены в единичных точках на Чукотке или Аляске, где более малочисленны и более узко распространены, чем на о-ве Врангеля: мак Городкова (*P. gorodkovii*) — на п-ове Сьюарт, мак Ушакова (*P. ushakovii*) — на Чукотском п-ове, мак Шамурина (*P. shamurini*) — в районе м. Шмидта и на Медвежьих о-вах.

Также пятью эндемичными видами (из 17 имеющих на острове) представлены одуванчики — *Taraxacum wrangelicum*, *T. tolmacevii*, *T. pseudoplatylepium*, *T. ushakovii*, *T. nananuii*. По два эндемичных вида представлено среди лапчаток — лапчатка Врангеля

(*Potentilla wrangelii*) и Ушакова (*P. ushakovii*), и среди остролодочников — остролодочник одноцветковый (*Oxytropis uniflora*) и опять-таки Ушакова (*O. ushakovii*)¹³.

Еще один, преимущественно, врангелевский остролодочник — *Oxytropis wrangelii*, найден также в двух пунктах Чукотки и является субэндемиком. Ранее он отождествлялся с остролодочником Свердлова, эндемичным для о-ва Айон.

Кроме того, эндемичные для острова виды есть среди мятликов (*Poa wrangelica*) и зубровок (*Hierochloa wrangelica*), а еще шесть видов из разных родов и семейств представлены на острове эндемичными подвидами: злаки — регнерия мохнатая (*Roegneria villosa ssp. coerulea*), бескильница Райта (*Puccinella wrightii ssp. colpodioides*) и трищетинник колосистый (*Trisetum spicatum ssp. wrangelense*), ива столоносная (*Salix stolonifera ssp. carbonicola*), *Claytoniella vassilievii ssp. petrovskii* из семейства портулаковых и *Gastrolychnis triflora ssp. wrangelica* из гвоздичных. При этом названные эндемичные подвиды регнерии мохнатой и трищетинника колосистого произрастают вместе с номинальными подвидами, встречаясь вместе даже в одних и тех же конкретных сообществах.

Среди насекомых сравнительно высокой степенью эндемизма выделяются жуки-долгоносики, среди 11 видов которых эндемичны (*Mesotrachion wrangelianum*, *Apion arcticum* и *Rhynchaenus arcticus*)¹⁴. Из других жуков условно эндемичен (то есть пока более нигде не найден) единственный представитель семейства шелкунов из рода *Oedostenus*.

Несколько эндемиков представлено среди бабочек — медведица *Grammia olgae*, волнянка из рода *Dicallomera*, моль *Leoptilus wrangelensis*. При этом волнянка *Dicallomera kuznezovi* — бесспорный самостоятельный эндемичный таксон, что доказано сравнительным хромосомным анализом с близкими чукотскими формами.

Наконец неизвестные ранее виды обнаружены среди наездников рода *Ichneumon*, а также описана и нигде пока более не найдена листовлошка *Aphalara wrangelii*, из совершенно не характерного для Арктики отряда равнокрылых.

Вообще, стоит заметить, что в отличие от сосудистых растений среди насекомых значительная часть эндемичных форм (около половины) представляет таксоны мало характерные или совсем не характерные для Арктики — долгоносики, малашки, листовлошки.

Упомянем и то, что еще несколько лет назад список эндемичных наземных членистоногих острова был несколько более впечатляющим. Описанный с острова Врангеля долгоносик *Prisistus olgae* (ранее относимый к роду *Ceutorhynchus*) недавно был найден на р. Юкон, на Аляске. В среднем течении р. Амгуэма обнаружены, также считавшиеся некоторое время эндемичными для острова, паук *Dictyna tyshchenkoi wrangeliana*, листовед *Chrysolina brunnicornis wrangeliani* и цикадка *Athysanella profuga*¹⁵. Найдены на Чукотке

¹³ Надо отметить, что авторы, описывающие новые виды и присваивающие им названия, не склонны утруждать свою фантазию, в результате чего память первооселенца острова Г.А. Ушакова, а также известных исследователей флоры и растительности Арктики — Городкова, Толмачева и Тихомирова, оказалась увековеченной уже чрезмерно. Только на острове Врангеля каждое из этих имен носят по несколько видов растений из разных родов.

¹⁴ В настоящее время семейство долгоносиков *Curculionida* разделено на два — *Curculionidae* и *Apionidae*. В последнее, соответственно, вошли представители родов *Apion* и *Mesotrachion*; *Rhynchaenus arcticus*, по последним данным включен в состав сибирско-аляскинского вида *Isochonus arcticus*.

¹⁵ Случай с этой цикадкой особо показателен в плане относительности статуса эндемиков. Изначально вид был обнаружен в пределах только одного степного сообщества на склоне г. Тундростепной в районе бух. Сомнительной и в течение нескольких лет считался чрезвычайно узко распространенным эндемиком. Затем он был найден в нескольких пунктах верховьев р. Неизвестной в центральной части острова, но продолжал считаться эндемиком острова. Наконец его нашли в среднем течении р. Амгуэма на материковой Чукотке. Другой же вид с аналогичным известным современным распространением — клоп *Orthotulus bermannii*, был описан по сборам, сделанным в течение одного сезона в нескольких районах о-ва Врангеля и на р. Амгуэма на Чукотке. То есть, известные ареалы этих видов совпадают, но цикадка «успела» побыть эндемиком, а клоп нет.

и «врангелевские» листоед *Chrysolina arctica* и малашка *Troglocollops arcticus*, а бывший островной эндемичный листоед *Chrysomela wrangeliana* рассматривается теперь как чукотско-американский таксон — листоед *Chrysomela blaisdelli wrangeliana*. То есть, буквально за несколько последних лет остров Врангеля «лишился» изрядной доли своих эндемиков среди насекомых.

Эти формы, недавно обнаруженные за пределами острова, не стали менее интересны от эдакого «понижения» своего статуса и вместе с клопом *Orthotulus bermannii*, пилульщиком *Morychus viridis* и некоторыми другими видами и подвидами составляют группу субэндемиков — таксонов, известных для о-ва Врангеля, а также известных в единичных пунктах за его пределами, аналогичную подобной группе среди растений. Весьма симптоматично, что названные выше виды тяготеют на острове к наиболее теплым сухим местообитаниям его центральных и южных районов, в том числе криофитно-степным и остепненным луговым группировкам. Именно в подобной обстановке они были обнаружены и за пределами острова, причем 4 из них были найдены (пока?) в одном только районе — в среднем течении р. Амгуэма, известном в качестве одного из наиболее северных сравнительно крупных ареалов распространения реликтовых степных группировок.

Среди птиц видовой эндемизм (как и везде в Арктике) отсутствует. Однако, в качестве самостоятельного подвида описан населяющий острова Врангеля и Геральд полярный чистик (*Cephus grylle tajani*), отличающийся от других форм длиной крыла и насыщенной черной окраской с интенсивным зеленоватым отливом. В подвид выделена и отличающаяся сочетанием особенностей окраски, размера клюва и длины крыла толстоклювая кайра (*Uria lomvia heckeri*), которая, помимо о-вов Врангеля и Геральд, населяет также и о. Колочин, у северного побережья Чукотки, т.е. является субэндемиком. Кроме того, в качестве подвида, на основании больших размеров крыла, была описана островная пуночка — *Plectrophenax nivalis vlasowae* (Портенко, 1973); по-видимому, особой морфологической расой представлена на островах и моевка (Придатко, 1985). То есть, прослеживается несомненная тенденция к обособлению островных форм по морфологическим признакам, наиболее частая и хорошо выраженная среди морских птиц.

Максимально уровень эндемизма среди млекопитающих острова. Населяющий остров Врангеля копытный лемминг хорошо отличается от других представителей группы *Dicrostonyx torquatus* особенностями окраски и давно выделяется в качестве самостоятельного подвида. Однако кариологические исследования выявили особенности генопита, соответствующие видовому статусу, и в настоящее время островная популяция признана как самостоятельный вид *Dicrostonyx vinogradovii*.

Сравнительно недавно господствовало представление о существовании единого голарктического вида копытного лемминга *D. torquatus*. Однако в начале 70-х годов оно было опровергнуто кариологическими данными (Rausch, Rausch, 1972 и др.). Выяснилось, что копытные лемминги материковых тундр Палеарктики имеют от 45 до 86 хромосом, у представителей этого рода с Аляски и из Северной Канады оно также варьирует, но в пределах от 30 до 44. Популяции же острова Врангеля обладают стабильным набором хромосом (38), существенно и устойчиво отличающимся от свойственных чукотским популяциям (57—86). В настоящее время, в соответствии с результатами последних кариологических и морфологических исследований, группу видов *Dicrostonyx torquatus* принято рассматривать в качестве надвида¹⁶, включающего включающего по меньшей мере четыре видовые формы — *D. torquatus* (тундры Палеарктики), *D. vinogradovii* (о. Врангеля), *D. hudsonicus* (п-ов Унгава, на севере Лабрадора), *D. groenlandica* (Гренландия, Канада, кроме Лабрадора, Аляска). При этом врангелевские лемминги несколько ближе стоят к аляскинским, чем к чукотским.

¹⁶ Надвид, по определению Амадона (1966), — группа полностью или почти полностью аллопатрических (пространственно разобщенных, с неперекрывающимися ареалами) таксонов, которые были когда-то расами одного вида, но сейчас достигли видового статуса (Степанян, 1983).

Помимо кариотипа, врангелевский копытный лемминг отчетливо отличается от материковых популяций светло-серой окраской спины с равномерным каштановым узором, при плохо выраженном «ошейнике», а также особенностями строения черепа, который у них достоверно несколько более длинный и более высокий с расширенной затылочной частью (Чернявский, 1984).

Похожа и ситуация с островным сибирским леммингом, крупные размеры и особенности летней окраски которого привели к выделению его в подвид *Lemmus sibiricus portenkoi*, при том, что существуют многочисленные краниологические данные, свидетельствующие о его вероятном видовом статусе.

Всего на территории Евразии, помимо леммингов с о-ва Врангеля, в составе вида *Lemmus sibiricus*, выделяется номинативная форма *L. sibiricus sibiricus*, распространенная в тундрах от Скандинавии до восточной Якутии, форма *L. sibiricus chrysogaster* (желтобрюхий лемминг), населяющая чукотские тундры, и форма эндемичная для Новосибирских островов — *L. s. novosibiricus*¹⁷. В 80-х годах были получены доказательства видовой самостоятельности чукотского желтобрюхого лемминга (Гилева и др., 1984, Покровский и др., 1984). В качестве самостоятельного вида (островной лемминг) иногда фигурирует в литературе и лемминг Новосибирских островов. Что же касается лемминга о-ва Врангеля, то по особенностям окраски он наиболее сходен не с желтобрюхим, населяющим ближайшие к острову материковые территории, а с собственно сибирским. Общая же морфология и крупные размеры сближают его с новосибирским островным леммингом. Специальные же исследования, проведенные М.И. Чепраковым (1990), показали, что по размерам и пропорциям черепа лемминги с острова Врангеля хорошо отличаются от сибирского, желтобрюхого, норвежского и амурского леммингов, причем различия эти превышают таковые между названными четырьмя формами. Это дало основание автору предложить считать лемминга с о-ва Врангеля самостоятельным видом и назвать его леммингом Портенко (*Lemmus portenkoi*).

Джарелл и Фредга (Jartell, Fredga, 1993) выделяют в качестве самостоятельных видов сибирских леммингов Евразии (*L. sibiricus*) и Северной Америки (*L. trimucronatus*). При этом в состав последнего вида включается и населяющая Чукотку форма *chrysogaster*, которой некоторые авторы также придают видовой статус. Всего, таким образом, включая «бесспорных» норвежского (*L. lemmus*) и амурского (*L. amurensis*) леммингов, в составе рода *Lemmus* различают от 3 до 7 видов, в зависимости от статуса, придаваемого разным формам группы *sibiricus*. Сама же обособленность последних, в том числе и формы *portenkoi*, неважно, на каком уровне, видовом или подвидовом, ни у кого сомнений не вызывает.

Наконец выявлены и морфологические отличия у врангелевских песцов, которые оказались мельче материковых чукотских, но с относительно более широким черепом, что свидетельствует о значительной степени изоляции островной популяции вида (Чернявский, Дорогой, 1981).

Итак, с учетом того, что более нигде не известные формы известны и в других группах организмов острова, можно считать эндемизм общим для о-ва Врангеля явлением, особо интенсивно проявляющимся в определенных таксонах — маки, одуванчики, листоеды, долгоносики, лемминги. Очевиден существенный вклад эндемизма в «обеспечение» необычно высокого видового богатства подобных групп, не характерного для арктических тундр (одуванчики, листоеды, долгоносики).

Островные эндемики весьма различны по своему статусу на острове, что отражает различия истории их становления в качестве эндемичных форм. Некоторые из них широко распространены по всему или почти по всему острову и достаточно обычны или многочисленны. Таковы, в первую очередь, оба вида леммингов, подвиды морских птиц, а также мак *Papaver multiradiatum*, остролодочник *Oxytropis ushakovii*, долгоносик *Mesotrachapion wrangelianum*, медведица *Grammia olga* и т.д. Другие эндемичные виды малочисленны и более ограничены в своем распространении, но достаточно регулярно встречаются в определенных районах или определенных типах экотопов. Это все энде-

¹⁷ Помимо форм *Lemmus sibiricus* в Евразии представлены также еще два «хороших», четко обособленных представителя рода *Lemmus* — норвежский лемминг (*L. lemmus*) в тундровых и таежных районах севера Скандинавии, и амурский лемминг (*L. amurensis*) в таежной зоне Восточной Сибири и Дальнего Востока.

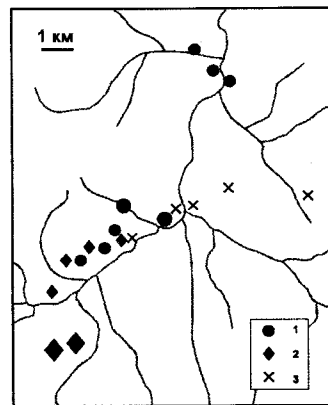


Рис. 45. «Точечные» эндемики в верховьях р. Неизвестной.

Микропопуляции: 1 — лапчатка Врангеля; 2 — остролодочника одноцветкового; 3 — зубровки врангелевской

были обнаружены, а также система мелких «пятен» (от нескольких десятков до 1 тыс. особей) на южном склоне южного отрога г. Первой, в 2—3 км от Бобовой гряды. Вид приурочен к склонам средней крутизны исключительно южной экспозиции, сложенным щебнистым делювиальным карбонатным песчанником и сланцев, обогащенным мелкоземом. Общее растительное покрытие в местах его произрастания не превышает 10%, из которых 5—7% приходится на цветковые растения. На Бобовой гряде, где подобные местообитания занимают достаточно обширные площади, вместе с ним встречается еще несколько редких на острове видов бобовых. Цветет остролодочник очень рано, с чем и связана его строгая приуроченность к хорошо прогреваемым и рано освобождающимся от снега склонам. Интересно, что в течение более 10 лет с момента его открытия никто не видел это растение в цветущем состоянии, хотя все популяции обильно плодоносили.

Другой вид, лапчатка Врангеля (*Potentilla wrangelii*), известен с 70-х годов, когда было найдено две микропопуляции. С тех пор выяснилось, что он распространен несколько шире, но не выходит за пределы района верховий р. Неизвестной, и общая его численность не превышает нескольких тысяч взрослых генеративных особей. Происхождение лапчатки Врангеля не вполне ясно, она хорошо отличается от всех лапчаток острова и ближайших к нему территорий, обнаруживая максимальное сходство с некоторыми американскими видами. К настоящему времени известно три микропопуляции (каждая состоит из 1—3 пятен площадью несколько квадратных метров) в северной части рассматриваемого района (рис. 45) и система из нескольких микропопуляций, объединенных зоной дисперсного распространения одиночных особей на южных склонах горы Первой и вдоль прилегающего широтного отрезка р. Неизвестной. Излюбленные биотопы вида — кобрезиевые луговины на южных склонах и по бровкам долин, где она местами образует достаточно плотные ценопопуляции (по несколько десятков особей на квадратный метр). Помимо этого встречается и по высоким поймам с разреженной луговой растительностью и склонам надпойменных террас, которые очевидно являются вторичными биотопами (занос со склонов и бровок).

Наиболее же редким видом, очевидно, является врангелевская зубровка (*Hierochloa wrangelica*), мелкий корневищный злак, ближайшие родственники которого — степные формы, обитающие в Центральной Азии. В настоящее время известно 6 крошечных микропопуляций этого вида (рис. 45), площадью до 20—30 квадратных метров. Размножается вид, преимущественно, вегетативно, генеративные побеги дают далеко не все особи и не каждый год. Семенное возобновление, по мнению Б.А. Юрцева (1989), не имеет большого значения. Однако этим же автором рассматривается возможность распространения злака путем переноса семян белыми совами — практически все микропопуляции приурочены к зоогенным луговинам, образующимся вокруг гнездовых лунок и у «кормовых стоиков» сов, приуроченных к вершинам небольших останцев.

В общем, концентрация трех этих видов уже делает район верховий р. Неизвестной совершенно уникальным рефугиумом (о других его особенностях будет сказано ниже), причем ключевым участком представляется южный склон южного отрога г. Первой, где в непосредственной близости произрастают все три рассмотренных вида.

мичные листоеды, ряд видов маков и одуванчиков, эндемичные злаки *Poa wrangelica*, *Regneria villosa ssp. coerulea* и др. Значительная же часть эндемичных форм имеет крайне ограниченное распространение и известна всего лишь из нескольких, а то и из одной точки острова, в которых они представлены очень небольшими микропопуляциями. Это так называемые «точечные» эндемики.

Особый интерес в этом отношении представляет район верховий р. Неизвестной, где сосредоточены все известные микропопуляции (т.е. полностью представлены мировые популяции) трех наиболее интересных хорошо обособленных реликтовых эндемичных видов растений (рис. 45).

Остролодочник одноцветковый (*Oxytropis uniflora*) был открыт в середине 80-х годов (Юрцев, 1988). Это небольшое подушечное растение с очень сильным опушением, в результате чего его подушки выглядят серебристыми. Ближайший родственник вид *O. putoranica*, с которым они образуют обособленную подсекцию рода (*Uniflorae*), обитает на плато Путорана и в горах Бырранга, на Таймыре, где тоже весьма редок. В настоящее время в верховьях р. Неизвестной известны 2 крупные микропопуляции (примерно по 10-12 тыс. взрослых генеративных особей) на южных склонах Бобовой гряды, где вид был впервые

Помимо растений в этом же районе известно и два «пятна» распространения субэндемичной цикадки *Athysanella profuga* — представителя, преимущественно, американского, степного по происхождению и экологии рода. Одно из них приурочено к остепненным и степным группировкам так называемой Степной горки, а второе — к щебнистым южным склонам Бобовой гряды, для которых также характерно распространение растительных сообществ, в значительной степени обладающих реликтовыми чертами (о чем подробнее мы скажем ниже). Во втором случае наблюдается очень высокая максимальная для острова численность этого вида, являющегося здесь супердоминантой наземных группировок беспозвоночных.

Другим районом концентрации «точечных» эндемиков являются окрестности бух. Сомнительной. Здесь, в 6 км от моря, по правому берегу р. Сомнительной, на южном склоне г. Тундростепной, расположен один из крупнейших на острове контуров криофитностепных растительных сообществ с доминированием степных и лугостепных видов осочек и злаков, в пределах которого также обитает, входящая здесь в число доминант, цикадка *Athysanella profuga*. Только здесь найден и считавшийся ранее эндемичным вид жука-малашки (*Troglocollaps arcticus*), не известный на острове более нигде за пределами именно этого биотопа. Следует также упомянуть и единственную известную микропопуляцию лапчатки Ушакова (*Potentilla ushakovii*) в верховьях реки Сомнительной.

Наличие эндемичных форм, особенно в таком относительном обилии как на о-ве Врангеля, всегда очень ценно для биогеографии, так как дает много дополнительных возможностей для реконструкции эволюции и расселения отдельных таксонов и становления и развития флор и фаун определенных территорий. Первым шагом для подобного анализа должно быть определение характера эндемизма, т.е. причин его возникновения. Среди эндемичных видов обычно различают *палеоэндемики* (реликтовые эндемики) и *неоэндемики*. Первые представляют собой как бы «осколки» ранее более обширных популяций, сохранившиеся в определенных условиях на данной территории. Вторые — это молодые формы, недавно сформировавшиеся и не сумевшие или не успевшие расселиться за пределы области своего становления. Однако на практике, особенно в районах со сложной историей, различить эти две категории не всегда просто, тем более, что, несомненно, наличествует и большое число промежуточных или смешанных ситуаций.

С учетом всего сказанного ранее о природных условиях и истории развития острова Врангеля, в качестве основных исторических и экологических предпосылок для возникновения здесь эндемизма можно выделить:

- 1) неоднократное возникновение в прошлом и существование в настоящее время островной изоляции, способствующей изоляции островных популяций;
- 2) разнообразие ландшафтных и биотопических условий, благоприятствующее адаптивной радиации (формированию от одной исходной формы двух или более экологически различающихся форм);
- 3) высокое видовое богатство и смешение разных видов в процессе трансберингийских миграций по осушенному шлейфу, обусловившее богатство исходного «материала» для адаптивной радиации и межвидовой гибридизации;
- 4) сохранение и довольно широкое распространение на острове реликтовых условий и сообществ, свойственных предыдущим эпохам, которые могут служить рефугиумами (убежищами) для видов, исчезнувших на других территориях из-за смены природной обстановки.

В истории большинства эндемичных островных форм, в том или ином соотношении, переплетены все или несколько названных предпосылок. Тем не менее, представляется возможным выделить несколько основных групп эндемиков.

Во-первых, ряд форм — несомненные неоэндемики, обособление которых в качестве самостоятельных видов или подвидов связано с последним отделением острова, обусловившим изоляцию частей ранее единых популяций. Большинство подобных видов обычные обитатели острова, замещающие здесь близкородственные материковые формы. Таковы обе формы врангелевских леммингов, а также, скорее всего, эндемичные бабоч-

ка-волнянка и листоблошка, долгоносик *Mesotrachapion wrangelianum* и некоторые иные виды, а также подвиды и морфологические расы птиц и песка. Подобный тип эндемизма является как бы частным случаем более широкого явления островного эндемизма — обособления таксонов в результате изоляции, возникшей не обязательно по причине отдаления острова, но и при попадании части популяции на изолированные территории. Именно такой эндемизм наиболее характерен для арктических островов и включает в себя случаи с эндемичными островными подвидами северного оленя, специфичными сибирским леммингом и белой куропаткой Новосибирских о-вов.

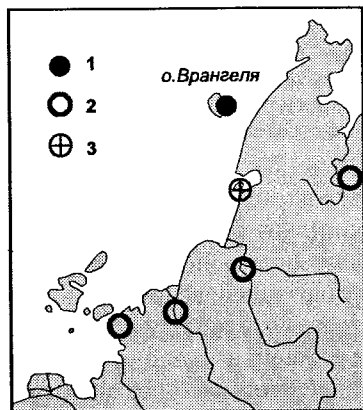


Рис. 46. Распространение долгоносика *Rhynchaenus arcticus* (по: Киселев, 1981).

1 — современное распространение; ископаемые находки: 2 — в плейстоцене; 3 — в плейстоцене и голоцене

Вторую группу составляют настоящие реликтовые эндемики (палеоэндемики), представляющие собой «осколки» популяций более широко распространенных в прошлом видов, для которых остров оказался последним «рефугиумом». Все островные палеоэндемики редки, представлены единичными мелкими популяциями, приуроченными, главным образом, к реликтовым же сообществам. Характерно также, что большинство из них характеризуется степными и горно-степными генетическими связями. То есть они были более широко распространены в криоксеротические эпохи плейстоцена и вымерли на большей части своего бывшего ареала вследствие затопления шельфа и голоценовой перестройки ландшафтов. Как правило, ближайшие родственники этих видов представлены не в ближайших материковых районах, а достаточно удаленных областях Арктики или Центральной Азии. К данной категории относятся уже рассмотренные нами довольно подробно остролодочник одноцветковый (*Oxytropis uniflora*), зубровка врангельская (*Hierochloa wrangelica*) и лапчатка Врангеля (*Potentilla Wrangelii*), а из насекомых — долгоносик *Rhynchaenus arcticus*, для которых имеются палеонтологические свидетельства их широкого распространения (рис. 46) на Северо-Востоке Азии в среднем и позднем плейстоцене (Киселев, 1981).

Собственно говоря, в рассматриваемом отношении названные, пока еще считающиеся строго эндемичными, формы ничем не отличаются и от субэндемиков, с аналогичными ландшафтно-биотопическими (то есть степными и горно-степными) связями. Единственное отличие заключается в том, что последние достоверно сумели уцелеть еще кое-где, помимо о-ва Врангеля. Что, впрочем, вполне может быть, раньше или позже, установлено и для первых.

Таким образом, очевидно, больший смысл имеет говорить о группе видов с ограниченными, точечными ареалами реликтового происхождения (сохранившихся в единичных рефугиумах), в которую, помимо названных таксонов, войдут также долгоносик *Prisistus olgae* (единственный в настоящее время арктический представитель рода, распространенного в Закавказье, Казахстане и Средней Азии), листоеды *Chrysolina brunnicornis wrangeliana* и *Ch. arctica*, единственный врангелевский жук-малашка, цикадка *Athysanella profuga*, клоп *Orthotulus bermanni*, паук *Dictyna tyshchenkoi wrangeliana*.

Еще одну группу составляют виды, оформившиеся в процессе «бурных событий», проистекавших в позднем кайнозое в области берингийского шельфа, в результате проистекавшей здесь адаптивной радиации, сочетавшейся с миграциями, периодической островной изоляцией, исчезновения видов с шельфовых территорий и повторного их засе-

ления. Подобная сложная история предполагается, в частности, В.В. Петровским для островных маков. Для этой группы высока вероятность совместной встречаемости производных, эндемичных островных таксонов, возникших в прошлом в результате островной изоляции, и их предковых форм, повторно заселивших территорию острова в более поздние периоды осушения шельфа. Примером может служить пара из эндемичного мятлика врангелевского (*Poa wrangelica*) и американского мятлика Хартца (*Poa hartzi*), которые очень близки друг к другу, сходны по экологии и произрастают на острове совместно в одних и тех же экотопах.

Сходным процессом, вероятно, было и расселение сформировавшихся на острове видов за его пределы, в период последнего осушения шельфа, результатом чего явилось появление субэндемичных форм (*Papaver gorodkovii*, *P. ushakovii*, *Oxytropis wrangelii*), известных из единичных точек на Чукотке или Аляске, но с явным оптимумом на о-ве Врангеля, где они распространены более широко.

Следующую группу, в принципе очень близкую к предыдущей, образуют эндемичные таксоны, происхождение которых можно связать с адаптивной радиацией в области острова в криоксеротические эпохи, результатом которой явилось образование форм, экологически специфичных для широко распространенных в те эпохи экотопов и отличных по экологии от более широко распространенных в настоящее время, исходных форм. Подобный тип отношения демонстрируют достаточно широко распространенная как на острове, так и за его пределами, типовая форма злака *Roegneria villosa* и эндемичный для острова подвид (*R. villosa ssp. coerulea*), связанный с редкими на острове в настоящее время солончаками. Обособление данного эндемика связывают с прилегавшими к острову областями осушенного шельфа с широко распространенными сообществами галофитов (Юрцев, 1989). По-видимому, аналогична по происхождению и пара из обычной для острова типовой формы трищетинника (*Trisetum spicatum*) и его эндемичного подвида *T. spicatum ssp. wrangelense*, более сухолюбивого (ксерофитного) и характеризующегося ограниченным распространением в наиболее континентальных районах острова.

Наконец последнюю, пятую, более или менее очерченную группу эндемиков образуют формы, сформировавшиеся в результате совместных процессов адаптивной радиации и межвидовой гибридизации, так называемой «сетчатой эволюции». Ярким примером являются островные эндемичные одуванчики, имеющие гибридогенную природу и соседствующие со своими «прародителями», сочетая в себе их экологические свойства. Другой подобный случай представляет собой эндемичная лапчатка Ушакова (*Potentilla ushakovii*), произрастающая на сухих карбонатных засоленных субстратах, происхождение которой связывают с гибридизацией кальцефитной *P. subvahliana* и приморского галофита *P. pulchella* (Юрцев, 1989). Для становления этих форм основное значение, несомненно, имели свойственное острову экотопическое разнообразие, а также его функционирование в качестве «накопителя» мигрирующих по шельфу видов, обеспечившее достаточное разнообразие «исходного материала» для гибридизации.

Помимо описанных основных случаев немало и промежуточных, а также не вполне ясных и более сложных ситуаций. Так, например, редкий и встречающийся только в районе бухты Сомнительной подвид кляйтониеллы (*Claytoniella vassilievi ssp. petrovsky*) как бы замещает на острове чукотскую типовую форму, однако последняя также имеет очень ограниченный ареал явно реликтового характера. Эндемичный подвид *Gastrolychnis triflora* из гвоздичных, произрастающем в малом обилии также только в бух. Сомнительной, производит впечатление вполне «реликтового» таксона. Однако его номинативная (типовая) форма имеет широкое канадско-гренландское распространение. Ну, и так далее.

Мы уделили столь много внимания островному эндемизму ввиду того, что это, несомненно, одна из основных уникальных его особенностей, являющаяся к тому же «зеркалом» процессов формирования его флоры и фауны. К этому надо добавить и то, что

многие эндемичные формы, в частности, все виды, отнесенные нами к «чистым» палеоэндемикам, о существовании которых мало кто знает, кроме узкого круга специалистов, являются крайне редкими, нуждаются в подробном изучении и, несомненно, заслуживают включения их в Красную книгу МСОП.

Источники и пути формирования флоры и фауны

Тундры, равно как и полярные пустыни, являются наиболее молодыми ландшафтами. Начало их формирования относят к концу третичного периода (плиоцену), когда тектонические поднятия суши вызвали усиление изоляции Арктического бассейна, что привело к формированию его ледового покрова и возникновению области постоянно холодных воздушных масс, обусловивших начало общего похолодания в приполярных районах Северного полушария. Произраставшие по северным оконечностям Евразии и Северной Америки хвойные и лиственные леса начали замещаться тундроподобной и первичнотундровой растительностью, и уже в самом начале четвертичного периода оформилась тундровая (арктическая) биота.

Для формировавшейся молодой тундровой зоны можно говорить о трех основных путях освоения ее разными группами организмов. Это:

1) постепенная адаптация к изменяющимся в сторону похолодания условиям, заканчивающаяся формированием специализированных к арктическим условиям таксонов. Подобные процессы, очевидно, были наиболее интенсивны на начальных стадиях формирования первичнотундровых ландшафтов и обусловили становление многих арктических таксонов, играющих важную роль в современной арктической биоте, предками которых были лесные, болотные и прибрежные формы;

2) проникновение в Арктику из других природных подразделений и активное освоение арктических ландшафтов, за счет имеющихся комплексов адаптаций, сложившихся задолго до того, в процессе приспособления к иным ландшафтам — альпийским, степным, и оказавшихся полезными в условиях новой природной обстановки. Часть подобных таксонов оставалась практически неизменной (виды с арктоальпийскими и аркостепными ареалами), другие же совершенствовали свою приспособленность, что также заканчивалось становлением новых, специализированных арктических таксонов;

3) проникновение в тундровые ландшафты таксонов свойственных иным природным зонам и полизональным, не имеющих особых адаптаций к арктическим условиям и тем не менее существующих в «неизменном» виде. Это, во-первых, таксоны населяющие, в соответствии с правилом «смены стадий» или «выравнивания среды» экстразональные и (или) интразональные местообитания, где и существуют фактически в иных, отличающихся от типично зональных, более им «привычных» условиях¹⁸. Во-вторых, это виды соседних (главным образом лесных) ландшафтов, адаптированности которых хватает на то, чтобы заселить и тундры, в том числе и зональные, но лишь их южную часть. Обе разновидности данного пути теряют свою эффективность уже к центральной полосе современных тундр и оказываются бесполезными, когда речь идет об освоении наиболее высоких широт.

Самое важное, на что следует обратить внимание и что неоднократно подчеркивалось всеми исследователями становления флоры и фауны Арктики, это то, что первосте-

¹⁸ Правило смены стадий было впервые сформулировано Алехиным, и простейшей его иллюстрацией является перемещение видов с водоразделов на наиболее прогреваемые склоны южных экспозиций, с продвижением на север; позже мы остановимся на этом явлении подробнее.

пенную роль в ее освоении играли *преадаптации*, т.е. те самые приспособления, которые сложились в иных условиях, но оказались весьма полезными, а иногда и вполне достаточными, в молодых тундровых ландшафтах. То или иное значение они имели при всех трех описанных выше путях. Таковыми, например, явились общая пониженная жизнедеятельность и способность прекращать рост в любой момент у мхов и лишайников, общая влаголюбивость, холодостойкость и низкий температурный порог активности у комаров-долгоножек, способность к подснежному размножению у леммингов, холодостойкость и способность к быстрому развитию и вегетативному размножению у мелких степных осочек, способность к росту и развитию на кислых органогенных подушках у вересковых.

Говоря о генезисе флоры и фауны какой-либо территории, принято различать элементы *автохтонные*, сформировавшиеся в ее пределах, и *аллохтонные* — «пришлые». При всем удобстве и необходимости этих понятий всегда следует иметь в виду их относительность. Они имеют однозначный смысл только тогда, когда речь идет об определенной территории, определенном временном периоде и определенном таксономическом уровне. Соответственно, чем мельче территория и чем более давние периоды развития биоты мы обсуждаем, тем труднее различать эти компоненты. Поэтому, имея в виду становление и развитие биоты острова Врангеля, мы будем говорить об авто- и аллохтонности применительно ко всей Арктической области, относя к автохтонам те элементы, которые сформировались на ее территории, независимо от конкретного (чаще всего неизвестного) региона, а к аллохтонам — таксоны с ближайшими генетическими корнями, лежащими за пределами области. При этом, разумеется, речь может быть об автохтонном виде аллохтонного рода. Кроме того, как среди авто- так и аллохтонов, выделяются и возрастные группы. Как те, так и другие могут быть относительно древними, обособившимися или проникшими в Арктику на рубеже плиоцена и плейстоцена, так и совсем молодыми, сформировавшимися как виды или заселившими тундровую зону лишь в голоценовое время, по окончании последнего оледенения.

С молодостью тундровой флоры и фауны прямо связан невысокий таксономический ранг эндемичных для Арктической области элементов, которые могут считаться для нее автохтонными. Подобных семейств нет вообще, а автохтонные эндемичные роды характерны отнюдь не для всех групп организмов. По-видимому, их нет среди низших растений и микроартропод. Невелико число автохтонных родов среди сосудистых растений, к которым обычно относят *Phippsia*, *Arctophila*, *Dupontia*, а среди насекомых к ним, очевидно, относится род клопов-прибрежников *Calacantha*, подроды жуужелиц *Cryobius* и *Stereocerus* (из рода *Pterostichus*), а также шмелей *Alpinobombus*.

Иное дело позвоночные животные, среди которых к числу автохтонных арктических таксонов, по мнению большинства исследователей, относится большинство современных характерных представителей арктической фауны, абсолютно господствующих в фаунах арктических тундр. Среди птиц это такие типичные для Арктики, хорошо обособленные от других таксонов и достаточно древние роды как песочники (*Calidris*), ржанки (*Pluvialis*), желтозобик (*Tryngites*), камнешарка (*Arenaria*), белые гуси (*Chen*), белая сова (*Nyctea*), поморники *Stercorarius*, гаги *Somateria* и *Polysticta*, морянка (*Clangula*), казарки (*Branta*), вилхвостая (*Xema*), белая (*Pagophila*) и розовая (*Rhodostethia*) чайки, пуночка (*Plectrophenax*). Млекопитающие, конечно же, уступают по абсолютному числу подобных таксонов, но не в относительном выражении. К числу автохтонных арктических родов могут быть отнесены *Alopex* (песец) и копытные лемминги (*Dicrostonyx*).

Характерно, что за исключением песочников, все это малочисленные (не более 3—4 видов), а преимущественно монотипичные (содержащие всего 1 вид) роды. Из всех только что названных

18 родов, к последним относится 9, т.е. половина. Для многих из них также характерно современное видообразование, происходящее на наших глазах, в связи с чем, будучи достаточно древними, они нередко содержат молодые, очень близкие, иногда слабо различимые формы, таксономический статус которых постоянно дискутируется, попадая под категории надвидовых комплексов типа *superspecies* и *ex-conspecies*¹⁹. Таковы, например, черные казарки (*Branta bernicla* и *B. nigricans*), бурокрылая и американская ржанки (*Pluvialis fulva* и *P. dominica*), группа копытных леммингов *Dicrostonyx* и др.

Разумеется, что и автохтонные для Арктики таксоны имели предков, связанных с иными ландшафтами. Попробуем рассмотреть, какие же основные типы ландшафтов внесли весомый вклад, и какой именно, в формирование интересующей нас арктической биоты, в том числе и биоты острова Врангеля, имея в виду не только ее автохтонную составляющую, но и разновозрастных «вселенцев».

В первую очередь это конечно (1) *бореальные лесные и лесо-болотные ландшафты*, непосредственно сменявшиеся первичными тундроподобными. Из лесной зоны «вышли» многие группы мхов, напочвенных лишайников, некоторые роды злаков, определенные группы осок и ситниковых, а также вересковых, связанные не обязательно непосредственно с лесами, но также и с лесными болотами. Среди насекомых генетически с подобными ландшафтами связаны листоеды родов *Chrysomela* (для целого ряда арктических форм этого рода родоначальником была свойственная лесным ландшафтам *Ch. collaris*) и *Hydrothyrassa*, бабочки сатириды (*Erebia*, *Oenius*) и перламутровки (*Boloria*), типулиды рода *Prionocera*.

Как указывает Ю.И. Чернов (1984), возможности освоения бореальными растениями и насекомыми формирующихся тундровых ландшафтов, во многих случаях, определялись совпадением режимов, в которых развивались те или иные формы, с характерными признаками для тундр. Так, наиболее типичные для тундр жужелицы подрода *Cryobius* из рода *Pterostichus* на начальном этапе эволюции в позднем плиоцене были связаны с заболоченными таежными участками, микроклиматические условия которых наиболее сходны с таковыми моховых тундр. Это подтверждается и довольно активным проникновением в тундровую зону таких таежных психрофитов как багульник, грушанка, голубика и т.д.

Среди птиц генетически связаны с бореальными ландшафтами кулики из подсемейств улитовых, бекасовых и веретенниковых, а также разнообразные воробьиные (чечетки, пеночки). Все это виды либо кустарниковые, либо болотные и околотовые, для которых древесный ярус бореальных ландшафтов сам по себе не играл особого значения. В лесной зоне, очевидно, лежат и наиболее древние корни подсемейства песочниковых (*Calidritinae*), наиболее примитивный представитель которых, турухтан, в настоящее время распространен от тундр до лесостепи.

Из млекопитающих лесными, по происхождению, являются тундровые настоящие лемминги рода *Lemmus*. Их ближайшие, более примитивные родственники — лесные лемминги рода *Myopus*, населяют в настоящее время таежную и лесотундровую зоны Евразии, предпочитая заболоченные пространства²⁰. Обитателем таежной зоны является и

¹⁹ Категории *ex-conspecies* («былой единый вид») и *superspecies* (надвид) используются для обозначения группы монофилетических таксонов, прошедших значительную или большую часть эволюционного пути к видовой самостоятельности и приобретших многие атрибуты видов, сохранив также черты подвидов политипического вида, в частности, преимущественную аллопатрию (Степанян, 1983). Принимая во внимание их переходный характер, с общебиологических позиций их можно рассматривать в качестве самостоятельных видовых единиц, что соответствующим образом отражается в номенклатуре — всем составляющим надвида («полувидам») присваивается видовое название.

²⁰ Самые же примитивные представители трибы *Lemmini* — болотные лемминги, представленные двумя монотипичными родами, *Synaptomis* и *Micromys*, обитают в настоящее время на заболоченных лесных территориях Северной Америки. Из них более примитивным считается *Synaptomis*, наиболее древние останки которого найдены в Евразии.

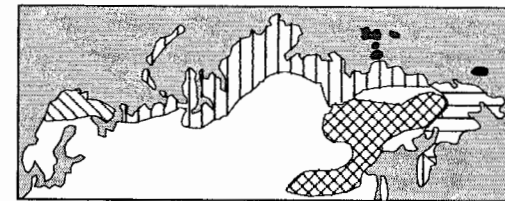


Рис. 47. Ареалы настоящих леммингов в Евразии.

Косая штриховка — норвежский (*Lemmus lemmus*), вертикальная штриховка — сибирский или обский (*L. sibiricus*), горизонтальная штриховка — желтобрюхий (*L. chrysogaster*), серый фон — островной (*L. novosibiricus*), черный фон — лемминг Портенко (*L. portenki*), сетчатая штриховка — амурский (*L. amurensis*)

самый примитивный представитель рода *Lemmus* — амурский лемминг (*L. amurensis*), также предпочитающий заболоченные лиственничники и лишь изредка проникающий в горные тундры (рис. 47).

Настоящие лемминги проникли на северную окраину Евразии еще на рубеже плиоцена и плейстоцена, широко расселившись от Западной Сибири до Атлантики (Агаджанян, 1976), где предположительно обитали в болотных и заболоченных ландшафтах, в условиях прохладного климата. С таежными ландшафтами связаны своим становлением и северный олень, а также ряд видов млекопитающих, одинаково характерных ныне для тундр и тайги (росомаха, горностай).

Лесной комплекс дал немало число специализированных арктических форм (сибирские лемминги, бабочки *Erebia*, многие однодольные растения и т.д.), оформившихся, очевидно, в процессе замены лесных и лесоболотных ландшафтов тундровыми. Другие же стали всего лишь гипоарктическими или аркто-бореальными, или же так и остались преимущественно бореальными, освоив только южную часть современных тундр. К этому генетическому комплексу относится большинство поздних, в том числе и современных, «вселенцев» в тундровую зону. Кроме того, стоит отметить, что ряд таксонов «проникли» в Арктику из бореальных ландшафтов очевидно не прямо, а через другие, главным образом прибрежные ландшафты (см. ниже).

В общем же в бореальных связях арктической биоты можно различать наиболее древние, включающие наравне с просто «вселением», характерным для многих мхов, лишайников и т.д., формирование автохтонных элементов, и более молодые, в том числе современные. Первые свойственны флоре и фауне острова Врангеля в той же степени, что и всей Арктической области, а вторые ощущаются гораздо слабее. Помимо зонального положения, ограничивающего проникновение гипоарктических и бореальных элементов климатическим фактором, здесь немалую роль сыграло и отделение острова от материка в начальный момент обширной экспансии подобных элементов на север. В результате из молодых аллохтонных позвоночных, генетически связанных с лесными районами, здесь представлены только чечетка, американский бекасовидный веретенник и весьма редкие пеночка-таловка и росомаха.

Что же касается чрезмерно богатого для арктических тундр комплекса гипоарктических, аркто-бореальных и бореальных растений и беспозвоночных, большинство представителей которого также связано происхождением с лесной зоной, то они, скорее всего, впервые проникли на территорию острова достаточно давно. И либо переживали неблагоприятные для них эпохи в местных рефугиумах, либо исчезали в криоаридные интервалы и повторно вселялись перед очередным отделением острова.

Вторым источником современных компонентов тундровой биоты послужили (2) *прибрежные безлесные ландшафты*, сыгравшие особую роль в становлении арктической авифауны. Помимо гидрофильных, населяющих водоемы и побережья, ее компонентов,

таких как гаги, морянка, с подобными ландшафтами связано и становление форм, являющихся в настоящее время типичными обитателями водораздельных пространств. Хотя все они, в той или иной степени или же в тот или иной период года, сохраняют связь с морскими побережьями. Это поморники, казарки, а также камнешарка, выходящая на водоразделы как раз в арктических тундрах. Отнюдь не связаны с морем в гнездовой период также розовая и вилохвостая чайки, некоторые песочники (морской, берингийский), имеющие «прибрежное» происхождение и также являющиеся вполне типичным компонентом «наземного» населения птиц.

В случае с куликами в их проникновении с побережья на тундровые водоразделы основную роль, очевидно, сыграло сходство условий кормодобывания. Особо показательна ситуация с камнешарками, представленными в тундрах двумя видами. Одна из них, черная камнешарка (*Arenaria melanoccephala*), связана с прибрежными илистыми местообитаниями — ваттами, и не выходит за пределы побережий и эстуариев. Вторая же (*Arenaria interpres*), населяя побережья, предпочитает их песчано-галечниковые варианты и, благодаря определенному сходству субстрата, широко расселилась в арктических тундрах с их не сплошным растительным покровом и обогащенными щебнем грунтами.

Далее, не исключена роль побережий в становлении некоторых автохтонных арктических насекомых, таких как клопы-прибрежники *Calacantha*, расселившиеся и по водоразделам, а также некоторые формы жуликов подрода *Cryobius*, среди которых, наравне с водораздельными, есть и пойменные виды.

В современную же эпоху побережья служат «экологическими руслами» для проникновения в Арктику полизональных стенотопных прибрежных элементов, таких как колосняк (*Leymis*), развивающиеся в водорослях мухи.

В биоте острова Врангеля элементы подобного происхождения играют ту же роль, что и в остальных арктических тундрах — они являются основой гидрофильных авифаунистических комплексов и содержат несколько широко распространенных на водоразделах эварктических форм — камнешарка, поморники. В то же время остров существенно отличается от более южных берингийских районов, в котором подобный комплекс существенно обогащен региональными элементами подобного же происхождения, но не распространившимися за пределы области Берингова пролива (морской песочник, кулик-лопатень, черная камнешарка, гусь-белошей).

Как уже можно было понять из предыдущих разделов, огромный вклад в формирование арктической биоты внесли (3) альпийские и субальпийские ландшафты, давшие, пожалуй, наибольшее число видов населяющих Арктику лишайников, двудольных растений и насекомых, о чем, в частности, говорит изобилие среди них форм с арктоальпийским и гипоаркто-монтанным распространением. Предпосылки для этого очевидны. К началу формирования тундровых ландшафтов фактически только альпийские элементы, помимо прочих адаптаций, имели главное, что было необходимо для их освоения — приспособленность к низким температурам.

Горные районы служили плацдармами для заселения Арктики таким ведущим в современных тундрах, в том числе и на о-ве Врангеля, группам растений как дриады, крупки, камнеломки, маки, одуванчики, некоторые ивы, лапчатки, остролодочники и т.д. Из второстепенных таксонов следует упомянуть арктические первоцветы, проломники, селезеночники, многие сложноцветные.

Чрезвычайно характерные для Арктики дриады секции *Dryas* сформировались, по имеющимся представлениям, в верхних частях лесного пояса гор, на нестабильных скелетных субстратах, на фоне постепенного похолодания и усиления континентальности климата, а в плейстоцене уже были обильны в Арктике.

Крупки (*Draba*) связаны происхождением с альпийским поясом. Давно, очевидно с самых первых этапов формирования тундроподобных ландшафтов, проникли в Арктику, где им были свой-

ственны активная адаптивная радиация и видообразование в связи с географической изоляцией. Результатом явилось преобладание среди них арктических видов, при редкости арктоальпийских.

Маки (*Papaver*), как и дриады, представлены в Арктике одной секцией (*Scapifolia*), представляющей собой горную (альпийскую) линию развития этого средиземноморского рода, оформившуюся в горных областях от Европы до Китая и обладающую признаками адаптированности к холодному климату и короткому теплему периоду — дерновинным ростом, укороченными листьями, при их розеточном расположении и отсутствии на цветоносах, густым темным опушением. Эволюция группы в Арктике была тесно связана с осушавшимся шельфом и трансматериковыми миграциями. Подобно крупкам, в группе нет арктоальпийских форм, только арктические и аркто-гольцовые.

Камнеломки (*Saxifraga*) сформировались в горах Ангарского материка, в Арктику проникли через горы Северо-Востока Азии. Им, очевидно, было свойственно очень быстрое расселение, обусловившее обилие циркумполярных, в том числе и циркумполярных арктоальпийских форм. Быстрому освоению арктических широт способствовал обширный комплекс адаптаций к холодному климату и краткому вегетационному периоду, включающий холодостойкость, быстрое прохождение фаз, раннюю закладку генеративных почек, способность уходить под снег со сформировавшимися бутонами.

Одуванчики (*Taraxacum*) вышли из арктические равнины на рубеже плиоцена-плейстоцена, где из-за «склонности» к межвидовой гибридизации развивались путем «сетчатой эволюции».

Среди беспозвоночных с альпийской и субальпийской связаны происхождением такие важнейшие компоненты энтомофауны и фауны вообще как комары-долгоножки (*Tipulidae*) и комары-звонцы (*Chironomidae*), некоторые группы жуликов (*Curtonotus*) и пауков (*Pardosa*, *Acantholycosa* и др.), листоеды рода *Chrysolina*, а также обитающие на о-ве Врангеля долгоносики *Hypera* и *Ceuthorynchus* и др.

Основной вклад в формирование арктической фауны комаров-долгоножек (*Tipulidae*) внесли группы, населяющие горные районы Сибири, Монголии, Алтая и Средней Азии. Благодаря своей общей холодостойкости, влаголюбивости, а также лабильности жизненного цикла (способности приостанавливать развитие при неблагоприятных условиях) они проникли на север в самом начале общепланетарного похолодания на границе плиоцена и плейстоцена, где и послужили базой для формирования тундрового комплекса. Многие виды сохраняют арктоальпийское распространение, будучи представленными в горных районах и в тундрах разными подвидами. Любопытно, что, по мнению Е.Н. Савченко, горные подвиды более примитивны и являются предковыми по отношению к тундровым.

В общих чертах такова же и история комаров-звонцов (*Chironomidae*), эволюционировавших в горных водотоках и активно заселивших арктические широты из-за очевидного сходства арктических и альпийских водоемов и водотоков. Большинство представленных в Арктике форм так же сохраняет арктоальпийское распространение.

Большинство арктических листоедов рода *Chrysolina*, в том числе и обычные на о-ве Врангеля *Ch. septentrionalis* и *Ch. subsulcata*, и другие, близки к *Ch. sylvatica* из гор Южной Сибири. Их формирование связывают с четвертичным периодом, когда широко распространявшиеся криоаридные ландшафты способствовали продвижению на север их холодолюбивых предков, прежде всего тех, кому было свойственно яйцерождение и яйцеживорождение. Горное происхождение арктических представителей рода подтверждается строением их лапок, редукция щетинок на которых говорит о петрофильности (Медведев, Коротяев, 1980). Другая линия *Chrysolina*, проникающая в Арктику и представленная на о-ве Врангеля видами *Ch. arctica* и *Ch. brunnicornis*, связана с дауромонгольским степным комплексом, что очевидно вторично по отношению к их горным связям.

Для формирования фауны позвоночных альпийские ландшафты имели явно второстепенное значение, причины чего до сих пор не вполне ясны, но явно связаны с тем, что для этой группы различия между высокогорьями и Арктикой куда более существенны, чем для растений и беспозвоночных. Из птиц древние альпийские корни, с последующей эволюцией в горах Северо-Востока Азии, свойственны пуночке. Кроме нее из альпийцев по происхождению на острове представлены лишь хрустан и каменка. Все прочие, многочисленные, но широко распространенные в Арктике формы (тундряная куропатка, рогатый жаворонок, конек *Anthus rubescens*) на острове отсутствуют, чему еще не найдено удовлетворительного объяснения, кроме того, что их проникновению мог помешать достаточно широкий пролив Лонга или же существовавшая на его месте равнина, отделявшая горные сооружения острова от таковых Чукокки.

То же самое характерно и для сложившегося в горных районах Берингии, на Северо-Востоке Азии и Северо-Западе Северной Америки, имеющего альпийское происхождение гольцового комплекса птиц и млекопитающих (сибирский выюрок, монгольский зук, северная пищуха, сибирская горная полевка, черношапочный сурок, снежный баран). Будучи ограниченной субарктическими областями, эта группа занимает как бы промежуточное положение между собственно арктическими и собственно альпийскими формами (широко распространенные альпийские виды представлены здесь специфическими подвидами). В пределы тундровой зоны элементы этого комплекса распространяются лишь по горным сооружениям, везде сохраняя связь с горными ландшафтами. Отсутствие представителей данной группы где-либо еще за пределами Берингии также сближает остров Врангеля с прочими арктическими территориями.

По всем имеющимся данным можно полагать, что исходно горные флористические и фаунистические элементы реализовывали три основных пути (стратегии) проникновения в Арктику:

- прямое вселение в собственно арктические ландшафты с дальнейшей эволюцией в составе арктической биоты;
- формирование гольцового комплекса, свойственного верхним поясам приполярных горных сооружений и заселение собственно арктических (тундровых) территорий его представителями;
- образование степных линий развития (переход в аридные пустынно-степные ландшафты через горные степи) и проникновение в Арктику вторичностепных элементов в криоаридные эпохи плейстоцена.

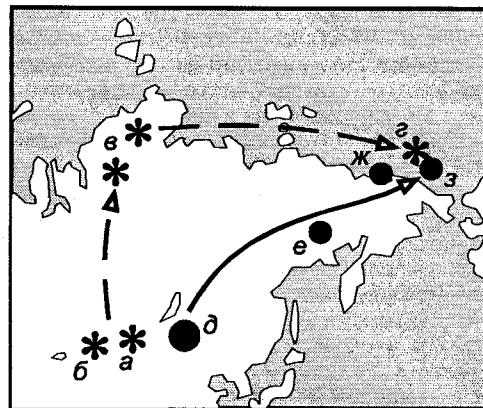


Рис. 48. Примерная схема расселения островодочников секции *Baicalia* из горных и степных районов юга Сибири в Арктику.

«Гольцовая линия» (пунктирные стрелки, звездочки): а — *Oxytropis oligantha*, б — *O. chonobia*, в — *O. putoranica*, г — *O. uniflora*.

«Степная линия» (сплошные стрелки, кружки): д — *O. scheludjakovae*, е — *O. schmogunovicae*, ж — *O. sverdripui*, з — *O. wrangelii*.

Любопытно, что формированием гольцового комплекса, так и не распространившегося по всей Арктике, закончилось проникновение в приполярные районы альпийских млекопитающих, не попавших, как и гольцовые виды птиц, и на остров Врангеля. Это лишнее свидетельство существенных различий в эволюции и расселении разных крупных групп организмов, с одной стороны, и различий флоро- и фауногенетических процессов, протекавших в Арктической и Притихоокеанской Берингии, с другой. В последнем случае остров Врангеля демонстрирует большую близость с остальными арктотундровыми территориями, нежели с более южными областями «своего» сектора.

При этом в рамках одного таксона могли одновременно реализовываться разные пути. Так, лапчатки (*Potentilla*) дали все три линии — арктическую (группа *P. hyparctica*), с ранних этапов развивавшуюся в приполярных районах, гольцовую (*P. anachoreticha*, *P. elegans*, *P. uniflora*), оформившуюся в горах Северо-Востока Азии и степную (*P. arenosa*, *P. crebriidens*), представители которой расселялись на север в связи с формированием тундростепной гиперзоны. Все три линии в результате сошлись в Берингии, в том числе и на о-ве Врангеля. Похожа и ситуация с островодочниками секции *Baicalia*, гольцовая ветвь которых представлена на о-ве Врангеля эндемичным *Oxytropis uniflora*, а степная — субэндемичным *O. wrangelii* (рис. 48). Аналогичные линии прослеживаются у долгоносиков близких родов *Ceutorhynchus* (арктоальпийский) и *Prisistus* (степной) а также у листоедов *Chrysolina*.

Конкретные истории освоения арктических широт теми или иными таксонами, процессы их дальнейших адаптаций к арктическим условиям, несомненно, были еще более разнообразными. Одним из отражений этого является рассмотренное выше разнообразие соотношения видов с чисто арктическим и арктоальпийским распространением. Последнее, например, свойственно половине арктических камнеломок, в то время как, несмотря на также альпийское происхождение, ни одного вида с подобным распространением нет среди маков.

«Выходцы» из альпийки существенно различны по своему поведению и статусу в тундровой зоне. Одни из них так и остаются арктоальпийскими, тогда как другие представлены уже автохтонными арктическими формами, часть сохраняет приверженность местообитаниям горного характера, а другая часть широко населяет и различного типа равнины. Важно, что в большинстве своем они повсеместно являются типичными компонентами арктической биоты и среди них не меньше, а часто и больше характерных для Арктики элементов, чем из имеющих иное происхождение форм. Все они либо вошли в состав комплексов арктических и гипоарктических видов, либо же ведут себя как тактовые, сохраняя арктоальпийские или гипоаркто-монтанные, а иногда и полизональные (что свойственно низшим растениям и микроартроподам) ареалы.

Наконец, как уже можно было понять, во флоре и фауне тундровой зоны присутствуют и выходцы из (4) аридных степных, в том числе и горно-степных ландшафтов, проникавших в приполярные районы в криоаридные интервалы плейстоцена, благодаря формированию единой тундростепной зоны, соответствующей современному диапазону от арктических тундр до центральноазиатских степей. Факторами, способствующими заселению приполярных ландшафтов, явились достаточно разные преадаптации, из которых, для большинства подобных растений и беспозвоночных, главными явились способность переживать низкие зимние температуры, вполне характерные для степей, способность к быстрому развитию (до засухи).

Мы уже упоминали элементы как бы вторично-степные, т.е. проникшие сначала из высокогорий в степи, а затем уж в Арктику. На острове Врангеля таковы лапчатка *Potentilla arenosa* и *P. crebriidens*, остролодочник *Oxytropis wrangelii*, долгоносик *Prisistus olgae*, листоеды *Chrysolina arctica* и *Chrysolina brunnicornis*. Собственно степные элементы представлены на острове некоторыми мхами из семейства Поттиевых, осочками *Carex duriuscula*, *C. obtusata*, *C. supina*, типично горно-степной элемент — кобрезией (*Kobresia myosuroides*), видами, распространенными в равнинных и горных степях Южной Сибири и Центральной Азии, а отчасти, и Северной Америки. Степными генетическими связями обладает также эндемичная зубровка *Hierochloa wrangelica* и ряд видов двудольных, помимо названных выше (*Silene repens*). Из насекомых к подобному комплексу нужно еще отнести обитающих в степях долгоносиков *Coniocleonus astragalii*, а также цикадок — субэндемичную *Anthysanella profuga* и широко распространенную в тундрах *Sireptanus marginatus*, найденную также в Восточном Казахстане.

Все названные группы имеют сравнительно «свежие» степные связи и представлены в Арктике либо теми же видами, что и в степях, либо подвидами степных форм. А если и самостоятельными видами, то достаточно молодыми, в становлении которых основную роль играла, по-видимому, пространственная изоляция в связи с разрушением единой тундростепной гиперзоны. Примером может быть листоед *Chrysolina brunnicornis*, номинативный подвид которого обитает в горных степях Монголии, а кроме того, известно 2 северных узкоареальных подвида — *bermanii* из степей Индигирки и *wrangeliana* из подобных сообществ о-ва Врангеля и долины р. Амгуэмы. Большинство подобных форм сохранило свою степную экологию и, в общем-то, фактически не участвует в сложении

собственно тундровых сообществ, будучи сосредоточенными в экстра- и интразональных местообитаниях и представляя собой реликтовые элементы криоаридных эпох.

Известны, однако, и ряды постепенного преобразования степных элементов в достаточно типичные тундровые по экологии формы. Хороший пример такого ряда дает «степная линия» остролодочников секции *Baicalia*. Начинаясь южносибирским степным *Oxytropis scheludjakovae*, ряд продолжается населяющим степные сообщества Колымы *O. schmorgunoviae*. Далее следует эндемичный для о-ва Айон *O. sverdrupii*, обладающий более широкой экологической амплитудой, включающей сухие варианты тундр и тундростепные сообщества. Конечным элементом ряда является обычный на острове Врангеля *O. wrangelii*, населяющий самые разнообразные варианты умеренно увлажненных тундр.

Для тундровой зоны, в целом, и особенно для арктических тундр подобные элементы не характерны, и, более или менее, обычны лишь в Берингском секторе, где существуют и сообщества криофитностепного типа с их доминированием. Относительное обилие подобных форм в биоте острова Врангеля резко выделяет его на фоне прочих арктических территорий. Причиной этого обилия явилось не только своеобразие истории острова и формирования его флоры и фауны, но и неоднократно упоминавшиеся особенности его современных природных условий, позволивших этим реликтовым элементам сохраниться до настоящего времени.

Совершенно иную роль сыграли аридные степные ландшафты в формировании арктической фауны позвоночных. Среди них мы не находим ни одного общего для тундр и степей вида (не считая полизональных и заходящих в тундры и степи из лесной зоны), но целый ряд древних арктических автохтонов имеет степные генетические корни.

Прежде всего надо упомянуть копытных леммингов *Dicrostonyx*, типичных землероев, всем своим морфологическим и экологическим обликом, соответствующим представлениям о степных зверьках и гораздо более близких к центральноазиатскому роду желтых пеструшек (*Eolagurus*), населяющих степи и полупустыни Монголии и Китая²¹, чем к леммингам рода *Lemmus*.

В качестве непосредственного предка *Dicrostonyx* рассматривают *Pliolemmus antiquus*, из плиоцена Канзаса, где он, очевидно, обитал в обстановке, сходной со степной. Сами же *Dicrostonyx* появились в Берингии также на рубеже плиоцена и плейстоцена и населяли тундровую зону на протяжении всего четвертичного периода. Согласно А.И. Агаджаняну (1976), наиболее архаичные признаки свойственны канадским зверькам, населяющим п-ов Унгава, на севере Лабрадора, выделяемым как вид *Dicrostonyx hudsonicus*, а наиболее прогрессивные — европейским. В максимум среднеледниковой оледенения предполагается существование единой тундровой зоны, населенной одним видом типа *D. simplicior*, дивергировавшего в предков современных форм уже в более позднее время. Становление рода и его дальнейшую эволюцию, в том числе и дивергенцию на современные формы, связывают, таким образом, с Берингией.

С аридными областями Северной Америки связывают и происхождение предков рода *Pluvialis*, дальнейшая эволюция которого очевидно была связана с первичнотундровыми и тундростепными плиоцен-плейстоценовыми ландшафтами. Из тех же областей, согласно Козловой, вышли и арктические зуйки-галстучники (*Charadrius*), один из которых заселил приполярные области Северной Америки, а второй проник через Гренландию в Европу, достигнув ее восточной оконечности, где оба вида и встретились. Наконец, с умеренными степными районами Северной Америки связаны и такие, имеющие очень характерных типичных представителей, роды как плавунчики (*Phalaropus*) и подорожники (*Calcarius*). Два вида плавунчиков распространены в настоящее время циркумполярно,

²¹ Один из представителей рода — *E. luteus* — в недавнем прошлом населяла аридные ландшафты Прикаспия, Казахстана и Алтая, но к концу XIX века, по неизвестным причинам, на территории России исчезла.

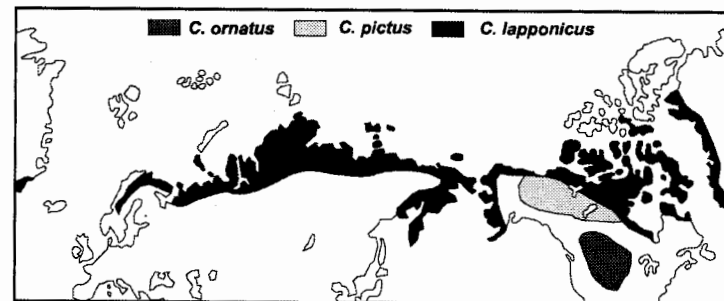


Рис. 49. Распространение трех видов подорожников *Calcarius*

а третий (*Phalaropus tricolor*) населяет мелкие водоемы степных штатов США и провинций Канады. Очень похожа и ситуация с подорожниками (рис. 49), в числе которых, помимо типично тундрового циркумполярного *Calcarius lapponicus*, есть гипоарктический (*C. pictus*) и степной (*C. ornatus*) виды. По мнению А.А. Кишинского, становление и развитие лапландского подорожника было связано с Берингийской областью, а его циркумполярное расселение — относительно недавний процесс. Что же касается арктических плавунчиков (*Ph. fulicarius* и *Ph. lobatus*), то они эволюционировали в составе комплексов безлесных холодных побережий.

Все названные таксоны входят в автохтонное ядро арктической фауны и относятся к наиболее обычным ее представителям, характерным для тундровой зоны на всем ее протяжении, не исключая и остров Врангеля.

Подчеркнем, что, как это можно было заметить, экологически группа выходцев из аридных и степных ландшафтов также неоднородна, и в первом приближении в ней можно выделить два комплекса. Во-первых, это формы, связанные с зональными, то есть собственно пустынными и степными ландшафтами. Эти формы в Арктике либо освоили широкий спектр собственно тундровых местообитаний (лемминги, ржанки, некоторые листоеды и т.д.), либо проникают в ее пределы по биотопам тундростепного, лугостепного и степного характера, примеры чего многочисленны среди растений и насекомых острова Врангеля. Вторая же группа выходцев из аридных областей эволюционно связана с побережьями пустынных и степных водоемов. Это плавунчики, зуйки-галстучники, а также, например, клоп-прибрежник *Chiloxanthus stellatus*, распространенный, помимо Арктики, и по берегам водоемов в степных районах Сибири. В тундровой зоне они сохраняют эту изначальную «привязанность», но многие из них, помимо этого, в той или иной степени, осваивают и зональные биотопы, которые зачастую весьма напоминают (особенно в подзоне арктических тундр) побережья водоемов аридных областей.

В общем, как нетрудно видеть, в биоте острова Врангеля достаточно полно представлены все охарактеризованные выше фауно- и флорогенетические группы и по их составу, особенно составу автохтонного ядра арктической биоты, она вполне типична для подзоны арктических тундр. Существенным ее отличием является лишь сильно обогащенный комплекс растений и беспозвоночных животных, генетически связанный со степями. Раньше он, несомненно, был свойствен гораздо более обширным шельфовым и примыкающим к ним территориям, но исчез вследствие затопления шельфа и связанных с ним перестроек ландшафтов, сохранившись в столь высоких широтах только на о-ве Врангеля. Присутствие относительно развитого подобного комплекса сближает остров с более южными субарктическими областями Берингии, для которых степные связи наиболее характерны. То есть это может рассматриваться в качестве региональной осо-

бенности, уникальной для о-ва Врангеля, главным образом, из-за того, что это единственный в данном секторе участок настоящих арктических тундр. Следует также отметить скудность альпийских связей островной фауны позвоночных, что, впрочем, свойственно большинству арктических островов и может быть следствием островной изоляции (или изоляции протяженными шельфовыми равнинами).

Все сказанное в настоящем разделе до сих пор касалось ландшафтно-генетических связей, т.е. историко-филогенетических связей компонентов тундровой биоты с определенными типами ландшафтов. Несколько иным является вопрос о региональных связях биоты, т.е. о том, из каких конкретно областей проникли в Арктику те или иные элементы. При этом, разумеется, следует различать то, откуда впервые проникли в Арктику те или иные крупные таксоны и то, из каких регионов определенные виды вселились на ту или иную конкретную территорию. Ясно, что палеарктический по происхождению таксон в процессе своей эволюции в приполярных областях может дать специфические неарктические формы, обратное проникновение которых в Евразию будет означать уже наличие американских флоро- и фауногенетических связей. Хорошим примером в этом отношении представляются копытные лемминги, оформившиеся как род в Берингийской области от американских предков. Но имеющие несомненную близость к автохтонным центральноазиатским элементам, которые, очевидно, проникли на североамериканский континент еще в третичное время.

Что касается арктической биоты вообще, то, по мнению многих исследователей, большинство сформировавшихся ее групп связано происхождением и эволюцией с Ангарским материком, т.е. Палеарктикой. Прежде всего, с горными областями Центральной и Южной Сибири, Монголии, откуда в Арктику проникло большинство крупных таксонов растений и беспозвоночных животных. В дальнейшем на протяжении всего плейстоцена преобладали миграции этих элементов из Азии в Америку (по Берингийскому мосту суши), обратно «поступали» же преимущественно лишь элементы вторичного американского происхождения, т.е. обособившиеся от также палеарктических, мигрировавших в Америку на предыдущих этапах. В целом Америка не «дала» Арктике фактически ни одной крупной группы растений или животных. Единственное, что обращает на себя внимание, это рассмотренная выше связь ряда автохтонных элементов арктической авифауны с аридными и степными областями североамериканского континента.

Помимо этого, американское происхождение имеет и ряд элементов арктической флоры и фауны беспозвоночных животных, присутствующих и на о-ве Врангеля. Такова *Lesquirella arctica* из крестоцветных, относящаяся к кордильерскому роду, насчитывающему около 50 видов, распространенная как в американской, так и в сибирской Арктике, а также проникающая в горы Средней Сибири. Другой пример — также кордильерские горечавки секции *Arctophila*, один вид которых заселил запад Северной Америки и проник на остров Врангеля, а второй распространился в Гренландии, откуда проник и в Европейский сектор. Также американское, преимущественно кордильерское происхождение имеет целый ряд групп сложноцветных — *Aster*, *Erigeron*, *Arnica*, некоторые секции *Senecio* и т.д. Однако все это малочисленные группы, отнюдь не определяющие лицо арктической флоры. Из беспозвоночных стоит еще раз упомянуть цикадок *Athysanella*, а также клопов-слепняков *Orthotylus*²².

²² С этим родом американского происхождения связано одно интересное обстоятельство: в его пределах, на территории Евразии, прослеживается линия, которую интерпретируют как переход из тундр в степи, т.е. как трансформацию тундровых форм в степные (Виноградов, цит. по Берман, 1986) как бы «зеркальную» рассмотренной выше «степной линии» остроподочников *Baicalia*. Тундровым звеном этого ряда является *O. bertanii*, населяющий тундростепи, сухие и умеренно увлажненные тундры о-ва Врангеля и Амгуэмы, далее следует обитавший в степях Якутии *O. lenensis*, и заканчивается ряд чисто степным *O. turanicus*. Заметим, что проблема возможности и интенсивности «обратного» перехода арктических элементов в степные, горные и т.д. остается практически незатронутой, хотя имеются определенные факты, свидетельствующие в пользу реальности подобных процессов.

Причина подобной «односторонности», то есть преобладание миграций из Азии в Америку, заключается в том, что на протяжении всего кайнозоя (начиная с позднего мела) климат восточной Палеарктики был более холодным, чем в северо-западных областях Северной Америки, и трансформация биоты в сторону приспособления к холоду превосходила по масштабам и опережала во времени аналогичные процессы в Северной Америке. Соответственно, к моменту формирования тундроподобных ландшафтов и образования Берингийского моста в Евразии имелись не только многочисленные холодостойкие формы, более продвинутые по сравнению с американскими, но и уже «готовые» сообщества криофильных растений и животных.

Обращаясь более конкретно к фауно- и флорогенетическим связям и процессам формирования биоты острова Врангеля, в качестве самого важного обстоятельства следует рассматривать развитие острова в составе Берингийского сектора, сыгравшего и продолжающего играть важнейшую, ключевую роль в истории всей арктической биоты.

Особая роль Берингии предопределена рядом обстоятельств: здесь сходятся горные сооружения, протянувшиеся от Центральной Азии и с самого юга североамериканского континента, на протяжении плейстоцена, как и в более ранние эпохи, неоднократно возник мост суши, соединявший два материка, осушался и затоплялся обширный шельф Арктического бассейна, здесь контактировали и контактируют горные, береговые и равнинные ландшафты и, наконец, на протяжении всего позднего кайнозоя эта область не испытывала покровных оледенений. Все это и определило роль Берингии как «ворот в Арктику» для многих таксонов, распространявшихся по горам и вдоль побережий, как «перекрестка» трансматериковых миграций по осушенному шельфу, как «ковчега» и «накопителя», сохранявшего на протяжении ледниковых эпох многие элементы, отнесенные сюда с запада и востока ледниками, и наконец как крупнейшей области формирования, с которым связано становление, развитие и радиация многих типичнейших арктических таксонов. Одним из следствий всего этого является то, что в настоящее время Берингийский сектор — центр видового разнообразия многих арктических групп растений и животных. Здесь сосредоточено наибольшее в Арктике число видов песочников, ржанок, камнеломок, остроподочников, маков, лапчаток, одуванчиков и т.д.²³

В соответствии с ландшафтными различиями в Берингии функционировали как бы три экологически различных, но постоянно контактирующих и взаимодействующих, центра формирования, с которыми связана эволюция трех комплексов растений и животных: *горный гольцовый*, в котором эволюционировали многие роды и секции растений (остроподочники секции *Arctobia*, лапчатки «гольцовой линии» развития, камнеломки, сердечники и т.д.) и беспозвоночных, сложился специфический комплекс птиц и млекопитающих (включающий, в частности, большого песочника, бурунного кулика — *Aphriza virgata* и т.д.), *прибрежный*, приуроченный к побережьям и островам Берингова моря и пролива, с которым связана эволюция камнешарок, ряда песочников, некоторых растений, а также *равнинно-шельфовый*, где, помимо прочих групп, эволюционировали маки, ржанки, сухолюбивые песочники, с ним же очевидно связано становление лапландского подорожника и

²³ Надо иметь в виду, что современный центр разнообразия отнюдь не всегда совпадает с центром происхождения. Так, для некоторых арктических таксонов нередко предполагается становление в приатлантическом секторе или в Центральной Арктике, на архипелагах, образуемых ныне погруженными вершинами подводных хребтов Менделеева и Ломоносова. В дальнейшем они могли быть отнесены наступившими ледниками в область Берингова пролива, где «сталкивались» и смешивались их американские и азиатские формы. В частности, подобную историю предполагает В.В. Леонович (1973) для рода *Calidris*, центром видового разнообразия которого является Берингия, притом, что собственно берингийских видов, в одинаковой степени свойственных Северо-Востоку Азии и Аляске, всего два — перепончатопалый и берингийский песочники (*C. mauri* и *C. ptilocnemis*). Большинство же ограничено либо Евразией, либо Северной Америкой (есть и два амфиатлантических вида — морской песочник и песчанка), или же, населяя оба материка, явно тяготеют либо к Пале-, либо к Неарктике. Самое же интересное, что в Берингии образуются как бы пары очень близких по всем признакам видов данного рода, из которых один палеоазиатский, а второй — американский. Такие пары образуют белохвостый (*C. temminckii*) и малый (*C. pusilla*) песочники, длиннопалый песочник и американский вид *C. minutilla*, а также острохвостый песочник (*C. acuminata*) и дутьш. П.С. Томкович предполагает для данного рода наличие нескольких вторичных центров формирования (сибирского, берингийского и американского), оформившиеся в которых виды образовали в Берингии гетерогенный, в географо-генетическом отношении, комплекс.

желтозобика. Каждый из этих комплексов внес определенный вклад в формирование циркумполярной биоты, дав большее или меньшее число широко распространенных арктических видов. Так, что касается птиц, назовем пуночку (горно-гольцовый комплекс), плавунчиков и камнешарку (прибрежный), тулеса и лапландского подорожника (равнинно-шельфовый). В то же время множество горно-гольцовых и прибрежных элементов так и осталось ограниченными в своем распространении этим сектором, определив тем самым его региональную специфику, выражающуюся в богатстве и разнообразии самых разных групп организмов.

Все свойственные Берингийскому сектору в целом флоро- и фауногенетические процессы и связи в той или иной мере отразились и на биоте острова Врангеля, что непосредственным образом выразилось в охарактеризованном выше богатстве и разнообразии его биоты, выделяющем его на фоне других арктических территорий, и хорошо прослеживающихся американских связях (см. соотв. раздел).

Вместе с тем необходимо указать и на то, что процессы формирования и развития биоты о-ва Врангеля имели и определенное своеобразие, отнюдь не составляя единого целого с флорофауногенезом современных, более южных берингийских территорий. Во-первых, биота острова развивалась то изолированно, то в составе осушенного шельфа. Первое способствовало развитию эндемизма и затрудняло проникновение на остров элементов, появлявшихся в эти периоды на современной территории Берингии. Что же касается шельфа, то в периоды его осушения для формирования биоты его северных окраин особую важность, очевидно, приобретали широтные (запад-восток), а не долготные (север-юг) связи, хотя последние несомненно имели место и были достаточно существенны. Отражением этого является показанное выше наличие «прямых» связей острова с американской Арктикой, минуя Чукотку, и, также уже упоминавшаяся, сравнительная бедность его биоты собственно берингийскими гольцовыми и прибрежными элементами. Для последнего обстоятельства, несомненно, значимыми были существующие и существовавшие зональные различия, а также практически постоянная та или иная изолированность острова — то широким проливом, то обширной равниной. Названные пространственные различия процессов флорофауногенеза нашли свое отражение в концепции Арктической и Притихоокеанской Берингиды А.В. Шера (1971 и др.), биоты которых при постоянном обмене и взаимодействии развивались в значительной степени обособленно.

Особенность же острова Врангеля состоит в том, что он является одним из немногих «осколков» Арктической Берингии. На котором, очевидно, в наиболее полном виде сохранился шельфовый комплекс растений и животных, представители которого к настоящему времени либо широко распространились по Арктике, либо существуют как реликты, либо просто вымерли.

Не пытаясь более или менее полно восстановить непростую историю формирования современной биоты острова, осложненную определенной циклическостью, связанной с периодическим затоплением и осушением шельфа, при соответствующих климатических изменениях, попробуем наметить лишь общие тенденции ее трансформации в связи со сменой эпох более теплого и более холодного континентального (криоксеротического) климата.

В современной биоте острова, в первом приближении, можно выделить три «эколого-генетических» компонента, связанных своим происхождением и экологическим оптимумом с разными природными обстановками:

— собственно арктотундровый комплекс, включающий собственно тундровые (арктические) виды, а также характерные для тундровой зоны арктоальпийские, аркто-бореальные и полизональные элементы; в него входит подавляющее большинство современных обитателей острова, и в целом он объединяет весь набор элементов наиболее свойственных биоте подзоны арктических тундр;

— тундростепной (криоксерофильный) комплекс, объединяющий виды степного и тундростепного происхождения, сохранившие свой экологический облик, широко распространенные в криоксеротические эпохи, а ныне преимущественно реликтовые, связанные с рефугиумами. Представлен в основном растениями и насекомыми, что же касается птиц, то возможно, что сюда следует отнести желтозобика, весь экологический облик которого говорит в пользу его именно тундростепного характера;

— гипоарктический комплекс, включающий не характерные для арктических тундр гипоарктические и бореальные элементы, которые в настоящее время также приурочены преимущественно к экстразональным условиям и обладают чертами реликтовости, но, скорее всего, были гораздо более обычны и разнообразны в предшествующий период голоценового оптимума (по данным С.Л. Вартапяна, еще 4—5 тысяч лет назад среди кустарников острова, помимо ив, были представлены также березки и ольха, появившиеся здесь в самом начале голоцена).

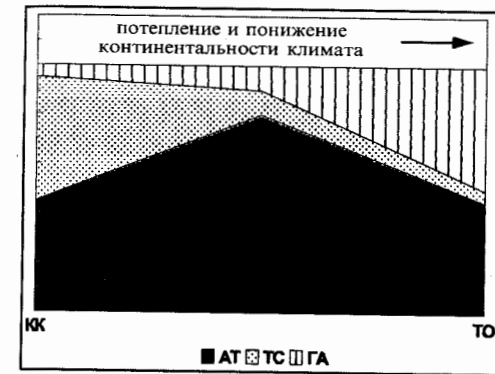


Рис. 50. Смена относительной значимости «эколого-генетических» составляющих биоты о-ва Врангеля в связи с флуктуациями климатической обстановки.

Комплексы: АТ — арктотундровый, ТС — «тундростепной», ГА — гипоарктический, КК — криоксеротические эпохи, ТО — термические оптимумы межледниковий

Изменение значимости этих комплексов и их участия в формировании растительности и животного населения острова, в связи с циклическими изменениями климатической и ландшафтной обстановки, можно представить следующим образом (рис. 50). В криоксеротические периоды, с холодным аридным климатом, должны господствовать арктотундровый и «тундростепной» комплексы, состав которых в это время обогащается за счет миграций по осушенному шельфу. Для увеличения обилия «тундростепных» элементов первостепенную роль играет формирование гиперзоны тундростепей, по которой осуществляется связь степных и горно-степных районов с арктическим шельфом. Гипоарктический комплекс, если и присутствует, сохранившись от предшествующих эпох, то в очень редуцированном виде и, преимущественно, по интразональным элементам ландшафта, служащим рефугиумами. С потеплением, сопровождающимся постепенным затоплением шельфа и снижением континентальности климата, «тундростепные» элементы постепенно «уходят» с зональной арены в интразональные местообитания, а часть очевидно вымирает. Роль гипоарктического комплекса несколько возрастает, за счет расширения круга населяемых биотопов и вследствие проникновения новых элементов, успевших «проскользнуть» в тот момент, когда это уже позволяла климатическая ситуация, но остров еще не успел отделиться от материка. В этот промежуточный период, т.е. не самое теплое межледниковое время, абсолютно господствует арктотундровый комплекс, а остальные два занимают второстепенное, примерно равное положение. Это соответствует современной ситуации. Наконец, при еще большем потеплении и еще большей гумидизации, «тундростепной» комплекс будет еще больше редуцироваться, а роль гипоарктических элементов еще более возрастать, и в периоды термических оптимумов они, очевидно, могут занимать позиции равные арктотундровым. При этом не происходит существенного обогащения их состава, из-за островной изоляции. Очередное похолодание опять приводит сначала к полному господству арктотундрового комплекса, а затем к существенному расширению позиций

тундростепных элементов, состав которых сначала не меняется, а затем начинает обогащаться с восстановлением сухопутной связи с материком в условиях континентального климата.

Немаловажным обстоятельством представляется несколько различное положение в этой схеме как бы замещающих друг друга «тундростепного» и «гипоарктического» комплексов. Если для первого оптимальная климатическая ситуация совпадает с максимальными возможностями обогащения за счет иммиграции по осушенному шельфу, то второй находится в гораздо худшей ситуации — оптимальная климатическая обстановка устанавливается тогда, когда остров отделен от материка. В результате даже в «лучшие времена» гипоарктическая составляющая биоты очевидно не достигает такого разнообразия, как «тундростепная» в криоксеротические эпохи. Одним из следствий этого является и ограниченная представленность гипоарктической компоненты в современной биоте. Превышая характерную для арктических тундр «норму», вследствие особых условий центральных районов острова, она могла быть еще более значимой, не отделись остров от материка в самом начале постплейстоценовой перестройки («гипоарктизации») ландшафтов, связанной с потеплением и гумидизацией климата.

«Тундростепной» комплекс островной биоты, с окончанием последнего ледникового периода, также потерял достаточно много и, в случае наступления нового похолодания и аридизации, восстановится отнюдь не скоро. Мы уже упоминали, что для острова вполне возможно предполагать вымирание в начале и середине голоцена (при максимальной степени «гипоарктизации») степных жуков, для которых в настоящее время здесь существуют вполне подходящие условия, но куда им пока никак не попасть. Наиболее же яркий пример представляет собой так называемая «мамонтная фауна», демонстрирующая случаи «безвозвратных» потерь, то есть полного вымирания видов (мамонт, зоргелия, пещерный лев).

«Мамонтовой фауной» принято называть сложившийся в плейстоцене особый комплекс млекопитающих, включивший в себя представителей таежных, лесостепных и степных, а также горных ландшафтов, распространенный по всей перигляциальной зоне (разумеется, в период ее существования), от окраин арктического шельфа до Центральной Азии. Комплекс этот, разумеется, не был абсолютно однородным, ему была конечно присуща как пространственная (в том числе и ландшафтная), так и временная изменчивость, но основные его черты (представленность жизненных форм и экологических групп, ландшафтно-генетические связи его компонентов) оставались однотипными на всем гигантском протяжении гиперзоны и в течение практически всего плейстоцена, при несомненном наличии региональных и ландшафтных различий, а также эволюционных изменений в его составе. Наиболее характерными членами этого комплекса являются, конечно, частично вымершие, частично сохранившиеся до наших дней, крупные виды травоядных млекопитающих:

Шерстистый мамонт (Mammuthus primigenius) — был повсеместно распространен на территории Берингии, в том числе и на территории современных арктических островов. Особо широко расселился в позднем плейстоцене, населив всю перигляциальную зону Евразии и Северной Америки. К позднему плейстоцену относятся и самые древние находки на о-ве Врангеля.

Шерстистый носорог (Coelodonta antiquitatis) появился в Берингии в раннем плейстоцене и исчез в середине эпохи. В Америку так и «не успел» проникнуть. Остров Врангеля является наиболее восточной известной точкой обитания этого вида.

Кабаллоидная (ленская) лошадь (Equus caballus) с раннего плейстоцена была распространена по всей Берингии и Сибири, до Казахстана. Ареал начал сокращаться на рубеже плейстоцена и голоцена. Недавно выделялось несколько отдельных видов плейстоценовых лошадей (лошадь Черского, лошадь Веры Громовой и т.д.), но сейчас все больше специалистов сходятся во мнении о единстве этого вида. Предполагают, что современные одомашненные якутские лошади являются прямыми потомками кабаллоидной лошади.

Первобытный бизон (Bison priscus) также был широко распространен, но Берингию населял лишь в позднем плейстоцене. В это же время сюда проникли и другие бычьи — *тур (Bos primigenius)* и *як (Bos baikalensis)*.

Сайга (Saiga tatarica borealis) населяла огромные пространства Северной Азии, а в позднем плейстоцене проникла и на Аляску. А.В.Шер описывает сайгаков, населявших в плейстоцене северные окраины Азии в качестве отдельного вида — *Saiga ricei*, но большинство остальных исследователей полагают достаточным подвидовой статус.

Широколобый лось (Alces latifrons) был распространен от Европы и как минимум до Якутии и Забайкалья, а кроме него в Северной Азии обитали и другие виды этого же рода.

Северный олень (Rangifer tarandus) сохранился в настоящее время на значительной части своего плейстоценового ареала, распространявшегося гораздо дальше на юг и запад, включая Европу.

Овцебык (Ovibos mosckatus) еще 3 тысячи лет назад встречался на Таймыре, но к нашим дням сохранился только в американо-гренландской части ареала. Его прямой предок *Praeovibos beringiensis* населял Берингийскую область еще на рубеже плиоцена и плейстоцена.

Кроме того, в состав данного комплекса крупных травоядных входили *верблюды*, проникшие в плейстоцене из Америки в Азию, *зоргелия*, распространенная от Европы до Берингии и Казахстана и некоторые другие элементы. Несколько особняком стоят горные формы — *снежные бараны* и *снежные козы*, ограниченные горами Центральной и Восточной Азии и западной Северной Америки и проникшие в область Берингова пролива лишь в позднем плейстоцене, когда похолодание, вызвавшее ксеротизацию климата, совпало с отсутствием в горах сплошного покровного оледенения.

Естественно, что при таком разнообразии крупных травоядных не могло обойтись и без достаточно разнообразной фауны хищников. В раннем плейстоцене в состав «мамонтного комплекса» входили *волк, пещерный лев, пещерный медведь* и *саблезубые кошки*, а к позднему плейстоцену появились практически все свойственные современной тундре хищники — *россомаха, бурый и белый медведь*, а также *песец* и *лисица*.

В состав комплекса включают также несколько видов зайцеобразных и грызунов, в том числе степные пеструшки, суслики, сурки и оба рода обитающих в тундрах леммингов, о истории которых мы уже говорили. К горному «подкомплексу», наряду со снежными баранами и козами, относятся также альпийские сурки и пищухи, известные в арктических районах с плиоцена.

С распадом перигляциальной гиперзоны и установлением современной системы природных зон распался и «мамонтный комплекс», из которого обособились более узко распространенные комплексы лесных (лось, зубр, бурый медведь), степных (сайгак, лошади), горных (снежный баран), и тундровых (овцебык) млекопитающих, а также группа видов таежно-тундрового распространения (северный олень, волк, россомаха). Вероятно, что подобный распад не является уникальным для современной эпохи, а происходил неоднократно на протяжении плейстоцена, при установлении системы природных зон, близкой к современным.

Из позднеплейстоценового «тундростепного» комплекса млекопитающих на острове найдены останки мамонта, кабаллоидной (ленской) лошади, шерстистого носорога, первобытного бизона, северного оленя и овцебыка. То есть здесь были представлены практически все крупные травоядные этой фауны. Нет никаких причин отрицать возможность находок здесь сайгака, а также входящих в этот же комплекс хищников. Большинство этих видов, адаптированных к открытым малоснежным пространствам с твердой поверхностью и травяной растительностью, исчезло на территории острова на рубеже плейстоцена и голоцена, в связи с гипоарктизацией ландшафтов — развитием термокарста, увеличением влажности, многоснежности, распространением болот, кочкарников и кустарников, что сделало их непригодным для обитания этих животных. Более пластичный северный олень, несомненно, обитал на территории острова и в голоцене, хотя к моменту открытия острова человеком в конце прошлого столетия вымер, причины чего не вполне понятны. К настоящему времени северный олень, а также овцебык интродуцированы, точнее, реинтродуцированы на остров, где вполне процветают, обогатив «тундростепной» комплекс.

Характерно также, что как в современной, так и в ископаемой фауне млекопитающих острова отсутствуют горные элементы, проникшие в Берингийскую область из более южных горных и аридных районов, в позднем плейстоцене, когда очередное повышение континентальности климата совпало с отсутствием покровного оледенения в горах Северо-Востока Азии и северо-запада Северной Америки. Это такие формы как снежные бараны, снежная коза, а также сурки и пищухи. Вряд ли их проникновению на остров могла воспрепятствовать экстремальность климатических условий

(поскольку виды открытых пространств населяли весь шельф, включая и территорию острова). Скорее всего, дело в том, что непреодолимым препятствием оказалась для них полоса низменных равнин на месте современного пролива Лонга.

Совершенно особое место в ископаемой фауне о-ва Врангеля принадлежит мамонту, с историей которого на острове связана одна из крупнейших научных сенсаций последних лет. По общепринятому до сих пор мнению, мамонты вымерли на рубеже плейстоцена и голоцена, то есть тогда, когда распался «мамонтовый комплекс», и большинство его представителей исчезло из северных широт. На острове Врангеля большая коллекция зубов и костей мамонтов была собрана С.Л. Вартамяном, получившим радиоуглеродные датировки собранных образцов. Полученные данные показали, что мамонты обитали на территории острова, по меньшей мере, с каргинского времени (самая «древняя» датировка — 37 тысяч лет назад) и были представлены в период сартанского оледенения (датировки 22, 20, 18 тысяч лет назад). Однако, наряду с этим, для нескольких образцов был установлен голоценовый возраст, причем самая молодая датировка составила всего 3,6 тысячи лет назад. То есть, мамонты продолжали существовать на острове Врангеля в то время, когда египетским пирамидам уже исполнилось 1,5 тысячи лет! Специальные исследования на ближайшем материковом побережье подобных находок не дали (все датировки плейстоценовые) и, таким образом, о. Врангеля остается единственным или одним из единичных рефугиумов, где данный вид не только «преодолевал» рубеж плейстоцена и голоцена, но и просуществовал чуть ли не до наших дней.

По мнению С.Л. Вартамяна, ввиду того, что в отличие от других плейстоценовых «тундростепных» травяных, мамонт потреблял не собственно траву, а веточные корма, питаясь преимущественно кустарником, «гипоарктизация» ландшафтов вовсе не была для него губительна, а скорее даже наоборот, тем более, что по сравнению с лошадью, сайгаком и другими, он лучше приспособлен к передвижению по заболоченным и кочкарниковым поверхностям. Исчезновение же данного вида на северной окраине материка он связывает с наступлением тайги, которая могла достигать в голоценовый оптимум современной береговой линии и была совершенно неприемлемым биомом для мамонтов. Как мы знаем, в это время на о-ве Врангеля древесная растительность отсутствовала, но широко были распространены кустарниковые формации, то есть существовала оптимальная, по мнению С.Л. Вартамяна, обстановка, в которой мамонты и сохранились. Вымирание же их на острове началось около 4—5 тысяч лет назад, в связи с начавшимся похолоданием и редукцией кустарниковой растительности.

Высказанные соображения соответствуют той точке зрения, согласно которой, и на протяжении плейстоцена особо далеко на север мамонты проникали отнюдь не в максимумы похолоданий, а в те периоды, когда здесь существовала достаточно развитая, пусть и интразональная кустарниковая растительность.

Дальнейшее изучение костных остатков врангелевских мамонтов позволило установить, что голоценовые животные были достоверно мельче плейстоценовых, что дало основание описать их в качестве самостоятельного подвида *Mammuth primigenius wrangelensis*. Любопытно, однако, что 12 тысяч лет назад на территории острова, который еще не был островом, обитали обе формы этого вида, а костей промежуточного размера найдено не было. Как полагает С.Л. Вартамян, это свидетельствует о том, что имело место не постепенное измельчение вида, в связи с островными условиями, а произошедшее на границе плейстоцена и голоцена замещение одной формы мамонта другой, ранее обитавшей где-то еще.

В принципе, как указывают С.В. Вартамян, В.Е. Гарутт и А.В. Шер, существование в прошлом островных карликовых форм слонов — факт широко известный. Карликовые слоны рода *Paleoloxodon* описаны с островов Средиземного моря. На Channel Islands у берегов Калифорнии (о. Санта-Роза) в самом конце плейстоцена существовал карликовый вид *Mammuthus exilis*. Предположение о существовании карликовой формы шерстистого мамонта на севере Сибири в конце плейстоцена или даже в начале голоцена высказывалось Вангейгеймом, но доказать это оказалось невозможно из-за недостатка материала.

С другой стороны, нарастание в конце плейстоцена общей неблагоприятности условий (для мамонтов) в Северном полушарии и в Арктике также могло способствовать измельчанию популяции. Уже около 12 тысяч лет назад ухудшение условий привело к исчезновению шерстистого мамонта на большей части обширного ареала и сохранению его только к северу от 70-й широты. Отдельные материковые популяции мамонтов в Арктике испытывают в это время угнетение и сокращение размеров тела, что установлено, например, для популяции области р. Берелех (процесс этот шел, очевидно, мозаично, в зависимости от локальных условий — таймырские мамонты, более поздние, чем берелехские, имели более крупные размеры).

В общем, сейчас трудно оценить, какую роль в измельчении врангелевского подвида шерстистого мамонта сыграло общее его угнетение в связи с ландшафтными перестройками рубежа плейстоцена и голоцена, а какую — эффект островной изоляции. По мнению С.В. Вартамяна и А.В. Шера, гораздо более интересен вопрос о том, почему популяция мамонтов смогла выжить в течение значительной части голоцена именно на острове Врангеля, и каковы были причины ее окончательного вымирания.

Самым поразительным во всей этой ситуации является то, что в арктическом островном рефугиуме, вместе с реликтами тундростепной флоры, мамонты смогли пережить раннеголоценовый «оптимум» (около 9,5—8 тысяч лет назад), явившийся для многих элементов тундростепных систем ландшафтной катастрофой.

Пространственное разнообразие флористических и фаунистических композиций

Богатство биоты острова Врангеля проявляется не только в значительном числе и составе представленных на нем видов различных групп организмов, но и в высоком разнообразии флористических и фаунистических композиций разных его районов, которые нередко довольно резко отличаются друг от друга. Флоро-фаунистические различия между территориями в принципе могут быть обусловлены двумя группами факторов — ландшафтно-климатическими, отражающими различия современных природных условий, и собственно биогеографическими, точнее флоро- и фауногеографическими, связанными с особенностями истории и расселения представителей различных таксонов. Притом, что, как было подробно рассмотрено выше, для о-ва Врангеля характерно смешение разнообразных флоро- и фауногеографических (ареалогических) компонентов, в частности сочетание палеарктических (евроазиатских) и неарктических (североамериканских) таксонов, в его пределах отсутствуют какие-либо чисто биогеографические рубежи, и все присущее ему разнообразие флоро-фаунистических композиций отдельных районов является следствием и отражением присущего острову разнообразия современных физико-географических условий²⁴.

Разные таксоны демонстрируют в пределах острова различную степень дифференциации образуемых ими композиций, в зависимости от собственного им состава экологических групп и характера реакции на изменчивость условий обитания в пределах острова.

Так, крайне скудная фауна наземных млекопитающих однородна на всем протяжении острова и является единой. Фауна птиц демонстрирует уже достаточно существенные

²⁴ Имеется, пожалуй, лишь один явный случай «несогласованного» с современной средой распространения отдельного вида: американский вид крестоцветных — сердечник пурпуровый (*Cardamine purpurea*), представленный в Азии только на о-ве Врангеля, обнаружен только в северо-восточной части острова, при явном отсутствии как физико-географических, так и биоценологических препятствий для его проникновения в западные районы. Вполне очевидно, что данная ситуация отражает определенную стадию расселения вида, проникшего на остров сравнительно недавно и не успевшего еще полностью на нем «освоиться». Как бы то ни было, этого единственного случая явно недостаточно для констатации биогеографической границы между северо-восточными и западно-центральнойными районами острова.

пространственные различия, соответствующие основным типам ландшафта острова — горным и равнинным. Притом, что большая часть видов наземных птиц населяет как горные, так и равнинные ландшафты, авифауны гор и равнин имеют по несколько собственных *дифференциальных видов*²⁵. Для равнинной фауны в качестве таковых выступают гага-гребенушка, морянка, краснозобая гагара, вилохвостая чайка, американский бекасовидный веретенник и плавунчики. Только в горах острова обитают бэрдос песочник, хрустан, песочник-красношейка и др. В пределах же горной части острова выделяется ее континентальный сектор (западно-центральные районы), для которого характерно постоянное присутствие чечетки, возможное гнездование пеночки-таловки, а также присутствие желтозобика, выходящего и на обширные предгорные шлейфы. То есть, можно говорить о том, что на острове различаются три пространственных авифаунистических комплекса — *равнинный*, выделяющийся обогатенностью гидрофильными видами, *горный* и *горный континентальный*. Два последних близки между собой и различаются наличием-отсутствием гипоарктических кустарниковых видов и «тундростепного» желтозобика. Равнинный авифаунистический комплекс обособляется от горных в связи с орографическими и вытекающими из них гидрологическими различиями, а два горных соответствуют двум климатическим вариантам горных ландшафтов острова — «океаническому» и континентальному.

Другим таксонам свойственны несколько иные закономерности. Также хорошо различаются флоры лишайников равнинных и горных районов острова, благодаря более высокому разнообразию в последних эпилитных форм (поселяющихся на каменистых субстратах), притом, что на равнинах господствуют формы напочвенные и поселяющиеся на растительных остатках.

А.А. Добрыш на основании сравнительного анализа 13 конкретных лишайнофлор острова выделяет на нем три лишайнологических района. Один из них охватывает Тундру Академии, а также прибрежные равнины Западного побережья, включая юго-западную равнину. Флора лишайников представлена здесь относительно небольшим числом видов, среди которых *Cladonia crispata*, *Lepidomma denissum* и некоторые другие встречаются только в его пределах. В сложении растительного покрова наиболее заметна роль видов, относящихся к родам *Cladonia* и *Cetraria*. Второй район охватывает все горные районы острова. Ядро его флоры образуют 52 вида макролишайников (микролишайники в данный анализ включены не были), встречающихся во всех обследованных пунктах. Как и на равнинах, ведущими родами являются представители родов *Cetraria* и *Cladonia*, более существенно участие видов *Parmelia*, *Peltigera*, *Physcia*, *Stereocaulon*. Здесь также имеется еще более обширный набор видов, отсутствующих за пределами района — *Cladonia thompsonii*, *C. digitata*, *C. cyanipes*, *Peltigera polydactyla* и другие. Наконец, в качестве отдельного района выделяется предгорная равнина от низовий р. Мамонтовой до бух. Роджерс, лишайнофлора которой представляет собой переходный вариант между первым и вторым районами.

Другим важным фактором дифференциации лишайнофлор выступают особенности литологии, главным образом химизма преобладающих на поверхности горных пород. В этом плане показательным сравнение сходных морфологических районов бухты Сомнительной и низовьев р. Неожиданной, охватывающих предгорные равнины, шлейфы гор и сами горные сооружения. Отличие между ними состоит в том, что западные районы острова, включая бассейн Неожиданной, сложены триасовым комплексом горных пород с преобладанием относительно кислых глинистых сланцев и нейтральных песчаников. В центральном же секторе широко распространены карбонатные породы, а также существенно выше общая петрографическая «пестрота». Соответственно, лишайнофлора района Сомнительной оказывается существенно богаче (163 вида против 97), причем в значительной степени за счет кальцефильных видов, отсутствующих на западе. Так, на-

²⁵ Дифференциальными элементами флор и фаун называют таксоны, наличие которых отличает данные композиции от других, в пределах их рассматриваемой совокупности.

пример, в низовьях р. Неожиданной обнаружен лишь один представитель преимущественно кальцефильного рода *Caloplaca*, несколько видов которого обычны для района бух. Сомнительной. Особо важно, что различия эти не менее, а то и более значимы, чем между горными районами и прилегающими участками равнин, на которых частично сохраняются (благодаря процессам переноса вещества) особенности химизма субстрата, свойственные ближайшим горным сооружениям. Так, в названных двух районах лишь 60 видов являются общими, то есть большая часть видов, отмеченных в бух. Сомнительной, отсутствует на западе. Соответственно, двумя основными, наиболее различающимися типами лишайнофлор острова, возможно, следует считать не равнинные и горные (как фауны птиц), а *кальцефитные* и *некальцефитные*, сменяющиеся в пространстве в соответствии с геологическим строением острова.

Наибольшее же разнообразие демонстрируют композиции таксонов сосудистых растений и наземных беспозвоночных, видовое богатство и состав которых реагируют на большинство основных параметров среды, включая разнообразие орографических, мезоклиматических, литологических и прочих условий. Здесь, прежде чем продолжать, необходимо остановиться на некоторых терминах и понятиях, используемых при изучении подобных вопросов.

Мы уже пользовались понятием о *конкретных флорах и фаунах*, обсуждая выше их видовое богатство. Помимо этого существует такой термин как *локальные флоры (фауны)*, который нередко используется в качестве синонима конкретных флор (фаун). В последнее время, однако, флористы более или менее договорились о различении этих терминов. При этом понятие о конкретных флорах оказалось несколько суженным. По предложению Б.А. Юрцева (1986, 1993), под конкретными (элементарными) флорами понимаются флоры *однородных ландшафтов, в пределах которых различия набора видов в однотипных экотопах имеют случайный характер*. Локальной же флорой предложено называть флору *определенного географического пункта (обычно в радиусе 10 км)*, и соответственно, ее территория, в отличие от конкретной флоры, может охватывать разные ландшафты, приходится на экотонную полосу или «стык» между ними. Разумеется, целесообразно применять аналогичные понятия и для фаун. Пространственные отношения между конкретными и локальными флорами (фаунами) вследствие их приведенного определения могут быть прямо противоположными. В случае монотонных протяженных ландшафтов несколько локальных флор (фаун) могут принадлежать одной конкретной (локальные авифауны Тундры Академии являются составными частями единой конкретной авифауны этой равнины). С другой стороны, в пределах территории одной локальной флоры (фауны) значимых ландшафтных границ в ее пределах может выделяться 2—3 и более конкретных флор (фаун).

Мы уже говорили о существенных различиях видового богатства конкретных, точнее локальных, флор сосудистых растений в пределах острова. Для них, равно как и для локальных фаун наземных членистоногих, характерны достаточно определенные закономерности пространственной изменчивости, хотя детальный их сравнительный анализ затруднен их неравномерной изменчивостью. Тем не менее, ясно, что наиболее богатые (уникально богатые в масштабах Арктики) локальные флоры и фауны свойственны континентальным районам острова в пределах южной полосы подзоны арктических тундр. Самые же бедные, вполне сопоставимые по числу видов, с типичными для подзоны в целом, описаны на Северо-Востоке острова, то есть в «морских» секторах северной полосы. Параллельно снижению числа видов снижается также их внутреннее разнообразие — происходит увеличение доли арктических циркумполярных криофильных элементов на фоне постепенного снижения относительного числа и исчезновения относительно юж-

ных, более теплолюбивых элементов, снижения таксономического разнообразия (за счет выпадения «южных» таксонов). Локальные флоры континентальных районов южной полосы подзоны с наиболее благоприятными и стабильными условиями отличаются так же изрядной обогатенностью ксерофильных форм, реликтовых элементов и эндемичных таксонов.

В принципе, среди локальных флор сосудистых растений и фаун наземных членистоногих острова может быть выделено два крайних типа — типично арктотундровые, свойственные восточным и северным районам острова, достаточно полно соответствующие основным общим признакам флор и фаун подзоны арктических тундр и адекватные собственно зональным условиям острова, и реликтовые континентальные арктотундровые, отличающиеся заметно более высоким видовым богатством, обилием реликтовых, в том числе степных термофильных и гипоарктических элементов, повышенной степенью эндемизма, в том числе «точечного», высоким таксономическим разнообразием, то есть характеризующиеся всеми теми чертами, которые рассматривались нами в качестве уникальных особенностей островной биоты. Локальные флоры и фауны последнего типа в наиболее полном виде представлены во внутренних континентальных районах острова и в континентальном секторе Южной равнины (окрестности бух. Сомнительной). Локальные флоры и фауны прочих районов (Западное плато, «морские секторы» Южной равнины) характеризуются промежуточной особенностью, обладая определенными, не свойственными типично арктотундровым биотам чертами, но не столь резко выраженными, как в собственно реликтовых континентальных флорах и фаунах.

Названные различия связаны в основном с неоднородностью мезоклиматических условий, а помимо этого, разнообразие локальных флор сосудистых растений и фаун наземных членистоногих усугубляется за счет ландшафтных различий, определяющих неоднородность набора и соотношения видов разных экологических групп и жизненных форм.

Сравним, например, три наиболее полно изученные локальные флоры острова — окрестностей бух. Сомнительной, бух. Роджерс и верховьев р. Неизвестной. Районы первой и второй из них довольно близки по мезоклиматическим особенностям (относятся к наиболее континентальным на острове), но различаются характером ландшафта: в районе бух. Сомнительной сочетаются низкорослые сооружения и прибрежная равнина, а район верховьев р. Неизвестной — типичное для внутренних частей острова сочетание низкорослых и холмогорных массивов с широкими межгорными котловинами. Окрестности бух. Роджерс, в ландшафтном отношении, близки к району бух. Сомнительной (низкогорья и фрагменты прибрежной равнины), но характеризуются гораздо более суровыми климатическими условиями. Сразу отметим, что это далеко не крайние варианты природных обстановок и отнюдь не самые удаленные друг от друга районы (расстояния порядка 40—60 км).

Соотношение широтно-ландшафтных групп в самых общих чертах во всех трех локальных флорах сходно (рис. 51) и отражает главные особенности арктотундровых флор (преобладание

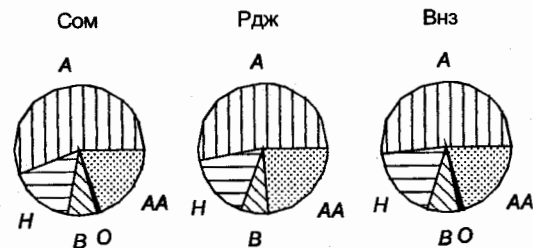


Рис. 51. Соотношение широтно-ландшафтных групп в локальных флорах бух. Сомнительной (Сом), бух. Роджерс (Рдж) и верховьев р. Неизвестной (Внз).

Виды: А — арктические и метаарктические, АА — арктоальпийские, Н — гипоарктические и гипоаркто-монтанные, В — аркто-бореальные и аркто-бореально-степные, О — прочие (бореальные и степные)

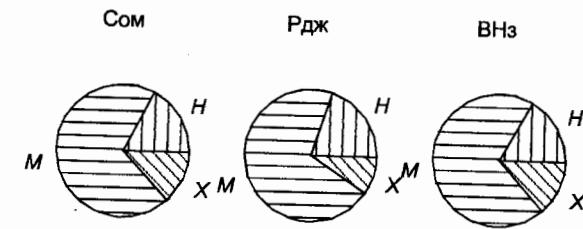


Рис. 52. Соотношение экогрупп по отношению к увлажнению в локальных флорах бух. Сомнительной (Сом), бух. Роджерс (Рдж) и верховьев р. Неизвестной (Внз).

Виды: Н — гигрофиты и мезогигрофиты, М — гигромезо-, мезо- и ксеромезофиты, Х — мезоксерофиты и ксерофиты

арктических и арктоальпийских форм), при наличии, однако, закономерных различий. Так, во флоре бух. Роджерс отсутствуют наиболее южные и наименее характерные для подзоны бореальные и степные элементы, а также минимальна доля аркто-бореальных и аркто-бореально-степных таксонов, которых, как и гипоарктических видов, больше всего во флоре наиболее теплого и континентального района верховий р. Сомнительной.

Соотношение крупных экогрупп растений по отношению к увлажнению (рис. 52) также оказывается в рассматриваемых флорах близким, при свойственном подзоне в целом преобладании мезофитов, но прослеживается достаточно хорошо выраженная тенденция к увеличению относительного обилия мезоксерофитов и ксерофитов с повышением степени континентальности климата в ряду бух. Роджерс — бух. Сомнительная — верховья р. Неизвестной.

Четкие различия между сравниваемыми флорами проявляются и в участии кальцефильных видов и галофитов (рис. 53). Флоры прибрежных районов отличаются от внутриостровной большим богатством последних (связанном, главным образом, с прибрежной полосой), а по обилию кальцефитов флоры бух. Сомнительной и верховьев р. Неизвестной, с многочисленными выходами карбонатных пород, заметно опережают таковую преимущественно сланцевого района бух. Роджерс.

Выражены между сравниваемыми флорами и различия в соотношении ареальных групп (рис. 54). В локальной флоре бух. Роджерс выше участие циркумполярных элементов, но ниже доля комплекса островных эндемиков, а также видов преимущественно американского распространения. Последняя наиболее значительна в верховьях р. Неизвестной.

Существенны и различия трех флор по соотношению видовых таксонов с разной степенью

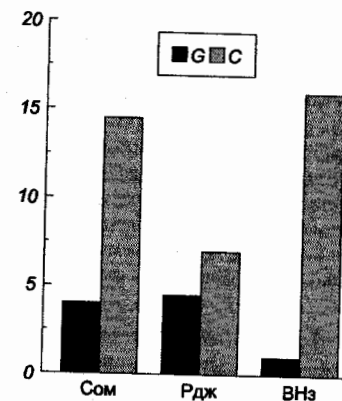


Рис. 53. Участие галофитов (G) и кальцефитов (C) в локальных флорах бух. Сомнительной (Сом), бух. Роджерс (Рдж) и верховьев р. Неизвестной (Внз).

По оси У — доля от общего числа видов и подвидов

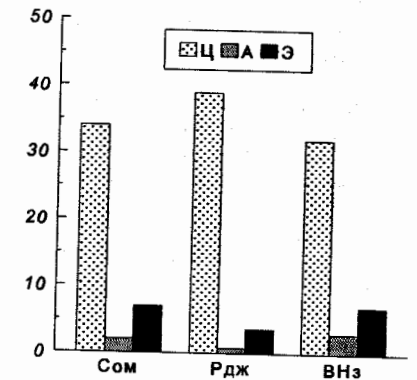


Рис. 54. Участие циркумполярных (Ц), американских (А) и эндемичных для острова (Э) видовых таксонов в локальных флорах бух. Сомнительной (Сом), бух. Роджерс (Рдж) и верховьев р. Неизвестной (Внз).

По оси У — доля от общего числа видов и подвидов

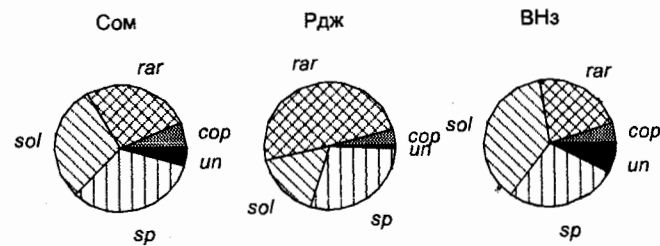


Рис. 55. Соотношение в локальных флорах бух. Сомнительной (Сом), бух. Роджерс (Рдж) и верховьев р. Неизвестной (Внз) групп видов разного обилия.

Обилие: cop — обильны, sp — немногочисленны, sol — малочисленны, rar — редки, un — единичны

обилия (рис. 55). Во флоре более «сурового» района бух. Роджерс преобладают малочисленные и редкие виды, при том однако, что мало видов исключительно редких. Во флорах же континентального сектора на первое место выходят средние по обилию виды, число редких существенно меньше, но зато гораздо выше число исключительно редких видов, представленных единичными крошечными микропопуляциями. Последние представляют, преимущественно, реликтовый компонент флор, сохранившийся ввиду особо благоприятных условий, но исчезнувший в менее благоприятных районах, в том числе и в окрестностях бух. Роджерс.

В общем, благодаря мезоклиматическим, ландшафтными и литологическим различиям, определяющим как современные условия обитания, так и условия формирования и развития флор в недалеком прошлом, данные флоры, при доминирующих общих особенностях структуры (преобладание арктических циркулярных элементов, мезофитных форм и т.д.) обладают достаточно четко выраженными особенностями общих структурных характеристик, состава экологических групп, соотношения зональных и ареальных (флорогеографических) элементов. В конечном счете все это обуславливает значительную разницу видового богатства и таксономического богатства. В локальных флорах района бух. Сомнительной и окрестностей бух. Роджерс представлено по 29 семейств сосудистых растений, но в последней обнаружено 248 видов и подвидов, а в первой — 324. Наиболее же богата и разнообразна флора верховьев р. Неизвестной — 334 вида из 33 семейств (все семейства представлены на острове).

Специфичность локальных флор бухты Сомнительной и верховьев р. Неизвестной усиливается наличием в составе их дифференциальных таксонов эндемичных для данных флор элементов (*Oxytropis uniflora*, *Potentilla wrangelii*, *Hierochloa wrangelica* и др. в верховьях р. Неизвестной, *Potentilla uschakovii*, *Gastrolychnis triflora wrangelica*, *Claytoniella vassilievii petrovsky* в бух. Сомнительной), а также элементов, которые, не будучи эндемичными, на острове представлены только в составе этих флор (*Gentiana arctophila*, *Potentilla stipularis* и др. в верховьях р. Неизвестной, *Potentilla saffronovae* и др. в бух. Сомнительной). Локальная флора бух. Роджерс отличается от двух «континентальных» флор исключительно негативными признаками — здесь нет ни одного вида и подвида, которого не было бы в районе бух. Сомнительной и (или) верховьях р. Неизвестной, и, имея целый ряд нетипичных для арктических тундр элементов (*Carex obtusata*, например), является переходной между реликтовыми континентальными и типично арктотундровыми флорами.

Еще более серьезные различия по всем сравниваемым параметрам обнаруживаются при сравнении этих флор с флорами наиболее суровых восточных районов острова. Так, например, локальная флора окрестностей м. Уэринг отличается от всех трех рассмотренных выше минимальным участием гипоарктических и бореальных элементов (в сумме менее 15%), максимальной долей циркулярных таксонов (более 45%), крайне невысокой значимостью ксерофильных видов (около 5%).

Пространственное разнообразие флористических и фаунистических композиций усиливается еще и тем, что в пределах локальных флор могут обособляться флористические и фаунистические комплексы (флоры и фауны), соответствующие различающимся ландшафтными подразделениям. Так, например, в локальной флоре бух. Сомнительной Б.А. Юрцев (1993) выделяет две конкретные флоры, горную и равнинную, между которыми существуют определенные взаимодействия, выражающиеся во взаимопроникновении горных и равнинных (шельфовых) элементов и существовании экотона (переходной полосы) в предгорьях.

Из обнаруженных в составе локальной флоры окрестностей бух. Сомнительной 324 видов 229 являются общими для горной и равнинной частей. При этом в горах произрастает 278 видов, а на равнине 277, то есть конкретные флоры гор и равнины этого района имеют одинаковое число специфичных дифференциальных видов — 48 и 47.

Наибольшее своеобразие горной конкретной флоре придает группа видов ксеротермных биотопов, приуроченных к нижней части сланцевых склонов южной экспозиции (*Festuca auriculata*, *Silene repens*, *Potentilla anachoretica* и др.) и россыпей (*Cystopteris dickleana*, *Draba fadnizensis* и другие). Некоторые представители этого комплекса в ограниченном обилии проникают и на равнину, по веерам выноса и галечниковым поймам (*Carex obtusata*, *Poa arctosteporum* и другие).

Другой многочисленной группой специфичных для гор элементов являются петрофильные ацидофильные виды, характерные для некарбонатной зоны горных сооружений (но не для ксеротермных биотопов) — *Potentilla elegans*, *Potentilla pulveriformis* и др. Многие виды этой группы ограниченно встречаются и на равнинах (*Hierochloa alpina*, *Potentilla uniflora*, *Oxytropis czukotica* и другие).

Далее, к дифференциальным горным видам относятся и обитатели сухих карбонатных, в том числе и засоленных субстратов. Это *Poa hartzi* и *Roegneria villosa coerulea*, характерные для внутренних континентальных районов острова, и эндемичная для данной конкретной флоры (!) *Potentilla uschakovii*, произрастающие на «арктических такырах» в истоках р. Сомнительной. Для хорошо прогреваемых карбонатных склонов типичны *Roegneria scandica*, *Papaver calcareum* и другие виды, часть которых (*Braya purpurascens*, *Amica frigida* и др.) выходят на равнину по карбонатным галечникам.

Наконец, в числе дифференциальных видов горной конкретной флоры есть и обитатели мезоморфных и гидромезоморфных биотопов, находящиеся в горной части территории подходящие микроиши — *Carex scirpoidea*, *Pyrola*, *Cassiope*, *Chrysosplenium rosendallii* и другие.

Дифференциальные виды равнинной конкретной флоры относятся к совершенно иным экологическим группам, которые, в отличие от вышеназванных, по мнению Б.А. Юрцева, не имели ограничения при расселении по обширным пространствам осушенных шельфов.

Во-первых, это виды переувлажненных биотопов — *Deshampsia komarovii*, *Pleuropogon sabini*, из которых лишь единицы (*Dupontia fisheri*) проникают в горную часть.

Во-вторых, это галофитные формы, специфичные для приморских засоленных биотопов и близлежащих террас с импульверизацией солей — *Carex ursina*, *Puecinellia phryganoides*, *Salix ovalifolia*, *Saxifraga arctolitoralis*, *Gastrolychnis triflora wrangelica*.

Далее, к числу дифференциальных равнинных элементов относятся мезофильные виды обнаженных суглинков — *Papaver polare*, *P. uschakovii* и др., некоторые из них также встречаются и в горной части (*Pedicularis novae-zemliae*, *Saxifraga platysepala*).

Наконец, несколько загадочной выглядит группа специфичных для равнины кальцефильных видов (*Astragalus tolmacevii*, *Taraxacum tolmacevii*), обнаруженных во внутренних районах острова, но отсутствующих в горах окрестностей бух. Сомнительной. На самом деле они не столь уж равнинные, так как приурочены к экотонной (переходной полосе) между горами и равнинами и, по мнению Б.А. Юрцева, эти их микропопуляции являются реликтами эпох осушенного шельфа.

В общем, несмотря на ограниченное проникновение специфичных горных элементов на равнины, а равнинных (шельфовых) в горную часть территории, две конкретные флоры достаточно хорошо различимы. Статус их несколько повышается и из-за того, что каждая имеет по эндемичному таксону — *Potentilla uschakovii* в горах, *Gastrolychnis triflora wrangelica* на равнине. Как полагает Б.А. Юрцев, установленные экологические и прочие различия являются следствием не только различия современных ландшафто-биотопических условий, но и специфики процессов формирования горных и равнинных флор острова. Последние развивались в составе единой флоры шельфовой области и являются как бы «осколками», реликтами шельфовой флоры. Горная же флора формировалась в условиях преимущественной изоляции от ближайших горных областей.

В данном очерке мы лишь слегка затронули проблему пространственной дифференциации флористических и фаунистических композиций в пределах острова, которая еще нуждается в обширных дополнительных исследованиях, что особо касается локальных и конкретных фаун наземных членистоногих. Главный же вывод, который мы можем сделать, это то, что локальные флоры и фауны беспозвоночных острова весьма разнообразны по целому комплексу признаков и образуют целый ряд от вполне типичных для современных арктических тундр до совершенно уникальных, являющихся реликтами плейстоценового времени. Различия видового богатства, таксономического разнообразия, экологического облика локальных и конкретных флор и фаун острова может быть обуслов-

лено не только современной пространственной неоднородностью среды, но и различием флоро- и фауногенетических процессов и связей различных районов и ландшафтов острова.

Отметим также тот интересный факт, что на острове Геральд, где обширных систематических сборов растений и беспозвоночных не проводилось, тем не менее было обнаружено несколько видов, относящихся к самым разным группам организмов (мхи, пауки, ногохвостки), не найденных на острове Врангеля. То есть, биота этого небольшого и крайне сурового островка отличается от таковой последнего не только негативными чертами.

Общие особенности наземной биоты

Итак, рассмотрев флору и фауну острова Врангеля с самых разных сторон и позиций, мы, прежде всего, можем сделать вывод о *несомненно арктическом характере его биоты*, соответствующей основным параметрам типичных флор и фаун подзоны арктических тундр. Однако, наряду с этим, не будет преувеличением утверждение о том, что остров обладает *наиболее богатыми и разнообразными в подзоне флорой и фауной*, что проявляется в самых разных аспектах — таксономическом, экологическом, зональном, флоро- и фауногенетическом, и на самом разном уровне, от островной биоты в целом, до парциальных флор и фаун отдельных типов местообитаний.

Причиной подобной ситуации явилось уникальное сочетание современных эколого-географических и исторических факторов вкуче со специфическим географическим положением в непосредственной близости от важнейшего очага арктического формообразования и перекрестка трансконтинентальных миграций. Особая роль принадлежит обусловленной орографическими причинами барьерной климатической дифференциации в пределах острова, обусловившей существования районов относительно теплого континентального мезоклимата, благоприятствующего проникновению относительно теплолюбивых гипоарктических и бореальных элементов, а также сохранению реликтовых элементов плейстоценовой флоры и фауны.

Говоря о причинах многочисленных отмеченных на острове флористических аномалий, Б.А. Юрцев указывает, что на протяжении плейстоцена остров не только выполнял функции постоянного рефугиума, не подвергавшегося ни полному затоплению, ни покровному оледенению, но и представлял собой *ядро флорогенетической системы*: возвышенная суша острова — шельф — горы и равнины северной Якутии, Чукотки, Аляски и Центральной Канады, в которой периоды изоляции названных составных частей чередовались с периодами обмена между ними флористическими элементами. При этом достаточно детально описанное нами разнообразие природных условий горной части острова, включая и пестроту горных пород, обеспечивало сохранение высокого уровня биотопического разнообразия и в периоды трансгрессий, способствуя повышенному полиморфизму островных элементов флоры; при заселении осушавшихся шельфов встречались и гибридизировали островные и материковые популяции; суглинистые террасы вокруг горной части острова служили плацдармом для поселения и сохранения шельфовых видов; относительная изоляция горной части острова сохранялась и в периоды регрессии, что также способствовало развитию эндемичных особенностей. Ясно, что многие из упомянутых Б.А. Юрцевым обстоятельств справедливы не только по отношению ко флоре острова, но и к другим компонентам его биоты.

Большинство сторон разнообразия островной биоты связаны как раз с ее обогащенностью относительно «южными» формами, мало характерными или совсем нехарактерными для арктических тундр, что по многим параметрам сближает рассматриваемые флору и фауну с типично тундровыми.

Важно, что возникшие и существующие благодаря барьерной дифференциации уникальные особенности биоты острова выражены, преимущественно, в его наиболее теп-

лых и континентальных центральных и южных районах, в то время как его восточные районы представляют собой абсолютно типичный вариант арктических тундр, со всеми параметрами, сходными для других районов подзоны.

Все это позволяет говорить о том, что биота в целом, ее локальные ландшафтные варианты и свойственные определенным типам экотопов флористические и фаунистические композиции представлены на острове в своем максимальном для подзоны арктических тундр разнообразии.

ОСОБЕННОСТИ БИОТОПИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Каждый вид в населяемом им ландшафте распределен неравномерно, в соответствии со своими более или менее определенными биотопическими предпочтениями, будучи особым многочисленным в одних ландшафтных подразделениях, редким в других и отсутствуя в третьих. Подобные предпочтения базируются на связях видов с определенными компонентами местообитаний и приспособленности к определенным значениям факторов среды или их определенным сочетаниям. Если последние достаточно редки, и вид распространен по немногим определенным типам биотопов (местообитаний) его называют *стенотопным*. В противоположной ситуации, когда вид населяет широкий спектр разнообразных биотопов, говорят о его *эвритопности*.

В большинстве случаев для каждого вида удается выявить наиболее устойчивые биотопические связи, которые он проявляет на протяжении всего своего ареала. Вместе с тем, вполне обычна ситуация, когда особенности биотопического распределения варьируют в пространстве, в зависимости от общего характера ландшафта, зонально-климатических условий, общего обилия вида в данной местности, наличия экологически близких видов-конкуренентов. При этом варьировать может ширина биотопического диапазона, т.е. спектра населяемых типов местообитаний, их набор, особенности количественного распределения или же все вместе взятое.

При исследовании подобных явлений нередко обнаруживается, что целые комплексы весьма различных видов, в том числе и относящихся к разным крупным таксонам, демонстрируют сходные тенденции пространственной изменчивости биотопического распределения. Например, многие виды растений и беспозвоночных животных, распространенные на плакорах в области своего зонально-климатического оптимума, с продвижением на север смещаются на хорошо прогреваемые склоны южных экспозиций, где создаются условия, близкие к типичным в оптимальной для них области. Существование подобных тенденций позволило В.В. Алехину сформулировать так называемое *правило «смены станций»*, в соответствии с которым, за пределами своего климатического оптимума, виды уходят из зональных биотопов в экстразональные элементы ландшафта, населяя станции, микроклиматические и прочие условия которых приближаются к свойственным зональным местообитаниям в областях оптимумов данных видов. Эта закономерность является одним из проявлений более общего *правила «выравнивания среды»* (Чернов, 1975), о котором нам еще предстоит говорить в дальнейшем.

Другой ряд закономерностей образует явление *компенсации факторов*, когда неудовлетворительное для данного вида состояние какого-либо фактора или компонента сре-

ды компенсируется иными факторами или компонентами. В результате вид может населять совершенно различные местообитания, характерные для которых сочетания условий в одинаковой степени удовлетворяют его требованиям.

На острове Врангеля с его весьма разнообразными природными условиями и необычно богатой биотой мы наблюдаем самые различные типы биотопического (внутриландшафтного) распределения и разные типы топических отношений между близкими видами. Одни виды распространены очень широко, встречаясь во многих элементах ландшафта, другие более ограничены в своем распространении и более тесно связаны с определенными типами местообитаний, третьи ограничены в своем распространении лишь немногими редкими специфичными биотопами. При этом все подобное разнообразие типов распределения прослеживается в разных группах организмов. Как весьма эври-топные, так и крайне стено-топные виды здесь есть и среди растений, и среди беспозвоночных животных, и среди птиц. Рассматривая представленное на острове разнообразие типов биотопического распределения и его особенности, характерные для арктических условий, имеет определенный смысл делать это по отдельности для видов, имеющих здесь зональный оптимум ареала, и для более или менее «чуждых» элементов, для которых арктические тундры отнюдь не оптимальны по своим зонально-климатическим условиям.

Арктические виды: расширение топических диапазонов¹

Часто говорят, что у многих арктических видов, в области их оптимума, наблюдается *ослабление биотопических связей*, выражающееся в том, что они распространены в ландшафтах гораздо шире, чем южнее, за пределами оптимальных для них зональных подразделений (Чернов, 1978, Чернов, Матвеева, 1979). При этом иногда забывается о том, что более южные виды ведут себя «зеркальным» образом — их топические диапазоны расширяются с севера на юг. То есть в данном случае мы на самом деле сталкиваемся с более общим явлением — расширением топических диапазонов видов в направлении зонально-климатического оптимума их ареалов. Другое дело, что в более северных зональных подразделениях это явление выражено гораздо более резко, и более северные виды обладают в «своих» ландшафтах более широкими диапазонами, чем более южные в своих, что и дало повод для несколько «одностороннего» взгляда.

Действительно, первое, что бросается в глаза на острове Врангеля, это то, что многие виды, как животных, так и растений, относящиеся к категории арктических или арктоальпийских, распространены здесь, буквально, повсеместно или почти повсеместно, и при этом почти везде обычны и многочисленны. Таковы многие лишайники, обычные на острове мхи *Aulacomium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Tomenthypnum nitens*, *Ditrichum flexicaule* и др., из цветковых растений — лисохвост альпийский (*Alopecurus alpinus*) и арктополевница *Arctogrostis arundinacea*, осока блестящая (*Carex lugens*), мак лапландский (*Papaver lapponicum*), крупка бородатая (*Draba barbata*), камнеломка болотная (*Saxifraga hirculus*), лапчатка гипоарктическая (*Potentilla hyparctica*), из наземных беспозвоночных — пауки *Alopecosa mutabilis*, *Hilaira gertschi*, ногохвостки *Hypogastrura tullbergi* и *Folsomia regularis*, жужелица *Pterostichus pinguedineus*, стафилины *Micralymma dicksoni* и *Tachinus brevipennis*, листоед *Chrysolina subsulcata*, совка *Xestia brachiptera*, вол-

¹ В данном разделе, вместе с собственно эварктическими, мы также рассматриваем арктические виды в широком (преимущественно, «ботаническом») понимании, а также арктоальпийские, аркто-бореальные и полizonальные формы, которые ведут себя в арктических тундрах подобно эварктам, т.е. объединяем все элементы, «чувствующие» себя здесь не хуже, чем в других зональных подразделениях.

нянка *Gynaephora lugens*, комар-долгоножка *Tipula carinifrons*. Среди птиц это такие кулики как камнешарка, тулес и исландский песочник, населяющие очень широкий спектр местообитаний, от щебнисто-каменистых поверхностей до моховых заболоченных территорий, а также пуночка, гнездящаяся буквально везде, за исключением лишь наиболее сырых мест и особо густых пойменных кустарников. Практически повсеместно, за исключением голых каменных россыпей, встречаются и оба вида леммингов. Помимо всего прочего, подобные виды играют и ключевые роли в большинстве сообществ острова, повсеместно входя в число их доминант.

Однако это не означает, что у всех этих видов слабо выражены биотопические связи, и они не имеют предпочтений к определенным типам местообитаний. Это справедливо по отношению к довольно многочисленным представителям низших растений (мхов и лишайников), а также некоторых групп беспозвоночных (в первую очередь почвенных), которые могут быть одинаково характерны для всевозможных экотопов разных зональных подразделений (так, большинство фоновых для острова Врангеля видов мхов столь же обычны в других тундровых подзонах, а некоторые — и в тайге). Для прочих же групп цветковых растений, наземных высших насекомых и позвоночных, дело тут, скорее, в степени общей дифференцированности ландшафта и сходстве его подразделений. Не секрет, что в арктических тундрах, не говоря уже о полярных пустынях, отдельные ландшафтные подразделения уровня фаций и ландшафтных урочищ, различающиеся своим положением в ландшафте, в целом гораздо более сходны между собой, чем, например, в южных тундрах и, тем более, в умеренных широтах. Так, на острове Врангеля большинство типов местообитаний имеют совершенно определенные сходства особенностей грунта, микрорельефа, структуры растительного покрова (преобладает не сплошной одноярусный покров). Уже в следующей к югу подзоне типичных тундр вариации среды гораздо сильнее — небольшие различия увлажнения сопровождаются соответствующими различиями растительного покрытия и мощности растительной дернины, более вариативна ярусность растительности. Иными словами, особо суровые климатические условия подзоны оказывают как бы нивелирующее воздействие на ландшафт, придавая большинству его элементов сходство с зональными плакорными урочищами². Соответственно, те виды растений и животных, которые в основном связаны как раз с наиболее типичными арктическими местообитаниями, получают здесь возможность распространения по самым разным элементам ландшафта, сходным по сочетанию необходимых для этих видов условий. Очевидным подтверждением этого является тот факт, что южнее эварктические виды оказываются ограниченными только теми биотопами, которые сходны с зональными для арктических тундр.

Весьма показательным примером в этом отношении может служить уже неоднократно упоминавшийся нами эварктический кулик — камнешарка, относящийся к одним из наиболее многочисленных видов птиц острова Врангеля. На юге своего ареала, выходящего довольно далеко за пределы тундровой зоны, это весьма стено-топный вид, населяющий исключительно песчано-галечниковые морские побережья и приустьевые части речных долин. В арктических же тундрах камнешарка населяет весь диапазон местообитаний, включая зональные, характеризующиеся не сплошным растительным покровом, не слишком сильным увлажнением и более или менее щебнистыми или дресвяными грунтами. Фактически никакого расширения или ослабления биотопических связей не происходит, так как все названные биотопы сходны между собой по наиболее важным для вида (ключевым) параметрам. Разница лишь в том, что в Арктике подходящие местообитания преобладают в ландшафте, а за ее пределами ограничены побережьями. При этом, как мы помним, своим происхождением камнешарка связана, как раз, с прибрежными биотопами, определенное сходство

² При этом суровость климатических условий в Арктике выражается в низких средних температурах и краткости безморозного периода; в аридных (полупустынных и пустынных) районах то же явление (слабая внутриландшафтная дифференциация) обеспечивается за счет другого фактора — недостатка влаги.

с которыми типичных водораздельных местообитаний подзоны арктических тундр позволило ей почти полностью освоить арктикотундровые ландшафты³.

Возьмем другой, также эвразийский, но экологически и генетически совершенно иной вид — пуночку, которая считается чуть ли не одним из символов Арктики. Как мы уже говорили, своим происхождением пуночка связана с альпийскими ландшафтами, и в ее экологическом облике отчетливо просматривается петрофильность, т.е. тяготение к широко распространенным в горах каменистым местообитаниям, с которыми она связана размножением, устраивая гнезда в расщелинах скал, пустотах между камнями и в других местах. Кормится же она на любом не слишком увлажненном субстрате, предпочитая местообитания с участками голого грунта и отсутствием особо мощной дернины. На значительном протяжении своего ареала (а распространена она на юг по горам до центральных районов Камчатки и гор Шотландии) пуночка действительно ограничена преимущественно альпийским поясом гор, за пределы которого выходит лишь по скалистым морским побережьям и скальным обрывам речных долин. В арктических же тундрах и полярных пустынях она встречается почти повсеместно. На острове Врангеля этот вид отсутствует лишь на илистых берегах, в сильно заболоченных котловинах и в кустарниках. Преобладающий на острове характер грунта и растительного покрова вполне удовлетворяет ее требованиям к условиям кормодобывания. Недостаток каменистых укрытий она с успехом компенсирует, используя морозобойные трещины и прочие криогенные формы, изобилующие в ландшафтах арктических тундр, а также трещины усыхания, полуразрушенные норы леммингов⁴. В результате, на о-ве Врангеля общий спектр населяемых пуночкой местообитаний оказывается почти одинаковым с таковым камнешарки. Распространение этих совершенно вроде бы различных по экологии видов различается лишь тем, что пуночки избегают ваттовых и маршевых берегов, а камнешарки отсутствуют в сплошь каменистых и скалистых местообитаниях.

Продолжая ряд орнитологических примеров, упомянем тулеса, также входящего в число фоновых видов птиц о-ва Врангеля. Этот вид принадлежит к числу первичнотундровых элементов, но его более далекие генетические корни лежат в аридных областях. На о-ве Врангеля максимальное его обилие приходится на собственно зональные плакорные местообитания (для которых можно найти немало черт сходства с элементами аридных ландшафтов) и близкие к ним урочища, и убывает по мере увеличения увлажнения, мощности моховой дернины, каменистости грунта или увеличения степени развития кустарникового яруса. В результате его экологический ареал (топический диапазон) преимущественно перекрывается с таковыми двух вышерассмотренных видов, и в большинстве местообитаний острова эти три вида встречаются совместно.

Таким образом, многие арктические виды, генетически связанные с побережьями, альпийским поясом гор или же аридными территориями, широко распространены в арктических ландшафтах лишь в силу того, что большинство элементов последних обладают сходным комплексом предпочитаемых данными видами условий, имеющим определенную близость к их первичным ландшафтам (прибрежным, альпийским). Топические диапазоны или экологические ареалы многих подобных видов охватывают большую часть спектров биотопов и существенным образом пересекаются, что и создает впечатление общего ослабления биотопических связей.

Уже в типичных тундрах мы не находим ничего подобного. Обращаясь опять к птицам, мы можем убедиться, что хотя виды, имеющие здесь оптимум ареала (эвразийские и гемиарктические), обладают сравнительно более широкими топическими диапазонами, но ни один из них не может сравниться со спектрами биотопов, населяемых эвразийскими в арктических тундрах. Так, на арктическом

³ Кстати, совершенно аналогично ведет себя и другой вид куликов — галстучник (*Charadrius hiaticula*), за которым в еще большей степени закрепилась «слава» прибрежного вида. В арктических тундрах Гренландии, Новой Земли, о-ва Вайгач этот вид вполне обычен на водоразделах, где также населяет широкий спектр биотопов, сходных с зональными. Южнее же он не выходит за пределы прибрежной полосы и речных долин, из-за отсутствия предпочитаемых, им более или менее дренированных местообитаний с отсутствием сплошного растительного покрова.

⁴ В рецензии на одну из моих первых работ, посвященных птицам о-ва Врангеля, где я указал, что между горными и равнинными районами острова существенные авифаунистические различия отсутствуют, известный московский орнитолог, специалист по горной авифауне написал: «А как же пуночка? Она гнездится только в горах!» Он просто не мог себе представить, как этот петрофильный вид может обитать на тундровых равнинах, которым «положено» быть совершенно непригодными для альпийских птиц. Это совершенно справедливо по отношению к южным и типичным, но никак не арктическим тундрам.

побережье Чукотки, буквально в 200 км к югу от о-ва Врангеля, нет ни одного вида, занимающего подобное положение в ландшафте. Наиболее широко распространенный лапландский подорожник отсутствует в щебнистых и каменистых горных местообитаниях, где его замещает пуночка, не выходящая за их пределы. В результате эти два вида практически не встречаются совместно, что на острове Врангеля вполне обычно. Среди куликов влаголюбивые виды лишь в очень незначительной степени пересекаются с сухолюбивыми, представленными здесь гемиарктическими видами ржанок, экологически близкими к тулесе, которые, однако, не проникают, подобно последнему в арктических тундрах, в хорошо увлажненные биотопы со сплошным растительным покровом.

В общем, получается, что необычайно широкое распространение в ландшафте некоторых видов действительно является некой спецификой собственно арктических областей — арктических тундр и полярных пустынь. Надо, однако, помнить, что описанные выше особенности касаются не столько самих видов, сколько населяемых ими ландшафтов. В приведенных примерах с рассмотренными видами при движении с юга на север ничего не происходит, своего поведения они существенным образом не меняют, а вот степень и характер дифференциации ландшафтов меняется (самое главное — резко снижается средообразующая роль растительности покрова, структура которого оказывается упрощенной до предела), причем в весьма благоприятную для них сторону. Можно сказать, что в данных случаях имеет место не столько расширение набора населяемых видами местообитаний, сколько распространение последних на более разнообразные позиции в ландшафте.

Тем не менее, на острове Врангеля мы сталкиваемся и с бесспорными случаями именно расширения биотопических связей у многих типично арктических видов. Так, например, очень широко распространенный здесь сухолюбивый исландский песочник, помимо собственных ему местообитаний, может быть встречен в сыром кочкарнике, а пуночка в местах с разреженным кустарниковым ярусом. В других, более южных зональных подразделениях, эти виды так никогда себя не ведут, и, казалось бы, действительно есть все основания говорить о имеющем здесь место расширении биотопических связей. Однако это скорее всего не арктическая специфика, а более общее явление несколько иного порядка.

Исследуя распространение и распределение видов в разных ландшафтах, регулярно приходится сталкиваться с тем, что в тех районах, где тот или иной вид достаточно обычен и многочислен, в частности, из-за обилия наиболее предпочитаемых им местообитаний, помимо последних, он регулярно встречается и в биотопах, которые принято считать для него нетипичными. Там же, где по каким-либо причинам (из-за незначительной площади оптимальных местообитаний) общее обилие вида низко, он, как правило, не выходит за пределы наиболее предпочитаемых биотопов. Соответственно, в отсутствие последних, будет отсутствовать и данный вид, несмотря на наличие и даже широкое распространение местообитаний, в которых он может быть вполне обычным, в районах высокой численности. Это явление разнокачественности отдельных частей общего топического диапазона вида, которое позволяет различать в его пределах самостоятельные («независимые») и подчиненные поддиапазоны, объясняется достаточно просто. «Второстепенные» для вида биотопы, населяемые им только в районах высокого обилия, сами по себе, очевидно, не обеспечивают существования устойчивой местной популяции данного вида, и их население существует за счет регулярного притока особей из оптимальных местообитаний. Это, конечно, возможно только в том случае, если в последних плотность населения достаточно высока, и их «емкость» исчерпана (этого, однако, может и не быть, по причинам географического характера, которые будут рассмотрены чуть позже).

В ходе орнитологических исследований в тундрах Чукотки и Аляски автор собрал множество примеров описанного явления, которые не имеют ничего общего с зональными различиями биотопических связей. Так, например, весьма обычный в районе Прудо-Бей на Аляске желтозобик, населяет там, в числе прочих, такие местообитания (сырые кочкарники, полигональные влажные тундры), в которых его никогда не встретить в сходных зональных условиях на арктическом побережье Чукотки, где его общее обилие существенно ниже. В данном случае разница общего обилия очевидно связана с нахождением желтозобика на Чукотке на периферии своего географического (но не зонального и экологического ареала). Другим примером может служить ситуация с американским коньком (*Anthus rubescens*) в разных районах Эквиватапского хребта, на Чукотке. Западные отроги этого хребта, подходящие к долине р. Пегтымель, характеризуются широким распространением в верхних ярусах гор каменных россыпей, которые резко сменяются крупными кочкарниками с обилием кустарниковой ивы и березки. Американский конек встречается здесь крайне редко, по небольшим пятнам мохово-кустарничковых каменных тундр. В центре же названного хребта, в долине р. Эквиватап, подобные мохово-кустарничковые тундры, развивающиеся на щебнисто-каменистом субстрате, распространены широкой полосой по склонам гор, между вершинными каменными урочищами и кочкарниковыми и кустарниковыми местообитаниями долин и нижних частей склонов. В этом районе американский конек весьма обилён в горных мохово-кустарничковых тундрах, но встречается и во многих других типах местообитаний, в которых он не был нами ни разу встречен в долине р. Пегтымель. При этом зонально-климатические условия обоих районов абсолютно одинаковы, а расстояние между ними не превышает 200 км. Несомненно, что множество подобных примеров можно обнаружить как для растений, так и для беспозвоночных животных.

Таким образом, наблюдаемая на острове Врангеля и характерная в целом для всех прочих районов арктических тундр, картина крайне широкого или почти повсеместного распространения в ландшафте типичных обитателей этой подзоны имеет как бы две составляющие. Во-первых, данные виды осваивают все экологически адекватные их требованиям местообитания, которые абсолютно преобладают в данных ландшафтах. Во-вторых, будучи многочисленными, в том числе благодаря и широкому распространению оптимальных для них биотопов, они заселяют и экологически несвойственные им биотопы, которые сами по себе не смогли бы обеспечить возможности их существования⁵. В результате и создается впечатление полного ослабления биотопических связей арктических видов в оптимуме их ареалов.

Неверно было бы думать, что все без исключения арктические и арктоальпийские виды ведут себя в арктических тундрах описанным выше образом. Это не так, и на острове Врангеля мы имеем множество случаев отнюдь не столь широкого и весьма стено-топного распространения растений и животных, относящихся к тем же широтно-ландшафтным группам.

Можно указать несколько причин подобной относительной стено-топности, проявляющейся на о-ве Врангеля. Во-первых, все сказанное выше относилось лишь к видам, которым свойственно *зонально-интразональное распространение*, т.е. к тем, которые в принципе способны населять зональные местообитания какого-либо зонального подразделения. Помимо этого, существуют виды такого же зонального характера, но тесно связанные со строго интразональными биотопами — разнообразными водоемами, морскими побережьями, каменными россыпями, которые, ни при каких обстоятельствах, не могут быть зональными и доминировать в ландшафте. Это, конечно, прежде всего различные гидрофильные и облигатно петрофильные формы. Стено-топность их, правда, довольно относительна, поскольку в зонально-климатическом оптимуме своих ареалов они явно демонстрируют тенденцию к «оккупации» максимального числа в принципе доступных для них типов местообитаний. Примером может служить арктобореальная обыкновенная гага, которая на о-ве Врангеля не ограничена полосой морского побережья, как это

⁵ Если бы на месте о-ва Врангеля существовал абсолютно плоский заболоченный остров с топкими илистыми берегами, то вряд ли мы обнаружили бы камнешарку, пуночку и многие другие виды, которые мы можем сейчас встретить в подобных местах.

ей свойственно в южных районах ареала, а населяет любые типы водоемов — приморские лагуны, тундровые озера, и даже горные речки, по которым проникает до самого центра острова. То же касается и петрофильных растений, эвартктические представители которых часто расселяются широко за пределы собственно каменных местообитаний, проникая во все экотопы с большей или меньшей примесью щебня в грунте. Фактически к этой же категории относятся и случаи с крайне специализированными эвартктическими видами, каковые отсутствуют среди позвоночных животных, но нередки, хотя и не преобладают, среди растений — приморские галофиты, маки, населяющие только обнаженные суглинки, сердечники, требующие постоянного подтока талых вод.

Очень интересная закономерность в отношении лишайников острова была обнаружена А.А. Добрышем. Оказалось, что распространение и цено-топическая роль разных видов, сходных по своему зональному характеру (большинство — аркто-альпийцы) находится в прямой зависимости от предпочитаемых им условий увлажнения. Чем более тот или иной вид тяготеет к хорошо увлажняемым местообитаниям, тем слабее его позиции на острове. Тенденция эта оказалась сходной для видов как принадлежащих разным жизненным формам, так и произрастающих на разных субстратах, и проявляется не только в более ограниченном распространении влаголюбивых видов (что понятно, с учетом ландшафтных особенностей острова), но в меньшей их цено-топической активности, более угнетенном состоянии популяций.

Во-вторых, наблюдаемая стено-топность может быть вызвана биогеографическими и фауногенетическими причинами и, прежде всего, нахождением видов на периферии своего географического ареала или в его небольшом анклав, что характерно на острове для целого ряда вида птиц. Если численность всего вида или его крупной географической популяции имеет тенденцию к сокращению, то его периферийные популяции, возникшие недавно, вряд ли будут расширяться, а существующие давно, скорее всего, будут сокращаться в первую очередь. С другой стороны, возможно, что наблюдаемые периферийные популяции отражают начальную стадию освоения данной территории расселяющимся видом и со временем займут подобающее им место в ландшафте. Типично периферийными популяциями представлены на острове Врангеля такие эвартктические виды птиц как бэрдов песочник (*Calidris bairdii*), широко распространенный в североамериканских тундрах, а на острове ограниченный долинами горных ручьев и водосборными воронками их верховий; желтозобик, который, как уже упоминалось, населяет на острове гораздо меньший спектр биотопов, чем в американской части ареала; галстучник, ограниченный здесь прибрежными участками, а в центре своего ареала, в Гренландии и на западе российской Арктики, распространенный подобно камнешарке. К такой же категории видов относится и арктоальпийский хрустан, изредка гнездящийся на наиболее свойственных ему хорошо дренированных суглинисто-щебнистых пологих склонах.

Для правильного понимания процессов формирования и изменения гнездовых ареалов арктических птиц следует помнить, что все они относятся к мигрирующим формам, зимующим далеко от мест гнездования, причем районы зимовок определены часто более четко и более консервативны, чем гнездовые ареалы. Последнее относится и к сложившимся исторически миграционным путям, которые нередко выглядят отнюдь не самыми короткими и удобными. Все это может иметь огромное значение для наблюдаемого в Арктике распространения тех или иных видов. Так, по мнению П.С. Томковича (1997), арктические виды птиц американской фауны, населяющие также и северо-восток Азии, а зимующие в Южной Америке могут быть существенно ограничены в своих возможностях расширения гнездовых ареалов далее на запад, не из-за каких-то экологических особенностей среды, а просто из-за того, что слишком много времени и энергии придется затрачивать на перелеты между районами гнездования и зимовок. Кроме того, ограниченная емкость зимовочных биотопов может препятствовать общему росту популяции вида, а сокращение их площади (например, из-за антропогенных воздействий) приводит к сокращению общей численности вида, что предполагается, например, для желтозобика, зимующего в активно осваиваемых пампах Аргентины и Парагвая.

Далее, к подобным случаям близки и ситуации с недавно сформировавшимися автотонными формами, возникшими не путем островной изоляции, а за счет местной адаптивной радиации и (или) гибридизации. По своей сути они мало чем отличаются от ситуаций с вновь вселившимися видами. В качестве их примера на острове можно назвать редкие гибридогенные виды эндемичных одуванчиков.

В целом для всех видов ограниченных в своем распространении на острове не экологическими, а биогеографическими, фауно- и флорогенетическими причинами, характерна непостоянность присутствия в предпочитаемых ими местообитаниях. То есть, в отличие от стенотопных видов, они встречаются далеко не во всех «контурах» (участках) подходящих местообитаний одного и того же типа.

Таким образом, в рассматриваемой группе видов с зональным оптимумом ареалов, на острове, есть как очень широко, так и крайне ограниченно распространенные виды, а также формы со средней шириной топического диапазона, что в принципе мы можем обнаружить в любом зональном подразделении. Собственно же специфика заключается в том, что здесь существенно повышен удельный вес видов с очень широким топическим диапазоном, охватывающим всю или почти всю амплитуду разнообразия местообитаний, которых здесь оказывается больше, чем видов со средним по ширине топическим диапазоном. Для прочих зональных подразделений характерно как раз преобладание вторых над первыми (при довольно изменчивой доле узко распространенных видов, зависящей от многих, не только экологических причин).

Добавим к этому, что широко распространенные виды, населяющие большинство типов местообитаний, так называемые *убиквисты*, в арктических тундрах, в том числе и на о-ве Врангеля, относятся к наиболее многочисленным, характеризующимся во многом высокими показателями плотности. Тогда как в иных ситуациях они не отличаются особо высокой численностью и встречаются «везде понемногу». Здесь же, в арктических тундрах, мы имеем прямую зависимость между шириной топического диапазона вида и показателями плотности его населения.

На рисунке 56 представлены схемы биотопического распределения эварктических видов птиц на острове Врангеля и эвриэварктических и гемиарктических видов птиц в северных субарктических тундрах Чукотки (т.е. широтно-зональных групп птиц с оптимумом в соответствующих названных зональных подразделениях), наглядно демонстрирующие описанные различия. Схема, характерная для эварктических птиц арктических тундр, реализуется на острове и во многих других достаточно разнообразных для ее выявления таксонах — среди листостебельных мхов, пауков, разных семейств жуков, комаров-долгоножек, при одном лишь существенном исключении, касающемся сосудистых растений.

Среди сосудистых растений, по сравнению с другими районами арктических тундр, здесь понижена доля видов с очень широкими топическими диапазонами и повышено относительное обилие видов со средней амплитудой распространения. Причина этому — высокое богатство флоры, включающей много экологически близких видов,

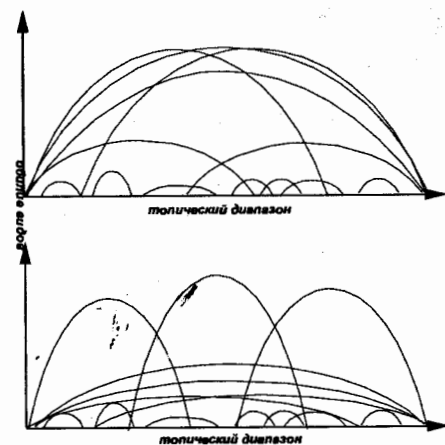


Рис. 56. Принципиальные схемы ландшафтного распределения эварктических видов птиц в арктических тундрах (вверху) и эври- и гемиарктических видов птиц в северных субарктических тундрах Чукотки

«встретившихся» здесь в процессе разнонаправленных и многократных миграций по осушенному шельфу. Следствием же является то, что подобные виды делят между собой экологическое пространство, образуя пары и группы видов, замещающих друг друга в пространстве, а соответственно каждый обладает более узким топическим диапазоном, чем тот, который он мог бы иметь при отсутствии других. Кроме того, большинство наиболее широко распространенных видов острова, вроде лапчатки *Potentilla hyparctica* и кисличника *Oxyria digina* обладает средними или даже сравнительно низкими показателями обилия, тогда как максимальные свойственны преимущественно группе видов со средними топическими диапазонами. В целом получается, что система биотопического распределения арктических видов растений острова оказывается ближе ко второй, представленной на рис. 5б схеме, которая, как мы полагаем, более свойственна субарктическим и еще более южным районам.

«Южные» виды: «выравнивание среды» и компенсация факторов

По отношению к арктическим тундрам сравнительно «южными» будут все флористические и фаунистические элементы, оптимумы ареалов которых расположены к югу от данной подзоны. Эта категория на острове весьма обширна и, наряду с достаточно обычными в подзоне гемиарктами, включает и совершенно чуждые для арктических тундр элементы.

Наиболее обычным способом проникновения в «чуждую» зону, лежащую за пределами оптимума ареала, является *смена станций*, то есть уход в интра- и экстразональные местообитания в соответствии с «правилом выравнивания среды». В «чистом виде» это свойственно большинству «южных» цветковых растений и беспозвоночных, которые непосредственно реагируют на термические и прямо связанные с ними абиотические (сроки схода снега) условия и концентрируются в местах с наилучшим прогревом и (или) наиболее ранним сходом снега. Последнее, в пределах острова, реализуется как бы на двух уровнях — мезо- и микро-.

Мезоуровень демонстрирует различия отношения подобных видов к разным районам острова, обладающим существенно различающимися мезоклиматическими условиями. Так, многие гемикриофильные, гекистотермо-микротермные, виды геми- и гипоарктического характера, отсутствуя на северной равнине и в восточных районах острова, достаточно обычны в межгорных котловинах центральных и западных горных районов и, в меньшей степени, на Южной равнине. При этом, в пределах этих районов они могут быть распространены довольно широко, населяя, в том числе, и аналоги плакоров. Таковы, например, гипоарктические ивы *S.lanata* и *S.glauca*, многие влаголюбивые и мезофильные наземные беспозвоночные и т.д. Напомним, что среднеиюльская температура во внутренних межгорных котловинах соответствует значениям, свойственным южной части типичных и даже южным тундрам. Благодаря этому здесь хорошо представлены достаточно богатые комплексы пойменных беспозвоночных и мезофильных луговых трав, отсутствующих в аналогичных биотопах прочих районов. В целом, про эти виды можно сказать, что они населяют экстразональные ландшафты, относительно южного характера.

Микроуровень подобного распределения демонстрируют собственно микротермные виды, в том числе лугостепные и степные, которые также ограничены названными выше наиболее теплыми районами, но и в их пределах приурочены исключительно к наиболее прогреваемым южным склонам. В отличие от предыдущей группы, они не столь широко

распространены и распределены «пятнами» по подходящим местообитаниям, требуемой экспозиции и хорошо защищенным. Таковы практически все названные нами в предыдущей главе термофильные виды растений и наземных беспозвоночных.

Второй тип ситуаций это когда «южные» виды следуют не непосредственно за мезо- и микроклиматическими, преимущественно термическими условиями, а связаны с определенными типами местообитаний или определенными их компонентами, которые, будучи обычными в более южных зональных подразделениях, в арктических тундрах имеют интразональный характер распространения. Сами же виды могут быть и достаточно резистентными ко всему диапазону зонально-климатических условий острова.

Один из примеров подобной зависимости дают растительноядные насекомые-олигофаги, связанными с определенными кормовыми растениями, распространение которых полностью зависит от распространения последних. Так, связанный с бобовыми долгоносик *Hypera ornata*, наиболее обилен на южных склонах, лишь в силу того, что здесь наиболее обильны бобовые (Берман, 1984). При их наличии он населяет и самые разные местообитания прочих типов и даже выходит на северную равнину острова, куда бобовые распространяются по надпойменным террасам и бровкам речных долин. Заметим, что температура на почве под куртинами бобовых может превышать 40°, что делает этот вид достаточно независимым от «внешних» условий.

Помимо этого, связь с определенными характеристиками биотопов регулирует распространение на острове и всех относительно южных видов птиц, которое однако может корректироваться и непосредственным влиянием климатического фактора.

Легче всего приходится гемиарктическим видам птиц, с оптимальными для них условиями в соседнем зональном подразделении, для которых общие зонально-климатические различия между арктическими и типичными тундрами не являются препятствием к освоению первых и в их пределах они ограничены только распространением экологически адекватных им местообитаний. Наиболее обычные на острове гемиарктические кулики — чернозобик и дутыш. Оба вида в одинаковой степени влаголюбивы и различаются своими предпочтениями по отношению к характеру растительного покрова. Чернозобик, как правило, более обилен в хорошо увлажненных кочкарниковых тундрах, а дутыш предпочитает преимущественно моховые местообитания. Соответственно, в оптимальном своем ареале, в подзоне типичных тундр, оба вида хорошо представлены в водораздельных биотопах, первый в кочкарниках, а второй — в полигональных тундрах и гомогенных моховых болотах. Аналогичный характер биотопического распределения свойствен им и на о-ве Врангеля. Но поскольку названные биотопы занимают на острове исключительно внеплатформенные позиции, то и оба эти вида оказываются сосредоточенными преимущественно в интразональных (интрасезональных и южных экстразональных) местообитаниях. Оба вида, в небольшом числе, проникают и в зональные биотопы, причем их обилие в последних южной равнины острова примерно в два раза больше такового на севере. При этом, в обоих случаях, их численность несравненно меньше таковой эвартктических куликов. В целом же, там, где подходящие интразональные биотопы занимают достаточные площади, как, например, на северо-востоке острова, в восточной части Тундры Академии (моховые заболоченные тундра и болота) или же на Южной равнине и у северо-западного подножья Безымянных гор (сырые кочкарники) эти виды могут входить в число доминирующих для данной местности.

Отметим, что аналогичным, только «зеркальным», образом ведут себя эвартктические кулики в северных типичных тундрах (рис. 57). На обследованном нами арктическом побережье Чукотки, относящемся к северной полосе типичных тундр, широко распространенные на о-ве Врангеля тундр и камнешарка также оказываются сосредоточенными преимущественно по интразональным (только уже по интраполитональным и северным экстразональным), относительно хорошо дренированным местообитаниям, и там, где последние занимают значительные площади, как, например, на сложенных песками п-ве Аачим и северной половине о-ва Айон, входят в число фоновых видов.

Еще более южные элементы обладают более скромными возможностями для расселения по острову и преимущественно оказываются тесно связанными лишь с биотопами южного экстразонального характера (рис. 57). Для представленных на острове гипоарктических птиц (которые, по экологическому характеру, являются, как правило, либо кустарниковыми, либо «болотными») возможности обитания ограничены, в основном, лишь теплыми и защищенными от холодных ветров межгорными котловинами, в которых формируются комплексы местообитаний гипоарктического

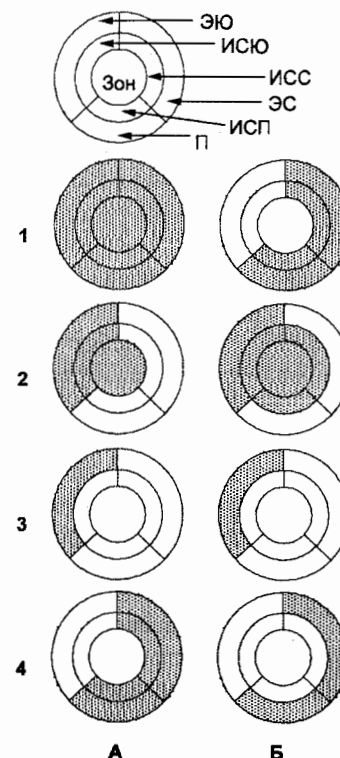


Рис. 57. Примеры распределения птиц, относящихся к разным широтно-ландшафтным группам, по зональным категориям местообитаний на о-ве Врангеля (А) и на арктическом побережье Чукотки (Б).

Виды: 1 — тулес (эвартк), 2 — чернозобик (гемиарт), 3 — пепельная чечетка (гипоартк), 4 — каменка (политональный вид).

Местообитания: Зон — зональные и интрасезональные, ЭС, ЭЮ — экстразональные северные и южные, ИСС, ИСЮ, ИСП — интрасезональные с северными, южными и политональными чертами, П — политональные

характера, в частности, кустарниковые тундра и болота. При этом число гипоарктических видов и их численность существенно ниже таковых в аналогичных местообитаниях более южных зональных подразделений. То есть, налицо лимитирующее воздействие общеэкологических климатических условий (краткости безморозного периода, крайней неустойчивости, проявляющейся в большой вероятности резких похолоданий в летний период), препятствующих проникновению на остров большинства видов гипоарктических кустарниковых воробьиных и «болотных» куликов, несмотря на наличие подходящих для них местообитаний.

Все приведенные выше примеры иллюстрируют в представленном на острове разнообразии стратегию «выравнивания среды», которая, несомненно, является преобладающей, при проникновении видов в чуждую для них подзону. Необходимо знать, что виды, реализующие данную стратегию, фактически не меняют своих биотопических связей, изменяется лишь картина их распределения в ландшафте, в соответствии с распределением местообитаний, предпочитаемых ими на всем протяжении своего ареала.

Другой, гораздо более редкой и трудно реализуемой, стратегией может быть компенсация факторов, когда вид как бы компенсирует недостаток (или наоборот избыток) чего-то одного, наличием (или отсутствием) другого. Яркий пример использования компенсации дает пепельная чечетка, которая на островах Врангеля и Геральд реализует обе стратегии, проявляя необыкновенную пластичность, при освоении арктических территорий.

Это кустарниковый вид, но нуждающийся в кустарниках, главным образом, для устройства гнезд. Чечетки вполне успешно кормятся на земле, потребляя смешанную пищу, как семена различных растений, так и разных беспозвоночных. На острове Врангеля этот вид населяет преимущественно межгорные котловины, в которых распространены кустарниковые варианты тундр и пойменные ивняки, в которых чечетки и гнездятся. Обилие их прямо пропорционально степени покрытия и средней высоте кустарникового яруса. То есть, в данном случае вид населяет привычные для него биотопы, которые в зоне его оптимума (южные тундры и лесотундра) являются зональными. На о-ве Геральд кустарники полностью отсутствуют, но в изобилии представлены скальные останцы и гряды, с множеством трещин и расщелин, а также крупнообломочные каменные россыпи с многочисленными пустотами. В них-то и устраивает свои гнезда чечетка, которая в некоторые годы может быть здесь очень многочисленна. В данном случае налицо компенсация одного природного компонента, лимитирующего распространение вида, иным.

Подобная пластичность позволила чечетке проникнуть очень высоко в арктические широты, куда не проникает ни один из прочих гипоарктических элементов. Описанная для о-ва Геральд ситуация не является уникальной — то же самое, т.е. гнездование в скалах и каменных россыпях, свойственно чечеткам и на севере Канадского Арктического архипелага, на севере Баффиновой Земли, на о-ве Девон. Ясно, однако, что подобный путь недоступен для большинства иных кус-

тарниковых гипоарктических птиц, более тесно и многосторонне связанных с кустарниками (кормлением).

В общем, все относительно южные флористические и фаунистические элементы, представленные на о-ве Врангеля, имеют, в среднем, гораздо более узкое распределение, по сравнению с эварктами. Все они существуют здесь благодаря тому, что из всего разнообразия природных условий, реализующегося на острове, им удается отыскать те, которые достаточно близки к типичным для них в области их оптимумов. Ясно также, что у разных групп организмов достаточно разные, в этом отношении, возможности. Так, если для существования небольшой популяции какого-нибудь «южного» вида растений может быть достаточно хорошо прогреваемого склона небольшого овражка, то для птиц необходимо нечто большее — существование относительно крупных территорий, ранга местности⁶, с преобладающими экстразональными условиями, что необходимо для формирования подходящих биотопов, как например, кустарников в межгорных котловинах центральной части острова.

Стенотопные полизональные виды: выход в зональные биотопы

Полизональность, подразумевающая широкое распространение в системе природных зон, в принципе может быть двух типов. Во-первых, в пределах всего своего зонального диапазона виды могут населять довольно различные, в том числе зональные и близкие к ним местообитания. Это свойственно в первую очередь наиболее примитивным группам — лишайникам и мхам из растений, клещам и коллемболам из членистоногих, а обитателям почв, таким как, например, распространенный по всей Сибири, в том числе и на острове Врангеля, дождевой червь *Eisenia nordenskioldi*. Распространение и ландшафтное распределение представителей подобных групп, особенно в Арктике, изучено еще довольно слабо, и здесь остается много неясностей, но прослеживается некоторая тенденция к тому, что их удельный вес в зональных и близких к ним местообитаниях в Арктике существенно выше, чем в других зональных подразделениях. Из предыдущего раздела мы знаем, что специализированные арктические формы в подобных группах довольно малочисленны, а изначально высокая толерантность полизональных форм к климатическим условиям, позволившая им освоить широкий топический диапазон, дает им здесь преимущество перед видами специализированными к иным зональным условиям.

В большинстве же наиболее продвинутых групп, таких как цветковые растения, высшие насекомые, птицы, полизональность сопряжена со стенотопностью, то есть подразумевает тесную связь с определенными типами биотопов или определенными сочетаниями условий, которые представлены (или могут быть представлены) во многих или во всех природных зонах и подзонах⁷. В основном это различного рода прибрежные местообитания (песчано-галечниковые косы и пляжи, ватты), пойменные биотопы, различные каменистые и скалистые урочища, включая морские клифы, а также береговые откосы, овраги. В большинстве природных зональных подразделений подобные ландшафтные разности резко контрастируют с окружающим их фоном зональных местообитаний.

⁶ В данном случае слово «местность» использовано в его строгом научном (ландшафтоведческом) понимании, как обозначение определенной категории морфологических частей ландшафта, представляющей собой закономерное сочетание нескольких типов урочищ и (или) их групп.

⁷ Ясно, что даже при полном сходстве местообитаний различных природных зон, условия существования в них все равно различны, из-за разницы общих климатических условий. Для одних групп организмов и отдельных видов это может не иметь решающего значения, для других же — играть роль лимитирующего фактора.

таний, но в высокой Арктике, в том числе и в арктических тундрах данные различия сведены к минимуму (что, впрочем, характерно также для аридных, полупустынных и пустынных областей, равно как и для альпийских поясов гор). По характеру грунта, особенностям увлажнения и, главное, структуре растительного покрова, зональные и интрастенозональные биотопы подзоны арктических тундр, не говоря уже о полярных пустынях, имеют достаточно много общих черт с полизональными. Это определяет выраженную в Арктике тенденцию проникновения полизональных видов в местообитания иных категорий, зональные и интрастенозональные. На острове Врангеля показательна в этом отношении каменка (*Oenanthe oenathe*), в целом немногочисленная, но встречающаяся не только и не столько в сплошь каменистых типично полизональных биотопах, сколько в щебнистых тундрах, имеющих хорошо выраженный арктогундровый характер. Кстати, южнее, в типичных тундрах арктического побережья Чукотки, помимо собственно полизональных биотопов, каменка населяет экстразональные, близкие к типичным для арктических тундр, чем подтверждает названную тенденцию.

То есть, стенотопные полизональные виды в Арктике проявляют практически ту же тенденцию, что и эваркты — они склонны к расширению своих топических диапазонов, вследствие сглаженности различий между зональными и многими интразональными местообитаниями.

Топические отношения близких видов

В принципе, характерной чертой арктической биоты является то, что многие экологические группы растений и животных представлены здесь очень немногими или единичными видами, полностью «оккупирующими» соответствующее экологическое пространство. Это существенно снижает вероятность конкурентных отношений, которые для Арктики характерны в гораздо меньшей степени, чем для более южных широт. Применительно к арктическим растениям Б.Н.Городков говорил даже о принципе «взаимного благоприятствования», приходящего в Арктике на смену конкуренции и позволяющего «сконцентрировать все силы» на противостоянии экстремальным абиотическим условиям. Тем не менее, в арктических тундрах, и особенно на острове Врангеля с его исключительно богатыми флорой и фауной, представлены группы таксономически и экологически близких видов, между которыми складываются различные типы пространственных отношений, от повсеместного совместного существования до взаимного замещения и исключения.

В фауне птиц острова наиболее многочисленна группа относительно сухолюбивых (мезофильных) куликов, собирающих корм, преимущественно, на поверхности дернины и грунта или в их самых верхних слоях и потребляющих широкий круг наземных беспозвоночных. Среди них выделяются близкие по размерам, наиболее многочисленные на острове кулики — камнешарка, тулес и исландский песочник. Почти повсеместно они обитают вместе, имея достаточно высокую численность (рис. 58, а). При этом исландский песочник несколько больше других тяготеет к наиболее каменистым биотопам, тулес — к умеренно увлажненным и слегка переувлажненным суглинистым пространствам, а камнешарка как бы занимает срединное положение. На периферии их общего экологического ареала существуют зоны, в которых присутствует только один из трех видов (исландский песочник — на каменистых вершинах, тулес — на сухих голых суглинистых поверхностях, камнешарка — на песчано-галечниковых косах), но они незначительны, и в целом преобладают ситуации, когда все три вида достаточно обильны. Прочие же мезофильные кулики (гемиарктическая бурокрылая ржанка и эваркты, находящиеся на пери-

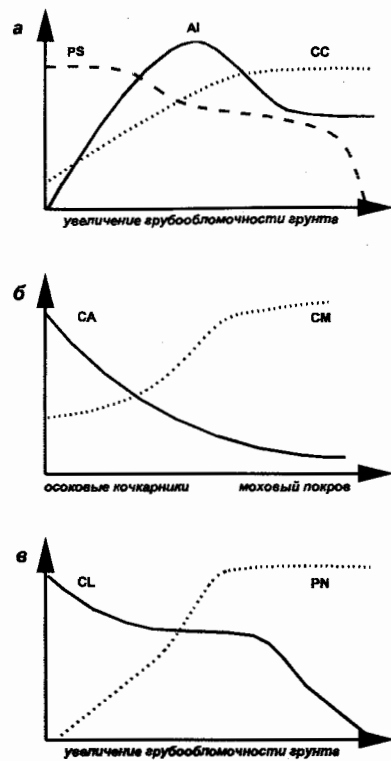


Рис. 58. Биотопическое распределение экологически близких видов птиц на о-ве Врангеля:

а — сухолюбивые кулики (PS — тулес, AI — камнешарка, CC — исландский песочник), б — влаголюбивые кулики (CA — чернозобик, CM — дутыш), в — смешанноядные наземные воробьиные (CL — лапландский подорожник, PN — пуночка)

нозобика и дутыша сохраняется та же самая система отношений, точнее на острове Врангеля они сохраняют тот же тип пространственных отношений, что свойственен им в области оптимума. Смешанноядные же воробьиные, пуночка и лапландский подорожник имеют практически полностью разобщенные топические диапазоны. Приближаются к этому и эвартктические сухолюбивые кулики, у которых в местах их совместного обитания, как, например, в районе м. Якан, хорошо разобщены зоны относительно высокого обилия. Камнешарка свойственна, главным образом, прибрежным местообитаниям, исландский песочник — горным, а тулес приурочен к умеренно увлажненным участкам пятнистых тундр.

Таким образом, для групп экологически близких эвартктических птиц налицо более широкая степень перекрывания топических диапазонов в арктических тундрах, по сравнению с субарктическими.

Подобные отношения у беспозвоночных изучены гораздо хуже, чем у птиц и, кроме того, крайне скудны подобные данные по другим районам, пригодным для сравнения. Тем не менее, на острове прослеживаются достаточно очевидные закономерности соотношения топических диапазонов близких видов. В каждой подобной группе, объединяющей принадлежащих к одной жизненной форме таксономически близкие (чаще всего принадлежащие к одному роду) виды, выделяется один, характеризующийся наиболее широким распространением и являющийся, по существу, убиквистом. Его пространствен-

ферии ареала) характеризуются гораздо меньшими уровнями обилия и ограничены в своем распространении не столько биотопически, сколько чисто пространственно — населяют далеко не все пригодные местообитания ввиду невысокого общего обилия. Они довольно редко встречаются совместно (чисто из-за малой вероятности совпадения населенных участков) и распределены как бы отдельными пятнами, на фоне сплошного распределения трех ведущих форм.

Пример постепенного замещения дают влаголюбивые кулики — чернозобик и дутыш, близкие по размерам и характеру кормления. Одинаковым образом реагируя на изменения увлажненности и степени развития растительного покрова, они отличаются реакцией на характер растительности. Максимум обилия чернозобика приходится на сырые кочкарники, а дутыша — на также сырые урочища, но с переувлажненной моховой дерниной (рис. 58, б). При этом на всем общем диапазоне виды встречаются совместно, хотя и в разном обилии.

Близка и ситуация с двумя многочисленными наземными смешанноядными воробьиными — пуночкой и лапландским подорожником (рис. 58, в), у которых, правда, несколько шире зона, где они встречаются в примерно равном обилии. Кроме того, на концах общего градиента условий обитает только один из них: пуночка — в каменных россыпях, лапландский подорожник — в кустарниках. В наиболее же увлажненных моховых урочищах отсутствуют оба вида.

Сравнивая описанные ситуации с отношениями этих же видов в северных субарктических тундрах Чукотки, отметим следующее. У гемиарктических влаголюбивых куликов, чер-

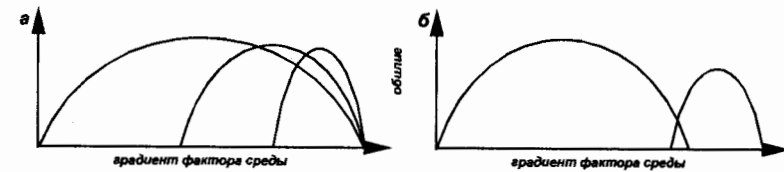


Рис. 59. Основные формы топических отношений близких видов наземных беспозвоночных: а — последовательное наложение топических диапазонов; б — замещение широко распространенного вида на концах градиентов средовых факторов

ные отношения с более узко распространенными видами по отдельным средовым факторам могут принимать две основные формы — последовательного «наложения» экологических ареалов и замещения на концах градиентов (рис. 59).

Первая характерна для групп, члены которых различаются своим отношением к теплообеспеченности и образуют некоторое подобие рядов по этому фактору, в которых топический диапазон наиболее требовательного к теплу вида включается в таковой менее термофильного. Такие «последовательности» демонстрируют пауки-волки (широко распространенный *Alopecosa mutabilis* — более требовательный к теплу *A. hirtipes* — термофильный *A. pictilis*), питающиеся на злаках цикадки (*Hardya youngi* — *Streptanus marginatus* — *Acathysanella proguga*), листоеды (*Chrysolina subsulcata* — *Ch. arctica* и *Ch. brunnicornis*) и другие группы.

Вторая форма наиболее часто наблюдается в связи с градиентом увлажнения, когда широко распространенный вид-убиквист замещается близким видом в наиболее сырых биотопах. Такие пары образуют клопы-прибрежники (убиквист *Calacanthya tribomi* — гигрофил *Chiloxanthus stellatus*), пауки-линофииды *Hilaira gertschi* — *H. vexatrix* и другие. С другими факторами связаны подобные же отношения широко распространенного паука *Erigone psychrophila* и замещающего его на поймах *E. articola*, жухелицы-убиквиста *Pterostichus pinguedineus* и единственного представителя рода на щебнистых карбонатных склонах *Pt. kaninensis*.

В наиболее разнообразных группах может быть одновременно выражено несколько подобных, связанных с разными факторами, последовательностей, имеющих, к тому же, разную форму. Так, в роду жухелиц *Pterostichus* топический диапазон очень широко распространенного эвартктического *Pt. pinguedineus* включает в себя последовательно «вложенные» один в другой диапазоны гемикриофильного *Pt. nigripalpis* и термофильного *Pt. rubripes*, а также экологический ареал гемигигрофильного *Pt. ventricosus*, населяющего слабо увлажненные биотопы. В сырых местообитаниях *Pt. pinguedineus* замещается гигрофильным *Pt. agonus*, а на карбонатном щебне уже упоминавшимся *Pt. kaninensis*.

В общем, у наземных беспозвоночных мы сталкиваемся с большей, чем у птиц биотопической дифференцированностью. При сохранении такой типичной в арктических тундрах особенности, как очень широкое распространение отдельных эвартктических форм, регулярно наблюдается и взаимное замещение видов, проявляющееся, правда, только на концах градиентов дифференцирующих факторов. У птиц же мы можем наблюдать только первую, описанную для беспозвоночных форму топических отношений, если поставить в ряд влаголюбивых куликов наиболее гигрофильного американского бекасовидного веретенника, населяющего только заболоченные моховые урочища, а в ряд смешанноядных воробьиных — связанную с кустарниками чечетку. Случаев же явного полного разделения экологического пространства между двумя и более видами среди птиц нет.

Тем не менее, топические отношения в близких группах птиц и наземных беспозвоночных оказываются более сходны между собой при их сопоставлении с таковыми у цветковых растений. В силу исключительно высокого богатства и гетерогенности флоры, а также разнообразия природных условий острова, включающих все мыслимые сочетания средообразующих факторов, число которых для растений к тому же больше, чем для животных (нивальность, химизм почв), обуславливает достаточно высокую степень флористической дифференциации. Во всяком случае, последняя гораздо сильнее выражена, чем, например, в районе бух. Марии Прончищевой. Важно, что это выражается не только в обособлении гораздо более здесь многочисленных и разнообразных групп стено-топных видов, связанных со специфическими условиями, но и в том, что достаточно обычные для подзоны экогруппы и биоморфы растений часто представлены здесь несколькими обычными видами, которые делят между собой экологическое пространство, образуя замещающие друг друга пары и группы видов.

Широкое распространение местообитаний как равнинного, так и горного типа, обуславливает наличие множества пар очень близких видов, один из которых «равнинный», другой — «горный» (петрофил), замещающих друг друга в зависимости от характера грунта. Примерами подобных пар (первый вид «равнинный», второй — петрофил) могут служить камнеломки *Saxifraga caespitosa* — *S. monticola* и *S. platysepala* — *S. setigera*, мелколестники *Erigeron muirii* — *E. compositus*, астрагалы *A. tolmazevii* — *A. tugarinovii*, костры *Bromus arcticus* и *B. pumpellianus*. Совместное нахождение членов этих пар в подзоне арктических тундр вовсе не является обычным, и его возникновение на острове имеет исторические причины. В данном случае «виновата» гетерогенность его флоры, вобравшей в себя как широко распространенные равнинные (шельфовые), так и континентальные горные элементы берингийского происхождения.

Разнообразие горных пород, в частности одинаково широкое распространение кислых сланцев, карбонатных песчаников и чисто карбонатных пород (известняков, мергелей и мраморов), при их чередовании, особенно выраженном в центральных районах острова, служит причиной образования замещающих пар близких кальцефитных и некальцефитных (в том числе и ацидофильных) видов. Так, обычные на нейтральных и кислых субстратах остролодочник *Oxytropis czukotica*, ивка *Salix phlebophylla* и дриада *Dryas integrifolia* замещаются на известняках очень близкими *O. gorodkovii*, *S. rotundifolia* и *D. punctata*. Представлены на острове и более обычные для арктических тундр пары близких видов, замещающих друг друга по фактору увлажнения, как мезо- и гемигигрофильные осока *Carex lugens*, арктополевица *Arctogrostis arundinaceae*, зубровка *Hierochloa alpina* и гигрофильные *C. stans*, *A. latifolia*, *H. pauciflora*. Надо упомянуть и подобные же пары, образующиеся в связи с различиями засоленности субстрата, что характерно для приморских районов: виды «пресных грунтов», такие как звездчатка *Stellaria crassifolia*, камнеломка *Saxifraga hyperborea*, ива *Salix arctica* замещаются на побережье близкими к ним, но галофильными видами — *Stellaria humifusa*, *Saxifraga arctolitoralis*, *Salix ovalifolia*. Вспомним также уже упоминавшиеся эндемичные для острова экологические расы и подвиды.

Обратим внимание, что в большинстве названных выше случаев речь идет не о замещении одного вида другим на концах градиентов каких-либо факторов, подобно описанному для беспозвоночных, а об их равномерном распределении вдоль этих градиентов, то есть о делении экологического пространства на более или менее равные части. Наряду с характерными и для беспозвоночных формами топических отношений, представленными на рис. 59, у растений, таким образом, реализуется и третья форма, принципиальная схема которой дана на рисунке 60.

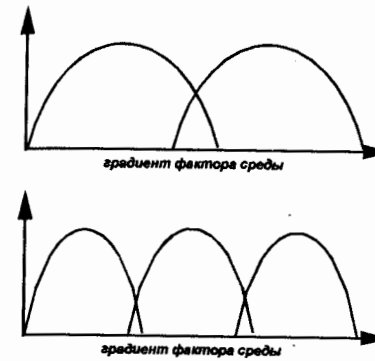


Рис. 60. Принципиальная схема топических отношений в парах (вверху) и рядах (внизу) замещающих видов, при равномерном делении экологического пространства

В примерах с галофитами и видами «пресных» грунтов данная равномерность имеет чисто экологический смысл (площади биотопов с засоленными грунтами крайне ограничены и не идут ни в какое сравнение с остальными), но в других случаях она приобретает и соответствующее пространственное выражение, когда сопоставимы площади распространения замещающих видов. Это приобретает особую значимость, когда дело касается важнейших эдификаторов растительного покрова, таких, например, как дриады. В некоторых особо разнообразных таксонах выражено по несколько пар и рядов подобных описанным, формирующихся в связи с разными факторами, в результате чего образуется достаточно сложная «сетчатая» система деления экологического пространства, свойственного таксону. Таковы лапчатки, крупки, маки, некоторые группы злаков, а также четыре вида дриад. Наиболее же выдающийся пример дают одуванчики секции *Arctica*, представленные на острове 10 видами (в том числе пятью эндемичными). Все они очень близки и часто трудно различимы, органофобны и населяют разнообразные местообитания с незадернованными грунтами. При этом каждый из них характеризуется своим уникальным сочетанием степени ксерофильности, петрофильности, кальцефильности и хионофильности, так что в результате их топические ниши достаточно хорошо различаются и пересекаются лишь частично (табл. 7).

Таблица 7

Отношение одуванчиков (*Taraxacum*) секции *Arctica* к основным факторам среды

Вид	Сухость	Каменность	Известковистость	Нивальность
<i>arcticum</i>	0	0	0	+
<i>pseudoplatylepium</i>	0	0	+	+
<i>uschakovi</i>	0	0	+	+
<i>wrangelicum</i>	0	+	+	+
<i>alaskanum</i>	0	+	—	+
<i>sibiricum</i>	+	+	—	+
<i>tolmaczevii</i>	0	—	+	—
<i>hyparcticum</i>	0	+	+	0
<i>phymatocarpum</i>	+	+	+	—
<i>nanaunii</i>	+	+	—	—

Отношение к факторам: + — положительное, 0 — нейтральное, — — отрицательное

В общем, сосудистые растения демонстрируют следующую ступень биотопической дифференциации, по сравнению с птицами и наземными беспозвоночными. Помимо форм отношений, свойственных группам близких видов последних, растения дают и многочисленные примеры равномерного распределения членов таких групп вдоль градиентов экологических факторов или в образуемом ими экологическом пространстве. Помимо

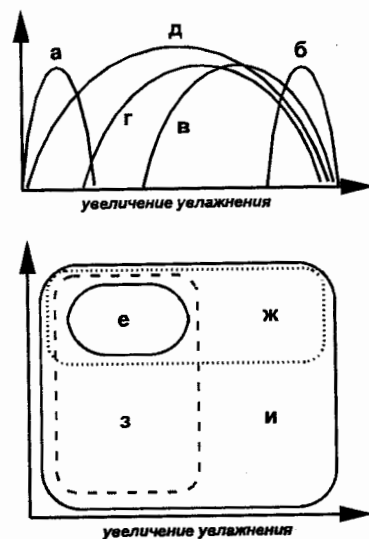


Рис. 61. Соотношение топических диапазонов мхов родов *Polytrichum* (вверху) и *Hypnum* (внизу) на о-ве Врангеля (по данным О.М. Афонинной (1994):

а — *P. piliferum*, б — *P. strictum*, в — *P. jensenii*, г — *P. hyperboreum*, д — *P. juniperinum*, е — *H. epressiforme*, ж — *H. revolutum*, з — *H. procerrimum* и *H. vancheri*, и — *H. bambergeri*

ставителями которых являются, например, роды *Hypnum* и *Polytrichum*. В подобных группах, включающих по несколько видов, реализуются системы топических отношений, связанные с одним или несколькими факторами среды, более сходные с таковыми у беспозвоночных. То есть, при разной ширине и степени пересечения топических диапазонов, в каждой группе имеется один вид, диапазон которого перекрывает или почти перекрывает все остальные (рис. 61).

Таким образом, в разных таксонах, мы обнаруживаем различные формы топических отношений экологически и таксономически близких видов, которыми в принципе исчерпывается все их возможное разнообразие и которые можно обнаружить практически повсеместно. Иное дело — частота той или иной формы и степень ее специфичности для той или иной группы организмов. Так, система отношений, при которой два или более вида встречаются почти повсеместно, при высоком обилии, характерна лишь для птиц, а равномерное деление близкими видами экологического пространства — только цветковым растениям. Остальные же формы: с последовательным «наложением» топических диапазонов и с неравномерным замещением на концах градиентов встречаются во всех рассмотренных группах, включая наземных позвоночных и листовые мхи. Эти формы очевидно и следует считать преимущественно характерными для арктических тундр, в отличие от южных районов, где более регулярным становится равномерное распределение видов в экологическом пространстве. Широкое распространение последнего у цветковых растений острова — еще одна его особенность, обусловленная богатством и гетерогенностью флоры и сближающая остров с типичными тундрами.

высокого биотопического разнообразия это связано и с уникально высоким видовым богатством флоры и особенно некоторых ее отдельных групп (маки, лапчатки, дриады, одуванчики), которые в основном и дают примеры относительно равномерного деления экологического пространства. Для сравнения укажем, что в районе бухты Марии Прончищевой, на востоке Таймыра, дриады и лапчатки представлены всего одним видом, одуванчики — двумя, маки — тремя, то есть, собственно говоря, этим видам там «нечего делить», в отличие от о-ва Врангеля, где обилие близкородственных видов способствует сужению их топических диапазонов.

Следует, однако, упомянуть и об отмеченных на острове обратных явлениях, близких к «экологическому высвобождению», то есть более широкому распространению в отсутствие конкурентов. Подобным образом ведут себя на острове некоторые чукотские горные виды (*Claytonia arctica*, *Saxifraga monticola*), освоившие на острове гораздо более широкий круг биотопов, при том, что комплекс подобных видов острова беднее чукотского, и многие экологически близкие к названным виды сюда не проникли (Юрцев, 1987).

Наконец, следует вспомнить и о мхах, среди которых также представлены группы более или менее обычных, близких друг к другу видов, характерными пред-

Пространственные различия биотопического распределения растений и животных

Как мы уже могли убедиться, остров Врангеля по своей территории весьма разнороден, и разнообразием своих ландшафтов он скорее напоминает «маленький материк». Во всяком случае, наряду с морфоструктурными, на нем выражены и климатические секторные и зональные различия. Все, что мы до сих пор сказали об особенностях распределения видов в ландшафтах, в полной мере относится к центральным и южным районам острова, то есть районам, относимым к южной полосе подзоны арктических тундр и к континентальному сектору острова. Более того, многие сходятся на том, что внутренние котловины острова вообще следует считать экстразональными участками ландшафтов субарктического характера.

Помимо сказанного, для этих наиболее теплых континентальных районов острова Б.А. Юрцевым отмечены еще некоторые черты, отличающие их от прочих арктических тундр. Во-первых, ряд видов растений, являющихся хионофилами, но в арктических тундрах активно выходящих на плакоры, здесь так и остаются преимущественно приуроченными к нивальным биотопам. Это камнеломки *Saxifraga hyperborea* и *S. tenuis*, лютик *Ranunculus nivalis*, мелкий арктический злак *Phippsia algida*, а главное — ивка *Salix polaris*, присутствие и обилие которой на плакорах считается индикатором подзоны. С другой стороны, здесь достаточно обильны и широко распространены в ландшафте виды, которые, в пределах подзоны, например, на Таймыре, малочисленны, обладают узким топическим диапазоном, а то и отсутствуют — арктополевица *Arctogrostis arundinacea*, синюха *Polemonium boreale*, полынь *Artemisia borealis*, валериана *Valeriana capitata*, осока *Carex misandra*. Много аналогичных примеров можно найти и среди наземных беспозвоночных — широкое распространение ряда долгоносиков, клопов и цикадок, при том, что, например, такой типичный арктический паук как *Collinsia spetsbergensis* строго ограничен здесь пойменными биотопами. Все это представляет достаточно много свидетельств о сходстве с более южными районами тундровой зоны, а Б.А. Юрцевым объясняется не столько климатическими особенностями, сколько историческими причинами.

По представлениям Б.А. Юрцева, также считающего остров, безусловно, относящимся к подзоне арктических тундр, характер реакции на сходные климатические и связанные с ними условия может быть различным в разных географических популяциях одного и того же вида, в зависимости от того, в каких исторических условиях проходил процесс их адаптации и освоения арктической среды. Иными словами, по этим представлениям, популяции ряда видов оказались здесь более «закаленными», чем скажем на Таймыре, тогда как другие — наоборот.

Обратимся, однако, к наиболее суровым восточным равнинным районам острова, где мы сталкиваемся с совершенно иной ситуацией. Статус тех видов растений, которые мы назвали в качестве необычно активных для подзоны, здесь ничем не отличается от такового в других ее районах. Ограниченные же в центре и на юге острова нивальными биотопами хионофильные элементы, опять-таки, как и в других районах подзоны, вполне активны на водоразделах, где *Salix polaris*, как ей и положено, входит в число доминант. Упомянутый высокоарктический паук *Collinsia* распространен здесь повсеместно, также ведут себя и эвартктические листоед *Chrysolina septentrionalis* и совка *Xestia brachyptera*, имеющие гораздо более узкие топические диапазоны в центре и на юге острова. Максимально широкий экологический ареал свойственен здесь и стафилину *Micralymma dicksonii*, населяющему почти все типы местообитаний. Многие же другие виды, в том числе такие убиквисты южной полосы, как жужелица *Pterostichus pingudineus* и стафилин *Tachinus brevipennis*, оказываются здесь ограниченными речными долинами и практически не выходят за их пределы в водораздельные биотопы.

Фактически, при сравнении выраженных на острове южной и северной полос арктических тундр, мы сталкиваемся с вполне типичными различиями зонального характера, сопровождающимися такими характерными явлениями, как смена стадий у видов. То есть, все-таки приходится признать, что дело здесь именно в климатических (мезоклиматических) различиях, предопределенных орографией острова. Если его южные и центральные районы демонстрируют целый ряд черт более свойственных типичным тундрам, то на востоке отлично выражены все те особенности биотопического распределения, о которых, например, писала Н.А. Матвеева (1979) применительно к флоре окрестностей бух. Марии Прончишевой — широкое, почти повсеместное, распространение ведущих видов, стирающее различия видового состава разных местообитаний.

* * *

Суммируя все вышесказанное, можно заключить, что общий характер биотопического распределения видов на острове Врангеля теснейшим образом связан с их зональным характером, т.е. принадлежностью к той или иной широтно-ландшафтной группе. В качестве основной характерной черты следует выделить *расширение эварктическими видами своих топических диапазонов до пределов, неизвестных в более южных зональных подразделениях*, одним из следствий которой является отсутствие элементов индикаторных для собственно зональных (плакорных) условий, каковые обычно представлены в биоте умеренных широт. Вполне возможно, что дальнейшие исследования биотопического распределения таких групп, как ногохвостки, почвенные клещи, споровые растения, позволят в качестве второй подобной черты выделить и тенденцию к проникновению полизональных форм, связанных с прибрежными и каменистыми биотопами в зонально-специфичные местообитания⁸.

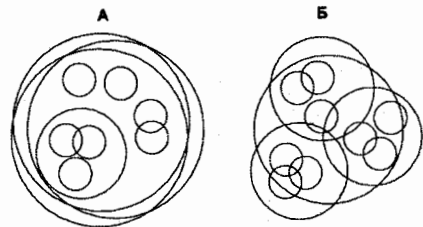


Рис. 62. Принципиальная схема взаимного расположения биотопических диапазонов видов в арктических (А) и типичных тундрах (Б)

а соответственно почти полностью или в очень значительной степени перекрываются (рис. 62); «Под сенью» этих видов существует гораздо более многочисленная группа с очень узкими топическими диапазонами, состоящая преимущественно из «южных» элементов, реликтовых форм, неэндемиков, а также стенотопных и находящихся на периферии ареала эварктов. Самую же малочисленную группу составляют виды со средними по ширине топическими диапазонами, представленные некоторыми эварктами и гемиполарными формами.

⁸ Отдельные примеры проникновения относительно полизональных видов в типоморфные биотопы мы можем наблюдать и южнее. Характерный пример — обилие желтой трясогузки (*Motacilla flava*) в типичных и южных тундрах той же Чукотки, которая на протяжении всего своего ареала также связана с интразональными, но болотными и луговыми местообитаниями.

Уже в следующем к югу от арктических тундр зональном подразделении, в северных типичных тундрах, по крайней мере для птиц, мы не видим ничего подобного, что представляется в той или иной мере свойственным и остальным группам. Топические диапазоны большинства наиболее эвритопных видов здесь существенно уже, экологически более четко определены и пересекаются в гораздо меньшей степени (рис. 62). Некоторые формы также характеризуются особо широким распространением, но их меньше, топические диапазоны все-таки уже, чем у подобных видов в арктических тундрах, а главное — они не относятся к числу доминирующих форм, хотя и служат некоторой «связкой» между разными местообитаниями.

На примере птиц арктического побережья Чукотки это выглядит следующим образом. Несколько наиболее широко распространенных в ландшафте видов (или пар или «троек» видов) делят экологическое пространство на небольшое число диапазонов, от 2 до 4, в пределах которых каждый такой вид (пара или «тройка» видов) распространены практически повсеместно, а прочие — преимущественно отсутствуют, так что зоны перекрывания подобных диапазонов относительно малы. При этом каждый такой диапазон соответствует определенному классу экологических условий. Так, лапландский подорожник и чернозобик «маркируют» класс травяных преимущественно кочкарниковых местообитаний, плавунчики и дутыш — сырые моховые полигональные тундры и болота, пуночка — хорошо дренированные, в том числе и каменистые биотопы, пепельная чечетка — кустарники. Прочие виды обладают более узкими топическими диапазонами, которые в большинстве своем «укладываются» в пределы названных выше, наиболее широких. Лишь отдельные формы, как например бурокрылая ржанка, занимают в некотором роде «пограничное» положение — их топический диапазон приходится на область пересечения наиболее широко распространенных видов. В общем можно сказать, что в типичных (северных и средних субарктических) тундрах складывается как бы несколько слегка пересекающихся систем, подобных свойственной арктическим тундрам (рис. 62). Взглянув на ситуацию с иной стороны, можно сказать и по-другому — в арктических тундрах реализуется одна из подсистем топических диапазонов видов, существующих в подзоне типичных тундр, причем та, которая в последних соответствует диапазону наиболее дренированных и каменистых местообитаний с не сплошным растительным покровом.

Из представленных на рисунке 62 двух схем взаимного расположения топических диапазонов видов, первая свойственна на острове птицам, разным группам наземных беспозвоночных, листовостебельным мхам и очевидно лишайникам. Что же касается цветковых растений, то на севере и востоке острова, т.е. в северной полосе подзоны, они также ведут себя согласно этой схеме, но их топические отношения в центре и на юге ближе к ее второму варианту, более свойственному биоте субарктических тундр.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ

В отличие от флоры и фауны, под которыми, как мы говорили, понимаются композиции таксонов, свойственные какой-либо территории, терминами растительность и животное население обозначают совокупность особей или, если быть более точным, совокупность популяций всех совместно обитающих видов растений или животных, сложившуюся на основе имеющихся флоры и фауны, под непосредственным действием на них современных природных факторов.

Подобные совокупности, свойственные определенным местообитаниям и однородные на всем протяжении последних называют *сообществами* растений и животных или же *фито- и зооценозами*.

Существует, однако, точка зрения, что термин сообщество (community) применим только к полному совокупностям всех совместно обитающих организмов, от бактерий до позвоночных, а когда речь идет лишь об организмах какой-либо одной таксономической группы, то следует избегать

его использования, говоря не о сообществах, а о *таксоценозах*. Эта терминологическая проблема особо остро стоит в зоологии, в которой, как правило, изучаются не все животные в комплексе, а отдельные их группы — птицы, млекопитающие, наземные и почвенные беспозвоночные. Термин «сообщество» или «биоценоз», подразумевает наличие достаточно определенных функциональных связей между его членами, т.е. популяциями слагающих его видов. В то же время, например у совместно обитающих птиц, наиболее значимые подобные связи существуют, как правило, не между собой, а с другими группами организмов — насекомыми и т.д. По этой причине для совокупностей популяций птиц и других групп животных более корректно использовать иные термины, например, *ассамблеи*. Группы же экологически близких видов животных, занимающих в сообществе сходное положение и выполняющих близкие функции, принято называть *гильдиями*. Так, например, в ассамблеях тундровых куликов могут быть представлены гильдии мезофильных поверхностно кормящихся видов (ржанки), влаголюбивых зондирующих видов.

Изучающие растительный покров ботаники, как правило, одновременно рассматривают более широкий круг таксонов, чем зоологи и более «спокойно» говорят о растительных сообществах или фитоценозах по отношению к совокупностям лишайников, мхов и сосудистых растений, т.е. всех растительных макроформ. При этом в растительном покрове принято различать совокупности видов, принадлежащих определенным таксонам или жизненным формам, которые называют *синузиями*, говоря о синузиях зеленых мхов, кустарничков. Однако, в ботанике также имеются ограничения на использование термина сообщество (фитоценоз), хотя и несколько иного плана. Фитоценозами признаются такие единицы растительного покрова, в которых достаточно значимы прямые взаимодействия между растениями, существуют выраженные эдификаторы (виды, определяющие основные свойства сообщества и условия обитания для других его членов). Как правило, подобные единицы характеризуются более или менее высокой сомкнутостью. Все же остальные, разреженные совокупности растений, относятся к иным категориям — агрегациям, семиагрегациям.

В общем, для того, чтобы избежать терминологической и смысловой путаницы, а также некорректного использования таких терминов, как сообщество, фитоценоз, лучше всего использовать относительно нейтральный термин *группировка*, обозначая им любые совокупности организмов, обитающих в пределах одного местообитания (экотопа). Помимо видового состава и общего числа видов (видового богатства), группировки растений и животных характеризуются многими другими признаками — показателями общего обилия, количественным соотношением разных видов и их групп, особенностями пространственной структуры.

Помимо обозначения совокупностей особей растений и животных определенного экотопа, т.е. группировок растений и животных, термины растительность и животное население принято употреблять и в более широком смысле, применительно к целым ландшафтам, географическим областям. В этом случае под растительностью и животным населением понимается совокупность не особей и популяций, а совокупность группировок растений или животных. Соответственно, растительность и (или) животное население подобных областей и характеризуется набором, распространением и соотношением в ландшафтах группировок разных типов, образуемыми ими комплексами и сочетаниями.

Как правило, из контекста достаточно ясно, в каком именно смысле используются понятия растительность и животное население, и, в силу традиций, вряд ли стоит отказываться от этой их двойственности, имея однако в виду принципиальные различия этих двух смыслов.

Ниже мы рассмотрим основные особенности отдельных, наиболее типичных и интересных, вариантов группировок растений и животных арктических тундр, равно как и образуемые ими сочетания, предварив это небольшим обзором основных компонентов растительности и животного населения подзоны.

Основные компоненты растительного покрова и животного населения

Значимость тех или иных видов или групп видов растений и животных в растительном покрове и животном населении оценивается по их численности, распространению, эдификаторной роли. А соответственно, в числе наиболее значимых компонентов растительности или животного населения могут оказаться представители групп отнюдь не самых богатых видами, т.е. не тех, которые занимают ведущие позиции во флоре и фауне.

В целом, высокая ценотическая значимость небогатых видами групп может быть представлена как весьма типичное явление для тундровой зоны, в целом, очень хорошо выраженное в подзоне арктических тундр. В качестве примеров можно упомянуть не-большой по числу видов род дриад, представители которого доминируют во многих типах растительных группировок, а также воробьиных, преобладающих численно среди птиц в большинстве биотопов, хотя и представленными единичными видами. Все это позволяет нам выделить сравнительно небольшое число компонентов растительных и животных группировок, из которых они в основном и слагаются, и которыми определяются все их основные параметры и особенности.

В растительном покрове тундровой зоны в целом совершенно особую роль играют *мхи*, мощная синузия которых свойственна типичным местообитаниям всех ее подзон и, играя первостепенную эдификаторную роль, служит тем общим признаком, который собственно и позволяет объединить такие достаточно разные зональные подразделения, как южные, типичные и арктические тундры, в одну зону. В арктических тундрах, на протяжении которых происходит переход к полярным пустыням, значимость мхов не столь велика, как в южной части зоны. Повсеместно распространены первично голые грунты, но в большинстве развитых фитоценозов мхи сохраняют свою эдификаторную значимость, да и там, где на первый взгляд абсолютно преобладают сосудистые растения, они нередко, в большинстве своем «сидят» во мху.

Роль моховой синузии в формировании растительного покрова и условий обитания для других растений и прочих организмов двояка. С одной стороны, они тормозят термокарстовые процессы, препятствуют иссушению грунта, сохраняя накопленную в толще дернины влагу, служат вместилищем для корневищ многих видов растений, предохраняя их от снежной корразии, а также средой обитания для многих видов беспозвоночных. С другой же, моховая дернина существенно замедляет прогрев грунта, препятствует прорастанию семян органобобных растений, создает кислую среду, также препятствующую произрастанию многих видов растений и обитанию части беспозвоночных.

В принципе, именно сокращение мощности моховой дернины и общего покрытия мхов, наблюдаемое в арктических тундрах, приводит к обогащению флористического состава за счет, главным образом, органобобного разнотравья. Из-за чего именно в этой подзоне наиболее распространены типичные для нее особо красочные разнотравные группировки, крайне ограниченные в своем распространении южнее, где на водоразделах безраздельно господствуют мхи.

Говоря о синузии мхов, как о факторе, обеспечивающем общность тундровой зоны, интересно заметить, что среди тундровых мхов выделяется несколько видов (*Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens* и др.), являющихся основными образователями моховой дернины во всех трех ее подзонах, чем дополнительно подчеркивается единство тундровых ландшафтов.

Что же касается лишайников, с господством которых, наравне со мхами, часто ассоциируется представление о тундровой растительности, то они хотя присутствуют практически повсеместно, но их ценотическая роль в большинстве случаев невелика. Гораздо более характерны лишайники для полярных пустынь, где они являются господствующей группой растений. В тундрах же, в том числе и арктических, лишайниковые группировки характерны для вершин, каменистых участков и так далее, но никак не для плакорных и близких к ним урочищ. Поэтому то, что типичные тундры нередко все еще называют мохово-лишайниковыми, является, в некотором роде, недоразумением.

Среди сосудистых растений одной из основных групп, слагающих растительный покров тундровой зоны, являются однодольные — осоки, пушицы, ожики, злаки. При этом, если на юге тундровой зоны и в типичных тундрах явно преобладают осоки, будучи более органотрофными и более легко уживающимися со мхами, то в арктических тундрах не меньшую, а то и более существенную роль, в том числе и в достаточно хорошо увлажненных местообитаниях, играют злаки и ожики. Все названные группы, будучи преимущественно дерновинными и корневищными растениями, наряду со мхами входят в число основных дернинообразователей. Повсеместная высокая значимость злаков и осок (роль пушиц пространственно более ограничена — их дернинообразующая роль значительна лишь в условиях высокого увлажнения) определяется еще и тем, что среди обеих групп мы находим полный спектр экологических групп по отношению к увлажнению — одному из ведущих в тундровой зоне фактору дифференциации среды обитания. Так, на острове Врангеля подобные спектры злаков и осок ограничены гигрофильными *Arctophila fulva* и *Carex stans*, с одной стороны, и весьма ксерофильными степными *Poa arctosteporum* и *Carex obtusata* с другой. Первые формируют дернину в хорошо увлажненных биотопах, а вторые — в степных и степеподобных группировках (см. ниже). С другой стороны, немало видов однодольных имеют весьма широкие топические диапазоны и доминируют во многих местообитаниях, как, например, лисохвост альпийский из злаков или ожика *Luzula confusa*, практически повсеместно входящая в число доминант растительных группировок арктических тундр.

Другой важнейший и характернейший компонент тундровой растительности — кустарнички. В южных и типичных тундрах они также имеют наибольшее ценотическое значение на внеплакорных позициях, где, помимо одинаково хорошо распространенных по всем подзонам дриад и ив, представлены и гипоарктическими видами вересковых и брусничных. В арктических тундрах, где абсолютно преобладают криофильные арктоальпийские и арктические виды дриад и ивок, они являются существеннейшим компонентом гораздо большего числа растительных группировок, в том числе и плакорных. Для острова Врангеля особенно характерно широкое распространение дриадовых, осок, осково-дриадовых, разнотравно-дриадовых и прочих группировок, в которых основная роль или одна из ведущих ролей принадлежит видам рода *Dryas*, что в целом весьма типично для северной половины тундровой зоны. Да и вообще, дриады могут быть причислены к важнейшим тундровым группам растений и, будучи весьма характерным и повсеместным компонентом тундровой растительности, вполне могут служить ее эмблемой.

По мнению Б.А. Юрцева, успеху рода *Dryas* в «освоении» арктической среды и «завоеванию» его представителями арктических гор и равнин способствуют следующие его особенности:

1. Обильная семенная репродукция, анемохория (распространение семян ветром), успешное семенное возобновление как на минеральном, так и на органическом субстрате, хорошая приживаемость крупных проростков.
2. Жизненная форма стержнекорневого или стержнепридаточно-корневого летнезеленого растения (с непадающими листьями) простратного или подушковидного кустарничка, образующего

плотные или рыхлые куртины. Эти биоморфологические особенности позволяют взрослым растениям занимать участок до 60—100 см в поперечнике и удерживать его в течение многих десятков лет, накапливая гумус и создавая тем самым свою микросреду.

3. Способность к образованию эктоэндотрофной микоризы (несвойственной в целом для семейства розоцветных), что позволяет им произрастать на почвах с органогенным торфяным горизонтом (растут даже на кочках пушицы), получая питание с помощью гриба-симбионта.

4. Симбиоз с азотфиксирующими миксомицетами, приводящий к образованию корневых клубеньков, типа ольховых, и обеспечивающий питание на голых минеральных субстратах, благодаря чему дриады нередко входят в число пионеров при зарастании щебнистых особей, территорий освободившихся от льда¹.

5. Высокая экологическая пластичность, выражающаяся в способности видов этого рода осваивать самые разные биотопы, от валиков полигональных болот до бесснежных щебнистых вершин, как это свойственно во многих районах для *D. punctata*, а в арктической Канаде и для *D. integrifolia*, где она является единственным представителем рода. Там же, где совместно произрастает до 5 видов дриад, они делят экологическое пространство таким образом, что мест без дриад практически не остается.

Помимо дриад существенный вклад в формирование растительных группировок арктических тундр, в том числе и преимущественно кустарничковых, вносят разнообразные виды кустарничковых ивок, которые распространены не уже дриад и также принимают участие в сложении самых разнообразных фитоценозов, хотя и не столь часто являются эдификаторами каких-либо группировок. Особо следует отметить один из самых мелких видов этого рода — *Salix polaris*, который является фактически единственным из кустарничков постоянным компонентом высокоарктической растительности.

Особо велика значимость этого вида как раз в арктических тундрах, в пределах которых, в Сибири, он является убиквистом, населяя в значительном обилии практически все основные типы местообитаний, чему, в частности, способствует отсутствие или малочисленность гипоарктических кустарничков и кустарничков. Проникает *Salix polaris* и в полярные пустыни, где, однако, не цветет, а размножается исключительно вегетативным способом.

Столь дальнему проникновению на север, в зону весьма экстремальных условий, где отсутствуют иные виды, кустарнички способствуют особенности произрастания этого вида. Он образует разветвленные корневища, пронизывающие как дернину, так и пятна обнаженного суглинка, а его надземные побеги едва выставлены над поверхностью дернины или грунта. Безразличен вид и к химизму субстрата — селится даже на элювии гранита. Особенно массовое произрастание *Salix polaris* свойственно местам долгого лежания снега. При хорошем увлажнении и надежном снеговом укрытии он селится и на обнаженных субстратах.

На острове Врангеля, как, кстати, и в Канаде, распространение этого вида несколько уже, чем в континентальной Сибири — здесь он характеризуется наиболее хорошо выраженной хионофильностью. В центральных районах острова *Salix polaris* вообще имеет второстепенное значение и отсутствует на многих позициях, что дало основание Б.А. Юрцеву (1987) говорить о принципиальных различиях растительного покрова острова и других районов арктических тундр Евразии, где это один из характернейших компонентов зональных пятнистых и полигональных тундр. В качестве причин подобных различий рассматривались исторические факторы. Однако, впоследствии оказалось, что на северной равнине острова, т.е. в наиболее типичных арктотундровых условиях, статус этого вида, его распространение и роль в растительных сообществах абсолютно идентичны таковым на Таймыре и в других районах.

Из представителей прочих семейств единственный значимый в арктических тундрах кустарничек — кассиопея (*Cassiope tetragona*), очень характерная для арктических тундр Гренландии, в Евразии распространенная преимущественно в Гипоарктике. Нередкие на острове Врангеля, образуемые ею группировки являются здесь единственным их типом с доминированием гипоарктического кустарничка и представляют собой как бы анклав типичной растительности горных районов материковой Чукотки.

В отличие от кустарничков, особенно ив, ценотическая роль которых возрастает от

¹ Это, в частности, явилось причиной господства дриад в позднеплейстоценовой приледниковой растительности.

южных районов тундровой зоны к подзоне арктических тундр, кустарники для последней вообще не характерны. Существенной роли они, как правило, не играют, нередко отсутствуют, а если и есть, то представлены простратными (стелющимися) формами. Остров Врангеля представляет собой в этом плане исключение. Единственное, что сближает его со всеми остальными арктотундровыми районами, это отсутствие весьма характерных для южных и типичных тундр березок и ольхи. Что же касается кустарниковых ив, то они играют достаточно важную ценообразующую роль в центральных, западных и южных районах острова, где представлены не только простратными, но и гемипростратными, а также даже ортотропными (прямоходящими) формами.

Особо интересным фактом является то, что такой обычный для типичных и южных тундр вид кустарниковых ив, как *Salix glauca*, является доминантой в ряде сообществ южного побережья о-ва Врангеля, где имеет исключительно простратную форму и замещает дриады и кустарничковые ивы. Подобная форма, описанная в качестве самостоятельного подвида, помимо острова Врангеля известна также по изучению Гренландии (!) Ее подвидовой (а возможно и видовой) статус подтверждается тем, что в центральных районах острова она сосуществует с гемипростратными и ортотропными ивами, в том числе и типичными *Salix glauca*, продолжая оставаться стелющейся.

Ну и, наконец, из крупных ценотически значимых групп тундровых растений, остались двудольные травы, которые наиболее разнообразны по числу видов, но на юге тундровой зоны в целом особого ценотического значения не имеют, существенно уступая мхам и однодольным. Их роль, однако, резко возрастает в арктических тундрах (в связи с широким распространением оголенных грунтов и меньшим развитием моховой дернины), где они становятся на один уровень значимости с названными группами. Помимо значительного участия в зональных сообществах, где они, все-таки, не относятся к числу основных доминант, двудольные образуют красочные разнотравные луговины, гораздо обычные здесь, нежели в более южных подзонах. Принимают весьма существенное участие в сложении растительного покрова щебнистых поверхностей, хорошо дренированных суглинистых и прочих участков, где не образуется органогенной «подушки».

Помимо рассмотренных групп растений в сложении растительного покрова о-ва Врангеля принимают участие папоротники, которые местами проникают довольно далеко в Арктику (есть на острове Элсмир), хвощи, местами имеющие существенное значение в сырых затененных местах, а также плауновые. При этом из всех арктических островов, только на острове Врангеля, на южных склонах, описаны растительные группировки со значимым участием одного из видов последних — плаунка сибирского (*Selaginella sibirica*).

В целом, говоря о господствующих в растительном покрове острова Врангеля группах растений и их соотношении, мы находим много общего с ситуацией в арктических тундрах Таймыра. Хотя, опять-таки, имеет место ряд особенностей, отличающих остров от других районов подзоны арктических тундр, в частности, от того же Таймыра. Так, из данных приводимой ниже таблицы 8, прежде всего, обращает на себя внимание то, что для острова в целом характерно: 1) повышенное ценотическое значение осок, 2) не только наличие, но и локальное доминирование кустарниковых ив, 3) высокая значимость розоцветных (за счет дриад), 4) повышенное участие в сложении растительного покрова бобовых и сложноцветных, которые входят в число доминант многих группировок, а бобовые даже образуют «свои» почти чисто бобовые группировки.

Эти особенности существенно сближают растительный покров острова с типичными тундрами, но выражены они, преимущественно, в его центральных и южных районах, тогда как северная равнина вполне может быть признана эталоном арктических тундр в рассматриваемом отношении.

Роль наиболее важных групп цветковых растений в сложении растительного покрова тундр Таймыра и острова Врангеля

Таблица 8

Группы цветковых растений	Типичные тундры Таймыра	Арктические тундры Таймыра	Северная равнина о-ва Врангеля	Центр и юг о-ва Врангеля
Злаки	+	+++	++++	++++
Осоки	++++	+	++	+++
Овiesки	+	++++	+++	+++
Ивы кустарниковые	++++	-	-	++
Ивы кустарничковые	++	++++	++++	++++
Березы	++	-	-	-
Гвоздичные	+	+	+	+
Маки	+	+++	+++	+++
Крестоцветные	+	+++	+++	+++
Камнеломковые	+	++++	+++	+++
Розоцветные	++++	++	+++	++++
Бобовые	++	+	+	++
Вересковые	+++	-	-	+
Норичниковые	++	+	+	++
Сложноцветные	++	+	+	++

Данные по тундрам Таймыра приведены по: Чернов, Матвеева, 1978. «-» — отсутствуют, «+» — редки и единичны, «++» — встречаются нечасто, но в интразональных биотопах могут доминировать, «+++» — часто встречаются в зональных местообитаниях, но не в большом обилии, «++++» — широко распространены, доминируют в зональных группировках

В населении беспозвоночных животных принято различать несколько комплексов, соответствующих определенным ярусам почвенно-растительного профиля. В тундровой зоне обычно выделяют три основных подобных комплекса — *эдафический* (почвенный), объединяющий обитателей почвенного слоя, *гемизэдафический*, включающий обитателей растительной дернины, и *эпизэдафический* или *герпетобий*, к которому относят поверхностные формы. Кроме того, возможно выделение и комплекса форм, связанных с травяным ярусом, называемых *хортобионтами*. Одни и те же группы и виды беспозвоночных могут входить в состав разных комплексов, что особенно характерно для разных стадий их развития (личинки — почвенные, имаго — эпизэдафические), но каждый из них сохраняет очевидное своеобразие.

Для тундр в целом типично относительно слабое развитие эдафического комплекса, который, из-за неблагоприятных условий в толще почвы, как бы «притянут» здесь к наиболее прогреваемой поверхности. Особо характерно это для биотопов со сплошной моховой дерниной, препятствующей прогреву почвенных горизонтов. Максимально же развит и распространен на максимальную глубину этот комплекс под луговинными растительными группировками.

От южных тундр к арктическим постепенно редуцируется и комплекс хортобионтов, который хорошо развит на юге зоны, с более или менее густым травостоем, но фрагментарен в типичных и арктических тундрах, в которых свойствен почти исключительно луговины.

Арктические тундры отличаются от типичных тем, что в них особую значимость приобретает эпизэдафический комплекс, что является результатом повсеместного распространения оголенных грунтов. В типичных тундрах наиболее богат гемизэдафический комплекс (гемизэдафон), частично сливающийся с собственно эдафическим, а поверхность дернины уже сравнительно бедна беспозвоночными. В арктических же тундрах, на по-

верхности оголенных грунтов и разорванной маломощной дерниной сосредоточено основное разнообразие беспозвоночных, хотя их биомасса может и уступать таковой гемизафона и эдафона.

Важнейшими составляющими эдафического и частично гемизафического комплекса тундр являются малоцетинковые черви (олигохеты) — энхитреиды и дождевые черви. Последние представлены в тундрах единственным видом — *Eisenia nordenskioldi*. Энхитреиды распространены в тундрах (в том числе и на острове Врангеля) повсеместно и составляют второй по биомассе (после типулид) компонент почвенного населения. Что же касается дождевых червей, то в арктических тундрах их численность невелика, а распространение спорадично. На арктических же островах дождевые черви везде отсутствуют, за исключением лишь острова Врангеля, где найдены в нескольких районах.

Из прочих групп беспозвоночных наиболее значимы в тундровом населении микроартроподы, повсеместно преобладающие по численности и обладающие очень высоким удельным весом в животном населении. Среди них доминирующей группой являются коллемболы, демонстрирующие огромные адаптационные возможности к процветанию в Арктике, где, особенно в подзоне арктических тундр, они представляют особо яркие показатели биологического прогресса (Ананьева, Чернов, 1979; Чернов, Матвеева, 1979). Здесь достигается их максимальная суммарная численность, притом, что число видов в конкретных фаунах равно таковому в лесной зоне. Весьма разнообразны они в экологическом отношении (почвенные, дернинные и подстилочные, эпизафические, а также прыгающие хортобионтные формы) и по трофическим связям — сапрофаги, микофаги, альгофаги, чем обеспечивается их повсеместная высокая ценотическая значимость. Характерная особенность этого класса членистоногих, позволившая занять им подобное положение в высоких широтах — очень значительная холодостойкость, даже холодолюбовость, многих видов, при большом числе хионофильных (снеголюбивых) видов.

Все остальные беспозвоночные часто объединяют в собирательную группу, называемую мезофауной, в которую, таким образом попадают насекомые (кроме коллембол²) и пауки. Бесспорными лидерами в этом комплексе, по обилию и биомассе, являются двукрылые, главным образом хирономиды и типулиды. Так, личинки хирономид составляют основу населения тундровых озер и водотоков острова Врангеля, как и других тундровых территорий. Что же касается наземных сообществ, то в них совершенно исключительное положение занимают типулиды, которые, благодаря обширному комплексу адаптаций, в первую очередь изначальной холодоустойчивости и пластичности жизненного цикла, демонстрируют в тундрах все черты биологического прогресса: высокое таксономическое богатство, широкую адаптивную радиацию, высокую численность, разнообразные ценотические связи, значительную роль в экосистемах (Ланцов, Чернов, 1987).

Во всех подразделениях тундровой зоны типулиды входят в число 4—6 таксонов (нематоды, олигохеты, коллемболы, типулиды), образующих основу биомассы населения беспозвоночных, и только в тундрах (в пределах гумидного пояса) их зоомасса сравнима с таковой олигохет и может превышать последнюю. Везде в тундрах типулиды составляют существеннейшую часть населения как почв и дернины (личинки), так и поверхности (личинки + имаго), но особенно высока их значимость именно в подзоне арктических тундр, где они повсеместно занимают первое место по зоомассе в герпетобии, во многих местах являясь, к тому же, супердоминантами.

Благодаря широкой адаптивной радиации, типулидами освоены практически все разновидности тундровых местообитаний (кроме каменистых и предельно сухих). Они составляют важный компонент населения плакоров (*T. carinifrons*, *T. lionota*), хорошо увлажненных (*T. glaucocinereus*),

² Относимые к классу насекомых на правах подкласса коллемболы, по мнению ряда исследователей, вполне заслуживают выделения в качестве самостоятельного класса.

гидроморфных (*T. celiata*, *Prionocera*) и прочих биотопов. Почти повсеместный высокий уровень их зоомассы является результатом высокого обилия, при крупных размерах и явлении перекрытия поколений (часть личинок, в принципе готовых к окукливанию, остается на дополнительную зимовку, чем обеспечивается запас резерва биомассы на случай неблагоприятного лета с неудачным размножением).

Важно отметить, что, будучи весьма разнообразными по трофической специализации (от микрофитофагов до хищников), типулиды, в частности, составляют в арктических тундрах практически весь комплекс ризофагов.

В числе других групп мезофауны доминирующих в герпетобии и отчасти в гемизафоне арктических тундр — хищные жужелицы, стафилины, пауки-линофииды и пауки-волки. На острове Врангеля, благодаря достаточно высокому разнообразию (по 14—15 видов жужелиц и типулид и более 30 видов пауков) они достаточно равномерно распределены по самым разным местообитаниям, повсеместно входя в число доминант.

Из растительноядных форм наибольшее ценотическое значение принадлежит жукам-листоедам, также освоившим на о-ве Врангеля практически весь спектр местообитаний, включая зональные, где они нередко входят в число доминирующих форм, а также бабочкам, в первую очередь ночным (совки, волнянки), личинки которых почти повсеместно составляют существенную долю биомассы герпетобии.

В отличие от большинства других районов арктических тундр, для острова Врангеля надо отметить и существенное участие насекомых с неполным превращением в формировании наземных группировок беспозвоночных. В первую очередь это касается более или менее равномерно распределенных хищных клопов-прибрежников, а также растительноядных клопов-слепняков, составляющих достаточно значимый компонент герпетобии луговинных и степных местообитаний.

Еще одна яркая особенность населения беспозвоночных острова — широкое распространение цикадок — типичных хортобионтов, связанных со злаковыми травостоями. В арктических тундрах Таймыра они отсутствуют, а на о-ве Врангеля распространены хотя и неравномерно, но достаточно широко. Особенно характерны для зоогенных луговин, а также остепненных и степных участков, в злаковых (но не осочковых!) вариантах которых они могут доминировать в комплексе герпето- и хортобионтов.

В сложении населения птиц тундровых ландшафтов основная роль принадлежит ржанкообразным и воробьиным. Представители третьего важнейшего отряда тундровой авифауны — гусеобразные обильны здесь лишь локально, в специфических биотопах, обуславливающих гнездовые концентрации, в районах массовой линьки.

Совершенно уникально положение, которое занимают в населении птиц тундровой зоны ржанкообразные, как бы полностью или частично замещающие здесь другие, отсутствующие или немногочисленные в Арктике группы. Так, средних размеров кулики по своим биоценотическим функциям могут быть сравнены с дроздами и другими подобными группами. Поморники в значительной степени выполняют функции хищных птиц, ниша всеядных врановых частично «окупирована» чайками. Фактически, тундровая зона и ее северная часть, в особенности, это единственное зональное подразделение, в котором воробьиные не являются абсолютными господствующими в населении птиц, а делят свое господство с другими группами, в первую очередь с куликами.

Тем не менее, воробьиные продолжают играть в тундрах достаточно существенные роли. Для арктических тундр характерна повсеместная высокая значимость смешанноядных наземных воробьиных, представленных на о-ве Врангеля лапландским подорожником и пуночкой. При этом повсеместно высокая ценотическая значимость лапландского подорожника свойственна всем подразделениям тундровой зоны, а пуночка занимает подобное положение лишь в арктических тундрах, полярных пустынях и альпийском поясе.

В южной половине тундровой зоны, помимо смешанноядного наземного лапландского по-дорожника, значимыми компонентами населения птиц из воробьиных являются также гильдии кустарниковых смешанноядных (чечетки), кустарниковых насекомоядных (дроздовые) и наземных насекомоядных (коньки, трясогузки) видов. Все кустарниковые виды в арктических тундрах, по понятным причинам, если и есть, то особой роли не играют. Что же касается наземных насекомоядных, то они местами достаточно обычны в пределах подзоны (коньки) и даже входят в число доминант зональных местообитаний. В Евразии это характерно для западных областей (о. Вайгач, север Ямала), а в Северной Америке для приатлантических районов. В притихоокеанском же секторе эта группа в арктические тундры не проникает. Нет их ни на Новосибирских о-вах, ни на о-вах Банкс и Виктория, ни на о-ве Врангеля, причины чего пока еще мало понятны.

Тундровые кулики также образуют как бы несколько комплексов, имеющих разное значение в разных подзонах. В арктических тундрах несомненное господство принадлежит мезофильным куликам, собирающим корм преимущественно на поверхности грунта и в большинстве своем являющимся эвартками. Более влаголюбивые гемисубтеррафильные, преимущественно, гемиарктические виды составляют ведущий компонент населения птиц субарктических тундр, а в арктических занимают второстепенное положение. Наконец, в арктических тундрах практически незначим или отсутствует комплекс «болотных» и «прибрежных» куликов, имеющий большее значение в типичных тундрах и очень важный в южных тундрах и лесотундровых областях. Сравнительно невысока в арктических тундрах и значимость плавунчиков, которые нередко выступают в качестве супердоминант населения птиц в равнинных районах субарктических тундр.

Население наземных млекопитающих арктических тундр включает три основных компонента, в качестве которых выступают грызуны и зайцеобразные, хищники и копытные. Все они представлены и на о-ве Врангеля, хотя и в несколько обедненном виде.

Островной комплекс грызунов включает всего два вида леммингов. Зайцеобразные отсутствуют, хотя один из видов достаточно широко распространен в Арктике, вплоть до северных районов Гренландии.

Из наземных хищников, кроме песца, на острове обитает лишь крайне малочисленная россомаха. Интересно отсутствие мелких куньих (горностаев), обитающих на многих арктических островах. Крупные наземные хищники (лисица, волк) встречаются эпизодически и особой роли в животном населении не играют.

Комплекс копытных острова (северный олень и овцебык) имеет несколько искусственное происхождение, так как оба вида были интродуцированы, точнее реинтродуцированы человеком, во второй половине текущего столетия. Тем не менее, обитающих на острове копытных нельзя признать чуждыми островным экосистемам, скорее наоборот.

Наиболее существенными отличиями населения млекопитающих острова от более южных тундровых районов является, в первую очередь, отсутствие комплекса насекомоядных зверей (землероек), достаточно многочисленных на юге тундровой зоны. Менее значимые отличия — отсутствие полевков и зайцев, а также обычных в субарктических тундрах Чукотки сусликов и пищух.

Разнообразие растительных группировок

Все разнообразие растительных группировок суши принято объединять в типы растительности, принятые в качестве высших категорий ее классификации. В большинстве систем для них используются привычные (народные) названия — таежный, луговой, степной, болотный, пустынный типы, или же, если используются несколько иные критерии (см. ниже) — древесный, кустарниковый, травяной и другие. В первом случае обязательно фигурирует и *тундровый тип растительности*.

Надо иметь в виду, что в тех системах классификации, где выделяются такие типы растительности, как тундровый, таежный, луговой, болотный, по характеру их распространения и специфичности для тех или иных зональных подразделений, они могут быть разделены на две основные группы. Одни типы в каких-либо зональных подразделениях могут иметь зональную выраженность, то есть распространяться в зональных местообитаниях, определяя тем самым «лицо» данного зонального подразделения. Таковы, например, степной, таежный и другие типы растительности. Вместе с тем, принадлежащие этим типам группировки могут распространяться и далеко за пределы «своих» зон и подзон, по интра- и экстразональным элементам ландшафтов. Другие типы растительности «своих» зон или подзон не имеют, но могут быть представлены в нескольких или во всех зональных подразделениях, по интразональным элементам ландшафтов. Конечно, на протяжении всего зонального диапазона своего распространения они отнюдь не идентичны, но сохраняют свои основные специфические черты, позволяющие объединять их в один тип растительности. Таковы, например, луга (сообщества мезофильных трав), болота. Подобных группировок немало в пределах тундровой зоны, где они подчас занимают обширные площади, не являясь собственно тундровыми.

Б.А. Юрцев в своей статье, посвященной проблемам выделения тундрового типа растительности (1991), говорит о существовании двух альтернативных подходов к выделению высших единиц при классификации тундровой растительности.

Первый подход, которого придерживались Б.Н. Городков, В.Б. Сочава, В.Д. Александрова и другие известные исследователи тундровой растительности, исходит из постулата, что каждая природная зона должна иметь специфический для нее тип растительности, господствующий, по крайней мере, в плакорных условиях³. В соответствии с этим вся плакорная растительность тундровой зоны объединяется в единый тундровый тип растительности, распространенный также в гольцовом поясе зоны тайги и являющийся диагностическим для данной зоны и пояса.

Для выделения группировок, относимых, в рамках рассматриваемого подхода, к тундровому типу растительности, традиционно используются следующие критерии:

- первичное безлесье — отсутствие яруса деревьев (негативный критерий, указывающий на характерную, но не специфичную особенность);
- господствующая биоморфа — кустарники, либо кустарнички, либо мхи, либо лишайники или же любая их комбинация, притом, что из трав наиболее характерны кочкообразующие или подушковидные (альтернативный критерий, подчеркивающий структурную неоднородность тундровой растительности);
- господство в составе сообществ арктических, арктоальпийских (как собственно, так и метаарктических), гипоарктических и аркто-бореальных видов (притом, что на севере две последние группы могут отсутствовать, а на юге первые две быть крайне малочисленными);
- мозаичное сложение, чем, например, отличаются кустарниковые тундры (с чередованием клонов кустарников и группировок без кустарников) от гомогенных тундровых кустарников, хотя тундры (например, цельнопокровные дриадовые) также могут быть достаточно гомогенными.

Представляющая данное направление В.Д. Александрова (1977) определяет тундровый тип растительности как *полидоминантные сообщества гекситотермных и отчасти микротермно-гекситотермных мезофильных, ксеромезофильных и гидромезофильных гипоарктических, арктических и арктоальпийских кустарников, кустарничков, многолетних трав, мхов и лишайников, отличающихся мозаичным сложением и развитых на автоморфных почвах*. Как видим, помимо названных выше критериев, здесь также использован характер доминирования и состав экологических групп. Указание на автоморфные условия формирования тундровой растительности позволяет различать тундры и, нередко очень близкие к ним физиономически, болота, развивающиеся в гидроморфной обстановке (хотя Б.А. Юрцев напоминает о том, что тундровые сообщества могут также присутствовать на гидроморфных аллювиальных почвах). В настоящее время это, пожалуй, одно из наиболее полных и удачных определений тундровой растительности.

³ Неоднократно указывалось (см., например, Матвеева, 1985), что данный постулат таит в себе опасность круга понятий, когда тип растительности определяется через зону, а зона — через тип растительности.

Отметим, что в соответствии с приведенными критериями и определениями, тундровая растительность оказывается разнородной по составу биоморф и по составу зональных (термоклиматических) групп. Что отличает ее от таежной и степной (где господствует одна биоморфа определенного зонального характера), но сближает с пустынной и болотной, также неоднородными по этим признакам.

Второй подход, связанный с традицией, идущей от Брокман-Йероша и Рюбеля, развитый в работах Самбука (1937), Лескова (1947), а в настоящее время развиваемый А.Е. Катениным (1972) и Н.В. Матвеевой (1985), постулирует выделение типов растительности только по господствующей биоморфе. Соответственно тундровые растительные группировки относятся к разным типам растительности — кустарниковому, кустарничковому, моховому, лишайниковому (Матвеева, 1985) или же более узким — травяно-кустарничковому, кочкарно-травяному (Катенин, 1972). Можно согласиться с Б.А. Юрцевым (1991), что в этом есть определенный резон — выделяемые типы обладают структурной определенностью. Однако, смущает и кажется неприемлемым то, что часто разграничение типов приходится проводить весьма формально (60% кустарничков и 40% мхов — кустарничковый тип, 60% мхов и 40% кустарничков — моховой), в результате чего достаточно близкие группировки могут быть отнесены к разным высшим классификационным единицам. Как указывают же многочисленные авторы, в том числе и В.Д. Александрова, специфика тундровых сообществ как раз и состоит в отсутствии одной господствующей биоморфы.

В концепции же, вытекающей из первого подхода, у Б.А. Юрцева вызывает возражение то, что не найдено общей объединяющей позитивной характеристики (все критерии негативные и альтернативные), а определение через перечисление кажется ему логически несостоятельным. Он полагает, что наиболее плодотворен подход, использованный А.П. Шенниковым и Е.М. Лавренко в определении лугов, когда в основу выделения кладется не только преобладание того или иного структурного типа растений — биоморфы, но и его фундаментальные экологические особенности — отношения к режиму увлажнения, термическому типу климата. Сам Б.А. Юрцев не дает краткого определения растительности тундрового типа, но предлагает следующие критерии для ее выделения:

- Господствующие биоморфы — кустарнички, низкие кустарники, мхи, лишайники, кочкообразующие, подушковидные и другие травы, вследствие низкорослости зимой укрытые снегом, а летом располагающиеся в наиболее теплом приземном слое воздуха. Модально, наиболее типично *существование мелкодревесных растений, мхов и лишайников.*

- Для мелкодревесных форм (кустарничков и низких кустарников), как и для мхов, лишайников, подушковидных отчасти кочкообразующих трав, характерна продукционная стратегия *патиента-стайера*⁴ — медленный рост, долговечность, часто вечнозеленость (или летнезеленость без осеннего сбрасывания отмирающих листьев), что определяет экономный оборот ресурсов, соответствующий низким температурам и дефициту обменных оснований, фосфора, азота. В целом в сообществах преобладают медленно растущие долговечные растения, что определяет не только их низкорослость, но и стабильность структуры, низкую реактивность. Характерно усиление роли мелкодревесных форм, что свойственно и пустыням, где в дефиците влага.

- Характерно, в самых разных сукцессионных рядах, формирование *тундровой дернины* — кислых органогенных подушек, пронизанных корневищами и корнями, затрудняющих тепло-, газо- и влагообмен, что способствует подъему уровня вечной мерзлоты и выщелачиванию почвы и создает известную автономию сообществ по отношению к пестроте минерального субстрата. Виды-органобфы оказываются оттесненными в интразональные биотопы и лишь в горах и на севере тундровой зоны, где дернина истончается и перфорируется, обильны в плакорных местообитаниях.

- Характерна, но не обязательна, *перфорированность тундровой дернины* — наличие пятен голого минерального субстрата разного генезиса, занимающих различные площади, вплоть до образования фона, на котором «разбросаны» отдельные куртины растений. Микросукцессионные процессы образования и зарастания голых пятен обеспечивают обновление тундровой дернины по частям, обеспечивая ее долговечность.

⁴ От латинского *patiens* — терпеливый; виды, способные переносить абиотический стресс и обладающие развитым физиолого-биохимическим аппаратом оптимального использования скудных ресурсов.

- В сообществах доминируют виды, образующие довольно обширное ядро, включающее арктические, арктоальпийские, гипоарктические и аркто-бореальные формы с максимальной ценотической ролью именно в тундровой зоне и на гольцовых высокогорьях.

Как мне кажется, все это достаточно удачно дополняет данное В.Д. Александровой определение, в принципе не противореча ему. Разногласия касаются в основном отношения к растительности полярных пустынь. Б.А.Юрцев включает ее в тундровый тип, выделяя в качестве высокоарктического подтипа. Согласно же В.Д. Александровой, это самостоятельный тип растительности, характеризующийся несомкнутостью растительного покрова и другими специфическими признаками (см. ниже). Следует также обратить внимание на представления Ю.И. Чернова, по которым интегрирующим признаком тундровых группировок является *эдификаторная*⁵ роль мхов, общая для всего их разнообразия, от высокоширотных арктических тундр до южных кустарниковых. Это перекликается с мнением Б.А. Юрцева о модальности сосуществования мелкодревесных растений, мхов и лишайников. Ю.И. Чернов также сторонник самостоятельности полярнопустынного типа растительности, в частности из-за того, что основным эдификатором в полярнопустынных группировках являются не мхи, а лишайники.

Думается, что мы уже достаточно сказали для формирования более полного понятия о том, что собой представляют растительные сообщества тундрового типа. Надо, однако, оговориться, что все еще достаточно часто тундрами называют все растительные группировки в пределах тундровой зоны, то есть все варианты растительности северных безлесных областей. В употреблении находятся такие названия, как травяные, полынные, щепнистые, и прочие подобные «тундры», которыми обозначаются самые разнообразные растительные группировки, часто не имеющие ничего общего с собственно тундрами. Как уже отмечал Ю.И. Чернов, это все равно, что мы стали бы называть степные березовые колки «березовой степью». На самом же деле отнюдь не все варианты растительности в пределах тундровой зоны являются собственно тундрами. Наряду с последними, здесь есть и луга, и болота, и даже степи, а также группировки, относящиеся к другим типам растительности.

Тундровый тип растительности подразделяется В.Д. Александровой (1977) на два подтипа: *арктический* — с отсутствием гипоарктических гемипростратных кустарников, в частности с полным отсутствием березок, и *субарктический* — в сообществах которого более или менее развита синузия гемипростратных гипоарктических кустарников и в первую очередь березок. К этому следует добавить, что для растительных группировок арктического типа характерен не сплошной растительный покров *пликативного* типа, то есть с распространением первично голых грунтов, а для субарктических — сплошной или же с пятнами голого грунта вторичного происхождения (образовавшихся в результате нарушения дернины мерзлотными процессами и (или) снежной коррозией). Оба подтипа неоднородны. Среди группировок арктического подтипа выделяются более северные варианты, с полным отсутствием кустарников, и более южные — с наличием стелющихся кустов. В субарктическом подтипе различают: распространенные в подзоне южных тундр группировки с хорошо развитой синузией ортотропных и гемипростратных кустарников; более северные группировки с гемипростратными и стелющимися кустарниками, не образующими сплошного яруса; наиболее северные варианты группировок, приближающиеся к южным вариантам аркто-тундровых.

На острове Врангеля наиболее распространены и наиболее характерны *аркто-тундровые растительные группировки*, относящиеся к арктическому подтипу тундрового типа

⁵ Эдификаторы (от латинского *aedificator* — строитель) — виды, контролируемые режимом отношений в растительном сообществе и его отношений со средой.

растительности, которые распространены на плакорах, плакороподобных террасо-ува-лах горной части, по нижним пологим частям склонов.

На южной равнине острова, на «микроплакорах»⁶ представлены пятнистые злаково-ивково-моховые тундры с доминированием лисохвоста альпийского (*Alopecurus alpinus*), ивы ползучей (*Salix reptans*) и мхов *To menthyprnum nitens* и *Aulacomnium turgidum* (рис. 63), представляющие здесь зональный вариант растительности (Полозова, 1994).

На пологих поверхностях предгорных шлейфов широко распространены также пятнистые осоково-моховые тундры, обычные и для пологих склонов горных районов. Доминируют в них осока блестящая (*Carex lugens*), мхи *To menthyprnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, при значительном обилии злаков *Alopecurus alpinus* и *Deshampsia borealis*, и кустарничковой ивы полярной (*Salix polaris*), с участием стелющихся ив *S. pulchra* и *S. reptans*.

На северной равнине острова, на собственно плакорных позициях, распространены луговико-вые тундры, с господством луговика северного (*Deshampsia borealis*), мхов *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum alpinum*, ивки *Salix polaris* и лисохвоста *Alopecurus alpinus*. Помимо соотношения видов от южных плакорных данные группировки отличаются отсутствием стелющихся ив и более низким растительным покрытием.

Структура растительного покрова здесь не пятнистая, а полигонально-сетчатая, при которой площадь пятен оголенного грунта превышает таковую задерненной поверхности.

На плоских водоразделах северной равнины и горной части широко распространены ивково-моховые тундры с очень высоким покрытием мхов и абсолютным преобладанием *Salix polaris* из прочих видов. Для подножий склонов с обильным снегонакоплением характерны близкие к ним нивальные тундры с доминированием мхов, *Salix polaris* и кисличника *Oxyria digyna*. Для южной равнины также надо отметить очень своеобразные группировки с преобладанием стелющейся ивы *Salix glauca calliscarpa*, свойственные хорошо дренированным поверхностям. К ним близки мохово-дриадово-ивовые тундры внутренних районов, характеризующиеся ведущей ролью стелющихся ив, при высоком растительном покрытии (рис. 64).

Очень широко распространены и очень разнообразны на острове различные варианты арктических тундр с доминированием или значительным участием дриад, характерные пологих склонов, террасо-ува-лов и плакоров центральной части острова, южной равнины и шлейфов северного макросклона гор. На карбонатных породах в подобных группировках представлена преимущественно *Dryas integrifolia*, а на кислых и нейтральных — *D. punctata*. При этом участие дриад среди цвето-

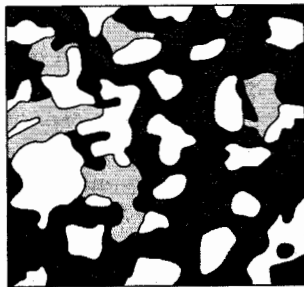


Рис. 63. Участок злаково-ивково-моховой бугорковато-пятнистой тундры «микроплакор» Южной равнины (по: Полозова, 1994).

Белый фон — несомкнутые злаково-мохово-лишайниковые группировки голых пятен, серый — мохово-лишайниковые группировки ложбин, точечный — травяно-лишайниковые группировки зарастающих пятен, черный — куртины ивы *Salix reptans*

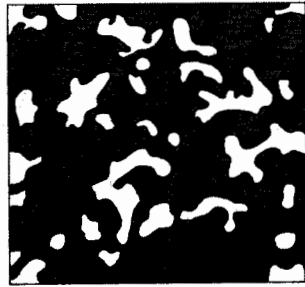


Рис. 64. Участок мохово-дриадово-ивковой полигональной тундры 10x10 м (по: Пуляев, Петровский, 1989).

Серый фон — мохово-дриадово-ивковые группировки в морозобойных трещинах и по окраинам полигонов; белый — пятна голого грунта на вершинах полигонов с накипными лишайниками и отдельными цветковыми растениями

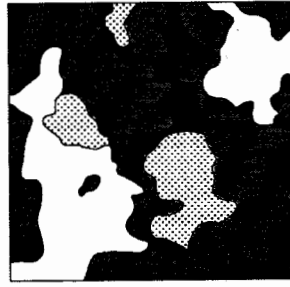


Рис. 65. Участок дриадовой нанобугорковатой тундры 1x1 м (по: Пуляев, Петровский, 1989).

Серый фон — дриадовые микрогруппировки на бугорках, черный — травяно-лишайниковые микрогруппировки в морозобойных трещинах, точечный — накипные лишайники на деградировавших бугорках, белый — голый грунт с накипными лишайниками

⁶ Этим термином Б.А.Юрцев (1989) называет характерные для этой равнины небольшие дренированные повышения, разделенные хорошо выраженными ложбинами стока. Их растительность принимается в качестве аналога плакорных растительных группировок (Полозова, 1994).

вого компонента изменяется от полного доминирования до содоминирования с другими доминантами. Прослеживаются два основных направления подобных изменений — в сторону дриадово-ивково-моховых тундр с *S. polaris* и в сторону дриадово-осоково-моховых пятнистых тундр, в которых дриады содоминируют с осокой блестящей (*Carex lugens*). Последние особо широко распространены в межгорных котловинах острова, где образуют плавный переход к осоково-моховым группировкам хорошо увлажняемых местообитаний.

В центре острова обычны весьма специфические, характерные только для острова Врангеля, дриадовые нанобугорковатые тундры (рис. 65), типичные для карбонатных пологих склонов. Господствует в них *D. integrifolia*, занимающая до 90% площади вне пятен голого грунта. Облик этих тундр весьма своеобразен — округлые бугорки с минеральным ядром, диаметром до полуметра и высотой 15—20 см. Предполагается, что их происхождение связано с солифлюкционными процессами, но до конца не выяснено.

Обычны для внутренних районов острова и ивово-осоково-дриадовые пятнистые тундры с *Salix glauca*, *Carex lugens* и *Dryas punctata*, являющиеся здесь дериватом зональных сообществ и занимающие наиболее близкие к плакорным биотопы горной части.

Из других вариантов арктических растительных группировок стоит также упомянуть:

— широко распространенные как в горах, так и на равнинах острова, арктополевице-разнотравные тундры с доминированием *Arctogrostis*, богатые разнотравьем (особо обильна *Nardosmia*) и с относительно малым обилием мхов;

— приуроченные к переувлажненным подножьям склонов осоково-моховые, пушицево-моховые и осоково-пушицево-моховые сырые кочкарниковые тундры с *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium* и гидрофильными мхами — *Drepanocladus*;

— каспиоповые тундры, приуроченные преимущественно к северным склонам и местам с хорошим снежным покрытием, где покрытие *Cassiope tetragona* составляет от 30 до 70%. Данный тип группировок нехарактерен для евроазиатских арктических тундр (но типичен для них в Гренландии) и является единственным вариантом растительности острова с доминированием гемипростратного кустарничка.

Все описанные сообщества, несмотря на их разнообразие, объединяют несомненные признаки арктического подтипа тундрового типа растительности, в первую очередь — не сплошной покров пликативного характера и отсутствие гемипростратных кустарников. Названные выше основные варианты арктических растительных группировок образуют многочисленные переходы между собой, создавая основной фон растительного покрова острова. Основные направления его изменчивости — смены соотношения злаков, осок, кустарничков и стелющихся ив, при сохранении состава мхов, а в структурном плане — вариации в степени покрытия, кочковатости и так далее.

В особо благоприятных условиях внутренних межгорных котловин острова развитие данных линий изменчивости растительного покрова приводит к формированию и широкому распространению сообществ, которые Б.А.Юрцев назвал арктическими по составу, но субарктическими по структуре. Их структурные особенности — наличие яруса гемипростратных, а местами и ортотропных, ив, сплошной или почти сплошной, с вторичными пятнами, растительный покров действительно позволяют отнести их, несмотря на преобладание арктических и арктоальпийских видов, к субарктическим тундровым группировкам (субарктическому подтипу тундрового типа растительности).

К числу растительных группировок субарктического подтипа тундрового типа растительности прежде всего относятся довольно обычные в верховьях р. Неизвестной, среднем течении р. Гусиной и некоторых других местах ивняково-кустарничково-травяно-моховые тундры с разреженным ярусом из *Salix lanata* ssp. *richardsonii* высотой до 50 см, обилием *Dryas punctata*, *Salix rotundifolia*, *Carex lugens*, *Arctogrostis latifolia* и обычными тундровыми мхами — *To menthyprnum nitens*, *Hylocomium alascanum*, *Aulacomnium turgidum*, распространенные по днищам и пологим склонам межгорных котловин.

Несколько более широко распространены аналогичные группировки, в которых, вместо ортотропной *S. lanata* кустарничковый ярус образован гемипростратной *S. glauca* и (или) *S. pulchra*, высотой до 30 см. Эти сообщества местами образуют постепенный переход к ивово (*S. reptans*, *S. pulchra*)-осоково (*Carex lugens*)-моховым с практически сплошным задернением.

Очевидно к этой же категории следует отнести и *касσιοповые тундры*, распространенные по сильно заметаемым снегом ложбинам и южных экспозиций, в тех же наиболее теплых межгорных котловинах. Данные варианты кассиоповых тундр отличаются практически сплошным растительным покровом, а также регулярным присутствием гипоарктических кустарничков — брусники, голубики и багульника болотного (*Ledum palustre*), причем последний местами образует весьма обширные клоны.

Наконец, явно субарктический характер имеют развивающиеся по хорошо увлажняемым подножиям склонов *осоково-пушицевые кочкарники* с редкими отдельными пятнами и довольно хорошо развитой синузией гемипростратных ив, почти идентичные по структуре сообществам, характерным для подгорных равнин материковой Чукотки. Как и другие группировки данного подтипа, эти кочкарники ограничены внутренними районами острова, а также южным и западным макросклонами его горных сооружений.

Все перечисленные группировки являются для острова экстразональными. Приурочены они к наиболее благоприятным в термическом отношении районам, где (во внутренних межгорных котловинах) составляют фоновую растительность, образуя своего рода анклав субарктических тундр в пределах подзоны арктических тундр, где помимо названных представлены и экстразональные группировки иных типов растительности (см. ниже).

Помимо группировок тундрового типа растительности, на плакорных и их аналогах островных ландшафтов могут быть представлены группировки тундровых криофильных трав и кустарничков и криофитностепных и лугово-степных трав, за которыми закрепилось название *тундростепи*. Еще их иногда называют «остепенными тундрами». В обоих названиях отражена основная их особенность — согосподство тундровых и степных и лугово-степных (по экологии) элементов. Подобные сообщества, для которых предполагается широкое распространение по территории как Берингии, так и далее к югу, вплоть до Центральной Азии, в криоксеротические эпохи плейстоцена, сохранились во внутренних районах острова, где довольно широко представлены на хорошо дренированных пологих склонах южной экспозиции, в том числе и на позициях, близких к плакорам. Широкое их распространение позволило В.В. Петровскому и Б.А. Юрцеву говорить о том, что ландшафты внутренних районов острова максимально, из всех ныне существующих, сходны с плейстоценовыми в периоды гиперзональности. В принципе, тундростепные группировки представляют собой экотонный (переходный) тип сообществ между степными и тундровыми.

В целом на острове преобладают *дриадовые тундростепи* с доминированием *Dryas* (часто *D. integrifolia*), покрытие которых достигает 60-70%. Видовой состав этих сообществ очень богат — насчитывается до 70 и более видов цветковых растений. Из кустарничков здесь может быть представлена стелющаяся *Salix glauca*. Характерны встречающиеся в разных комбинациях костер *Bromus pumpehianus*, осочки *Carex rupestris*, *C. hepburnii* и *C. obtusata*, *Kobresia myosoides*, *Cerastium beeringianum*, овсяницы *Festuca brachyphylla*, *F. rubra*, *F. auriculata*, *Rogneria villosa*, *Trisetum spicatum*, *Senecio integrifolius*, *Erigeron compositus*, *Oxytropis Wrangelli*, то есть степные, лугостепные и криоксерофитные виды.

Несомненно, близки к описанным и *остепенно-тундровые сообщества*, распространенные на аналогичных позициях, как в центре, так и на южном макросклоне гор острова *разнотравно-осоково-ивковые* группировки, со стелющейся *S. glauca*, *Carex obtusata*, *Carex rupestris*, *Kobresia myosoides*, *Luzula confusa* и различным разнотравьем, в том числе и лугово-степным, а также кобрезиево-разнотравно-злаково-ивковые сообщества, с *Salix phlebophylla* и степными *Poa arctospeporum*, *Carex obtusata*. Тундровый элемент в них представлен в основном не дриадами, а стелющимися и (или) кустарничковыми ивами.

Группировки описанных выше типов и подтипов занимают на острове все плакорные и близкие к ним позиции, а также широко распространены и за их пределами, в интразональных, в том числе и экстразональных экотопах. В последних, однако, весьма разнообразны и другие группировки, относящиеся к иным типам растительности.

Помимо сообществ тундрового и тундростепного типов растительности, на плакорных Арктики распространены также и *полярнопустынные группировки*, рассматриваемые в качестве особого типа растительности, для которого, по В.Д. Александровой (1977), свойственна несомкнутость корневой системы. Полярнопустынные группировки образованы преимущественно лишайниками и печеночными мхами, при участии арктических гипергексистермных трав — фицписия *Phippsia algida*, мятлики *Poa abbreviata*, мак *Papaver radicum* и других.

Если не относить к полярнопустынному типу растительности лишайниковые и мохово-лишайниковые группировки каменистых вершин и склонов, которые нередко называют «горными арктическими пустынями», но которые представляется более оправданным относить к иному типу растительности (см. ниже), то группировки, более или менее сходные с зональными для полярных пустынь, представлены преимущественно на плоских вершинных поверхностях о-ва Врангеля и поверхностях выравнивания о-ва Геральд, расположенных на высоте 150—250 м, но иногда спускающихся ниже, что характерно для Восточного плато, где они распространены на обдуваемых (слабо заснеженных) склонах наиболее неблагоприятных, северной и северо-восточной, экспозиций. Этим поверхностям, сложенным в той или иной степени мелкоземистыми грунтами, свойственна хорошо развитая сеть трещин усыхания, вдоль которых формируется несомкнутая сеть растительного покрова, сформированного преимущественно лишайниками из родов *Cetraria*, *Alectoria*, *Thamnia*, *Cornicularia*, при участии немногочисленных мхов (*Polytrichum alpinum*, *Dicranum elongatum*). Цветковые единичны и представлены преимущественно высокоарктическими видами — *Saxifraga oppositifolia* и *Poa abbreviata*. На голых поверхностях формируется корочка накипных лишайников. Варианты подобных группировок с преобладанием лишайника *Thamnia vermicularis* бывают весьма живописны, представляя собой хорошо заметную сеть, сформированную яркими белыми «веточками» этого лишайника, действительно напоминающими червей.

Близки к подобным группировкам и *лишайниковые группировки*, формирующиеся на наиболее приподнятых и удаленных от уреза воды частях песчаных и песчано-галечных кос. Эти плоские поверхности, разбитые на крупные (диаметром в десятки метров) полигоны, покрыты почти сплошным лишайниковым ковром, в котором преобладают листоватые формы (*Gyrophora*).

На северном побережье о-ва Врангеля небольшими пятнами встречаются суглинистые полигональные поверхности с глубокими трещинами усыхания и сетчатым растительным покровом, образованным преимущественно печеночными мхами и накипными лишайниками, с присутствием кустистых лишайников, листостебельных мхов и нескольких видов цветковых.

Структура названных группировок, состав преобладающих групп растений и их приуроченность к местообитаниям с преимущественно или в значительной степени мелкоземистым (не каменистым и не чисто щебнистым) грунтом, позволяют отнести их к полярнопустынному типу растительности. Однако они, конечно же, не являются эталонным последним, хотя бы потому, что в них присутствуют некоторые виды цветковых растений, абсолютно не свойственные полярным пустыням. По своему зональному характеру данные группировки на острове являются экстразональными.

В рамках своей экологической классификации растительности В.Д. Александрова (1977) выделяет в качестве самостоятельного ее типа *лишайниковую и мохово-лишайниковую растительность каменистых россыпей*, имеющую интразональный характер и распространенную не только в Арктике, но и за ее пределами. Группировки этого типа весьма сильно варьируют с географической широтой и абсолютной высотой, а также с характером субстрата (глыбовый, крупнощебнистый, мелкоземисто-щебнистый). Это явно сборная группа сообществ, объединяет которую, помимо общих особенностей состава группировок, низкое покрытие и несомкнутость растительного покрова в условиях преимущественно грубообломочного грунта. На острове Врангеля подобные группировки распространены весьма широко и представлены самыми разнообразными, в зависимости от высоты и характера грунта, вариантами.

Для глыбовых россыпей, типичных для верхних ярусов горных сооружений, характерно преобладание лишайников — камни покрыты корочкой из накипных (*Rhizocarpon*, *Lecidea*) и листоватых (*Gyrophora*), а в щелях между ними располагаются подушки кустистых лишайников (*Alectoria*,

Cetraria, *Thamnolia*, *Cladonia*), местами переходящие в довольно протяженные ковры, что особенно характерно для северо-восточных склонов острова Геральд. Ниже и в условиях менее грубообломочных грунтов большую роль начинают играть мхи (*Rhacomitrium*, *Politrichum*) и травы. В особо благоприятных условиях (в нижних частях склонов южной экспозиции) последние могут быть достаточно обильными, а кроме того, начинают встречаться кустарнички (*Salix polaris*, *S. rotundifolia*, *S. phlebophylla*).

В принципе, весь приведенный ряд группировок этого типа с одной стороны близок к полярнопустынным, а с другой — к тундровым группировкам.

В некотором роде промежуточное положение, по своей экологии и топической приуроченности, между рассмотренными выше типами занимают группировки **криоксерофитного разнотравья**, характеризующиеся крайней разреженностью и свойственные хорошо прогреваемым сухим щебнистым и суглинисто-щебнистым склонам южных экспозиций. Совокупность свойств — несомкнутость и незначительное растительное покрытие, небольшое участие лишайников по сравнению с цветковыми и преобладание среди последних стержнекорневых трав при отсутствии или слабом участии кустарничков, не позволяет сблизить подобные группировки ни с тундровыми, ни с луговыми, ни со степными, ни с, тем более, полярнопустынными и вынуждает рассматривать их в качестве отдельного типа растительности. Несмотря на крайнюю разреженность, эти группировки весьма красочны, поскольку включают немало видов разнотравья — разнообразных бобовых, камнеломок, колокольчиков, лапчаток, незабудочников и так далее. В числе подобных группировок, распространенных по всему острову, за исключением северной равнины, есть и совершенно уникальные варианты, представляющие огромный биогеографический и флорогенетический интерес. Речь идет об обнаруженных в единственном месте, на южных склонах так называемой Бобовой гряды (невысокая гряда из трех холмов, вытянутая с юго-запада на северо-восток, между Центральными горами и г. Первой), группировках с необычайно высокой концентрацией видов континентальных бобовых, при высоком обилии более нигде в мире не известного остролодочника одноцветкового (*Oxytropis uniflora*).

Эти «бобовые» группировки приурочены к щебнистым с примесью мелкозема южным склонам крутизной 10—15°, сложенным карбонатными песчаниками и сланцами. Общее их растительное покрытие составляет всего около 10%, из которых 7% приходится на разнотравье, в том числе 5% (половина) на бобовые. Помимо обычных для острова *Oxytropis gorodkovii*, *O. wrangelii* и эндемичного *O. uniflora*, из числа бобовых здесь присутствуют нечасто встречающиеся в центральных районах *O. middendorffii*, *O. uschakovii* и *Astragalus tolmachevii*, а также редкие на острове *Astragalus pseudosurgens*, *A. tugarinovii* и *Hedysarum dasycarpum*, встречающиеся в подобном обилии только на Бобовой гряде и в ее ближайших окрестностях. Немало здесь и других ксерофитов, редких для острова и распространенных, главным образом, в его центральных континентальных районах — *Lesquerella arctica*, *Erigeron compositus*, *Senecio hyperboreus* ssp. *wrangelica*, *Eritrichum sericeum*.

По словам Б.А. Юрцева, впервые описавшего эти группировки, участки их распространения на Бобовой гряде представляют собой настоящие рефугиумы континентальных видов (преимущественно бобовых), более широко распространенных в криоксеротические эпохи. Сохранению их здесь способствовали исключительно благоприятное положение, в сочетании с разреженностью растительного покрова, исключающего конкуренцию, благодаря чему растительность местами состоит почти из одних бобовых.

Очень близкие группировки были обнаружены мной и в аналогичных условиях, на южном склоне г. Первой, то есть в непосредственной близости от Бобовой гряды. Здесь еще меньше растительное покрытие, и не столь велико разнообразие бобовых. Но одной из доминант является *Oxytropis uniflora*.

В самостоятельный тип растительности В.Д. Александрова выделяет **гексистотермные тундровые луговины** — сообщества гексистотермных, преимущественно арктоальпийских, мезофильных и ксеромезофильных трав. Фактически это группировки лугового

типа⁷, для которых как раз свойственно преобладание подобных групп растений, и которые имеют интразональное распространение, включая в себя в каждой зоне свойственные ей комплексы мезофитов и (или) ксеромезофитов, в случае с тундрами — криофитов.

Наиболее распространенным на острове вариантом луговых фитоценозов являются **мезофитные луговины**, сформированные в основном мезофильными аркто-альпийскими травами. Распространены они преимущественно по склонам наиболее благоприятных экспозиций, в том числе и нивальным, то есть с изрядным снегонакоплением. Есть они и на склонах северной экспозиции, где их состав, однако, существенно обеднен. Отличаются максимальным по высоте травостоем и очень высоким видовым богатством (до 70—80 видов цветковых растений), при незначительной роли споровых (мхов и лишайников) и довольно развитом гумусовом горизонте. Эти сообщества, которые еще иногда называют «тундровыми лужайками», часто сближают с суходольными лугами умеренной зоны, хотя по всем своим параметрам, по мнению Б.К. Городкова, они имеют больше аналогий с альпийскими (высокогорными) травянистыми формациями.

Особо богатые видами участки мезофитных луговин с наиболее высоким травостоем и мощным гумусовым горизонтом встречаются на южных склонах террас р. Неизвестной, у подножья г. Первой. Исключительно красочны их фрагменты с обилием высокой оранжево-желтой арники (*Arnica frigida*) и сон-травы. Им же свойственно и спорадическое обилие крайне редкой на острове американской горечавки *Gentiana arctophyla*.

К описанным мезофитным луговинам очень близки разнообразные и пестрые по составу зоогенные луговины, формирующиеся в условиях дополнительного азотно-фосфорного удобрения, на песчаных и лемминговых норах, вблизи колоний морских птиц, а совсем мелкими участками — и вокруг гнезд и кормовых столиков белой совы. Общая их черта — густой травостой с преобладанием мезофильных злаков и разнотравья.

Другая разновидность луговых сообществ — **криоксеромезофитные (остепненные) луговины**, в которых преобладают ксеромезофильные однодольные и такое же разнотравье, являющиеся аналогом сухих лугов. Распространены преимущественно в центральной части острова и на южном макросклоне гор, в условиях благоприятной экспозиции и достаточной защищенности. К их числу относятся **кобрезиевые луговины**, приуроченные к средним частям сложенных мелкоземом склонов и бровкам террас южной экспозиции, характеризующиеся почти сплошным покрытием, при монодоминировании (супердоминировании) *Kobresia myosoides*, на долю которой приходится около 80% растительного покрытия, при почти полном отсутствии мхов. Помимо кобрезии, в данных группировках представлено и разнотравье. В частности, в верховьях р. Неизвестной к ним тяготеет эндемичная для острова лапчатка Врангеля. В этом районе кобрезиевые сухие луговины весьма характерны и местами тянутся на многие сотни метров вдоль бровок речных долин. Вторым вариантом остепненных луговин являются **петрофитные криоксеромезофитные луговины**, приуроченные к щебнистым и скальным поверхностям, а также склонам останцев, южных экспозиций. В этих группировках господствуют злаки *Bromus*, *Festuca rubra* и другие, *Roegneria*, участвует осочка скальная (*Carex rupestris*), образуя небольшие дернинки, и представлено разнообразное разнотравье, включающее мезофильные и ксеромезофильные виды, в том числе и виды лугоустепной экологии. В верховьях р. Неизвестной именно в подобных группировках встречаются клоны исключительно редкой эндемичной зубровки врангельской, а в одном случае она образует монодоминантный сухой петрофильный луг протяженностью в несколько метров.

Криоксерофитные остепненные луговины, весьма близкие по экологии к сухим лугам умеренного пояса, представляют собой формацию, малохарактерную для современной Арктики, так как условием их существования является достаточно высокая континентальность климата. Помимо о-ва Врангеля, в пределах подзоны арктических тундр, они известны лишь для Гренландии, где формируются под воздействием фоновых ветров.

Наконец, к группировкам лугового типа растительности относятся и характерные для арктических тундр **нивальные луговины**, формирующиеся в местах особо позднего стаивания снега. Их наиболее распространенным на острове вариантом являются сообщества с доминированием *Allium schaenoprasum*, *Oxyria digyna*, лютика *Ranunculus nivalis* и камнеломки Нельсона (*Saxifraga nelsoniana*). По бортам глубоких долин ручьев, главным образом северной экспозиции, и в глубоких распадках распространены нивальные луговины с доминированием хвоща *Equisetum borealis*. Там же, где снег особенно глубок и сходит достаточно поздно, по нижним частям склонов долин, форми-

⁷ Б.А. Юрцев различает собственно луга, которые также могут быть представлены в пределах тундровой зоны, **тундровые луговины** (отличающиеся наличием приземистого яруса кустарничков и кустарников) и **луговинные тундры** (собственно тундровые сообщества, обогащенные луговыми по экологии растениями), выстраивая типологический ряд сообществ между лугами и тундрами: луга — тундровые луговины — луговинные тундры — тундры.

руются разреженные разнотравные группировки с доминированием полыни *Artemisia tilesii*, *Allium schoenoprasum* и *Lagotis minor*, растительное покрытие которых составляет около 25%.

Болота тундровой зоны относятся В.Д. Александровой к двум типам растительности⁸. Во-первых, ею выделяются **травяно-гиновые гомогенные болота**, распространенные на острове по термокарстовым озерным котловинам северной равнины.

Мощность торфяного слоя в **гиновых гомогенных болотах** острова не превышает нескольких сантиметров. Практически сплошной растительный покров образован примерно 20 видами мхов (*Calliergon cardifolium*, *Drepanocladus nucinatus* и др.) и 10—15 видами цветковых (злаки — *Alopecurus alpinus*, *Deshampsia borealis*, *Dupontia fisheri*, *Pleuropogon sabini*, лютик *Ranunculus hyperboreus* и другие).

В качестве второго самостоятельного типа тундровой болотной растительности В.Д. Александровой рассматриваются **комплексные (бугристые и полигональные) болота**, в которых торфяные бугры и (или) валики, высотой до 40 см, сочетаются с мокрыми низинами. Представлены комплексные болота как на плоских водоразделах и в пологих котловинах равнин, так и по эрозионным ложбинам пологих горных склонов. Последнее характерно для северо- и юго-запада острова, наиболее подверженных влиянию туманов и имеющих морской мезоклимат.

Группировки комплексных болот также включают примерно 20 видов мхов, среди которых, однако, представлены и сфагнумы. В мокрых низинах преобладают *Calliergon sarmentosum*, *Drepanocladus revolvens* и сфагнумы, на буграх и валиках — обычные тундровые мхи (*Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*) и также несколько видов сфагнумов. Кроме того, здесь представлено не менее 30 видов цветковых растений (*Arctogrostis latifolia*, *Dupontia fisheri*, *Juncus biglumis* — в низинах, *Alopecurus alpinus*, *Carex lugens*, *Nardosmia frigida*, *Salix polaris* — на буграх и валиках).

Не совсем понятное положение в системе представлений В.Д. Александровой занимают **осоково-гиновые, осоково-пушицевые и пушицевые болота**, развитые на острове в центральных районах и на южной равнине, по периферии предгорных шлейфов, в условиях незначительной проточности.

Подобные болота отличаются большей или меньшей степенью развития кочек и доминированием осоки *Carex stans* и (или) пушицы *Eriophorum angustifolium*, при участии обычных тундровых и болотных мхов. В теплых межгорных котловинах верховьев р. Неизвестной, в этих болотах, развитых здесь на карбонатных грунтах по периферии шлейфов Центральных гор, обнаружен целый ряд относительно южных, гипоарктических форм осок, пушиц и ситниковых (*Carex rariflora*, *Eriophorum brachyantherum* и другие), не свойственных арктическим тундрам, что придает данным сообществам определенные экстразональные черты.

Как отдельный тип растительности обычно рассматривают и **высокоарктические минеральные болота**, не имеющие торфяного слоя, а соответственно болотами, в общем-то, не являющиеся⁹. Это группировки мхов и арктических гигрофильных трав, растущих на минеральном субстрате, часто встречающиеся по всему острову, но значительных площадей не занимающие.

В качестве особой категории достаточно своеобразных растительных группировок следует, пожалуй, выделять **группировки галофитов**, формирующиеся на засоленных грунтах. На острове они довольно разнообразны как по структуре, так и по экологии, и объединяющим «стержнем» этой категории служит лишь обилие «солелюбивых» и (или) «солеустойчивых» видов.

В приливно-отливной полосе формируются **сообщества облигатных галофитов** (*Puccinella phryganoides*, *Carex ursina*, реже — *Carex subpathacea*), свойственные преимущественно илистым

⁸ Б.А. Юрцев полагает, что тундровые болота в принципе могут быть включены в состав тундрового типа растительности, а если нет, то в качестве разграничительного критерия им предлагается использовать режим увлажнения (болота — постоянное переувлажнение, тундры — сезонное), состав господствующих экогрупп (в тундрах самые влаголюбивые — гигромезофилы, в болотах в число господствующих входят гигро- и гидрофиты), а также мощность торфяного горизонта.

⁹ Болото — понятие не столько геоботаническое, сколько ландшафтоведческое, применяемое только для тех элементов ландшафта, которым свойственно торфонакопление.

грунтам. Эти группировки разными авторами относились то к болотам, то к особой разновидности лугов, хотя на самом деле достаточно далеки как от тех, так и от других.

Вне зоны прилива, в полосе, подверженной импультверизации морских солей, обычны травянистые, реже травяно-кустарничковые сообщества с участием высокоарктических факультативных галофитов — *Puccinella angustata*, *Potentilla pulchella*, эндемичный подвид американского *Gastrolychnis triflora*, *Draba alpigena*. В принципе, все эти виды отмечены в довольно широком спектре биотопов, но особо разнообразны и массовы на глинистых понижениях, разбитых сетью трещин на полигоны диаметром до 1 м, с ноздреватой коркой и выцветами солей, которые Б.А. Юрцев назвал «**арктическими такырами**», по аналогии с подобными образованиями аридных областей. Именно здесь названные виды (преимущественно *P.angustata* и *P.pulchella*) являются доминантами растительных группировок. Здесь же встречается редкий гибридогенный вид лапчаток *Potentilla safronovae*.

Близким вариантом галофитных группировок является уникальное сообщество с монодоминированием степной осочки *Carex duriuscula*, найденное в окрестностях бух. Сомнительной, в пределах той же полосы импультверизации морских солей (один из трех известных на острове районов произрастания этого вида). Представляет оно собой фактически один клон *C. duriuscula*, протяженностью около 10 м. Здесь же присутствует и весь остальной комплекс галофитов, включая *Potentilla safronovae*. Предпосылкой формирования подобного сообщества, по мнению Б.А. Юрцева, послужило то, что степная *C. duriuscula* и в местах своего основного произрастания, в степных районах Центральной Азии, отчасти является галофитом, произрастая по днищам котловин с выпотным водным режимом, то есть весенним подтоплением и последующим быстрым испарением влаги, приводящим к засолению почв.

Особый же интерес представляют **криоксерогалофитные сообщества**, формирующиеся в центральных континентальных районах острова, по небольшим понижениям на плато, седловинах и шлейфах, где весеннее переувлажнение сменяется летним иссушением, что приводит к образованию сети трещин сухихания, корок и выцветов солей, включая сульфаты, то есть таких же, как и на побережье, «арктических такыров», но с несколько иными химизмом и механизмами засоления (не исключено воздействие сульфидизации по тектоническим трещинам). Группировки эти крайне разрежены (покрытие не превышает 10%); доминируют все те же *Puccinella angustata* и *Potentilla pulchella*, к которым, на менее засоленных субстратах, присоединяются разнообразные криоксерофиты (*Erigeron compositus*) и лугоstepные виды (*Potentilla arenosa*, *Silene repens*). Там, где подобные условия сочетаются с карбонатным субстратом, распространены галокальцефитные варианты этих группировок, для которых специфичны высокоарктические американские, нигде более на острове не встречающиеся, *Poa hartzi* и *Braya thord-wulfii*, а также эндемичные для острова *Poa vrangolica* и *Potentilla uschakovii* (последний вид представлен единственной известной микропопуляцией, в верховьях р. Сомнительной, на «арктическом такыре», вместе с остальными названными видами).

Аналоги только что описанных достаточно уникальных континентальных группировок галофитов известны также во внутренних районах о-ва Элсмир и Гренландии. Все они имеют явно реликтовый характер и, по предположениям Б.А. Юрцева, наряду с приморскими галофитными сообществами, входили в состав наиболее типичных растительных группировок осушенного шельфа Северной Берингии, чему должно было способствовать мощное остаточное засоление, обилие карбонатных пород и ультраконтинентальный климат.

Крайне нехарактерная для арктических тундр особенность растительного покрова острова — развитие в его межгорных котловинах **кустарниковых зарослей**, отличающихся от кустарниковых тундр отсутствием мозаичности и выделяющихся в качестве особого типа растительности¹⁰. Как и кустарниковые тундры, они совершенно не свойственны подзоне арктических тундр и отсутствуют почти на всех островах арктического бассейна, за исключением о-ва Врангеля и южных частей островов Виктория и Баффина Земля. На о-ве Врангеля, в долинах рек Гусиная, Мамонтовая и Неизвестная, группировки этого типа, нередко имеющие «парковый» облик, образованы преимущественно ивой *Salix lanata* ssp. *richardsonii* (с примесью других видов ив) или *Salix glauca* и распространены, в основном, на высокой пойме, хотя формируются и на пологих склонах террасовалов, где постепенно переходят в кустарниковые тундры.

¹⁰ Б.А. Юрцев полагает, что они могут быть включены в тундровый тип растительности в качестве одного из подтипов.

Согласно Н.А. Секретаревой (1994), изучавшей кустарниковые сообщества верховий р. Неизвестной, в этом районе они представлены преимущественно группировками ортотропной и гемипростратной *Salix lanata* ssp. *richardsonii*, высотой от 25 до 75 см (отдельные растения выше). Распространены на поймах и надпойменных террасах, где их сомкнутость достигает 80—90%, по дренированным участкам южных и юго-западных склонов, где сомкнутость составляет в среднем 60—70%, и по ложбинам стока на склонах и шлейфах, где они представлены наиболее разреженными вариантами (сомкнутость 40—45%). В нижнем ярусе часто присутствуют гемипростратные и стелющиеся *Salix pulchra* и *S. reptans*. Эдификаторная роль наиболее высока в поймах, где данные сообщества являются практически мертвопокровными. На остальных позициях, на прогалинах-полянах представлены фрагменты различных сообществ тундрового типа. Реже здесь встречаются подобные сообщества с доминированием *Salix glauca*, которые, однако, напротив, наиболее широко распространены, на аналогичных позициях в среднем течении р. Мамонтовой, в верховьях р. Тундровой и так далее. Характерной особенностью состава данных группировок является то, что при доминировании единичных видов гипоарктических ив большинство остальных видов относятся к эв- и гемиарктикам, что отличает их от аналогичных сообществ более южных районов.

Как и на материковой Чукотке, кустарниковые группировки приурочены к местам с хорошим увлажнением и накоплением снега, но разнообразие их здесь существенно ниже, чем Н.А. Секретарева связывает с более суровыми климатическими условиями — низкой температурой и малоснежностью. По мнению автора, кустарники острова имеют реликтовый характер (расселились при более мягком климате) и сохранились в названных районах острова благодаря защите от ветров с моря и холодных морских туманов.

И, наконец, совершенно уникальным явлением представляется наличие на острове сообществ ксерофитных и криоксерофитных трав. Будучи сообществами с господством многолетних микротермных ксерофильных злаков и корневищных осочек, они полностью соответствуют признакам степного типа растительности, представляя собой подтип **криофильных степей**, относимые к которому группировки распространены от Центральной Азии до Западной Чукотки (часто имея одни и те же доминанты), но нигде, кроме о-ва Врангеля, не проникающие в арктические тундры.

Ядро криофитностепных группировок составляют степные и лугостепные виды растений — осочки *Carex obtusata* и *Carex duriuscula*, злаки *Festuca auriculata*, *Festuca lenensis*, *Poa arctosteporum*, *Silene repens* из гвоздичных, лапчатка *Potentilla arenosa* и другие¹¹. Помимо них присутствуют разнообразные ксерофитные и ксеромезофитные травы, состав которых варьирует между районами острова и разновидностями группировок. Интересно, что около половины собранных в этих группировках мхов и лишайников также относятся к сухолюбивым, притом, что часть из них обнаружена только в группировках данного типа (лишайники *Asuchinea chrysanta*, *Rinodina ardeaea*, *Peltigera praetextata*, *Lecidea promiscua*, очень редкий степной мох *Pterigonetum ovatum* и другие), в которых они присутствуют и в других районах — в криофильных степях Индигирки, Западной Чукотки.

От криофитных степей более южных районов бассейна Колымы и Чукотки врангельские сообщества отличаются преобладанием, по числу видов (но не по обилию и ценотической значимости!), арктических и арктоальпийских элементов над собственно степными. Последние представлены в них единичными, а то и единственными видами, но являющимися абсолютными доминантами. То есть, даже среди этих, чуждых современным тундрам, формаций проявляется тенденция к монодоминантности.

По набору основных доминант на острове выделяют несколько формаций криофильных степей (Слинченкова, 1994 и другие). Наиболее обычны **корневищноосочковые группировки** с доминированием *Carex obtusata* и (или) *Carex duriuscula*, характеризующиеся монодоминантностью этих дерновинных видов, образующих сплошной или почти сплошной покров, в который вкраплены другие растения (рис. 66). Кроме того, представлены **мелкодерновинно-злаковые** (с доминированием мятлики *Poa arctosteporum* и овсяницы



Рис. 66. Участок злаково-разнотравно-осочковой криофитной степи 1х1 м (по: Слинченкова, 1994).

Серый фон — плотные клоны *Carex obtusata*; черный — *Poa arctosteporum*; точечный — разнотравье, белый — голый грунт с одиночными побегами *C. obtusata*

Festuca auriculata) и **разнотравно-степными** (с доминированием разнотравья, при значительном участии *Poa arctosteporum*) группировками. В центре острова, наряду с осочковыми и разнотравно-осочковыми, встречаются и **злаково-разнотравно-осочковые** криофитностепные группировки, в которых, помимо характерных осочек, обильны злаки *Festuca rubra* и *Festuca lenensis*. В зависимости от принадлежности к той или иной формации существенно варьирует как видовое богатство, так и физиономия рассматриваемых группировок. Если монодоминантные осочковые сообщества относительно бедны видами и довольно невзрачны, то разнотравные варианты могут отличаться очень высоким видовым богатством и исключительной красочностью в определенное время вегетационного периода, особенно при обилии сон-травы (*Pulsatilla multifida*), арники и других подобных видов, с крупными и яркими цветками.

Криофитностепные сообщества приурочены на острове преимущественно к нижним частям склонов, останцевым выступам и бровкам террас южной экспозиции и распространены по долине р. Гусиной, в среднем течении р. Мамонтовой, в верховьях р. Неизвестной, а также вдоль южного макросклона горных сооружений острова, от низовий р. Мамонтовой до окрестностей бух. Роджерс. Последнее особенно интересно, так как в отличие от прочих названных, наиболее континентальных и теплых, районов, мезоклимат окрестностей бух. Роджерс существенно холоднее (средняя температура июля всего лишь 2,4°). Тем не менее, здесь обнаружено несколько отдельных «пятен» криофитностепной растительности, хотя и сильно обедненных (из собственно степных видов только *Carex obtusata*). Это, в частности, подтверждает мнение Б.А. Юрцева и Д.И. Бермана о том, что условия существования данных формаций, в частности их доминант — осочек, определяются эдафической сухостью, являющейся следствием континентальности климата, притом, что они достаточно толерантны к низким температурам.

В основном криофитностепные сообщества представлены на острове небольшими разобщенными участками, протяженностью от нескольких метров до десятков метров. Одной из причин подобного распределения является то, что основные их ценозообразователи (дерновинные осочки) избегают карбонатных пород, широко распространенных в климатически наиболее благоприятных для них районах. Однако, в оптимальных условиях, на склоне г. Тундростепной в окрестностях бух. Сомнительной, на южном склоне низкой останцевой гряды в верховьях р. Неизвестной, по правому берегу руч. Хрустального, в его приустьевой части, и по правому берегу р. Гусиной, в ее нижнем течении, могут развиваться обширные (протяженностью в сотни метров), комплексы криофитностепных, тундростепных, остепненных тундровых сообществ, а также ксеромезофитных и петрофитных ксеромезофитных луговин, формируя своего рода степеподобный ландшафт, более схожий с сухими степями, нежели с тундрами, который смело можно называть тундростепным.

Сказанным выше конечно не исчерпывается разнообразие растительных группировок острова, среди которых существует множество промежуточных, смешанных и переходных вариантов. Особо надо отметить весьма разнообразные **пионерные группировки**, формирующиеся на подвижных осыпях, речных и приморских галечниках, отличающиеся крайним разнообразием, а главное — неустойчивостью своего состава, что затрудняет их отнесение к какому-либо типу растительности, равно как и выделение в качестве самостоятельного типа.

Примером достаточно типичных для острова пионерных группировок могут служить характерные для коренных берегов рек, имеющих обнажения сланцевых пород, преимущественно разнотравные группировки с участием разных видов камнеломок, родиолы, злака *Festuca brachyphylla*, а также ивы *Salix reptans*, представленные пятнами, по местам скопления мелкозема.

На галечниках речных пойм формируются также более или менее разреженные группировки, состоящие в основном из криофильных двудольных и злаков, в которых, однако, присутствуют и более или менее специфические виды — образующий моновидовые заросли иван-чай *Chamerion latifolium*, колосняк *Leymus interior*, а также *Crepis nana*.

¹¹ Осочки *Carex duriuscula*, *Carex obtusata* и овсяница *Festuca lenensis* являются также доминантами сухих степей Даурии и Монголии (!)

Состав аналогичных группировок приморских галечников отличается за счет специфических для прибрежной зоны факультативных галофитов, таких как *Honkenia peploides*, *Mertensia maritima*, *Salix ovalifolia*, *Saxifraga arctolitoralis* и так далее.

Из других пионерных группировок можно отметить образующиеся в обнаженных местах одно-видовые заросли *Caltha arctica* (при застое влаги) или *Nardosmia glacialis* (при временном проточном режиме).

На основании всего вышесказанного о разнообразии растительных группировок острова типологическую структуру его растительного покрова, на уровне типов и подтипов растительности, можно представить в виде схемы (рис. 67), на которой показаны и основные связи (направления переходов) между представленными категориями.

Типологическое ядро растительного покрова острова образуют группировки арктотундрового подтипа, которые, вместе с полярнопустынными, группировками каменистых россыпей, мезофитными и нивальными луговинами, минеральными и прочими болотами, прибрежными галофитными группировками, а также многочисленными пионерными и переходными группировками, составляют **арктотундровый комплекс растительных группировок**, объединяющий наиболее свойственные подзоне арктических тундр варианты растительности.

Тундровые сообщества субарктического типа, кустарниковые заросли, осоко-пушицевые болота, а также обогащенные гипоарктическими и бореальными видами луговины составляют субарктический, точнее **северосубарктический тундровый комплекс**, в целом для рассматриваемой подзоны не типичный и формирующийся лишь в особых условиях.

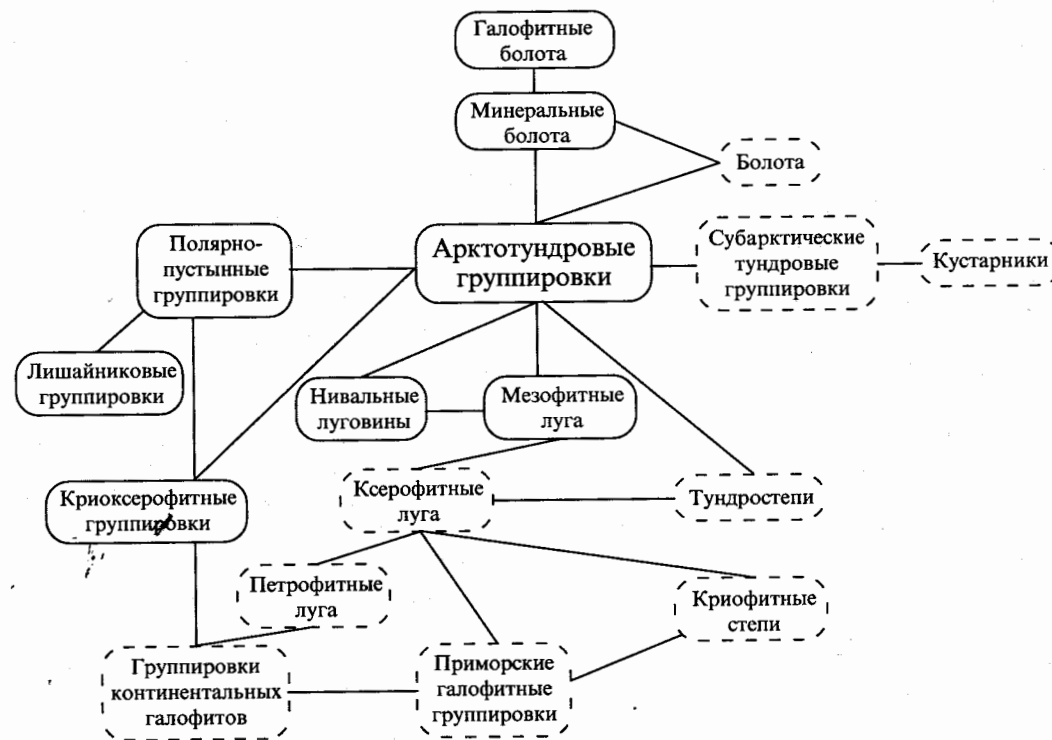


Рис. 67. Схема типологической дифференциации растительного покрова о-ва Врангеля.

Сплошные прямоугольники — группировки арктотундрового комплекса, пунктирные — северосубарктического тундрового комплекса, точечные — ксерофитного комплекса (см. текст). Линии показывают направления основных переходов с образованием серий экотонных группировок

Наконец, криофитностепные сообщества, тундростепи и остепненные тундры, ксерофитные и петрофитные луговины, группировки континентальных галофитов могут быть объединены в **ксерофитный комплекс**, также, в целом, для подзоны не типичный и формирующийся в особых условиях. При этом, если для субарктического комплекса наиболее существенным и достаточным представляется подходящий термический режим, то для ксерофитного необходим достаточный уровень континентальности климата.

Другое отличие заключается в том, что субарктические группировки имеют в настоящее время «свое» зональное подразделение, тогда как ксерофитные можно рассматривать как реликтовые для всей Арктической области. Ксерофитный комплекс расселялся по территории Арктической Берингии в криоаридные интервалы плейстоцена, при максимально осушенном шельфе, и сохранению его элементов на острове способствовала повышенная континентальность климата. Распространение же субарктических группировок связывают с начальными и конечными фазами трансгрессий, характеризующихся более мягким климатом, при частично осушенном шельфе. Сохранение его элементов на острове связано с локальными климатическими (особо теплыми) условиями.

Таким образом, на о-ве Врангеля мы имеем три эколого-географических комплекса растительных группировок, два из которых являются чуждыми для современной подзоны арктических тундр, и их одновременное достаточно широкое развитие определяет уникальность растительного покрова острова, заключающуюся не только в крайне своеобразном их составе, но и в исключительном (для подобных широт) разнообразии.

Разумеется, абсолютное господство на острове в целом принадлежит группировкам арктотундрового комплекса и в части районов (в Тундре Академии, на Восточном плато) иные варианты растительности просто отсутствуют. Однако, местами, в особо теплых, защищенных от ветра и морских туманов, межгорных котловинах острова, субарктические тундровые и ксерофитные комплексы растительных группировок могут играть роль, сопоставимую с таковой арктотундровых вариантов растительности, а в отдельных случаях даже опережают их по значимости, определяя «лицо» растительного покрова, а следовательно, и ландшафта.

Наиболее ярким в этом отношении примером является особо теплая, подверженная, помимо всего прочего, регулярному отепляющему воздействию фенів, котловина верховий р. Неизвестной, описанная Б.А. Юрцевым как крупнейший рефугиум нетипичных для современных арктических тундр комплексов, которые были (могли быть) гораздо более широко распространенными на территории острова в предшествующие эпохи. Этот рефугиум характеризуется сложной структурой, основными элементами которой являются:

- группировки континентальных бобовых на Бобовой гряде и соседних поднятиях;
- степные колонии на южных склонах так называемой Степной горки и южных склонах отрогов г. Первой, включая примыкающие террасы р. Неизвестной, а также остепненные луга с *Potentilla stipularis*, *Arnica iljini*, *Gastrolychnis ostenfeldii*;
- криоксерогалофитные группировки «арктических такыров» с *Poa hartzi*, *Poa vrangetica* и так далее;
- реликтовые скопления гипоарктических олиготрофных верескоцветных (в кассиопеевых и ивово-дриадово-моховых тундрах), в местах повышенного летнего прогрева и хорошей зимней снеговой защиты;
- скопления редких гипоарктических болотных осоковых и ситниковых в болотных массивах субарктического характера;
- ивняки и ивняковые тундры с *Salix lanata* spp. *richardsonii*;
- фоновые сообщества суглинистых террас с господством *Carex lugens*, *Salix reptans* и *S. pulchra*, также имеющие субарктический характер.

Кроме того, здесь же представлены:

- сырые луговины с фоном из *Anemone richardsonii*, часто приуроченные к подножьям останцев;
- клоны осоки *Carex vaginata*;
- луговины с американской горечавкой *Gentiana arctophila*;
- приуроченные к останцам клоны редчайшей эндемичной врангельской зубровки, образующей в одном месте довольно протяженный сухой зубровковый луг;
- ксеромезофитные и остепненные кобрезиевые луга со значительным участием эндемичной реликтовой папчатки Врангеля.

Пространственная организация растительного покрова, мозаичность и комплексность

Хорошо известной особенностью растительного покрова тундровой зоны вообще и особенно подзоны арктических тундр является его пестрота, выражающаяся в сочетаниях более или менее резко контрастирующих группировок, участков оголенного грунта и проявляющаяся на разных уровнях. В основном это результат того, что в столь экстремальных условиях практически любые, казалось бы, незначительные различия уклона, экспозиции, превышения над общей поверхностью существенно меняют условия обитания растений, что и приводит к формированию различных группировок. Особо ярко это выражено именно в подзоне арктических тундр, где экстремальность среды выше, чем в более южных подзонах, а эдификаторная роль мхов, нередко обеспечивающих изрядную монотонность покрова на значительном протяжении, ниже. При этом здесь еще достаточно богата флора, в отличие от полярных пустынь, пестрота растительности в которых снижается в значительной мере за счет резкого обеднения видового состава.

Наиболее впечатляющий и весьма характерный для всех тундр вид пространственной неоднородности растительного покрова представляют собой структуры, обладающие большей или меньшей регулярностью, то есть закономерным, повторяющимся на определенной площади сочетанием двух или нескольких относительно однородных пространственных элементов. Таковы пятнистые тундры, грядово-мочажинные и бугристые болота, полигональные тундры. Для обозначения подобных явлений употребляются термины *комплексность* и *мозаичность*, которые отнюдь не равнозначны.

Мозаичность понимается как внутривидовая неоднородность, вызванная особенностями роста, размножения и взаимных отношений растений, обуславливающими обособление в пределах одного растительного сообщества (фитоценоза) более или менее различающихся *микрोगруппировок* (микроценозов, парцелл), сочетания которых повторяются на всем занимаемом данным фитоценозом пространстве, исходно однородном. Комплексность же — результат исходных экотопических вариаций среды, а комплексы — повторяющиеся сочетания разных фитоценозов.

Как считает В.Д. Александрова (1983), наиболее объективный критерий для разграничения на практике мозаичности и комплексности был предложен Е.М. Лавренко. Согласно ему, мозаичность имеет место тогда, когда элементы неоднородности (то есть микрोगруппировки) связаны друг с другом путем взаимопроникновения корневых систем растений сквозь все элементы мозаики. В комплексах же контакт между растениями различных фитоценозов или их фрагментов наблюдается только в пограничных участках, а большая часть компонентов соседних фитоценозов не соприкасается.

Надо сказать, что в природе два приведенных критерия отнюдь не всегда совпадают. В первую очередь это относится к пятнистым тундрам полигональных поверхностей. Их внутренняя неоднородность — результат первичной дифференциации нанорельефа, то есть исходной экотопической неоднородности. Однако, корневые системы растений, селящихся вдоль морозобойных трещин, часто пронизывают всю толщу грунта под пятнами голого грунта, с его разреженными группировками. С другой стороны, в нанобугорковатых тундрах отчетливо выражено соответствие микродифференциации растительности таковой нанорельефа, однако последняя сама является результатом первичной неоднородности растительного покрова, то есть не является исходной. Все это приводит к тому, что одни и те же единицы растительного покрова трактуются разными исследо-

вателями то как мозаичные фитоценозы, то как комплексы, состоящие из отдельных фитоценозов пятен, разделяющих их ложбин (с учетом мелких размеров подобных единиц, это явление принято называть наноконкомплексностью). В общем, по-видимому, за основной критерий лучше взять предложенный Е.М. Лавренко, помня, однако, о том, что и он может иногда оказаться достаточно условным.

Надо остановиться и на самом понятии *фитоценоза*. Исходя из современных представлений, фитоценоз (растительное сообщество) рассматривается как *совокупность популяций растений, связанных условиями местообитания и взаимоотношениями в пределах более или менее однородного комплекса факторов среды (экотопа)*. В соответствии с этим определением, требующим обязательного наличия взаимоотношений между популяциями растений, многим растительным группировкам «отказано» в этом статусе. Фитоценозами признаются только группировки, обладающие той или иной степенью связности растительного покрова, пусть даже проявляющейся только в подземных ярусах. Открытые группировки, состоящие из изолированных особей растений, в которых полностью отсутствуют какие-либо фитоценозические связи, называют агрегациями. Кроме того, для широко распространенных в Арктике также открытых группировок, состоящих из отдельных особей растений и мелких изолированных фрагментов фитоценозов (куртинно-подушечные структуры), В.Д. Александровой был предложен термин «*семиагрегация*».

При классификации растительности основные типологические единицы (синтаксоны), объединяющие наиболее сходные между собой фитоценозы, называют ассоциациями. В.Д. Александровой предложено использовать этот термин только тогда, когда мы имеем дело именно с фитоценозами, а для аналогичных синтаксонов, объединяющих агрегации и семиагрегации, использовать термин «комитации» (от латинского *comitatur* — сопровождать, сопутствовать). По мнению В.Д. Александровой, это должно подчеркивать, что элементы открытых группировок (отдельные особи и фрагменты фитоценозов) не соприкасаются и не взаимодействуют, но лишь «сопутствуют» друг другу, будучи отделены друг от друга теми или иными промежутками.

Агрегации, семиагрегации и фитоценозы это основные, «опорные» типы фитоценозических структур, связанные многочисленными переходами и сами достаточно разнообразные по своей пространственной структуре — степени и характеру *внутривидовой* неоднородности, то есть *мозаичности*.

По результатам исследований на острове Врангеля, С.С. Холод (1994) выделяет шесть уровней сложности свойственных ему фитоценозических структур, различающихся степенью связности, покрытием, интенсивностью взаимодействий между элементами:

- 1) открытые группировки (главным образом агрегации) с крайне низким проективным покрытием, и неустойчивым набором видов, и неупорядоченным расположением элементов (преимущественно отдельных особей);
- 2) открытые группировки (агрегации и семиагрегации) с проективным покрытием до 15%, устойчивым набором видов и жизненных форм, но неупорядоченным расположением элементов;
- 3) семиагрегации с постепенным переходом к упорядоченным расположениям элементов (фрагментов дернины);
- 4) группировки со связным сетчатым покровом, но низким растительным покрытием порядка 10—20%;
- 5) пятнистые группировки с растительным покрытием от 25 до 75%, с постепенным увеличением роли растительной дернины и переходом к геометрически правильным пятнам и их правильному распределению;
- 6) цельнопокровные или почти цельнопокровные сообщества, в которых на оголенные грунты приходится не более 10% площади.

Контуры, занимаемые перечисленными структурами, представляют собой как бы элементарные пространственные разности растительного покрова, которые могут быть как более или менее гомогенными, так и в разной степени мозаичными. По чисто физиономическим признакам (по характеру образуемого растительностью рисунка) можно,

очевидно, говорить о трех основных видах подобных мозаик: образуемых отдельными особями растений, куртинами и фрагментами фитоценозов на фоне голого грунта (агрегации и семиагрегации), образуемых микрогруппировками растений и пятнами голого грунта¹² более или менее сопоставимыми по площади (сетчатые и пятнистые структуры) и образуемых достаточно развитыми группировками растений, при редкости или отсутствии пятен голого грунта (сомкнутые фитоценозы). Характерной чертой типичных ландшафтов арктических тундр, очевидно, можно считать преобладание мозаик второго типа, при сравнительной редкости мозаичных и гомогенных сомкнутых фитоценозов. В полярных пустынях господствуют мозаики первого типа — открытые несвязные группировки, а к югу, в субарктических тундрах, начинают преобладать мозаики третьего типа и гомогенные структуры.

В условиях относительной монотонности экотопических условий контуры отдельных агрегаций, семиагрегаций и фитоценозов на острове Врангеля могут быть достаточно протяженными и измеряться десятками и сотнями метров, не образуя при этом каких-либо закономерных, регулярных или направленных вдоль градиентов среды надценотических структур с другими подобными единицами, то есть, будучи «самостоятельными»¹³.

Так, например, из открытых группировок для острова очень характерны лишайниковые семиагрегации, приуроченные к сланцевым вершинам и хребтам. Обширные непрерывные контуры сложенных карбонатными песчаниками пологих щебнистых склонов на юге острова заняты группировками комитации с доминированием остролодочника Городкова (*Oxytropis gorodkovii*) и обилием камнеломки супротивнолистной (*Saxifraga oppositifolia*) и ивы ползучей (*Salix reptans*). Для «полей морозного кипения» Южной равнины характерны семиагрегации с доминированием щучки *Deshampsia glauca*, лисохвоста *Alopecurus alpinus* и ивы ползучей *Salix reptans*. Группировки комитации бескильницы *Puccinella phryganoides* типичны для прибрежных галечников. Для всех названных и им подобных группировок характерно то, что в их пределах площадь голого грунта существенно превышает таковую, покрытую растительностью.

Обычны для острова и достаточно протяженные монотонные контуры полигонально-сетчатых и пятнистых тундр, в которых относительные площади растительной дернины и голых пятен варьируют, но в целом сопоставимы (примеры горизонтальной структуры приведены на рисунках в предыдущем разделе). Для равнин, предгорных шлейфов, пологих «террасо-увалов» и нижних частей склонов характерны их регулярно-пятнистые и спорадически-пятнистые разновидности. Первые в основном имеют пликтивный характер, то есть сформированы за счет зарастания ложбин полигональных поверхностей, а пятна образованы первично голыми грунтами. Вторые же чаще формируются на основе медальонного нанорельефа, и им свойственна определенная микроцикличность, проявляющаяся в постепенном зарастании пятен и в образовании новых пятен в ином месте. Помимо собственно пятнистых тундр, к ним относятся и нанобугорковатые группировки с пятнами, образующимися в результате разрушения бугорков.

Наконец, на южной равнине и, особенно, в межгорных котловинах, не особо редки, хотя в целом конечно занимающие гораздо меньшие площади, чем названные выше типы, достаточно представительные «самостоятельные» контуры сомкнутых или почти сомкнутых фитоценозов. Экологически они довольно разнообразны, включая растительные группировки сырых ложбин с доминированием мха *Drepanocladus revolvens*, участки гомогенных болот, заросли кустарников и кустарниковые тундры, лугоподобные кобрезиевые группировки южных склонов. Подавляющее большинство их разновидностей также не гомогенны, а имеют мозаичное строение, то есть в

¹² Понятие «голового» грунта также зачастую достаточно условно; даже при отсутствии цветковых растений на подобных поверхностях нередко формируются группировки накипных лишайников и (или) напочвенных водорослей.

¹³ «Самостоятельность» эта весьма относительна, так как любая разность растительного покрова, какой бы протяженной она ни была, является элементом структуры более высокого порядка; в данном случае решающее значение имеет размерность, масштаб — о «самостоятельности» мы говорим в тех случаях, когда контур однородной агрегации, семиагрегации или фитоценоза соответствует целому ландшафтному урочищу или группе урочищ и, таким образом, может быть элементом структуры ранга местности или ландшафта.

них сочетается большее или меньшее число типов микрогруппировок (крайний пример — куртины кустов и прогалины-поляны в кустарниковых тундрах), но при том, что полностью оголенные грунты или имеющие лишь корочку накипных лишайников, если и есть, то занимают существенно меньшие площади, чем остальных компонентов.

Наиболее же часто, однако, отдельные агрегации, семиагрегации и фитоценозы разного структурного типа представлены меньшими по площади контурами, измеряемые метрами и их первыми десятками, которые образуют в пространстве закономерные надценотические структуры. Согласно С.С. Холоду, по характеру и факторам их организации таковые могут быть отнесены к трем основным категориям — *комплексам, катенам и сочетаниям*. Кроме того, эти структуры, «вкладываясь одна в другую», могут быть разного порядка и обладать различной степенью сложности. Последняя измеряется С.С. Холодом так называемым энкаптическим индексом, характеризующим число уровней «вложенности». Так, при индексе, равном единице, структура образована элементарными «неделимыми» разностями, то есть агрегациями, семиагрегациями и фитоценозами. Индекс, равный двум, означает, что все элементы структуры или их часть сами являются надценотическими структурами первого порядка. Наиболее сложные из описанных на острове структур имеют энкаптический индекс, равный четырем, что соответствует четырем уровням вложенности. Оговоримся также, что речь идет о структурах, соответствующих элементам ландшафта не более высокого ранга, чем ландшафтные урочища.

Комплексами С.С. Холод называет связанные происхождением с особенностями микро- и нанорельефа структуры, с более или менее регулярным и одинаковым во всех направлениях расположением составляющих элементов (разновидностей фитоценозов). Как правило, это относительно простые надценотические структуры с одним «уровнем вложенности», то есть образованные двумя или более «равноправными» и простыми элементами — агрегациями, семиагрегациями и фитоценозами. Оговоримся, что на самом деле, к собственно комплексам С.С. Холодом относятся лишь те из описанных структур, которые образованы фитоценозами. Если же подобное образование включает агрегации и семиагрегации, то для них используется название «прекомплекс». Все комплексные структуры растительного покрова, то есть прекомплексы и собственно комплексы, обязаны своим существованием комплексности микрорельефа, когда на поверхности выражены его контрастирующие, но генетически связанные формы.

От характера микрорельефа прямо зависят размерность составляющих комплекса и образуемый ими рисунок. Так, на полигональных поверхностях седловин сланцевых гор описаны сетчатые прекомплексы, в которых по ложбинам распространены группировки комитации с доминированием ивы *Salix phlebophilla*, остролодочника чукотского и мха *Aulacomnium turgidum*, а на бугорках — также открытые группировки с ведущей ролью селезеночника, родиолы розовой и овсяницы *Festuca brachyphila*. В краевой части приморской равнины юга острова, на «ячеистой» поверхности, типичны куртинно-пятнистые прекомплексы с ассоциацией простратной ивы *Salix glauca* по ложбинам и группировками упомянутой выше селезеночниковой комитации по разделяющим их возвышенным поверхностям. Для значительных пространств Южной равнины характерны крупнопolygonальные поверхности, с плоскими полигонами диаметром около 20 м, разделенными хорошо выраженными ложбинами с долгим стоянием воды. Растительность образует здесь полигональный прекомплекс (рис. 68), состоящий из связанных с ложбинами пятнистых сообществ, в которых доминируют мхи *Ditrichum flexicaule* и *Schistidium apocarpum*, а также ивка *Salix rotundifolia*, и формирующихся на «полях морозного кипения» поверхности полигонов семиагрегаций с преобладанием мака *Papaver paucistamium*, полыни арктической (*Artemisia borealis*) и лисохвоста альпийского (*Alopecurus alpinus*). На наклонных участках той же равнины, в условиях замедленного стока и передвижения твердого материала, микрорельеф дифференцируется на неясно выраженные полосы — ложбины стока шириной 2—7 м и плоские гряды. Первым свойственным пятнистым фитоценозам с преобладанием осоки *Carex lugens*, ивы ползучей (*Salix reptans*) и мха *Tomenthypnum nitens*, вторым — имеющие сетчатую структуру сообщества с доминированием ивы ползучей и лисохвоста

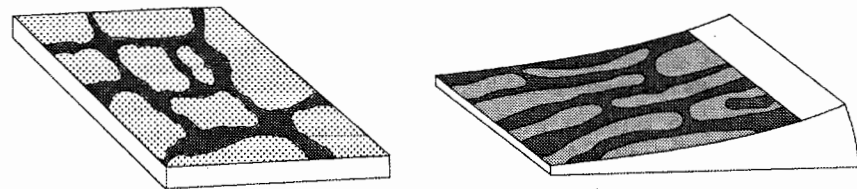


Рис. 68. Примеры комплексного растительного покрова на о-ве Врангеля (по: Холод, 1994).

Вверху — прекомплекс полигонального типа (темный фон — ассоциация *Salix rotundifolia* — *Ditrichum flexicaule* + *Schistidium arocarpum*, точки — комитация *Paraver paucistamium* + *Artemisia borealis* + *Alopecurus alpinus*); внизу — комплекс неясно-полосчатого типа (темный фон — ассоциация *Carex lugens* + *Salix reptans* — *Tomenthypnum nitens*, светлый — ассоциация — *Salix reptans* — *Alopecurus alpinus*).

та альпийского. Две эти разности образуют комплекс неясно-полосчатого типа (рис. 68). Этим конечно далеко не исчерпывается разнообразие комплексных структур в растительном покрове острова. Очень хорошо они, например, развиты на переувлажненных плоских поверхностях и в сырых депрессиях северной равнины острова, где соответствуют полигональным и плоскобугристым болотам. Большинство из них также может быть отнесено к полигональному типу, но значительная часть имеет пятнистый рисунок — группировки плоских бугорков на фоне однородной плоской поверхности.

Иной тип надценоотических структур представляют катены (фитокатены), к которым относятся и хорошо известные экологические ряды. Под катенами понимаются последовательности разностей растительного покрова, формирующиеся вдоль определенных градиентов среды. То есть, в отличие от комплексов, данным структурам свойственна направленность, моноклиальность, отсутствует свойственная комплексам повторяемость и изотропность. Помимо экологических рядов среди катен различают также экологические вариации. Морфологически эти структуры практически идентичны, но рядами целесообразно называть последовательности, формирующиеся в условиях, когда определяющие катену факторы на всем ее протяжении изменяются в одном направлении. Если же имеет место скачкообразное изменение значений определяющих факторов, то такие последовательности лучше именовать вариациями.

Примером простых фитокатен (с энкаптическим индексом, равным единице) могут служить микропоясные экологические ряды, формирующиеся в речных долинах в связи с градиентом поемности (выраженности поемного режима) и нивальности. В долине р. Сомнительной они состоят из четырех звеньев. На галечниковой пойме распространены открытые группировки с доминированием полыни, камнеломки *Saxifraga oppositifolia* и иван-чая *Chamerion latifolium*. На пологой поверхности у тылового шва, с ослаблением пойменного режима и увеличением заснеженности (нивальности), они замещаются сначала пятнистыми фитоценозами с преобладанием дриады, ивы *Salix glauca* и дикрановых мхов, а затем также пятнистыми сообществами *Salix rotundifolia* и мхов *Ditrichum* и *Schistidium*. Далее, на поверхности борта долины, где поемность практически не проявляется, а нивальность максимальна, развиты открытые группировки кисличника *Oxyria digina*, незабудки *Myosotis asiatica* и трищетинника *Trisetum spicatum*.

Другим примером могут служить трехчленные вариации, формирующиеся у береговых оврагов краевой части приморской равнины на юге острова, определяющим для которых является градиент нивальности (рис. 69). На «межовражных» пространствах, с умеренным снегонакоплением, здесь распространены пятнистые фитоценозы с преобладанием осоки *Carex lugens*, ивы ползучей (*Salix reptans*) и мха *Tomenthypnum nitens*. По краевым, хорошо обдуваемым, частям оврагов развиваются также пятнистые дриадовые группировки, а по склонам и днищам оврагов, с существенным снегонакоплением, — почти сомкнутые сообщества с доминированием ивки *Salix polaris*.



Рис. 69. Совокупность экологических рядов растительных группировок краевой части приморской равнины (см. текст).

Темно-серый фон — пятнистые осоковые тундры, светло-серый — пятнистые дриадовые, черный — нивальные сомкнутые группировки с преобладанием ивки полярной (*Salix polaris*)

Классическим примером катенной организации являются также микропоясные экологические ряды вокруг озер.

Наряду с простыми экологическими рядами и вариациями, образованными отдельными фитоценозами, широко распространены и сложные катены с более высоким энкаптическим индексом, элементами которых могут быть комплексы и иные надценоотические структуры, в том числе и простые, «подчиненные» экологические ряды.

Сложные фитокатены (экологические ряды), связанные с градиентами нивальности и увлажнения, формируются на подгорных педиментах, ниже ограничивающего их уступа. Сверху вниз здесь резко выражен градиент ослабления нивальности (средняя мощность снегового покрова изменяется от 4 до 0.1 м), а приток больших масс талых вод с вышележащих склонов обеспечивает формирование полосчатого микро рельефа. «Тело» катены состоит из двух основных звеньев (рис. 70), границей которых служит резкий перепад нивальности. Верхнее нивальное звено представлено почти цельнопокровными сообществами с доминированием *Salix polaris*. Нижнее же, формирующееся в условиях низкой нивальности, но повышенного увлажнения, представляет собой совокупность экологических рядов, образующихся вдоль подчиненных (перпендикулярных основному) градиентов увеличения нивальности и увлажнения от возвышенных полос до ложбин. По наиболее сухим полосам распространены пятнистые сообщества *Carex lugens* — *Salix reptans* — *Tomenthypnum nitens*, по более увлажненным — также пятнистые фитоценозы *Carex lugens* — *Salix pulchra* — *Aulacomnium palustre*, а в наиболее увлажненных развиваются комплексы неясно-полосчатого типа, в которых группировки той же самой ассоциации *Carex lugens* — *Salix pulchra* — *Aulacomnium palustre*, чередуются с распространенными по переувлажненным ложбинам сомкнутыми сообществами осоки *Carex stans* и гигрофильных мхов *Drepanocladus*. Как видим, здесь можно различить четыре уровня «вложенности». Два последних названных типа сообществ образуют комплексы, которые входят в состав экологических рядов первого порядка; последние образуют совокупность экологических рядов (этот тип структур относится к категории сочетаний — см. ниже), которая является одним из звеньев экологического ряда второго порядка.

Иной вариант сложных катен формируется по градиенту увлажнения на предгорных шлейфах, плавно переходящих в более низкие уровни приморской равнины и столь же плавно — в более высокие уровни склонов. С последним связано отсутствие выраженного градиента нивальности. Интенсивный в весеннее время сток талых вод происходит здесь по узким (3—5 м) полосам, а на переходе к равнинным поверхностям он замедляется, и полосы как бы теряются. В «теле» катены различают три основных звена (рис. 71). Самое верхнее из них само по себе представляет сложную структуру, относимую к С.С. Холодом к ташетам (о них мы скажем ниже). Ее элементами являются приуроченные к ложбинам стока пятнистые фитоценозы ассоциации *Carex lugens* — *Salix pulchra* — *Aulacomnium palustre* и формирующиеся на разделяющих их бугристых поверхностях пятнистые комплексы. Последние состоят из сетчатых кустарничково-моховых группировок с преобладанием *Salix glauca* и мхов *Schistidium*, при участии дриад, распространенных по ложбинам между буграми, и формирующимися по вершинам последних открытыми группировками селезеночника *Chrysosplenium wrangelicum*, родиолы розовой и овсяницы *Festuca brachyphila*. Остальные два основных звена катены представлены сменяющимися друг друга вниз по склону сообществами ассоциаций *Carex lugens* — *Salix reptans* — *Tomenthypnum nitens* и *Carex lugens* — *Salix pulchra* — *Aulacomnium palustre*. В этом случае можно различить три уровня «вложенности»: комплексы входят в состав ташетов, являющихся звеном экологического ряда.

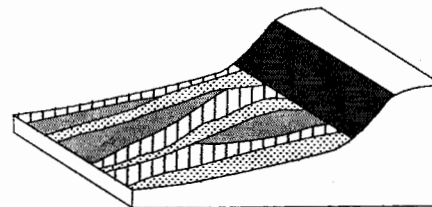


Рис. 70. Сложный ряд растительных группировок по факторам нивальности и увлажнения (по: Холод, 1994).

Темный фон — сомкнутые нивальные группировки ивки полярной, светло-серый и штриховка — варианты пятнистых ивово-осоковых группировок, точки — неясно-полосчатые комплексы

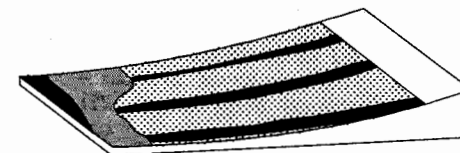


Рис. 71. Сложный экологический ряд растительных группировок по фактору увлажнения (по: Холод, 1994).

Черный фон — пятнистые ивово-осоковые тундры с *Carex lugens*, *Salix glauca* и *Tomenthypnum nitens*, серый — то же с *Carex lugens*, *Salix pulchra* и *Aulacomnium palustre*, точки — куртинно-пятнистые комплексы

Надценотические структуры третьей категории, которые С.С. Холод называет *сочетаниями*, отличаются от катен тем, что не связаны с направленными градиентами среды и не обязательно являются ориентированными определенным образом последовательностями (хотя может быть и такое). По морфологии они ближе к комплексам, но в отличие от последних, их составляющие приурочены к элементам среды, между которыми отсутствует генетическая связь, подобная, например, таковой в полигональных тундрах и бугристых тундрах, где ложбины и полигоны (или бугры) образуются и развиваются под действием единых процессов (морозобойного растрескивания, пучения и т.д.), а, следовательно, связаны генетически.

Среди сочетаний С.С. Холод достаточно условно различает *мозаики* (не путать с внутриценотической мозаичностью!) и *ташеты*. Первые отличаются большей регулярностью и постоянством. Для вторых более характерны нерегулярность и меньшая стабильность. Как и катены, сочетания различаются также и степенью сложности — количеством уровней вложенности.

Простые разновидности ташетов с энкаптическим индексом равным единице и образованные открытыми группировками С.С. Холод называет *преташетами*. Подобные структуры особенно характерны для «сыпучих» сланцевых склонов с активными коллювиальными процессами, которым свойственны частая смена характеристик снежного покрова в течение одного сезона и «блуждание» затеков мелкозема, обуславливающие формирование эпизодических нерегулярных полосчатых структур (рис. 72). На фоне лишенных растительности осыпей, на более устойчивых сланцевых полосах, здесь распространены лишайниковые семиагрегации, а по полосам мелкозема — также открытые группировки, относящиеся к комитации с господством ожики *Luzula confusa* и лишайника *Comicularia divergens*. Пример более сложно устроенных собственно ташетов, образованных связными фитоценозами и комплексами, нами уже приводился, когда мы рассматривали катены. Еще более сложные ташеты особенно характерны для расширенных в верховьях горных ручьев, депрессий на склонах, где их элементами могут быть микропоясные ряды, их совокупности, более просто устроенные ташеты и так далее.

Очень велико разнообразие мозаик, различающихся как энкаптическим индексом, так и образуемым их элементами рисунком. По последнему признаку различают мозаики фоново-дырчатые, пятнистые, фоново-грядовые, полосчатые, ступенчатые. К категории мозаик относят и совокупности экологических рядов.

Пример очень простой фоново-дырчатой мозаики демонстрируют выраженные на Южной равнине контуры преимущественного распространения сетчатых растений растительного покрова с преобладанием ивы ползучей (*Salix reptans*) и лисохвоста альпийского (*Alopecurus alpinus*), на фоне которой, то здесь, то там, «разбросаны» небольшие хорошо увлажненные понижения, в которых формируются сомкнутые фитоценозы с доминированием дюпонции *Dupontia fisheri*, пушицы *Eriophorum scheuchzeri* и сфагновых мхов.

На предгорных шлейфах нередко формируются фоново-грядовые мозаики (рис. 73), очень похожие на полосчатые комплексы, в которых, однако, гряды являются «наложенными», сформированными независимо от фоновой поверхности и не сопряжены с ней генетически. На фоновой поверхности с пятнистой растительностью (*Carex lugens* + *Salix reptans* — *Tomenthypnum nitens*) определяющими являются делювиальные процессы, а на грядах — мерзлотно-криотурбационные. Последние обуславливают формирование в верхней части гряд куртинно-пятнистых прекомплексов, аналогичных описанным нами выше, состоящим из ассоциаций *Salix glauca* и комитаций с преоб-

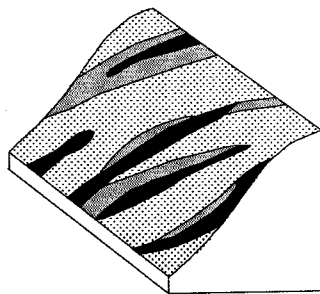


Рис. 72. Спорадически-полосчатые ташеты на сланцевых склонах (по: Холод, 1994).

Точки — осыпи, лишенные растительности, черный фон — лишайниковые семиагрегации, серый — разреженные лишайниково-ожиковые группировки

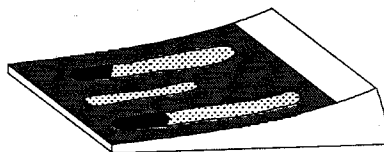


Рис. 73. Фоново-грядовая мозаика растительных группировок (по: Холод, 1994).

Серый фон — пятнистые ивково-осоковые тундры, черный — комитации осочки скальной, точки — куртинно-пятнистые комплексы

ладанием селезеночника. В нижней части гряд, вблизи обращенного на юг уступа, могут также формироваться семиагрегации с преобладанием осочки скальной (*Carex rupestris*).

Пятнистую мозаику представляют собой и контуры тундростепной растительности южных склонов Сомнительных гор. На фоне, образованном пятнистыми тундростепными группировками с доминированием *Dryas punctata* и *Salix phlebophylla*, на пятнах чистого мелкозема здесь формируются злаковые (*Poa arctosteporum*), а на пятнах мелкозема с примесью сланцевой плитки — осочковые (*Carex obtusata*) сомкнутые криофитностепные сообщества; участкам сланцевой плитки соответствуют семиагрегации с доминированием осочки скальной (*Carex rupestris*), а в депрессиях под «разбросанными» здесь останцами формируются разреженные группировки, относящиеся к комитации *Oxyria digina* — *Myosotis asiatica* — *Trisetum spicatum*.

Посвятив столько места описанию наиболее типичных (из изученных) структур растительного покрова, мы конечно далеко не охватили всего их разнообразия, остановившись лишь на самых важных, принципиально различающихся разновидностях. Однако и это достаточно хорошо иллюстрирует исключительную сложность и пестроту растительного покрова, «сводящую с ума» геоботаников-картографов и вносящую существенную лепту в общее разнообразие среды. Подчеркнем, что самые разнообразные, как по образуемому рисунку, так и по определяющим факторам, надценотические структуры, сплошь и рядом включают, в качестве своих составляющих, одни и те же элементарные различия, то есть контуры группировок одних и тех же комитаций и ассоциаций. Довольно показательны в этом отношении постоянно упоминавшиеся нами выше пятнистые мохово-ивово-осоковые сообщества ассоциации *Carex lugens* — *Salix reptans* — *Tomenthypnum nitens*. Сами, обладая внутренней неоднородностью (спорадически-пятнистые), они нередко образуют достаточно крупные контуры, соответствующие целым ландшафтными урочищам. Помимо этого, они могут быть элементом комплексов неясно-полосчатого типа, входить в состав фоново-грядовых мозаик (фон), быть членом экологических рядов.

Теперь, пожалуй, следует вернуться к внутриценотической мозаичности и более подробно остановиться на наиболее характерных для подзоны арктических тундр сетчатых и пятнистых структурах, определяющих «лицо» подзоны. Подобным фитоценозам, объединяемым С.С. Холодом под названием пятнистых тундр, этот автор посвятил специальную работу (Холод, 1986), которую нельзя обойти вниманием, поскольку выполнена она на «врангелевском» материале.

На равнинах южной части острова, где проводились названные исследования, пятнистые тундры занимают 65-70% общей площади, а на севере это значение еще выше, что наглядно свидетельствует об особой роли этих структур в растительном покрове острова. Формируются пятнистые структуры в определенной амплитуде физико-географических условий — на плоских горизонтальных или пологих наклонных поверхностях (при крутизне не более 15°), достаточно увлажняемых, но не переувлажненных (не являющихся ложбинами стока, со снежным покровом, мощность которого не превышает 30—35 см).

Основной проблемой, связанной с сетчатыми и пятнистыми структурами, постоянно возникающей при попытке их классификации, является вопрос о том, представляют ли они собой фитоценозы или комплексы фитоценозов. Многими исследователями (Городков, 1958; Игнатенко, Норин, 1969) они рассматриваются как проявления надфитоценотической неоднородности, то есть как комплексы, состоящие из нескольких типов фитоценозов, свойственных пятнам, ложбинкам и так далее. Противоположной точки зрения придерживается В.Д. Александрова (1962, 1971), рассматривающая пятно как составную часть фитоценоза на основании факта проникновения под него корней из окружающей его дернины.

Используя этот критерий, В.Д. Александрова некоторые структуры связанного растительного покрова, имеющие сетчатый рисунок, считает нанокомплексами. Это, прежде всего, относится к наиболее характерным для полярных пустынь, но хорошо распространенным и в арктических тундрах (преимущественно в горах), в том числе и на о-ве Врангеля, лишайниковым группировкам. В условиях полигонального нанорельефа для них характерна сеточка, образованная разрастающимися вдоль морозобойных трещин кустистыми лишайниками, а на поверхности полигонов формируются микрогруппировки накипных лишайников и (или) напочвенных водорослей. Между этими двумя видами группировок практически отсутствуют контакты, а следовательно, и ценоотические отношения, почему В.Д. Александрова и считает их отдельными нанопитоценозами.

С.С. Холод предпринял попытку решить вопрос о характере неоднородности пятнистых тундр путем анализа отношения пятен к структурной организации растительности. Для этого им была проведена типология пятнистых тундр, в основу которой были положены структурные признаки. Всего было выделено пять типов структуры пятнистых тундр, которые оказалось возможным выстроить в ряд по степени внешней упорядоченности рисунка, образуемого набором пятен и окружающей их сомкнутой дерниной, дифференцированной внутри себя на микрогруппировки:

1) *Спорадически-пятнистый*. Площадь дернины составляет 65–80%. Пятна, как правило, очень неправильной формы — вытянутые, овальные, стянутые перемычками. Очень различны по размерам. Распределены весьма неравномерно — большие скопления пятен приурочены к положительным элементам микрорельефа. Данной структурой обладают широко распространенные на юге острова ивово-осоково-моховые тундры, в которых эдификатором внепятенной растительности выступает осока *Carex lugens*, а ее пространственный фон образуют мхи, плотно заполняющие все промежутки между цветковыми растениями. В зимний период экотопы, которым свойственны подобные структуры (водораздельные поверхности и нижние части предгорных шлейфов) покрыты снегом средней мощностью 20 см, что препятствует снеговой корразии и позволяет выходить на поверхность пятен видам, не являющимся «пятенными» ценофобами, принимающим участие в сложении дернины.

2) *Регулярно-пятнистый*. Площадь дернины, по сравнению с предыдущим типом, сокращается до 60–70%. Пятна становятся более крупными и более правильными по характеру рисунка (окружность или овал). Во многих случаях пятно окаймляется плотным и высоким валиком из возвышающихся над его поверхностью кочек. Поверхность пятна горизонтальна или слегка выпукла, а высота его центральной части не превышает высоты растительной дернины межпятенных пространств. На поверхности пятен отсутствуют перемычки растительной дернины, а во флористическом составе значительно меньше видов, характерных для участков окружающей дернины. В составе дернины выделяются устойчивые микрогруппировки (5), которым свойствен определенная последовательность следования, в направлении от пятна к увлажненным ложбинам. Данный тип структуры формируется в наиболее укрытых снегом частях предгорных шлейфов или равнин, где в очень слабой степени сказывается эффект снеговой корразии.

3) *Неясно-сетчатый*. Пятна составляют 50–60% площади и при этом иногда сливаются краевыми частями, образуя рисунок ломаной или искривленной решетки. Пятно располагается на одном уровне с дерниной и имеет четкие границы в пространстве. В растительном покрове дернины отмечается существенная редукция ярусности, по сравнению с предыдущими типами (растения более прижаты к поверхности). Флористический состав на пятнах довольно постоянен. Редукция ярусности в условиях маломощного снежного покрова (8–12 см) сопровождается усилением ее структуризации — обычно выделяется три микрогруппировки, притом, что их размеры несколько больше (за счет разрастания клонов и особей, компенсирующего снижение высоты растений).

4) *Полосчатый*. Данный тип структуры развивается в основном в экотопах пологих склонов, верхних и средних частей предгорных шлейфов. Пятна занимают 70–80% площади и как бы выстроены вдоль по склону, образуя волнообразные параллельные ряды. Хорошо выражены разделяющие пятна ложбинки. Растительность занимает ложбинки и обрамляет борта пятен, образуя своеобразный бордюр. Нередко пятна приподняты с одного края относительно склона, образуя уступ («пятна с уступом»!) Практически всю зиму пятна лишены снега и подвергаются сильному коррадирующему воздействию, которое затрудняет проникновение на пятно видов дернины. Флористический состав этих пятен наиболее постоянен из всех типов пятнистых структур. В растительном покрове выделяется 1–2 доминантных микрогруппировки.

5) *Сетчатый*. Этот тип структуры Н.В. Матвеева и Ю.И. Чернов называют полигонально-сетчатым сомкнутым. При сохранении преимущественной связанности растительной дернины, участ-

ки оголенного грунта здесь занимают 80–90% площади. Этот тип структур особенно свойствен полярным пустыням, а на острове Врангеля распространен преимущественно в горах. Характерные особенности — монодоминирование, отсутствие выраженных микрогруппировок и полное следование (соответствие) дернины формам нанорельефа.

Согласно С.С. Холоду, в качестве признаков внутриценоотической неоднородности пятнистых структур можно принять неправильную форму пятен и нерегулярность их расположения, значительные различия площади пятен и наличие пятен с перемычками из растительной дернины, постоянный выход видов сомкнутой дернины на пятно, превышение площади дернины над таковой пятен, непостоянство набора произрастающих на пятнах видов, выраженность нескольких (3 и более) микрогруппировок в дернине или же наличие мозаики с трудно различимыми микрогруппировками (внутриценоотический континуум). Эти факторы результируются в достаточно сильном «биотическом давлении» дернины на пятно, выражающемся в их постепенном зарастании, происходящем не только с края, но по всей поверхности пятен за счет семенного распространения видов дернины.

В качестве признаков, позволяющих определить пятнистые структуры как надценоотические, С.С. Холод принимает правильную форму пятен и регулярное их расположение, постоянство занимаемой пятнами площади и близость или идентичность размеров отдельных пятен, превышение площади пятен над таковой дернины, случайный выход видов дернины на пятно и относительно постоянный набор произрастающих на пятнах видов, малое количество (1–2) микрогруппировок в дернине и их монодоминантность. Полная совокупность этих признаков соответствует слабому или отсутствующему влиянию дернины на пятно и полному преобладанию абиотических факторов в пятнообразовании.

По приведенным критериям, С.С. Холод относит пятнистые тундры со структурой спорадически-пятнистого, регулярно-пятнистого и неясно-пятнистого типа к фитоценозам с проявлением внутриценоотической неоднородности, а тундры с полосчатым и сетчатым типом структуры предлагает считать надценоотическими комплексами. Говоря о «требуемом» для фитоценозов структурно-функциональном единстве, С.С. Холод полагает, что его критерием в данном случае должна быть роль пятна в организации растительного покрова. Структуры первых трех типов проявляют подобное единство, выражающееся в том, что пятно участвует в организации сомкнутой дернины, определяя порядок расположения микрогруппировок, их относительные размеры и так далее. В остальных же типах структур взаимоотношения пятна с дерниной сводятся к тому, что происходящая дифференциация нанорельефа способствует укрытию дернины в межпятенных ложбинах.

Таким образом, с точки зрения С.С. Холода, широко распространенные на о-ве Врангеля структуры растительного покрова, отнесенные им к полосчатому и сетчатому типам, должны рассматриваться как фитоценоотические комплексы, состоящие как минимум из двух типов фитоценозов. Приняв эту точку зрения, следует иметь в виду, что эта комплексность имеет иной размерный порядок, нежели та, что была описана нами выше. Поэтому, следуя В.Д. Александровой, ее лучше называть *нанокомплексностью*, как и поступает большинство исследователей. При этом нанокомплексы могут выступать в качестве элементов собственно комплексов, описанных выше, и иных типов.

Одновременно С.С. Холод достаточно убедительно показал внутриценоотическую природу неоднородности собственно пятнистых структур, которые также нередко считают нанокомплексами. Помимо названных выше вариантов, к ним, несомненно, относятся и широко распространенные в центральных районах дриадовые нанобугорковые тундры с пятнами, образующимися в результате разрушения бугорков.

Все структуры растительного покрова острова, как внутриценотические, так надценотические, можно разделить на две группы по характеру их связи со средой (Холод, 1994). Первую, гораздо меньшую, группу составляют структуры, в которых помимо прямых связей «абиотическая среда — растительность», проявляется и обратная связь, главным образом за счет теплоизолирующей функции дернины, контролирующей мерзлотные процессы. К этой категории относятся пятнистые (кроме сетчатых и прочих, имеющих пликативный характер) и бугорковатые тундры, а также все виды комплексов. Все прочие структуры — гомогенные фитоценозы, фитокалены, мозаики, а также пятнистые (сетчатые) тундры пликативного характера относятся ко второй группе, которой свойственна только прямая связь «среда — растительность».

В целом же, даже структуры с проявлением обратных связей, по мнению С.С. Холода, нельзя рассматривать как саморазвивающиеся, поскольку саморазвитие (автогенез) в Арктике весьма приглушено, а давление абиотической среды столь велико, что малейшие изменения ее параметров влекут за собой перестройку растительного покрова. В результате, с учетом абсолютного преобладания структур без обратной связи со средой, справедливо будет утверждение о том, что *растительный покров в подзоне арктических тундр в наибольшей степени является функцией абиотической среды*.

Отмеченная выше незамедлительная реакция всех структур растительного покрова на практически любые изменения параметров абиотической среды означает, что всем им свойственна низкая *внешняя устойчивость*, низкая «сопротивляемость» внешним воздействиям. Структурам же с проявляющейся обратной связью «растительность — среда» свойственна и *внутренняя неустойчивость*, выражающаяся в относительно быстрой смене положения в пространстве оголенных пятен и перемычек дернины.

Все выраженные в растительном покрове острова Врангеля и арктических тундр в целом структуры определяются, разумеется, целыми комплексами различных абиотических факторов, от литологии до теплообеспеченности. Естественно, что рассмотрение роли каждого из них в пространственной организации растительности выходит далеко за рамки настоящего очерка. Однако, совершенно особое место в комплексе этих факторов принадлежит снеговому покрову, и я счел необходимым подробнее остановиться на его роли в организации описанных выше структур. Влияние снегового покрова на растительность весьма многообразно, но в основном сводится к теплоизоляции, защите от снежной корразии, определению сроков начала вегетации и регулированию обилия и режима поступления влаги. Соответственно, наиболее важные для растительности параметры снежного покрова — мощность и характер распределения, которые сами зависят преимущественно от особенностей рельефа. Различным, по названным признакам, характером снегового покрова определяются *возможности развития тех или иных структур растительного покрова, а также конкретный облик (рисунок) многих из их разновидностей*. Подобные взаимосвязи на о-ве Врангеля также были исследованы С.С. Холодом (1993).

Лимитирующая роль снегового покрова хорошо проявляется в том, что на *ахионных* позициях, то есть там, где преобладает снос снега, покрова фактически не формируется и, соответственно, чрезвычайно сильны корразионные эффекты, развитие растительного покрова останавливается на стадии агрегации и семиагрегаций. Описанные условия препятствуют развитию сомкнутой растительности.

В зонах преимущественной аккумуляции снега (зоны ветрового затишья) различаются участки с относительно однородной и дифференцированной мощностью его покрова. Первым свойственна преимущественно внутриценотическая неоднородность, то есть мозаичность, на конкретный характер и интенсивность которой оказывает влияние толщина снегового пласта. Так, среди пятнистых структур снижение мощности снегового покрова обуславливает большее флористическое обособление группировок пятен и так далее. На участках преобладающей аккумуляции с дифференцированной мощностью снега развиваются надценотические неоднородности типа полосчатых и пятнистых мозаик, являющиеся следствием неравномерного стаивания снега.

Наибольшее же разнообразие структур свойственно зонам, в которых сочетаются аккумуляция снега и его снос (зоны с неоднократными перепадами скоростей снега) и которым характерна дифференцированная мощность пласта в сочетании с участками оголенного обеснеженного грунта. Образование различных сетчатых и пятнистых как внутри-, так и надценотических структур свойственно подобным зонам, в которых рисунок снежного покрова имеет изоморфный (регулярный) характер, относительно бесснежных или малоснежных участков, то есть там, где он залегает по ложбинам полигонального нанорельефа, обеспечивая развитие по ним растительной дернины, тогда как лишённые или почти лишённые его защиты пятна таковой не обладают.

С анизоморфным (нерегулярным) рисунком снегового покрова связано формирование спорадически-полосчатых ташетов (при нерегулярности и частой смене распределения снега), мозаик (при неоднократных перепадах толщины пласта в разных направлениях), вариации (при многократной перепадах мощности пласта вдоль определенной оси), ряды (при однонаправленно изменяющейся мощности) и так далее.

В связи с распределением снега, столь сильно определяющим облик растительного покрова, особо хорошо проявляется роль рельефа в размещении различных растительных своеобразий, с которым собственно и связаны особенности снегового режима разных местоположений.

Так, на весьма типичных для острова широко распространенных предгорных поверхностях С.С. Холод выделяет два типа катен, которым свойственны принципиальные различия структуры растительного покрова, предопределенные орографией и, как следствие, особенностями распределения снега. Названы они автором *закрытыми* и *открытыми* катенами (рис. 74).

К первым относятся предгорные поверхности, у которых весь шлейф, располагающийся ниже юммы, то есть перехода склона в шлейф, в течение всего года находится в ветровой тени, из-за высокого нивального уступа, выполняющего ветрозащитную функцию по отношению к нижележащим поверхностям. Сильные зимние ветры, несущие снег с вышерасположенных плоскостей рельефа, по достижении уступа сбрасывают его к подножию последнего и на весь нижележащий шлейф. Кроме того, уступ предохраняет шлейф от коррадирующего действия ветра и от сдувания накопившегося на нем снега. Последнее обеспечивает заснеженность шлейфа в течение всей зимы, а также постоянное и равномерное увлажнение его в течение лета (за счет мощного снежника под уступом). Формирование катен второго типа связано с качественно иной стадией развития рельефа, достигаемой в процессе отодвигания снежников краевой стенки нивального уступа. В результате нижняя часть шлейфа выходит из ветровой тени, а запасов воды «ушедшего» в глубь горного склона снежника становится недостаточно для ее обводнения. Это приводит к дифференциации поверхности шлейфа на резко различающиеся экологические зоны — зону ветровой тени и относительно высокого увлажнения и зону иссушения.

Структура растительного покрова закрытых катен характеризуется преимущественно поясным распределением элементов сверху вниз по склону, отсутствием резких границ между поясами, преимущественно однозначным соответствием типологических растительных разновидностей своеобразиям грунта. Открытым катенам свойственна резкая дискретность, дифференциация растительности на полосы, протягивающиеся сверху вниз по склону, а также неоднозначная связь растительности грунта, корректирующаяся вариациями условий увлажнения.

Еще одно любопытное явление возникает на террасированных склонах, где формируются так называемые «каскадные катены» (термин С.С. Холода) — сочетания отдельных катен описанных выше типов, расположенных на поверхностях террас разных высотных уровней. Если образующие каскад катены относятся к типу открытых, то происходит как бы «смазывание» высотной поясности — обеснеживающий эффект, проявляющийся на краевых частях нагорных террас нивелирует высотные температурные различия, что приводит к высокой степени сходства растительности этих местоположений на разных высотах. Для тыловых же частей террас характерна своего рода инверсия — вследствие более мощного снегонакопления, здесь формируется растительность, характерная для более мягких условий, нежели таковая нижерасположенных террас. В результате оказывается, что растительность притыловых частей высокогорных террас о-ва Врангеля по своему характеру близка к таковой материковой Чукотки, тогда как на сравнительно низких уровнях она имеет более арктичный облик.

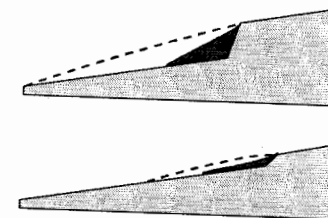


Рис. 74. Катены закрытые (вверху) и открытые (внизу). Темно-серый фон — снежники, пунктирная линия — кровля участка затишья, на котором происходит снегонакопление в зимний период

Полностью признавая определяющую роль абиотических факторов в организации структуры растительного покрова острова, нельзя не отметить и факторы биотические — зоогенные, среди которых, прежде всего, следует выделить деятельность роющих млекопитающих, в первую очередь, наиболее многочисленных леммингов. Детальный разговор о влиянии роющей деятельности этих грызунов на растительный покров нам еще предстоит. Здесь стоит отметить, что образование на достаточно обширных норах копытного лемминга специфических растительных группировок, резко контрастирующих с окружающим их фоном, приводит к формированию классических надценотических мозаик фоноводырчатого (по С.С. Холоду) типа.

Население беспозвоночных животных

Группировки беспозвоночных животных острова очевидно не менее разнообразны, чем его растительные сообщества, но для столь же полного их выявления требуется неизмеримо больше сил и времени. Тем не менее, в 80-х и 90-х годах О.А. Хрулевой на острове проводились систематические учеты и сборы беспозвоночных в самых разных местообитаниях, которыми были охвачены практически все районы острова. Это дало возможность выявить по крайней мере основные принципиальные разновидности группировок беспозвоночных и пределы их изменчивости. Все это, однако, относится только к мезофауне, что же касается населения микроартропод (клещей и коллембол), то оно остается практически не изученным.

Собственно *эдафический* комплекс острова, включающий обитателей верхних слоев почвы, который в арктических тундрах вообще сильно редуцирован, выглядит весьма однородным и характеризуется повсеместным преобладанием энхитреид и личинок двукрылых, которые местами могут составлять основную долю биомассы. Биотопы с наиболее развитым гумусовым горизонтом, под луговинами южных склонов в центральных и западных районах острова, отличаются присутствием дождевого червя *Eisenia nordenskioldii*. Экстремально сухие участки, в том числе контуры с развитыми осочковыми криофитностепными сообществами, характеризуются отсутствием энхитреид и предельной бедностью почвенной фауны. Разумеется, рассматриваемый комплекс отсутствует на обширных пространствах, лишенных почвенного покрова — на голых каменных россыпях и так далее. В общем же, об эдафической составляющей населения беспозвоночных острова известно не очень много, и это лишь самая общая ее характеристика, по которой остров особо не отличается от других арктикотундровых территорий. Единственное своеобразие заключается в том, что это единственный остров Арктического бассейна, на котором найдены дождевые черви.

Далее речь пойдет у нас в основном о группировках мезофауны эпизафона, в которых нами включены также представители гемизафона и хортобионты, то есть рассматриваться будут группировки пауков и насекомых, населяющих поверхность и самые верхние слои дернины и грунта, а также травяно-кустарничковый ярус.

На самом же деле, весьма и весьма существенным в тундрах и, особенно, в тундрах арктических, в том числе и в эпизафоне, является и комплекс микроартропод — клещей и коллембол. И те, и другие достигают в арктических тундрах очень высокой численности, нередко превышающей таковую в бореальных и умеренных широтах, играя важные ценотические роли.

По данным с Таймыра, из бух. Марии Прончищевой, среди коллембол в группировках микроартропод преобладают представители семейств *Isotomidae* и *Hypogastridae*. При этом резко выражено доминирование поверхностных «кортицикоидных» форм, имеющих темные плотные покровы. Первостепенную ценотическую роль здесь играют арктические (главным образом эварктические) и арктоальпийские виды, причем в зональных местообитаниях хорошо выражено преобладание

именно первых (Ананьева, Чернов, 1979), представленных широко распространенными повсеместно, многочисленными в Арктике, в том числе и на о-ве Врангеля, формами. Это уже упоминавшиеся нами *Folsomia taimyrica*, *Vertagopus arctica*. Нередко поверхностные коллемболы образуют заметные простому глазу скопления огромной плотности на хорошо прогреваемых скальных поверхностях. Следует также упомянуть о так называемых нивальных коллемболах, которые, при первом значительном тепле, в массе появляются на поверхности снежников, куда поднимаются из зимовочных стадий под снеговым покровом. На снежниках они питаются развивающимися здесь и приносимыми ветром микроорганизмами и частицами органического вещества, входя в состав так называемого *пагона* — случайных скоплений органики, живых микроскопических водорослей, бактерий, мелких членистоногих, образующихся на поверхности ледников и снежников.

Из клещей, в той же бух. Марии Прончищевой, обычны хищные клещи семейства *Bdellida* и очень многочисленны гамазовые и панцирные клещи, из которых вторые (орибатиды) занимают первое по численности место. Их плотность достигает здесь 50—150 экз/дм², притом, что южнее, в типичных тундрах Таймыра, она составляет от 20 до 50 экз/дм², что, по мнению С.И. Ананьевой с соавторами (1979), обусловлено хорошим прогреванием почвы (в связи с маломощностью и перфорированностью дернины), свойственным арктическим тундрам разнообразием микростадий и крайне низким видовым богатством, при котором единичные виды достигают очень высокой численности (здесь обитает всего девять видов орибатид, что в несколько раз меньше, чем в экстрааридных пустынях; еще большая бедность их фауны отмечена только в полярных пустынях). Уникальной особенностью группировок орибатид арктических тундр оказалось резкое доминирование специфических эварктических форм, наиболее широко распространенных по биотопам и достигающих наиболее высоких показателей обилия. Подобное более нигде не отмечалось ни для клещей, ни для других почвенных животных. Как правило, в том числе и в типичных тундрах, преобладают полизональные и иные широко распространенные формы.

Среди всех описанных *эпизафических* группировок мезофауны острова представляется возможным выделить несколько их основных типов. В виду того, что какой-либо единой макросинтаксономической системы населения беспозвоночных не существует, то эти типы имеют совсем иной смысл, нежели описанные выше типы растительности, и вся приводимая ниже условная классификация имеет чисто «внутриостровное» значение.

Первый тип может быть назван *зональным* или *арктикотундровым*, поскольку, в разных вариациях, свойствен всем плакорным и близким к ним экотопам острова. Ядро его группировок составляют 10-15 арктических видов (пауки *Erigone psychrophila*, *Hilairia gertschi*, *Alopecosa mutabilis*, хищный клоп *Calacanthya trybomi*, стафилины *Tachinus brevipennis* и *Micralymma dicksoni*, жужелица *Pterostichus pinguedineus*, листоед *Chrysolina subsulcata*, совка *Xestia brachiptera*, волнянка *Gynaephora lugens*, типулиды *Tipula carinifrons* и *T. wrangeliana*), почти повсеместно входящих в число доминант. Разнообразие группировок в пределах типа обеспечивается в основном различиями количественного соотношения названных видов и эпизодическим добавлением к их числу иных видов.

На дренированных водоразделах запада Тундры Академии и в близких к ним пятнистых умеренно увлажненных тундрах пологих склонов и террасо-увалов горной части, со средним растительным покрытием и обилием злаков и разнотравья, помимо названных выше видов, заметную роль в населении играют арктоальпийская жужелица *Curtonotus alpinus* (для равнин не очень характерен), долгоносики *Hypera*, медведица *Grammia olgae* (эндемик), регулярно встречаются мертвоед *Cryocatops poppiusi* и цикадка *Hardya youngii* (обычная здесь из-за обилия злаков).

На южной равнине почти идентичный комплекс свойствен небольшим дренированным участкам, физиономически сходным с водораздельными биотопами запада Тундры Академии. В преобладающих же здесь на водоразделах и предгорных шлейфах пятнистых тундрах со значительным покрытием мхов аналогичные группировки заметно обеднены — понижена плотность типулид, почти нет листоедов и жужелиц.

Крайне обедненный вариант зонального типа населения свойствен плакорам наиболее холодной северо-восточной части острова — востоку Тундры Академии. Здесь, в условиях преобладания моховых тундр, ключевое положение занимают четыре высокоарктических вида (пауки *Erigone psychrophila* и *Collisia spetsbergensis*, стафилин *Micralymma dicksoni*, листоед *Chrysolina subsulcata*), которые здесь абсолютно преобладают по численности. По характеру своего распространения три из них (кроме листоеда) свойственны и полярным пустыням. По мнению О.А. Хрулевой, данные группировки являются переходными от типично арктикотундровых к полярнопустынным. Любопытно,

что в данном районе они свойственны практически всем основным ландшафтными подразделениям, включая заболоченные участки и речные поймы.

Во всех остальных районах, с повышением увлажнения, при переходе к сырым травяно-моховым вариантам местообитаний, основное ядро зонального комплекса видов сохраняется, при существенном как качественном, так и количественном обеднении (снижается как число видов, так и их численность), но растет численность клопа *Chiloxanthus stellatus*, и весьма обычными становятся бабочки *Erebia*. Свое крайнее выражение данная тенденция находит в группировках сырых травяно-моховых экотопов среднего пояса гор, которые заметно уклоняются от типичных зональных за счет того, что доминантами остаются в них всего два вида — *Chiloxanthus stellatus* и жужелица *Pterostichus pinguedineus*.

В центральной части острова, на пологих склонах и террасо-увалах южных экспозиций с зональной, то есть арктикотундровой растительностью, ядро зонального комплекса видов беспозвоночных обогащается за счет ряда термофильных элементов. Обычными и многочисленными становятся паук *Alopecosa hirtipes*, цикадка *Streptanus marginatus*, клоп *Orthotylus bermanni*, жужелица *Pterostichus rubripes* и долгоносик *Hypera ornata*.

В луговых и криоксерофитных растительных сообществах хорошо дренированных южных склонов, бровок надпойменных террас и прочих местообитаниях с высокой теплообеспеченностью и обильным разнотравьем формируются эпизодафические группировки, в которых, помимо характерных для данного типа доминант, обильны шмели, наездники, долгоносики (*Hypera ornata*, *Mesotrachelia wrangelianum*), бабочки (голубянка *Lychaena*, перламутровка *Clossiana*, белянка *Colias nastes*), журчалки (*Syrphus dryadis*, *S. tarsatus*), тли семейства *Aphididae*. Особый вариант подобных группировок, отличающийся своеобразным обилием цикадок, формируется на так называемых «кормовых столиках» белой совы, где образуются пятна густого злакового травостоя.

Описанный зональный тип населения беспозвоночных, с его основными вариантами и направлениями трансформаций, свойствен подавляющему большинству биотопов острова, в которых он представлен огромным разнообразием конкретных группировок, состав и структурные особенности которых варьируют в зависимости от типа местообитаний и принадлежности к тому или иному региону острова, при сохранении основного ядра перечисленных выше доминант.

Помимо этого, выделяется несколько более узко распространенных типов эпизодафических группировок мезофауны, с отличающимся набором доминант, специфичных для определенных интразональных биотопов.

В горах острова, на сухих склонах и вершинах, сложенных некарбонатными породами, с грубообломочным щебнисто-каменистым грунтом и разреженным растительным покровом, зональный тип населения сменяется **петрофильными группировками**, характеризующимися резко выраженным доминированием аркто-гольцового (метаарктического) паука *Acanthohycosa subsolana* (не выходящего, кстати, за пределы биотопов названного типа) и арктоальпийской жужелицы *Curthonotus alpinus*. В аналогичных условиях, но на карбонатных породах (известняках, мергелях) формируется однотипная по всему острову, типологически изолированная от всех прочих, монодоминантная **кальцепетрофильная группировка**, более 90% плотности населения которой создается одним видом — кальцепетрильной жужелицей *Pterostichus kaninensis*.

Во всех районах острова, за исключением восточной части Тундры Академии, где повсеместно распространены группировки, относящиеся к зональному типу населения, обособляются **пойменные группировки** эпизодафической мезофауны, сходные между собой и резко отличающиеся от соседствующих с ними внепойменных высоким удельным весом гипоарктов, представленных преимущественно двумя видами гипоарктических жужелиц — *Amara glacialis* и *Bembidion hasti*.

Обычными доминантами пойменных группировок являются также паук *Erigone articola*, веснянка *Nemoura arctica*, мухи из семейства *Scathophagidae*. Встречаются тли *Aphididae*. В западной части Тундры Академии довольно обычен щелкун *Oedostenus*. В центральных районах регулярно, хотя и с небольшой численностью, встречаются клоп *Chiloxanthus stellatus*, долгоносик *Sitona borealis* и листоед *Hydrothrassa hannoverana*. Менее постоянны паук *Tapimocyba inserta*, веснянки *Mesocapnia*, долгоносики *Dorytomus rufulus* и эндемичный *Mesotrachelia wrangelianum*.

В наиболее чистом виде группировки пойменного типа существуют на низких песчано-галечниковых поймах. На высоких же поймах, с разнотравно-кустарничковым или разнотравным растительным покровом, формируются их переходные варианты, с меньшим участием специфичных пойменных видов и более высокой значимостью широко распространенных по острову.

В хорошо увлажненных местообитаниях межгорных котловин острова обособляется **гигрофильный тип** эпизодафического населения, группировки которого связаны многочисленными переходами с группировками зонального типа, а в чистом виде развиты в хорошо увлажненных кустарничково-осоково-моховых и осоково-моховых тундрах пологих поверхностей, а также в сырых вариантах кустарничковых тундр и зарослей гипоарктических ив. Практически все население этих местообитаний в названных районах представлено стенотопными гигрофильными видами, ограниченными в своем распространении данными биотопами или представляющими за их пределами крайнюю редкость.

Доминируют в гигрофильных группировках пауки *Hybanchenidium oquilonare*, *Hilaria vexatrix*, *Pardosa algens*, клоп *Chiloxanthus stellatus*. Реже встречаются еще целый ряд гигрофильных пауков, плавунец *Gaurodites nigripalpis*, стафилины *Boreaphilus nordenskioldi*, *Stenus strandi*, *Stenus miserandus*, пилюльщик *Simpliocaria*.

Очевидно, что обособление группировок этого типа связано не только с повышенным увлажнением (в других районах в аналогичных условиях существуют сообщества зонального типа), но и с более благоприятными мезоклиматическими условиями, свойственными межгорным долинам и котловинам. Отметим также, что этот комплекс местообитаний субарктического характера, свойствен, при соответствующем увлажнении, и типично арктикотундровым биотопам, в частности, переувлажненным нагорным террасам. Что же касается «наиболее» экстразональных кустарничковых тундр и пойменных ивняков, то они не имеют каких-либо своих специфических обитателей, а доля гипоарктических и аркто-бореальных видов в их эпизодафическом населении не выше, чем в других хорошо увлажненных биотопах центра острова.

Значительным своеобразием отличаются группировки сухих сланцевых склонов с разнотравно-осочковыми криофитностепными растительными группировками, в которых численность большинства широко распространенных видов наземных беспозвоночных понижена, но регулярно присутствуют, причем иногда в значительном обилии, такие виды степного происхождения и степные по своей экологии, как долгоносик *Coniocleonus astragalii*, листоеды *Chrysolina arctica*, *Ch. brunnicornis*, долгоносики *Prisistus olgae*, *Mesotrachelia wrangelianum*, а также более широко распространенные на острове термофильные элементы (паук *Alopecosa hirtipes*, цикадка *Streptanus marginatus*, клоп *Orthotylus bermanni*, жужелицы *Pterostichus rubripes* и долгоносик *Hypera ornata*). Специальные исследования этих группировок в среднем течении р. Мамонтовой О.А. Хрулевой и Д.И. Берманом, однако, показали, что, несмотря на присутствие названных видов, в том числе и степных, преобладают все-таки арктические и аркто-бореальные элементы, и от типичных арктикотундровых данные группировки отличаются преимущественно негативными чертами (отсутствие типулид, низкая численность других групп, в почвенном комплексе — отсутствие энхитрид), связанными с экстремальной сухостью данных биотопов. В целом они могут рассматриваться как разновидность зонального арктикотундрового типа населения, продолжением его «термофильной линии», намечающейся на южных склонах с разнотравной растительностью.

Сравнивая население беспозвоночных животных растительных сообществ с доминированием степных осочек на северо-востоке Азии, от среднего течения Индигирки до о-ва Врангеля и р. Амгуэмы, Д.И. Берман (1986) пришел к выводу, что они нигде (в настоящее время) не имеют «своих» группировок, вбирая наиболее характерные элементы населения окружающих их ландшафтов.

В результате, например, комплексы жуков-осочников средней Индигирки оказываются существенно богаче, а на о-ве Врангеля и на Амгуэме существенно беднее ископаемых плейстоценовых тундростепных комплексов, изобилующих степными видами. Относительно осочников о-ва Врангеля одно из предположений Д.И. Бермана сводится к тому, что собственно степные элементы их населения могли исчезнуть во время голоценового оптимума и не восстановиться из-за островной изоляции и общих перестроек ландшафта.

Тем не менее, на южном макросклоне гор Сомнительных, в аналогичных криофитностепных осочковых группировках, О.А. Хрулевой были описаны эпизодафические сообщества, в гораздо большей степени обогащенные термофильными элементами, которые входят и в число основных доминант, что позволило выделить эти группировки в качестве особого **термофильного типа**.

В число доминант группировок беспозвоночных термофильного типа, наряду с широко распространенными жужелицами *Curthonotus alpinus* и *Pterostichus pinguedineus*, входят цикадка *Streptanus marginatus*, пауки *Alopecosa pictilis*, *Xysticus albidus*, жужелицы *Pterostichus nigripalpis* и *Pt. rubripes*, а, кроме того, встречаются практически все названные выше термофильные элементы.

Наконец, в обширном контуре криофитностепных и остепненных сообществ, с участием, помимо осочковых, злаковых и разнотравно-злаковых степных группировок, был обнаружен совершенно уникальный эпизодафический комплекс мезофауны, выделенный О.А. Хрулевой в качестве самостоятельного **тундростепного типа**. В нем очень низка численность столь характерных для большинства остальных биотопов острова пауков-линофиид, стафилинид, типулид, клопов-сальдид. Из обычных на острове видов многочисленна только жужелица *Curthonotus alpinus*. Наиболее же типичные компоненты населения, наоборот, редки или отсутствуют в большинстве всех прочих местообитаний, а здесь достигают максимума своей численности. Здесь резко повышено обилие термофильных пауков *Alopecosa pictilis* и *Xysticus albidus*. Очень велика плотность населения цикадок, среди которых преобладает описанная из этого биотопа *Athysanella profuga*, являющаяся одним из самых массовых обитателей данного участка. Массовы здесь также степные листоеды и долгоносики, встречен неизвестный на острове за пределами данного биотопа жук-малашка — *Troglocollops arcticus*, недавно обнаруженный и на чукотской реке Амгуэме, обычен самый крупный на острове жук — жужелица *Carabus truncaticollis*.

Помимо окрестностей бухты Сомнительной, чуть позже, группировки таких же типов — термофильного и тундростепного, были описаны и в верховьях реки Неизвестной, где они особо характерны для изобилующих соответствующими растительными сообществами степного и лугостепного характера южных склонов горы Первой. Здесь также доминирует степная по экологии цикадка из рода *Athysanella*, представлено и большинство других упоминавшихся термофильных и степных видов. Не найдено, правда, жука-малашки, но зато обнаружены вполне степные по своей экологии жук-пилюльщик *Morychus viridis* и паук *Dictyna tychenkoi wrangeliana*, известные для криофитностепных сообществ Чукотки, сибирско-американская степная совка *Agrotis ruta* и преимущественно американский степной и луго-степной паук *Emblyna borealis*, для которых участки степей и остепненные луговины этого района остаются пока единственным известным местом обитания на острове Врангеля.

Таким образом, приведенные выше представления Д.И. Бермана нуждаются в некоторой корректировке. Его заключения по поводу населения беспозвоночных степных растительных сообществ остаются вполне справедливы для долины реки Мамонтовой, а также долины р. Гусиной, где распространена степная и лугостепная растительность, но нет достаточно специфических, обогащенных степными элементами, группировок беспозвоночных. Что же касается самых теплых, наиболее континентальных районов, со значительно широким распространением ксерофильной и ксеромезофильной травяной растительности — южного макросклона Сомнительных гор и верховьев г. Неизвестной, то в них представлены сообщества наземных беспозвоночных, вполне сопоставимые по экологическим характеристикам с населением аналогичных биотопов Чукотки, а ранее,

очевидно, гораздо шире распространенных и на острове Врангеля. Эти районы, таким образом, сыграли роль «рефугиумов в рефугиуме».

Заканчивая наш обзор эпизодафических группировок, напомним, что описали мы только основные их типы, так сказать «ядра типичности», связанные между собой многочисленными и разнообразными переходными и смешанными вариантами. Относительно изолированы лишь кальцепетрофильные группировки. В целом типологическую структуру населения наземных беспозвоночных можно представить в виде схемы, показанной на рис. 75. При этом в ряду регионов острова: восток Тундры Академии — Восточное плато и остальные равнины — центральные горные районы, увеличивается степень дифференциации населения на уровне описанных выше типов. На востоке Тундры Академии ее нет, на Восточном плато и на остальных равнинах обособливается пойменный комплекс, а в центральных районах и все остальные. В этом же направлении происходит обогащение плакорных группировок, а также увеличение разнообразия вариантов группировок в пределах зонального аркто-тундрового типа. Добавим также, что если на равнинах и на востоке острова зональные группировки являются наиболее богатыми, как по числу видов, так и по общей их численности, то в центральных горных районах их опережают гигрофильные и термофильные группировки.

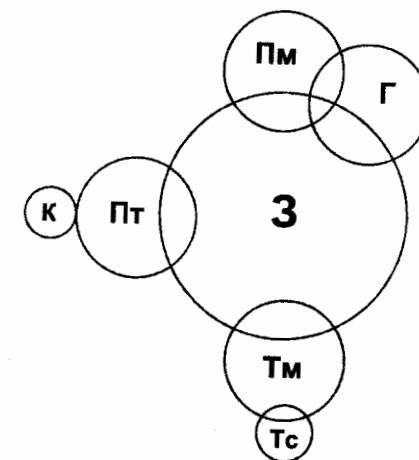


Рис. 75. Типологическая структура группировок эпизодафического комплекса мезофауны о-ва Врангеля.

Окружности соответствуют типам группировок, а их диаметр — разнообразию группировок внутри типов. Типы: З — зональный (аркто-тундровый), Пт — петрофильный, К — кальцепетрофильный, Пм — пойменный, Г — гигрофильный, Тм — термофильный, Тс — тундростепной.

Группировки наземных птиц

Под наземными птицами понимаются все их виды, не только «сухопутные», но и водоплавающие и околоводные, за исключением лишь собственно морских, то есть связанных с сушей только в период размножения и только для гнездования, а в остальном являющиеся чисто морскими животными. Разнообразие и распределение их гнездовых группировок, равно как и их ассамблей на акватории, представляют собой отдельные темы, которых мы коснемся несколько позже.

Что же касается наземного населения птиц, то надо сразу же отметить, что в отличие от растительности и населения беспозвоночных ему свойственна хорошо выраженная сезонная динамика. На о-ве Врангеля она, прежде всего, выражается в том, что на большем протяжении зимнего (снежного) периода птичье население просто-напросто отсутствует (если не считать малочисленных белых сов, иногда, но далеко не каждый год, остающихся зимовать, при осеннем обилии леммингов, единичных воронов и иногда зимующих в поселке пуночек). Однако и в период пребывания на острове большинства гнездящихся видов наземных птиц многие из них меняют свои местообитания на разных стадиях периода размножения, чем обусловлена постоянная трансформация их группировок, исчезновение из определенных биотопов одних видов и появление других. Тем не менее, в течение гнездового периода, с первой декады июня, когда начинается гнездование большинства массовых видов, и примерно до середины июля, когда начинается массовая отколевка выводков многих куликов из мест гнездования, население птиц остается более или менее стабильным. Некий элемент «дестабилизации» вносит лишь белый гусь, с его «опережающей» фенологией и постгнездовыми перемещениями, но сказывается это на ограниченном числе пространственных группировок птиц. Пуночки также начинают гнездиться гораздо раньше других видов, но, как пра-

вило, придерживаются мест гнездования вплоть до наступления осенних похолоданий. Соответственно, далее, если не оговорено иного, то, говоря о населении птиц, мы будем иметь в виду население именно этого, гнездового периода.

Надо также оговорить, что собственно мы понимаем под группировками (ассамблеями) наземных птиц. Нередко в работах по птичьему населению рассматривается только так называемое «гнездовое население», то есть совокупность размножающихся особей, и его количественные характеристики приводятся в гнездах или размножающихся парах. Однако, существенную долю населения определенных местообитаний могут составлять не гнездящиеся особи. Так, в озерных котловинах северной равнины острова постоянно присутствует некоторое (иногда значительное) количество не гнездящихся белых гусей. На лагунах многочисленны самцы гаг, покидающие места гнездования сразу по окончании откладки яиц. В летнее время на остров прибывают тысячи не гнездящихся черных казарок, плосконосых плавунчиков и морянок, численность которых существенно превышает обилие гнездящихся здесь особей тех же видов. Наконец, в годы с неблагоприятной весной, возвратами холодов и пургами, не гнездящейся может оказаться большая часть населяющих остров куликов. Поскольку подобные особи нередко составляют существенную долю населения, а иногда и преобладающую, я считаю непозволительным «сбрасывать их со счетов» и птички группировки или ассамблеи понимаю как совокупности всех особей птиц, в пределах определенных биотопов, на протяжении определенного периода.

Конечно, достаточно трудно говорить о каком-либо единстве совокупностей особей всех видов, поскольку их пространственные связи могут существенно различаться своими масштабами. Большинство куликов и воробьиных могут не выходить, в течение определенного периода, за пределы одного ландшафтного урочища или придерживаться урочищ только одного типа. Понятно, что это исключено для крупных хищных птиц, территории которых могут включать множество ландшафтных урочищ, относящихся к разным типам. В связи с этим население двух подобных групп птиц часто рассматривается отдельно, и выделяются группировки уровня ландшафтных урочищ или близких единиц и ландшафтного уровня. Мы ограничимся рассмотрением только первых, образуемых наиболее многочисленными в тундрах куликами, воробьиными и видами с близким типом пространственных связей. Что же касается сов и поморников, то их население гораздо более однообразно, и с ним мы позже познакомимся на примере их отдельных популяций.

Говорить о каких-либо общепринятых подходах и, тем более, разработанных схемах классификации населения птиц также не приходится, хотя, в отличие от населения беспозвоночных, подобные разработки были довольно интенсивны в 60-70-х годах, но затем «заглохли», не удовлетворив исследователей и сменившись другими интересами. Ясно, однако, что, говоря о разнообразии птичьих группировок, пространственной структуре населения птиц, без их классификации никоим образом не обойтись. При этом во многих случаях вполне удовлетворительны классификации локальные, разработанные для какого-нибудь отдельного региона, района, вполне выполняющие свое назначение, в том случае если вся проблематика ограничена теми же географическими рамками. Что же касается основных принципов, в частности классификационных признаков, то тут очевидно имеет смысл следовать за наиболее удачными разработками геоботаников, имеющих в этом деле гораздо более длительный опыт. По моему мнению, если нас в первую очередь «волнуют» эколого-географические аспекты, то в основу подобных классификаций должно быть положено соотношение в населении различных экологических групп (жизненных форм) птиц и их зональных (широтных-ландшафтных) комплексов, что достаточно близко к взглядам Лавренко и Шенникова на классификацию растительных сообществ.

Подобная классификация, которую я назвал эколого-географической, была разработана для населения птиц острова Врангеля (Стишов, 1989 и др.). Она имеет комбинативный характер, то есть представляет собой матрицу, получаемую в результате пересечения двух частных классификаций, проводимых по соотношению экологических и широтно-ландшафтных групп. В результате каждый выделяемый синтаксон характеризуется соотношением и тех и других. Достаточно важно, что, помимо проявившихся в этой системе сопряженных изменений двух характеристик, удалось выявить и параллельные ряды группировок, когда, например, соотношение широтно-ландшафтных групп параллельно изменяется в экологически различающихся рядах. Это, несомненно, дает определенные представления о принципах пространственно-типологической организации населения.

В том случае, когда для нас важен сравнительный анализ в широких географических пределах, как и в случае с растительностью, встает вопрос о макроклассификации — выделении основных, наиболее крупных типов группировок. При этом «на первых порах» представляется разумным ограничиться разработкой макросистемы лишь для группировок птиц плакоров и близких к ним местообитаний, то есть тех, которые могут быть зональными в каком-либо подразделении. Что же касается группировок чисто интразональных, то их разнообразие и вариабельность столь велики, что приступить к их систематизации имеет смысл, только уже имея более или менее отработанные признаки. Попытка макросистемы зонального населения птиц северных приполярных областей также была сделана мной в свое время (Стишов, 1986).

При сравнении летнего населения птиц зональных, плакорных и близких к ним местообитаний различных зональных подразделений северной приполярной области достаточно легко обнаруживается, что плакорные, то есть зональные птички группировки полярных пустынь, арктических и типичных тундр обладают несомненной общностью и могут быть выделены в качестве *арктического типа* зонального населения птиц, характеризующегося доминированием арктических (эв- и гемиарктических) куликов и (или) наземных воробьиных. Большинство группировок этого типа отличаются от плакорного населения всех прочих зональных подразделений высокой значимостью куликов, которые нигде более в зональных местообитаниях не достигают положения доминант. Плакорам южных тундр и лесотундры свойственны группировки, в число доминант которых входят гипоарктические кустарниковые воробьиные, выделяемые мной в качестве *гипоарктического типа* зонального населения.

В пределах арктического типа достаточно легко различаются два подтипа — *эварктический*, с доминированием эвризварктических смешанноядных воробьиных и эварктических мезофильных и суходобивых куликов, и *гемиарктический*, в котором в число доминант могут входить, в разных комбинациях и соотношениях, те же эвризварктические смешанноядные воробьиные (лапландский подорожник), гемиарктические и полизональные наземные насекомоядные воробьиные (коньки и трясогузки) и гемиарктические влаголюбивые кулики. Первый подтип свойствен плакорам полярных пустынь и арктических тундр, второй — в основном аналогичным местообитаниям типичных тундр, хотя иногда его группировки бывают представлены и на юге подзоны арктических тундр.

Оба подтипа включают довольно различные ландшафтные варианты группировок, замещающие друг друга в соответствии с региональными особенностями плакорных местообитаний. Так, в числе основных вариантов эварктического подтипа следует назвать *полярнопустынно-горные* группировки, с доминированием пуночки и суходобивых куликов, *арктотундровые равнинные «континентальные»*, с доминированием лапландского подорожника и (или) рогатого жаворонка и мезофильных и суходобивых куликов, а также *арктотундровые равнинные «приморские»*, свойственные подверженным интенсивному охлаждающему воздействию моря и морских туманов участкам равнин и характеризующиеся отсутствием или крайней малочисленностью воробьиных, при абсолютном доминировании мезофильных и суходобивых куликов. Наиболее распространенными вариантами гемиарктического подтипа являются группировки с доминированием лапландского подорожника и гемиарктических влаголюбивых куликов, с доминированием лапландского подорожника и коньков, с выраженным преобладанием гемиарктических влаголюбивых куликов. Есть и группировки переходного между двумя подтипами характера, встречающиеся по южной окраине подзоны арктических тундр (на о. Вайгач,

п-ове Ямал, Баффиновой Земле), в которых в число доминант входят лапландский подорожник, эв- и гемиарктические сухолюбивые кулики и гемиарктические коньки.

В плакорных и близких к ним местообитаниях острова Врангеля распространены птичьи группировки эвартктического подтипа, представленные вариантами, которые выше мы назвали арктотундровыми равнинными. В большинстве районов острова, за исключением «морских» равнин — востока Тундры Академии и юго-запада, в группировках плакоров и их горных аналогов доминируют лапландский подорожник, камнешарка и тулес. В существенно меньшем обилии практически повсеместно представлены также пуночка, исландский песочник и гемиарктические влаголюбивые кулики (главным образом чернозобик, реже — дутыш). При этом подобные группировки горных районов отличаются от своих равнинных аналогов повышенным участием пуночки (до 8—10%, при 2—3% на равнинах), а в районах, относящихся к северной полосе подзоны (запад Тундры Академии, Восточное плато), в данных группировках доля участия гиперарктического исландского песочника превышает таковую гемиарктического чернозобика, тогда как в южной полосе имеет место обратное соотношение. То есть, даже среди этих достаточно однотипных, обладающих единым набором доминант группировок, в пределах острова проявляются географические различия, имеющие структурно-ландшафтную (горы-равнины) и зональную (север-юг) подоплеку. К этому следует добавить, что суммарная плотность населения птиц на плакорах Тундры Академии примерно в 1,5 раза ниже таковой на плакорах Южной равнины. Это может быть связано с более ранним разрушением снежного покрова на юге и соответственно большей «емкостью» местообитаний к началу массового гнездования, когда на северной равнине еще сохраняются крупные массы снега.

Плакоры «морских» районов острова — востока Тундры Академии и юго-западной равнины населены преимущественно куликами, при абсолютном доминировании камнешарки. В меньшем обилии представлены тулес и исландский песочник и в очень небольшом числе могут присутствовать чернозобик и дутыш, а также лапландский подорожник и пуночка. В данном случае мы, очевидно, имеем дело с влиянием секторной дифференциации, механизмы которой, вероятно, кроются в большей суровости погодных условий и угнетенности травяного яруса плакорной растительности, в которой абсолютно господствуют мхи, что и может быть непосредственной причиной крайне низкого обилия или отсутствия лапландского подорожника. Любопытно, что для соотношения обилия исландского песочника и чернозобика и общей плотности населения птиц этих группировок характерны те же региональные различия (между относящимся к северной полосе подзоны востоком Тундры Академии и юго-западной равниной), что и для описанных выше «континентальных» зональных группировок. В целом же данные «приморские» плакорные группировки были бы практически полностью идентичны своим «континентальным» аналогам, если из состава последних удалить лапландского подорожника. Суммарная плотность населения также здесь равна таковой в аналогичных местообитаниях «континентальных» районов, за вычетом доли того же лапландского подорожника.

Помимо собственно плакоров и их прямых горных аналогов, описанные выше группировки птиц, которые следует считать зональными для острова, свойственны всем прочим биотопам острова, более или менее сходным с плакорными по характеру грунта, увлажнения и структуре растительного покрова. То есть для всех преимущественно суглинистых и щебнисто-суглинистых, умеренно увлажненных урочищ с полигонально-сетчатым и пятнистым растительным покровом. При этом «приморский» вариант зональных группировок свойствен местообитаниям с преимущественно моховой раститель-

ностью и распространен главным образом на Восточном плато и в юго-западных районах острова (включая Западное плато), а второй, «континентальный» вариант — биотопам со значительным участием в растительном покрове трав, кустарничков и стелющихся кустарников. Помимо собственно арктотундровых местообитаний, к числу последних относятся и урочища с тундростепной растительностью, в которых, помимо названных видов и повсеместно распространенных поморников и белых сов, наиболее регулярно встречается желтозобик и может быть представлена бурокрылая ржанка.

С увеличением каменности грунта или же с повышением его иссушенности и интенсивности морозобойного растрескивания описанные выше зональные группировки сменяются группировками полярнопустынно-горного варианта того же эвартктического подтипа населения, с доминированием пуночки и тех же самых эвартктических сухолюбивых куликов. Распространены они преимущественно в горах, по сухим суглинисто-щебнистым и щебнистым пологим склонам и платообразным вершинам, а также в прибрежной полосе равнин, где развиты либо также щебнистые поверхности, либо суглинистые крайне иссушенные урочища с разреженной растительностью и очень развитыми морозобойными формами (последние, в частности, обеспечивают возможность гнездования пуночке, нуждающейся в укрытиях для устройства гнезд). С зональными группировками полярнопустынно-горные связаны постепенным переходом вдоль соответствующих градиентов среды, по которым происходит постепенное замещение лапландского подорожника пуночкой или же постепенное добавление пуночки к сухолюбивым куликам. В местообитаниях промежуточного характера формируются группировки переходного характера, в которых лапландский подорожник и пуночка представлены в сопоставимом обилии.

Наиболее типичные для острова группировки полярнопустынно-горного варианта, с доминированием пуночки, камнешарки, тулеса и исландского песочника, отличаются также наибольшим возможным разнообразием сухолюбивых куликов. В них бывают представлены желтозобик, хрустан, бэрдов песочник, галстучник. Подобные ассамблеи характерны именно для подзоны арктических тундр (в полярных пустынях нет подобного разнообразия куликов, и все они представлены только наиболее высокоарктическими формами). Хотя на плакоры выходят только на ее наиболее северной окраине, на северо-востоке Канадского Арктического архипелага и в Северной Гренландии, где, помимо несколько большей суровости климата, их формированию, очевидно, способствует преобладание относительно грубых каменистых грунтов (это области кристаллического щита). В целом же для подзоны подобные группировки могут считаться интрасезональными, то есть специфичными для нее, но распространенными по внеплакорным позициям. Однако, в особо суровой мезоклиматической обстановке, по плоским вершинам гор и по дренированным участкам вдоль северного побережья острова, с преимущественно куртинно-подушечным растительным покровом, близким к полярнопустынному, видовой состав подобных группировок существенно обеднен. Составляют они фактически из двух видов — преобладающей пуночки и гиперарктического исландского песочника, составляющего до 30% общей численности. Подобные разновидности, по всем основным параметрам, вполне аналогичны зональному птичьему населению полярных пустынь.

С дальнейшим увеличением грубообломочности грунта и переходом к преимущественно каменистым местообитаниям обилие куликов резко снижается и население становится почти чисто «пуночковым». Помимо этого единственно обычного здесь вида, доля которого в населении составляет не менее 95%, в очень небольшом обилии могут быть представлены также исландский песочник и каменка.

В межгорных котловинах центральных районов острова, в местообитаниях с растительным покровом субарктического характера, с большим, иногда сплошным, покрытием, а иногда и выраженным кустарниковым ярусом или его фрагментами, зональные птичьи группировки с содоминированием лапландского подорожника и сухолюбивых эвартктических куликов замещаются довольно близкими, но уже монодоминантными группировками, в которых на долю лапландского подорожника приходится не менее

70% общей численности. Кроме того, здесь несколько более обычны гемиарктические влаголюбивые кулики (чернозобик и дутьш), составляющие 10—15% населения. Остальные же 15—25% приходится в тундрах, лишенных кустарникового яруса, в основном на эвартических сухолюбивых куликов, а в кустарниковых тундрах и в пойменных ивниках — в основном на пепельную чечетку. То есть, в субарктических вариантах тундр центра острова представлены две разновидности группировок птиц. Первый, как бы переходный к зональным, но, в целом, вполне арктотундровый. Второй, свойственный кустарниковым биотопам, с явно выраженными субарктическими (гипоарктическими) чертами, которые иногда усугубляются присутствием гипоарктической таловки. Обратим, однако, внимание, что участие гипоарктических видов здесь существенно ниже такового в аналогичных местообитаниях субарктических тундр. То есть, несмотря на наличие кустарниковых биотопов, близких типичным для более южных широт, свойственные последним группировки с доминированием кустарниковых гипоарктических видов здесь не формируются. Это должно быть связано с более суровыми погодными условиями, а главное — их непостоянством, когда сезоны, вполне благоприятные для гнездования кустарниковых гипоарктических видов птиц, сменяются крайне холодными, исключаящими или сводящими к минимуму подобные возможности.

Еще одна особенность населения птиц центральных районов острова — довольно широкое распространение здесь практически «безкуликовых» группировок с содоминированием лапландского подорожника и пуночки. Они свойственны пологим и средней крутизны склонам южной экспозиции с развитой мозаикой луговинных и лугово-степных растительных группировок, участками кассиоповых тундр по западинам, а также выступов коренных скальных пород и участков курумов и россыпей. Здесь также может быть встречена каменка, а иногда и чечетка. Интересно, что в подобной обстановке, но при заметном участии в сложении кассиоповых тундр редкого на острове багульника, на южном склоне г. Черной однажды наблюдалось несколько токующих самцов песочника-красношейки — гемиарктического кулика, наиболее свойственного на материковой Чукотке именно подобным местообитаниям.

Увеличение увлажнения и переход от автоморфных плакорных условий к гидроморфным влечет за собой смену зональных группировок птиц другими вариантами, в которых в число доминант входят влаголюбивые кулики. Поскольку среди эвартков таковых нет, то население приобретает и более южный характер, за счет частичного замещения эвартических сухолюбивых видов (тулес, камнешарка, исландский песочник) влаголюбивыми гемиарктическими (чернозобик, дутьш).

На острове выражены два ряда гигрофильных группировок птиц. В сырых осоковых и осоково-пушицевых кочкарниках сохраняется доминирование лапландского подорожника, а из влаголюбивых куликов в число доминант попадает чернозобик. При наличии небольшого числа эвартических сухолюбивых куликов фоновых для острова видов эти группировки, распространенные преимущественно по межгорным долинам и котловинам, а также по окружающим горные сооружения шлейфам, практически идентичны зональным (представленным на плакорах) группировкам многих районов северных субарктических тундр, в частности северного побережья Чукотки. Сходство усугубляется регулярным присутствием в этих биотопах гемиарктической бурокрылой ржанки и приуроченностью к ним находок гипоарктического турухтана. В особо же благоприятных мезоклиматических условиях, в наиболее теплых межгорных котловинах, а также у северо-западного подножья Безымянных гор, развиваются особо мощные кочкарники с выраженным ярусом гемипростратных ив. В них практически отсутствуют эвартические кулики, но регулярно встречается пепельная чечетка. То есть, эти группировки обладают еще более южными чертами. Понятно также, что и те и другие могут быть отнесены к категории южных экстразональных, на основании того, что они свойственны плакорам более южных зональных подразделений.

В преимущественно моховых гидроморфных сырых и заболоченных местообитаниях, широко распространенных на равнинах острова, особенно в восточной части Тундры Академии, воробьиные практически отсутствуют, а из влаголюбивых куликов в число доминант входит также гемиарктический дутьш. В отличие от сырых кочкарников, потеря эвартическими сухолюбивыми куликами, кормящимися на поверхности грунта и дернины, своих позиций, по сравнению с плакорами, здесь не столь существенна. В результате, в группировках подобных биотопов содоминируют камнешарка и дутьш, то есть мезофильные эварты и гигрофильные гемиарты. Здесь же регулярно присутствует гипоарктический «болотный» американский бекасвидный веретенник, при наличии мелких водоемов постоянным компонентом населения становятся плавунчики и вилхвостая чайка. Постоянно присутствуют линные белые гуси. В целом видовое богатство здесь оказывается выше, по сравнению со всеми предыдущими группировками, из-за того, что здесь остаются представленными большинство фоновых для острова эвартических видов, к которым добавляются более южные влаголюбивые и околородные формы. Отметим также, что гигрофильный комплекс здесь развит лучше, чем в сырых кочкарниках, где его единственным весомым представителем является чернозобик. С другой стороны, высокое обилие стеноэвартков не позволяет отнести эти группировки к субарктическим, несмотря на вхождение гемиартков в число доминант. То есть они обладают достаточно четким смешанным (переходным) характером.

На этом мы закончили с «сухопутным» населением птиц острова, и нам осталось познакомиться с их группировками, формирующимися в обводненных местообитаниях, которые на острове представлены двумя основными типами.

Озерные котловины, со значительной площадью мелководных озер, сырой моховой дерниной и многочисленными лужами, отличаются от описанных выше сырых моховых безозерных местообитаний гораздо большим участием в населении таких околородных видов, как плавунчики и вилхвостая чайка, а также присутствием собственно водоплавающих видов (морянки, гаги, краснозобой гагары), а также большим обилием белых гусей. Это самые богатые видами группировки острова (всего одновременно может быть представлено до 23—24 видов), принципиально отличающиеся от всех прочих полидоминантностью и некоторым непостоянством состава доминант. В число последних может входить от пяти до семи видов, среди которых представлены эвартические сухолюбивые кулики (камнешарка), гемиарктические влаголюбивые кулики (дутьш), эвартические животоядные утки (гага-гребенушка) и зеленоядные гуси. Отметим также, что здесь наиболее велико относительное количество видов со средней численностью (в большинстве прочих группировок представлены в основном многочисленные и редкие виды, с сильно контрастирующей плотностью населения, о чем нам еще предстоит специальный разговор). Этим же группировкам свойственно и наибольшее непостоянство на протяжении летнего периода, проявляющееся, при сохранении их основных свойств, в постепенном повышении обилия концентрирующихся здесь гусей (а также казарок), а затем и куликов, сначала не гнездящихся или потерявших свои гнезда, а затем и успешно отгнездившихся, приходящих сюда с выводками.

Другой околородный вариант населения, столь же динамичный, но не столь богатый видами, как предыдущий, формируется на лагунах, лагунных озерах и в эстуариях крупных рек. Доминируют здесь животоядные утки — гаги и морянки, а также плавунчики. Регулярно, хотя и в небольшом количестве, присутствует полярная крачка. Кроме того, здесь представлены практически все фоновые виды куликов и пуночка, гнездящаяся в завалах плавника на берегу. Для лагун южного и западного побережий характерно

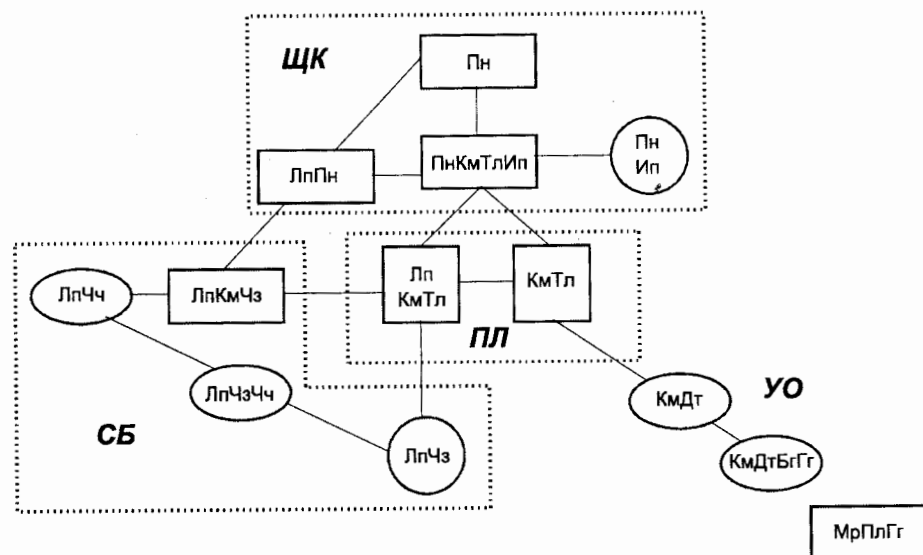


Рис. 76. Типологическая структура летнего населения птиц о-ва Врангеля.

Представлены основные крупные разновидности группировок птиц с указанием наиболее многочисленных видов (доминант и субдоминант): Пн — пуночка, Лп — лапландский подорожник, Чч — пепельная чечетка, Км — камнешарка, Тл — тулес, Ип — исландский песочник, Чз — чернозобик, Дт — дутьша, Пл — плавунчик, Мр — морянка, Гг — гага, Бг — белый гусь. Квадраты — зональные группировки, прямоугольники — интразональные, кружки — экстразональные, овалы — интразональные с сильными экстразональными чертами. Блоки группировок: Пл — плакорных местообитаний, ЩБ — щебнистых и каменистых биотопов, СБ — местообитаний субарктического характера, УО — ряд гигро- и гидрофильных группировок

также значительное обилие линных черных казарок¹⁴. Главная особенность этих лагуновых группировок состоит в том, что их основу составляют не гнездящиеся «летующие» и линные птицы, места размножения которых находятся в других районах острова (большинство самцов гаг) или же далеко за его пределами — на материковой Чукотке и Аляске (морянки, плавунчики, черные казарки).

Типологические отношения между выделенными нами выше основными разновидностями птичьих группировок острова представлены на рис. 76. На схеме выделен расположенный в центре блок зональных для острова группировок плакорных и близких к ним местообитаний. В верхней части располагается блок группировок, формирующихся, преимущественно, в условиях горного рельефа и связанных с интразональными щебнистыми и каменистыми биотопами, среди которых есть и группировки, очень близкие по экологическому облику к зональному населению полярных пустынь. Важно, что в пределах этих двух блоков дифференциация населения осуществляется преимущественно путем перегасовки, перегруппировки одних и тех же элементов — по видовому составу они очень близки, различаясь соотношением видов. Далее, выделяется блок группировок, связанных с местообитаниями субарктического характера, в дифференциации которых, помимо перекombинаций, имеет место и частичное замещение групп видов (эвар-

¹⁴ Причины отсутствия регулярных скоплений линных черных казарок на лагунах северного побережья острова, притом, что они почти ежегодно формируются на южном и западном побережьях, неясны. Возможно, это связано с особенностями гидрологических условий — северные лагуны более обширны и менее изолированы, тогда как лагуны южного и западного побережья имеют меньшие размеры, а главное, почти изолированы от моря, с которым соединяются (не все и не всегда) лишь отдельными узкими протоками.

ктические сухолюбивые кулики замещаются гипоарктической кустарниковой чечеткой). Наконец, выражен ряд гигро- и гидрофильных группировок, по которому происходит как бы постепенное добавление все более влаго- и водолюбивых форм к повсеместно распространенным видам. Несколько особняком стоят лагуновые группировки.

Кроме того, надо упомянуть и о специфических группировках, складывающихся на обширных гнездовых белых гусей, площадь которых может измеряться квадратными километрами (в настоящее время сохранилось только одно такое гнездовье в верховьях р. Тундровой). На этой площади, разумеется, формируется целый комплекс группировок, практически во всем сходных с таковыми «зонального» и «субарктического» блоков, но при обилии гнездящихся белых гусей, образующих как бы второй «слой» птичьего населения. Эти сообщества еще недостаточно изучены, хотя с ними могут быть связаны интересные моменты, касающиеся организации группировок птиц.

Нельзя обойти вниманием и особенности наземного населения птиц о-ва Геральд. В целом, в соответствии с ландшафтным обликом этого скалистого останца, здесь преобладают чисто «пуночковые» группировки и группировки с доминированием пуночки и присутствием, в небольшом обилии, сухолюбивых эварктических куликов (исландский и бэрдов песочники). Однако, на обращенных на юг и юго-запад, изобилующих скальными останцами и гребнями склонах, на которых, вследствие удобрения морскими птицами, хорошо развит растительный покров, формируются совершенно уникальные наземные группировки с содоминированием пуночки и пепельной чечетки, присутствием лапландского подорожника и регулярной встречаемостью насекомоядных воробьиных — каменки, белой и желтой трясогузок, американского конька.

Самое интересное, что образуются подобные группировки не ежегодно. В подобном «цветущем» виде население этих склонов было описано нами в довольно холодном 1988 г. с поздним снеготаянием, но ничего подобного не наблюдалось в достаточно теплый 1992 год, когда, помимо обильных пуночек, здесь отмечались лишь единичные чечетки. Вполне вероятно, что в годы с поздней весной эти хорошо прогреваемые, защищенные от холодных ветров и рано освобождающиеся от снега склоны, обладающие, к тому же, развитым растительным покровом, как бы выполняют функцию рефугиума, в котором названные птицы (в первую очередь чечетка) концентрируются из-за непригодности других мест. В «нормальные» же и теплые годы они обходятся и без этого островка, находя более благоприятные условия, как, например, кустарники острова Врангеля.

Для тундровой зоны считаются типичными существенные межгодовые колебания (флуктуации) численности птиц, что вроде бы должно приводить к изменчивости и непостоянству рассмотренного выше летнего или точнее, весенне-летнего «состояния» наземных птиц, типологических отношений группировок разных типов местообитаний и так далее. Однако, на самом деле действительно значимые флуктуации численности из фоновых видов птиц свойственны лишь дутьше и пепельной чечетке. Популяции прочих фоновых воробьиных выглядят весьма стабильными, что особо касается пуночки, а для доминирующих в большинстве группировок фоновых видов эварктических сухолюбивых куликов, а также чернозобика, свойственна изменчивость не столько общего обилия, сколько доли размножающихся особей (об этом разговор еще впереди), притом, что не размножающиеся особи в течение длительного времени придерживаются свойственных им гнездовых биотопов. Все это позволяет предполагать непостоянство типологической структуры населения птиц для совокупностей группировок со значимым участием чечетки и дутьши, то есть для населения кустарниковых и сырых моховых местообитаний. Специально проведенные нами в центральных районах острова и на его северной равнине исследования (Стишов, 1992) показали, однако, что при достоверных различиях соотношения видов (доли участия чечетки и дутьши) в одних и тех же местообитаниях в разные годы, типологическая структура населения сохраняется, то есть временные различия оказываются не столь значимыми, как пространственные, что уже неоднократно

показывалось и для населения птиц других природных зон (см., например, работы новосибирских орнитологов, под руководством Ю.С. Равкина, по Западной Сибири)¹⁵.

Вообще, в самом грубом приближении, можно говорить о двух основных стратегиях, проявляемых птицами северных широт. Одни из них характеризуются гнездовым консерватизмом, развитыми территориальными отношениями и, как следствие, довольно стабильной численностью в отдельных районах и постоянством распределения в пределах ареала. Другим свойственно отсутствие гнездового консерватизма, широкие перемещения внутри гнездового ареала. Вторые-то и вносят элемент нестабильности в структуру птичьего населения. При этом достаточно очевидно, что эти «дестабилизаторы» играют относительно большую роль в населении птиц лесотундры и тундры, по сравнению, скажем, с тайгой, умеренными широтами, что хорошо согласуется с изменчивостью погодных и прочих условий и на чем базируется убежденность в увеличении с юга на север непостоянства населения. Однако, очевидно, на крайнем северном пределе, в арктических тундрах и полярных пустынях, подобная тактика («шарахание» в ареале, в поисках «где лучше») себя уже не оправдывает — здесь снова начинают преобладать виды консервативные, с постоянными географическими и территориальными связями. То есть оказывается, что широко распространенное мнение о превалирующей над всеми другими особенностями межгодовой изменчивости птичьего населения отчасти справедливо по отношению к гипоарктическим и низкоарктическим территориям, но никак не к собственно Арктике, где оно не менее, а может быть и более стабильно, чем в умеренных широтах.

В заключение стоит поговорить и о сезонной динамике, сезонных трансформациях птичьего населения острова, где также выражены достаточно четкие закономерности ландшафтно-географического плана. Как мы уже упоминали, особенностью арктических ландшафтов, отличающих их от всех прочих широт, является преимущественное отсутствие зимнего населения птиц или же его крайняя редуцированность и обедненность.

Абсолютное большинство гнездящихся в тундре птиц — облигатные мигранты, причем в основном мигранты дальние, зимующие в тропических широтах, в Южном полушарии и так далее. Исключение составляют только отсутствующие на острове Врангеля куропатки, которые, однако, в наиболее северных частях своего ареала (на севере Канадского Арктического архипелага) также являются перелетными. Из факультативных мигрантов, которые откочевывают зимой не столь далеко, а в благоприятной обстановке могут и перезимовывать, прежде всего следует назвать белых сов и ворона. Совы в некотором количестве обычно остаются на зимовку, при высокой численности леммингов в период перед установлением снежного покрова. Остающиеся зимовать вороны придерживаются, как правило, побережий или же держатся поблизости от стад копытных, где достаточно высока вероятность поживиться павшими животными или остатками трапезы хищников. Дополнительные возможности предоставляют поселки, где в течение зимы, или какого-то ее периода, могут «продержаться» и другие виды. Для острова Врангеля известны случаи перезимовки пуночки, а также обитание нескольких белых чаек, кормящихся на свалке до января, в то время как море уже было полностью замерзшим. И конечно многие морские птицы и виды, тесно связанные с морем во внегнездовой период (гаги, розовая и белая чайки), при наличии достаточных пространств открытой воды, могут оставаться в высоких широтах сколь угодно долго, в том числе и в условиях полярной ночи.

«Настоящее» же население птиц начинает формироваться на острове с середины апреля, когда происходит массовый прилет пуночек. До конца мая пуночка остается единственным на острове наземным видом и формирует временные одновидовые группировки на свободных от снега, преимущественно скалистых участках.

¹⁵ Вообще, надо сказать, что представления об интенсивности межгодовых флуктуаций птичьего населения тундр сильно зависят от используемых методологических подходов и определений населения, а также конкретных методов учета птиц. Так, если принимать за население только совокупность гнездящихся особей, то мы получим существенно большую изменчивость, чем, включив в состав «полноценных» его компонентов всех птиц, встреченных в том или ином биотопе. С другой стороны, проводя в течение нескольких лет учеты птиц на одних и тех же небольших площадках и коротких маршрутах, мы также получим картину очень значимых флуктуаций, которая, однако, «растворяется», при существенном увеличении протяженности последних, что связано, отчасти, с мозаичным распределением гнездящихся пар в пределах даже однородных местообитаний (где густо, а где пусто), меняющимся от года к году, в зависимости от распределения снежного покрова.

Массовый прилет большинства куликов, а также лапландского подорожника, приходится на самый конец мая — первые дни июня. Раньше прилетают белые гуси, к этому времени уже приступающие к гнездованию. В «норме» в это время от снега освобождаются достаточно обширные площади равнинных водоразделов и склонов, на которых образуются группировки птиц летнего типа.

В годы же с особо затяжной весной, долгим лежанием снега, повторяющимися весенними и летними пургами, птицы скапливаются на образовавшихся к этому времени проталинах и участках с отсутствием снежного покрова, где образуются очень плотные скопления самых разных видов гусеобразных, куликов и воробьиных. Приурочены они к наиболее кормным, хорошо увлажняемым участкам у подножия склонов и могут сохраняться в течение довольно длительного периода, до окончания весеннего ненастья и установления летней погоды, после чего «рассасываются», трансформируясь в летние группировки.

Только в конце июня оформляются в описанном выше виде группировки птиц озерных котловин, в качестве индикатора которых выступает вилохвостая чайка, только к этому времени приступающая к гнездованию, поскольку ранее озера находятся еще под льдом, а окружающие их котловины чрезмерно переувлажнены. Еще позже оформляется население лагун и крупных эстуариев, приобретая свой характерный облик только в июле, с массовым появлением «летующих» птиц — морянок, плаунчиков, казарок.

Постгнездовые трансформации летнего населения фактически начинаются с конца июня, когда успешно отгнездившиеся гуси откочевывают в районы линьки на равнинах острова. В первой половине июля туда же начинают стекаться и отгнездившиеся кулики, концентрируясь преимущественно по озерным котловинам и хорошо увлажненным урочищам. Позже часть птиц постепенно покидает остров, а другие перекачываются на его побережья, главным образом на лагуны.

В целом, происходящие на протяжении теплого периода года трансформации населения птиц острова можно представить как бы в виде серии волн, прокатывающихся от горных и равнинных водораздельных урочищ к долинам и котловинам и, далее, к лагунным берегам, чем обеспечивается и последовательность в формировании и разрушении группировок птиц разных типов. Первыми оформляются и первыми же разрушаются летние группировки водораздельных и склоновых местообитаний, далее следуют группировки заболоченных урочищ и озерных котловин, а позже всех формируются и дольше всех продолжают существовать лагунные группировки, постепенно вбирающие в себя компоненты предыдущих. Все это, однако, происходит на фоне относительно стабильного существования ассамблей сухолюбивых куликов, формирующихся по склонам и водоразделам в начале июня и сохраняющихся, при постепенно снижающейся численности, до конца августа — начала сентября.

Поселения морских птиц

Характернейшей чертой арктических побережий является существование так называемых «птичьих базаров» — колоний морских птиц, практически вся жизнь которых связана с морем, и которые нуждаются в суше лишь для выведения потомства. Последнее отличает население морских птиц от рассмотренных выше компонентов, поскольку оно в большей степени является составляющей морских, нежели наземных, экосистем и подчиняется иным экологическим и географическим закономерностям.

Известно, что для формирования «птичьих базаров», прежде всего, необходима кормовая база, то есть в пределах досягаемости от берега должен располагаться достаточно продуктивный район акватории, способный прокормить многотысячное птичье население в течение всего летнего периода. Подобные условия обычно образуются в зонах ап-

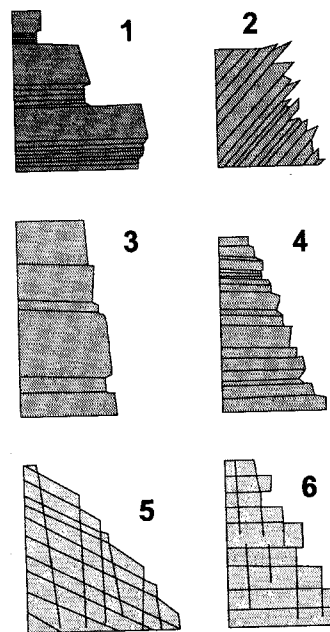


Рис. 77. Различные типы поверхности скал, заселенных морскими птицами.

1 — берега из толстосланцевых горизонтально залегающих пород с преобладанием кайр, 2 — берега из мелкосланцевых наклонных пород с абсолютным преобладанием моек, 3-4 — песчаниковые и карбонатные берега с равным обилием кайр и моек, 5-6 — гранитоидные берега с абсолютным преобладанием кайр

Помимо достаточной кормовой базы для образования поселений морских птиц необходимы подходящие абразионные берега. Еще одна замечательная черта рассматриваемых островов заключается в том, что, несмотря на сравнительно небольшую общую протяженность, берега подобного типа здесь крайне разнообразны, как по слагающим их горным породам и характеру их залегания, так и по высоте и прочим морфологическим параметрам. Специальные исследования показали, что все эти особенности оказывают непосредственное влияние на морских птиц, определяя возможность формирования поселений того или иного типа, соотношение и обилие образующих их видов, а также пространственную структуру поселений (Стишов, 1985; Стишов и др., 1991). В результате поселения морских птиц островов оказываются весьма разнообразными по своему составу и структуре, что, помимо всего прочего, дает возможность выявить закономерности формирования поселений и распределения отдельных видов.

Основу настоящих «птичьих базаров» образуют так называемые облигатно-колонияльные виды, которые гнездятся преимущественно более или менее плотными колониями. На островах Врангеля и Геральда они представлены моеккой (*Rissa trydactyla*) и двумя видами кайр — толстоклювой (*Uria lomvia* и *U. aalge*). К ним, как правило, присоединяются факультативно-колонияльные виды, которые, помимо крупных колоний, могут гнездиться небольшими скоплениями или же отдельными парами. В нашем районе они представлены беринговым бакланом (*Phalacrocorax pelagicus*), а также гнездящимися в различных укрытиях (расщелинах, трещинах, между камнями в осыпях) чистиковыми — полярным чистиком (*Cerphus grylle*), ипаткой (*Fratercula corniculata*) и топорком (*Lunda cirrhata*).

Что касается факультативно-колонияльных видов, то с ними дело обстоит относительно просто — они гнездятся везде, где есть подходящие условия для гнездования хотя бы отдельных пар. Для скрытогнездящихся видов необходимо наличие достаточно прочных трещин и расщелин, или же пустот в более или менее крупнообломочных мало подвижных осыпях. И численность их, в целом, увеличивается от наименее прочных сланцевых берегов к песчаниково-кварцитовым и карбонатным, достигая своего максимума на берегах, сложенных гранитоидными породами, где необходимые для гнездования формы наиболее многочисленны и устойчивы. Для этих видов, по сравнению с открытогнездящимися, меньшее значение имеет фактор недоступности, и они, наравне с достаточно

высокими берегами, населяют и относительно низкие, высота клифов которых не превышает нескольких метров. Баклану нужны недоступные для наземных хищников, относительно широкие, достаточные для размещения довольно крупного гнезда, уступы и «полки», поэтому оптимальные для себя условия он находит на берегах, сложенных толстосланцеватыми или же массивными гранитоидными породами, где подобные формы образуются с наибольшей вероятностью.

Облигатно-колонияльным открытогнездящимся видам, таким как кайры и моекки, необходимо наличие недоступных, пригодных для гнездования скальных поверхностей с площадью, достаточной для массового гнездования¹⁶. Наличием таковых и определяется существование и распределение «птичьих базаров».

Пригодные для гнездования кайр и моек поверхности должны иметь достаточно развитую скульптуру, чтобы птицы могли отложить на что-то яйца или прикрепить гнезда, а также быть достаточно прочными, чтобы яйцам и гнездам не грозило обрушение или засыпание обломками разрушающихся пород. Наиболее редки подобные поверхности на преобладающих по протяженности сланцевых и сланцево-песчаниковых берегах, большая часть которых недостаточно прочна и покрыта мощными осыпями с отдельными выходами скальных пород. Тем не менее, на западном побережье острова Врангеля отдельные участки сложены относительно массивными прочными песчаниками и сланцами, на которых формируются довольно крупные колонии (м. Занес, м. Западный). Гранитоидные породы (гранодиориты, гнейсы), которыми сложена большая часть острова Геральд, наиболее прочны, и значительные площади выработанных в них клифов заняты очень ровными, более или менее отвесными, поверхностями (так называемыми «зеркалами клифов»), на которых данные виды не могут гнездиться. Однако и на гранитоидных берегах есть достаточно протяженные, сильно расчлененные участки, сложенные, хотя столь же массивными, но сильно трещиноватыми, а потому довольно активно разрушаемыми, разновидностями пород, к которым и приурочены наиболее крупные поселения морских птиц острова Геральд. Наконец, оптимальными для морских птиц являются промежуточные по прочности и массивности берега, сложенные карбонатными (м. Уэринг) и песчаниково-кварцитовыми (м. Птичий Базар, участки о-ва Геральд) породами, на которых хорошо развита разнообразная скульптура и которые практически полностью заселены морскими птицами.

Интересно отметить, что типом слагающих пород определяется не только относительная заселенность берега облигатно-колонияльными видами морских птиц, но и особенности расположения их наиболее крупных и плотных поселений. Поскольку общие закономерности формирования береговой линии одинаковы (наименее прочные участки разрушаются быстрее, образуя бухты, разделенные сложенными более прочными породами мысами), то на берегах, сложенных, преимущественно, прочными, например, гранитоидными, породами, оптимальными для гнездования поверхности оказываются приуроченными к бухтам, развитым в местах выходов относительно менее прочных, трещиноватых пластов, обладающих развитой скульптурой поверхности (рис. 78). На берегах же, сложенных, преимущественно, мягкими и хрупкими породами, с широко развитыми осыпями, крупные и плотные поселения приурочены к мысам, формирующимся в связи с выходами наиболее прочных пластов. Особенно показана

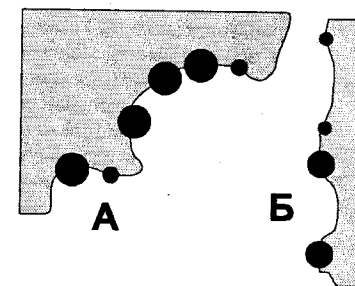


Рис. 78. Распределение поселений морских колонияльных птиц на берегах, сложенных гранитоидными (А) и сланцево-песчаниковыми (Б) породами

¹⁶ Для облигатно-колонияльных видов существуют определенные минимальные размеры поселений, варьирующие в зависимости от того, насколько далеко расположены ближайшие другие колонии и какова их численность; более подробно мы остановимся на этом в разделе о колонияльности.

тельно западное побережье о-ва Врангеля, где берега выработаны в толще триасовых пород с чередующимися пластами легко разрушающихся сланцев и более прочных песчаников. В местах выходов последних, на фоне относительно ровной береговой линии, формируются слегка выступающие мысы, на которых и располагаются гнездовья морских птиц.

Три основные типа берегов хорошо различаются и по общим соотношениям населяющих их облигатно-колониальных видов. Так, на сланцевых и сланцево-песчаниковых берегах абсолютно преобладает моевка, на гранитоидных — кайра, а на карбонатных и песчаниково-кварцитовых и те и другие представлены в примерно равном обилии. Дело здесь в том, что названные породы, обладающие различной текстурой (общими особенностями сложения), характеризуются и разным характером разрушения, в результате которого образуются различные скульптурные формы. При разрушении сланцев мелкой и средней сланцеватости, особенно косо залегающих, преобладающими скульптурными формами являются мелкие уступчики, вполне пригодные для расположения гнезд моевок, но не для откладки яиц кайрами. Кайрам же на подобных берегах удастся гнездиться только там, где залегание пластов горных пород приобретает субгоризонтальный характер, что обеспечивает образование узких карнизов и «полок». Последние формы, субгоризонтальные или наклонные, в зависимости от залегания пластов, наиболее характерны для карбонатных и песчаниково-кварцитовых берегов, где обычны и крупные прочные расщелины, также охотно заселяемые обоими видами. Наконец, для гранитоидных пород, характеризующихся так называемой «матрацевидной» отдельностью, наиболее типично широкое распространение довольно обширных наклонных площадок и широких «полок», наряду с также обильными прочными крупными расщелинами. Моевки избегают селиться на широких поверхностях, где они могут оказаться в окружении сразу многих пар других птиц, зато кайры образуют на них очень плотные гнездовые группировки. Кроме того, только на подобных поверхностях гнездится, в целом немногочисленная, тонкоклювая кайра, более избирательная, по сравнению с толстоклювой, к месту гнездования и избегающая узких карнизов и небольших уступов. В результате чего она отсутствует на о-ве Врангеля, где пригодные для нее формы образуются крайне редко.

Факторы, определяющие видовой состав поселений, в частности соотношение толстоклювой кайры и моевки, не ограничиваются только чисто литологическими особенностями. Так, например, для кайр критическим может быть отношение высоты скальных уступов к расстоянию от его подножья до уреза воды. Дело в том, что птенцы кайр сходят в воду еще неспособными к полету, планируя в море со скал. В результате, на невысоком песчаниковом обрыве, на западном берегу о-ва Врангеля, к югу от м. Птичий Базар, обладающим хорошо выраженными горизонтальными карнизами, все они заняты моевками и бакланами, из-за того, что данный обрыв отделен от уреза воды довольно широким пляжем, препятствующим слету птенцов кайр. Аналогичная ситуация имеет место в том же районе, в случае со сланцевым обрывом, имеющим все условия для заселения его кайрами, но заселенным только моевками, из-за того, что расположен он более, чем в 300 м от воды. На острове Врангеля это, в принципе, не имеет большого значения, но в других районах моевка может иметь существенное преимущество перед кайрой. Так, на Северной Земле известны колонии моевок, расположенные в нескольких километрах от берега, на древних береговых уступах, в то время как современный берег непригоден для их образования.

В результате всех описанных закономерностей на островах складывается следующая картина разнообразия и распределения поселений морских птиц (рис. 79). На низких берегах, сложенных разнообразными породами, а также на высоких сланцевых сильно осыпающихся берегах представлены только очень разреженные группировки или одиночные пары факультативно-колониальных видов, главным образом полярного чистика. На более прочных выступах сланцевых берегов, где, помимо мелких осыпей, достаточно много выходов скальных пород, а также на очень прочных гранитоидных берегах, где велико число разнообразных трещин и расщелин, на фоне широкого распространения ровных отвесных поверхностей, формируются плотные многовидовые группировки (коло-

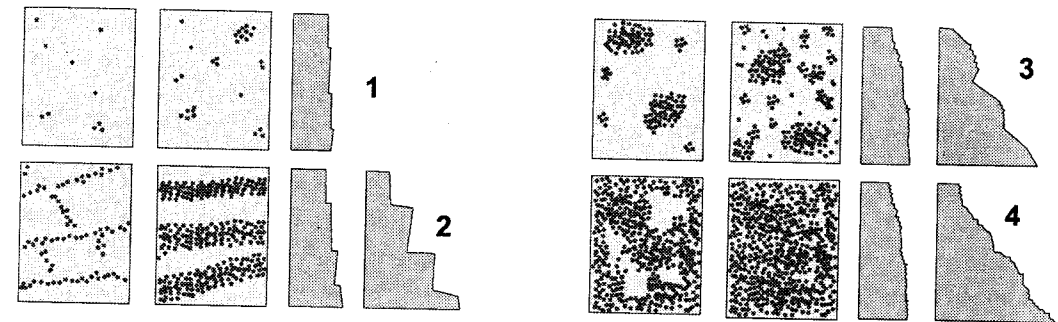


Рис. 79. Главные типы структуры распределения гнездящихся птиц на «птичьих базарах»: 1 — диффузная и диффузно-мелкопятнистая; 2 — сетчатая и полосчатая; 3 — изолированно-пятнистая и пятнисто-диффузная; 4 — лакунная и сплошная. Справа показаны профили клифов, которым свойственно формирование соответствующих структур

нии) факультативно-колониальных видов, в число которых, помимо чистика, могут входить берингов баклан и ипатка, а иногда и топорок. К выступам прочных пород средней и толстосланцеватой текстуры приурочены колонии облигатно-колониальных видов («птичьих базары») с преобладанием моевки и невысоким участием факультативно-колониальных чистика и баклана. На небольших по протяженности участках берегов, сложенных слоистыми карбонатными и песчаниковыми породами, формируются крупные «птичьих базары» с сосуществованием толстоклювой кайры и моевки, при участии всех факультативно-колониальных видов. Наконец, по наиболее трещиноватым и подверженным разрушению участкам гранитоидных берегов распространены поселения с сосуществованием облигатно-колониальной толстоклювой кайры и факультативно-колониального скрытогнездящегося чистика. Особенностью поселений последнего типа является присутствие тонкоклювой кайры.

Помимо рассмотренных распределения и состава поселений морских птиц, связанные с геолого-геоморфологическими особенностями строения берегов, в значительной степени, определяются и многие прочие их параметры, как то пространственная структура, плотность и другие. Так, например, для участков, сложенных тонкосланцеватыми наклонно залегающими сланцами или тонкокосослоистыми известняками и мергелями, характерны сплошные поселения, с очень тесным расположением сотен и тысяч гнездящихся пар птиц. Для поселений, приуроченных к выступам средне- и толстослоистых пород, наиболее характерны сетчатая и полосчатая структуры (рис. 80), с расположением гнездящихся пар и гнезд «ниточками» вдоль карнизов, образующихся на границах слоев породы. Берега, сложенные гранитами и гнейсами, отличаются преобладанием поселений пятнистой структуры, в которых плотно заселенные «пятна» чередуются с соизмеримыми или пустыми пространствами. Для берегов же с широким распространением «зеркал клифов» или, наоборот, активным развитием осыпей, часто бывает характерна

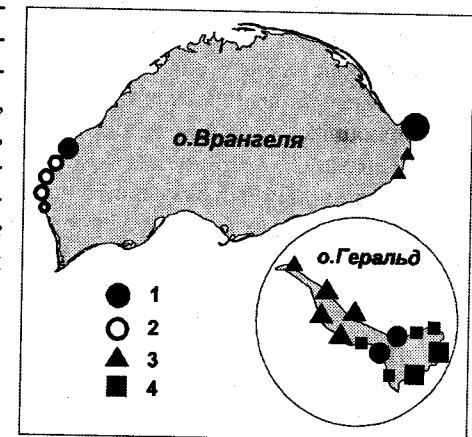


Рис. 80. Распределение основных типов поселений морских птиц на островах Врангеля и Геральд.

1 — «птичьих базары» с сосуществованием толстоклювой кайры и моевки, 2 — «птичьих базары» с преобладанием моевки, 3 — крупные поселения факультативно-колониальных видов (чистик, ипатка), 4 — поселения с сосуществованием толстоклювой кайры и полярного чистика. Размер значков примерно соответствует относительной численности поселений

диффузная структура поселений, когда небольшие группы гнездящихся пар и (или) гнезд (от одного до десятка) располагаются на значительных расстояниях друг от друга, существенно превышающих площадь, занимаемую группами.

Различается и вертикальная структура «птичьих базаров». Так, для сланцевых берегов характерно развитие над относительно небольшими по высоте клифами протяженных осыпных склонов, практически не заселяемых морскими птицами. Все виды последних сосредоточены, преимущественно, в одном (клифовом) ярусе. Берега, сложенные более прочными породами, особенно гранитами и гнейсами, характеризуются надклифовыми склонами с многочисленными скальными выходами, довольно высокими (до 10—15 м) грядами, гребными и останцами. Здесь поселения приобретают как бы двухъярусную структуру — клифы заселены, преимущественно, облигатно-колониальными видами, а основная масса чистиков сосредоточена в верхнем ярусе, где ни кайры, ни моевки не гнездятся.

В общем, в отношении поселений морских птиц острова Врангеля и Геральд, может, и не обладают особо уникальными чертами (если не считать их фаунистические особенности). Но они демонстрируют чрезвычайно высокое их структурное разнообразие, представляя собой прекрасный полигон для исследований пространственной и социальной организации, связанных с ними проблем колониальности.

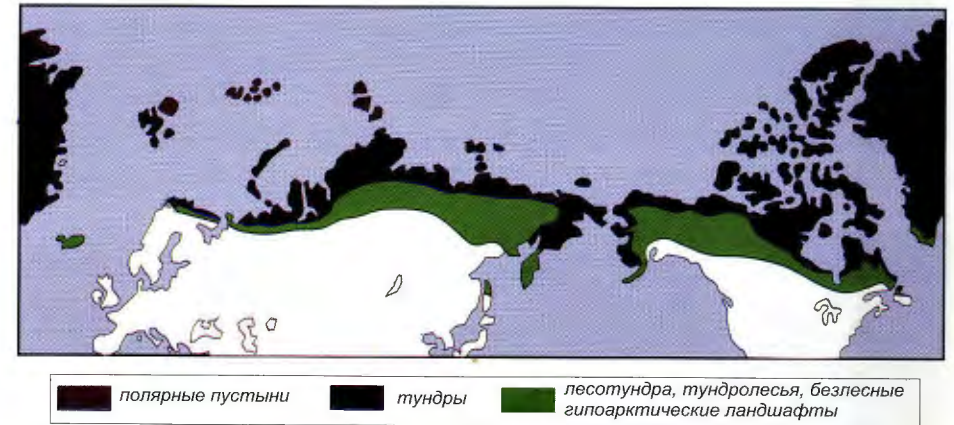
Население наземных млекопитающих

О населении наземных млекопитающих острова особо много говорить не приходится, поскольку оно не отличается разнообразием. Как мы знаем, на острове представлено всего лишь 3 вида аборигенных и 2 вида интродуцированных обычных видов наземных зверей, не считая крайне редких (росомаха), непостоянных (волк) и связанных, преимущественно, с морем (белый медведь). Как и птицам, разным размерным группам млекопитающих свойствен различный масштаб пространственных связей, поэтому говорить о группировках, образованных всеми пятью видами, не приходится. При этом среди островных зверей различается три подобных уровня. Один из них образуют копытные, перемещающиеся по всему острову. Второй представлен песцом, сходным в этом отношении с совами и поморником; ему свойственны сезонные миграции и кочевки, в сочетании с территориальной структурой в период размножения, притом, что территории сопоставимы по размерам и ландшафтному разнообразию с таковыми названных птиц. Наконец третий уровень представлен мышевидными грызунами, то есть двумя видами леммингов, размеры участков обитания которых сопоставимы с размерами ландшафтных фаций.

Население леммингов весьма непостоянно как по количественным показателям, так и по пространственной структуре, соотношению видов. Более подробно мы рассмотрим это позже, когда будем говорить о свойственных этим зверькам циклам численности и о взаимоотношении популяций двух видов. Здесь же лишь отметим, что в большинстве типов местообитаний совместно обитают оба их вида, и в норме копытный лемминг преобладает в более сухих биотопах, с обилием кустарничков, а сибирский — в более увлажненных, с преобладанием мхов и осок. На самом же деле эти соотношения также весьма изменчивы как от года к году, так и от места к месту. Достоверно установлено, что наиболее увлажненные ландшафтные подразделения — сырые кочкарники, плоскобугристые болота — населены только сибирским леммингом. Что же касается биотопов, население которых представлено только копытным леммингом,

ТАБЛИЦА I

Современные ландшафты северной приполярной области



Границы подзоны арктических тундр

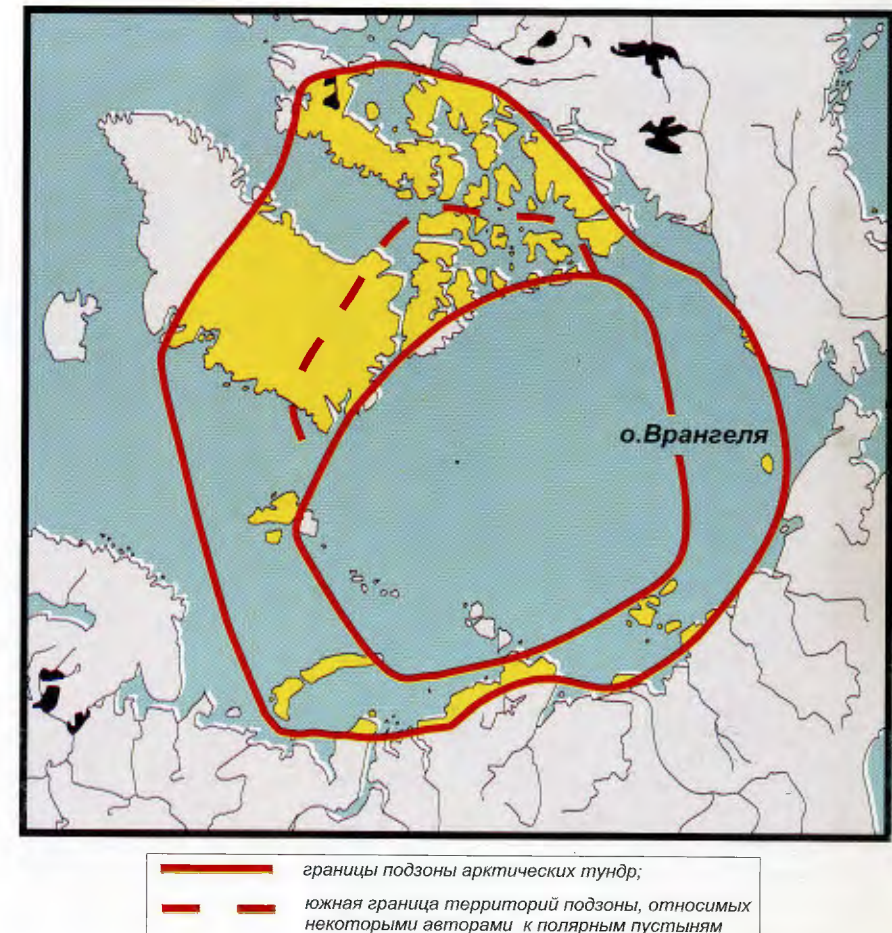


ТАБЛИЦА II

Топография островов Врангеля и Геральда

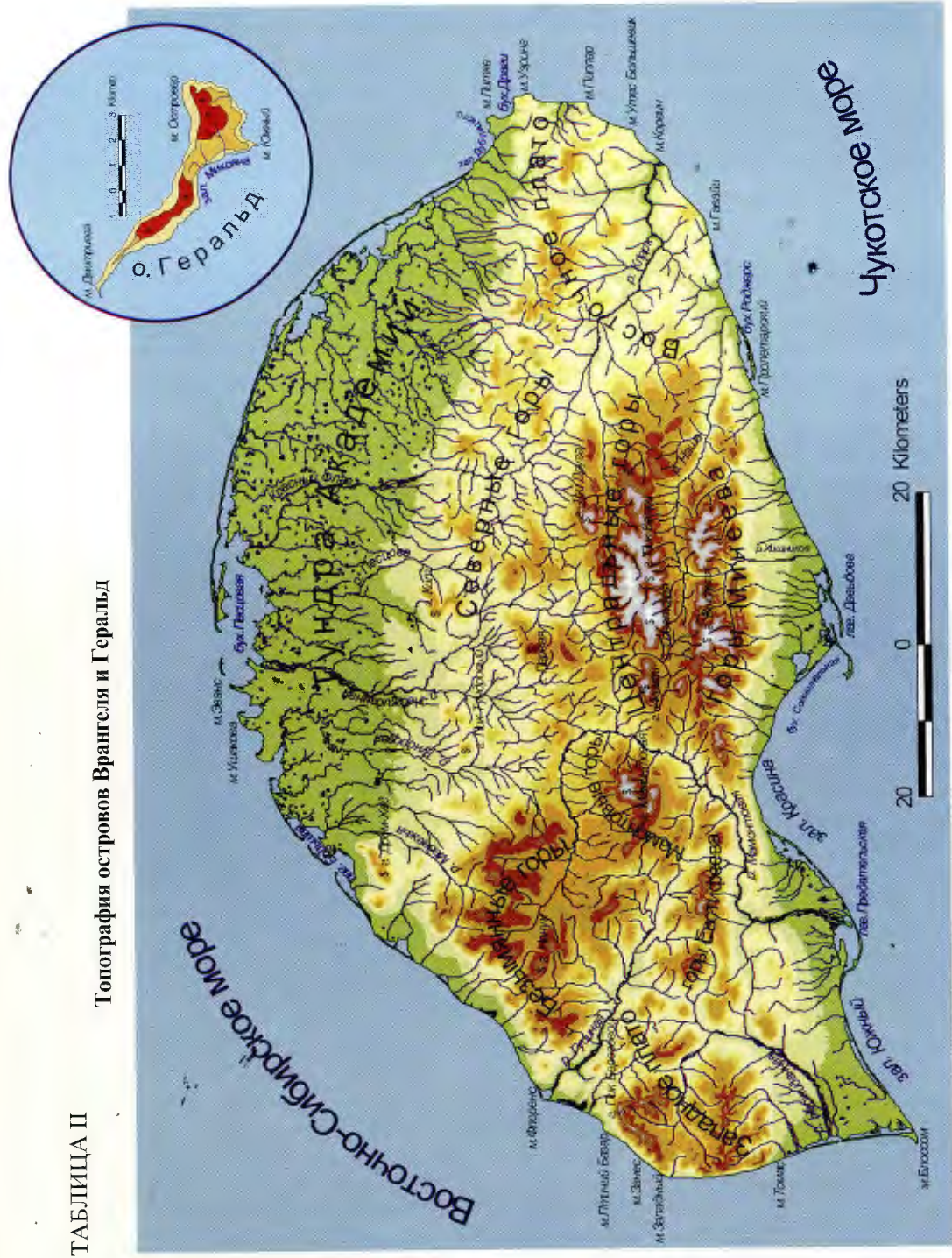


ТАБЛИЦА III



ТАБЛИЦА IV

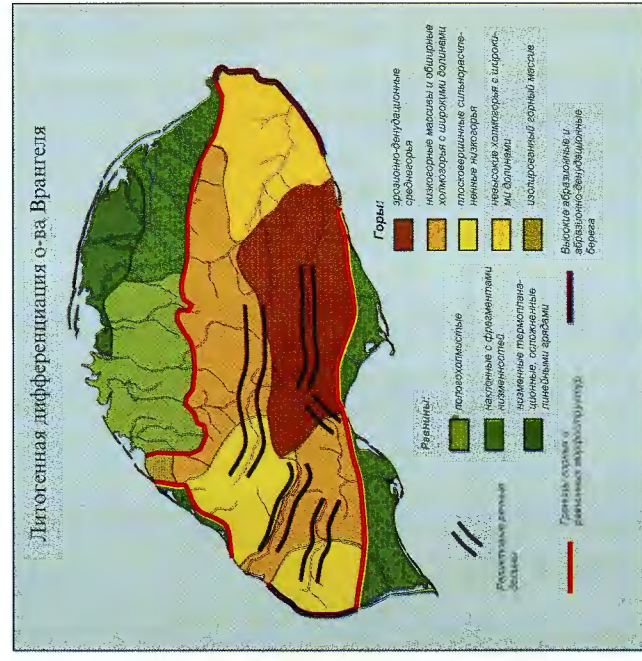
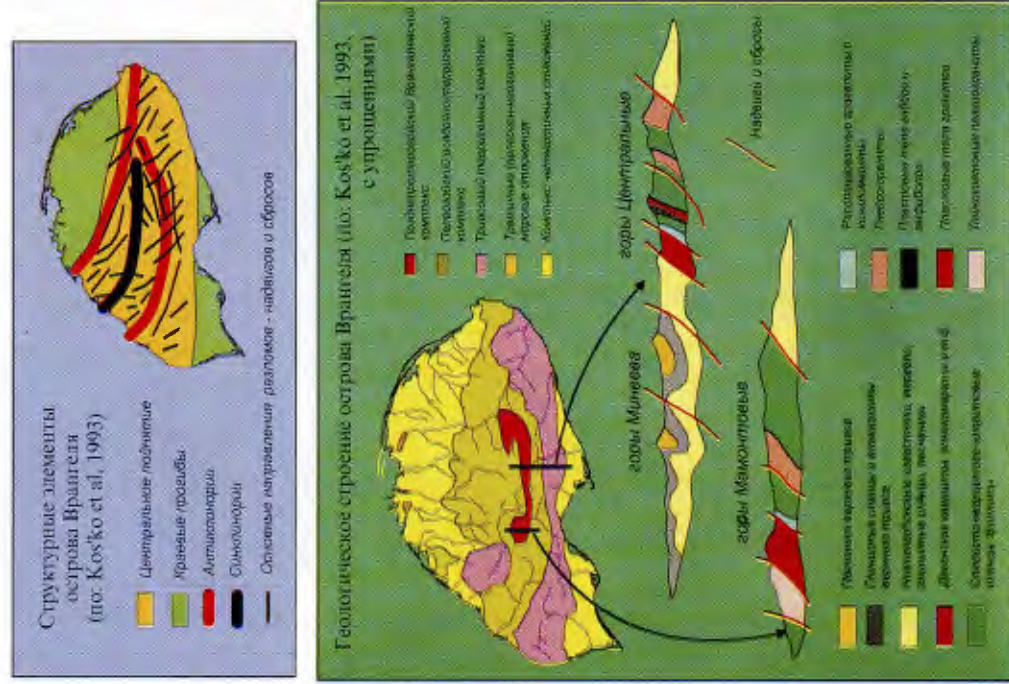
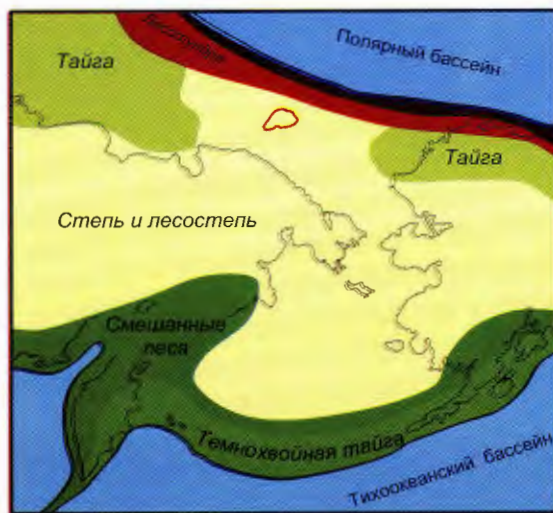


ТАБЛИЦА V

Берингия в первой половине позднего плейстоцена



Берингия в максимум среднеплейстоценового (самаровского) оледенения



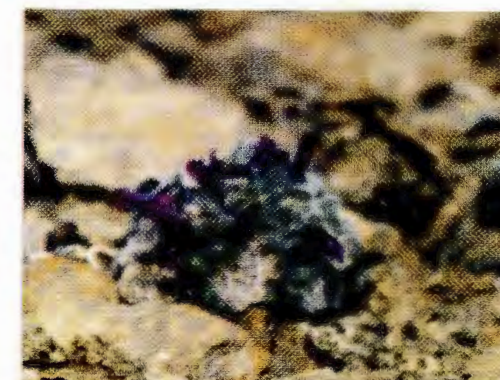
■ свободная от льда суша;
■ области покрытые льдом;
■ морские бассейны

ТАБЛИЦА VII

Эндемичные виды флоры и фауны острова Врангеля



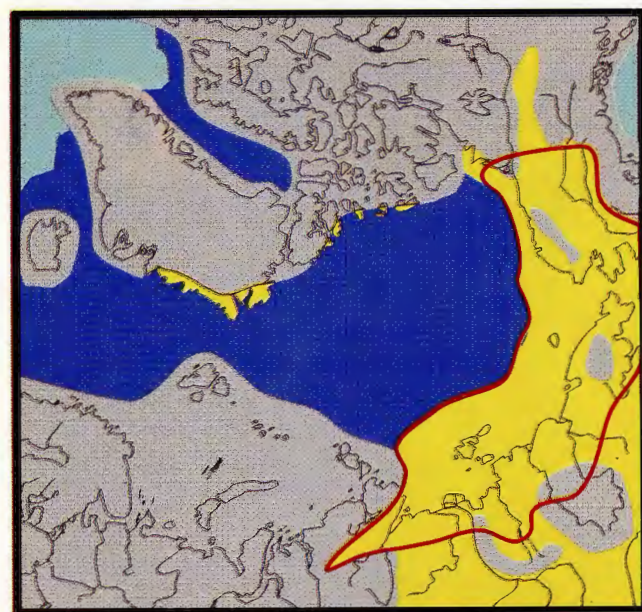
Медведица Ольги – *Grammia olga*
(фото Н.Б.Конюхова)



Остролодочник одноцветковый –
Oxytropis uniflora (фото И.В.Травиной)

ТАБЛИЦА VI

Полярные районы северного полушария
в максимум последнего оледенения



■ свободная от льда суша; ■ шельфовые ледники;
■ области покрытые льдом; ■ морские бассейны;
— границы Берингии по А.В.Шеру (1976)

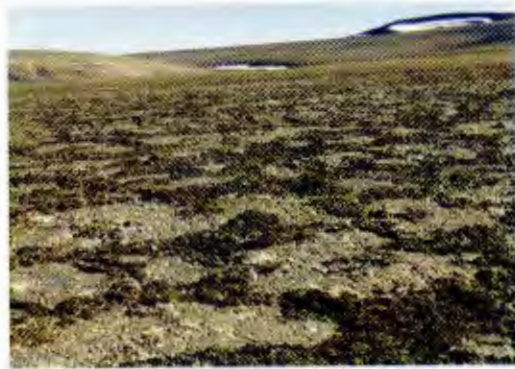
Район Берингова пролива на рубеже
плейстоцена и голоцена (вверху)
и в раннем голоцене (внизу)



Лемминг Портенко – *Lemmus sibiricus portenkoi* (фото Н.Конюхова)

ТАБЛИЦА VIII

Разнообразие растительного покрова острова Врангеля



По часовой стрелке:
полигонально-сетчатая дриадовая тундра;
бугорковато-трещиноватая
разнотравная тундра;
кочкарниковая тундра;
разнотравная остепненная луговина

Фото С.С.Холода и И.В.Травиной

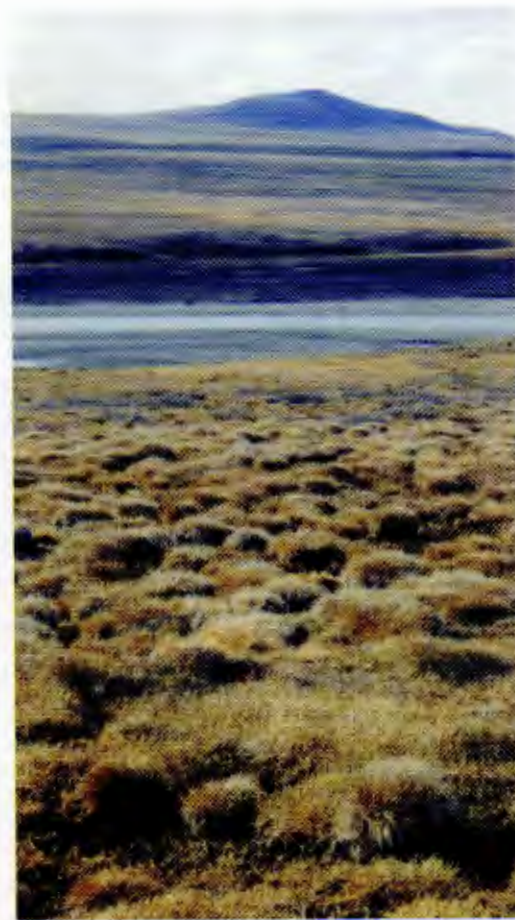
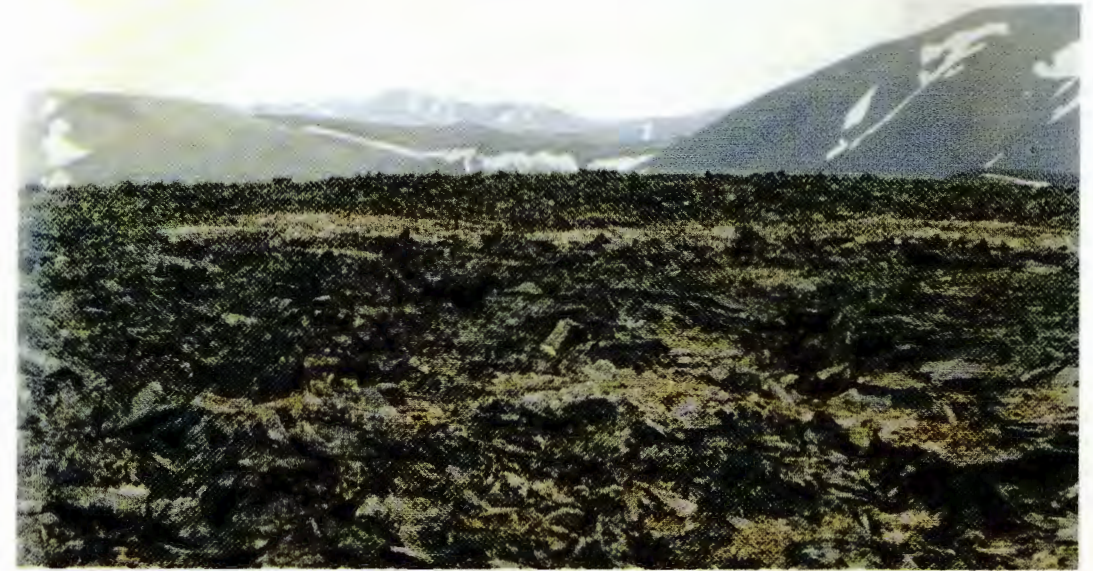


ТАБЛИЦА IX

Контрасты ландшафтов острова Врангеля



Верхние ярусы Центральных гор (фото С.С.Холода)



Термокарстовые депрессии в Тундре Академии (фото С.С.Холода)

Вид из Тундры Академии на горы о-ва Врангеля (вверху)
и с гор на Тундру Академии (внизу)



то, в принципе, таковыми могут быть щебнистые и каменистые плато и склоны с крайне скудной растительностью, которые населены только в годы высокой численности леммингов.

Также следует упомянуть о хорошо выраженной сезонной динамике пространственной структуры рассматриваемого населения. В бесснежный период леммингами (при достаточно высокой численности) населено большинство типов местообитаний острова, за исключением лишь голых скал, курумов. В более же протяженный зимний период они концентрируются в наиболее макрохионных элементах ландшафта, там, где наиболее мощен и устойчив снеговой покров, то есть преимущественно под склонами, по долинам рек и ручьев, оврагам (рис. 81). Важнейшим следствием подобного перераспределения является возрастание плотности населения в снежный период, при одинаковом уровне численности.

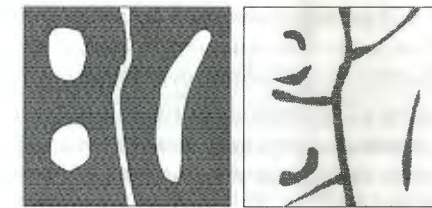


Рис. 81. Схема распределения леммингов в ландшафте в бесснежный (слева) и снежный (справа) периоды года. Темным фоном показаны заселенные участки

Общие особенности структуры сообществ

Познакомившись с предшествующими описаниями разнообразия представленных на острове Врангеля группировок растений, беспозвоночных животных и птиц, нетрудно заметить, что всем им, хотя и в разной степени, свойственны близкие особенности, как внутренней видовой структуры, так и пространственно-типологической дифференциации.

Давно уже замечено, что с увеличением специфичности условий обитания и снижением видового разнообразия наблюдается рост численности единичных доминирующих видов, обеспечивающий как бы компенсацию недостаточного разнообразия высокой численностью (Чернов, 1985 и др.). Эта закономерность была сформулирована в виде так называемого закона Тинемана, гласящего, что *чем экстремальнее условия биотопа, тем беднее в нем общий набор видов и тем выше может быть численность каждого отдельного вида*. В результате суммарная численность отдельных видов и групп организмов оказывается в тундровой зоне существенно выше, чем в более южных широтах. Это характерно, например, в том числе и на о-ве Врангеля, для коллембол, куликов, поморников, которые выполняют в арктических экосистемах также и функции более свойственные в других зонах, иным группам.

Так, например, как указывает Ю.И. Чернов, кулики в тундровой зоне, в частности, замещают отсутствующих здесь или малочисленных дроздовых, кормящихся в подстилке и потребляющих в основном животную пищу. Поморники и чайки с одной стороны частично занимают нишу, свойственную в умеренных широтах врановым, а с другой — мелким хищным птицам.

Следствием этого являются характерные для тундровых сообществ (как, впрочем, и для сообществ других экстремальных условий) *моно- или олигодоминантность и супердоминантность*. Первое заключается в том, что во многих ассамблеях, консорциях, синузиях, как растений, так и животных, наблюдается хорошо выраженное преобладание одного или нескольких доминирующих видов, на долю которых приходится абсолютно большая часть общего обилия группы. При этом доля общего обилия, приходящаяся на доминирующие виды, существенно превышает таковую в более южных широтах. Так, в группировках птиц на долю 1—3 доминирующих видов может приходиться от 60 до 95% их общей численности.

В растительности и животном населении о-ва Врангеля отчетливо проявляется преобладание моно- и олигодоминантных группировок, при сравнительной редкости полидоминантных сообществ. Наиболее типичной ситуацией является доминирование 2—3 видов в группировках птиц и несколько большего числа у растений и беспозвоночных, причем на долю этих доминирующих форм приходится более половины общей численности животных и покрытия у растений. Крайний вариант представлен сообществами грызунов.

Весьма обычны на острове и монодоминантные группировки, причем с очень высокой концентрацией доминирования, когда большая часть общего обилия приходится на один вид. Наиболее часто они формируются в особо специфических для острова условиях, заметно отличающихся от его средних условий, вне зависимости от того, чем конкретно обусловлена эта специфичность и выглядит ли обусловленная ею обстановка более суровой или, наоборот, особо благоприятной, в сравнении с типичной для острова. Таковы группировки птиц каменистых вершин (пуночка), население беспозвоночных каменистых карбонатных поверхностей (кальцефильная жужелица *Pterostichus kaninensis*), растительные группировки степного типа (осочка *Carex obtusata* или *C. duriuscula*), кустарниковые растительные группировки (ивы *S. lanata* или *S. glauca*) и их птичье население (лапландский подорожник). В основе их доминантности лежит то, что многие экологические группы и жизненные формы, более или менее адекватные для этих специфических условий, в целом нехарактерны для современных ландшафтов арктических тундр, представлены в фауне и флоре острова лишь единичными видами. А для наиболее типичных широко распространенных видов эти условия оказываются уже за пределами их экологического оптимума.

Немногочисленные полидоминантные группировки, в которых трудно выделить ограниченный набор ведущих видов, формируются не за счет большого числа вида связанных с определенным биотопом. Они получаются путем «суммирования» в местообитаниях, условия которых позволяют сосуществовать представителям различных экогрупп и видам как широко распространенным эвритопным, так и стенотопным, характерным именно для этих условий. Таковы описанные нами выше группировки птиц озерных котловин, образованные совместно обитающими сухолюбивыми, влаголюбивыми, околководными и водоплавающими видами. Другой пример — мезофильные луговины, в которых сосуществуют растения с различающимися экологическими оптимумами, от ксеромезофитов и настоящих ксерофитов до гигромезофитов. К этой же категории относятся и отличающиеся разнообразием состава группировки наземной мезофауны высоких пойм, где обильны как широко распространенные на острове, так и специфичные пойменные формы.

Помимо простого числа доминант, выделяемых по достаточно разным критериям, и их удельного веса в составе группировок, в качестве важной характеристики видовой структуры сообществ используется *распределение видов по обилию* и его соответствие определенным теоретическим моделям¹⁷. Наиболее популярные подобные модели — геометрический ряд, логарифмическое (фишеровское) распределение, логнормальное распределение и так называемая модель «разломанного стержня» Макаурта. Макауртовское распределение отличается от всех прочих высокой выравненностью видов по обилию, то есть сравнительно небольшими различиями в обилии видов, в том числе наиболее и наименее многочисленных. Логнормальное распределение характеризуется значимыми различиями в обилии наиболее и наименее многочисленных видов, притом, что число и тех и других невелико, а большая часть видов характеризуется средним обилием. Геометрический ряд, являющийся фактически крайним случаем логарифмического распределения, также

¹⁷ Для анализа распределение видов по обилию обычно представляют в виде кривой, получающейся при откладывании по оси абсцисс порядковых номеров видов по убыванию их обилия, а по оси ординат — самих значений обилия; для оси ординат обычно используют логарифмическую шкалу.

отличается резкими различиями обилия, притом, однако, что число многочисленных, малочисленных и видов со средним обилием здесь примерно одинаково.

В соответствии с принятыми биологическими интерпретациями (см., например, обзоры Джиллера, 1988, и Магарран, 1992), распределение, соответствующее макауртовской модели «разломанного стержня», отражает ситуацию, когда небольшая экологически более или менее однородная группа видов делит, случайным образом, фиксированное количество одного, важнейшего для всех этих видов, ресурса. Логарифмическое (фишеровское) распределение, включая в качестве крайнего случая геометрический ряд, также свидетельствует о доминирующем значении в сообществе одного фактора, но пространство ниши разделено при этом по иерархическому принципу. Логнормальное распределение возникает, когда несколько независимых факторов приобретают важное значение и свойственно ситуациям, в которых они, накладываясь друг на друга, действуют на достаточно большую совокупность видов. При этом предполагается, что в наиболее экстремальных для той или иной группы организмов, условиях распределение ее видов в группировках должно приближаться к геометрическому ряду, а в оптимальных — соответствовать логнормальному или макауртовскому распределению.

Насколько мне известно, не проводился детальный анализ распределения видов по обилию в тундровых сообществах с проверкой их соответствия той или иной из названных моделей. Следовательно сделать какие-либо общие выводы по этому поводу невозможно. Однако проведенный мной сравнительный анализ распределения видов в группировках куликов и воробьиных о-ва Врангеля и субарктических районов северной Чукотки дал достаточно интересные результаты, о которых стоит упомянуть.

Сравнение распределения по обилию видов воробьиных в кустарниковых группировках, где наиболее велико их видовое богатство, показало, что в наиболее южных из обследованных нами районов (средние субарктические тундры, по В. Д. Александровой) оно близко к макауртовскому, а с продвижением на север все более приближается к логарифмическому, за счет постепенного снижения выравненности видовых обилий. Максимальной выраженности этот процесс достигает на о-ве Врангеля, где группировкам кустарниковых воробьиных свойственно распределение, соответствующее геометрическому ряду, причем с очень резкими различиями предельных значений обилия, что отражается крутым наклоном соответствующей кривой (рис. 82).

Аналогичный анализ группировок куликов показал, что разным типам местообитаний свойственны разные закономерности. В группировках кочкарников и пятнистых тундр субарктического типа ситуация оказалась близкой к описанной выше для группировок воробьиных. В субарктических тундрах распределение по обилию слагающих их видов оказалось наиболее близким к логнормальному (по 1—2 особо многочисленных и особо редких видов + несколько видов со средним обилием), а на острове Врангеля — имеющим геометрический характер. Все группировки сырых полигональных тундр оказались очень близки по рассматриваемому признаку. Как на материковой Чукотке, так и на острове Врангеля анализируемое распределение имеет промежуточный характер между макауртовским и логнормальным. А вот что касается группировок куликов хорошо дренированных сухих вариантов тундр с полигонально-сетчатым растительным покровом, то здесь мы столкнулись с обратной ситуацией — на острове Врангеля их распределение по обилию, в наибольшей степени, соответствует макауртовскому, а в субарктических тундрах Чукотки имеет вид геометрического ряда.

Изложенные результаты свидетельствуют о том, что нельзя говорить об однозначной склонности сообществ определенного зонального подразделения к тому или иному конкретному типу распределения по обилию. Все зависит от того, с какой группой организмов в каком типе местообитаний мы имеем дело, и каковы статус этой группы и этого типа местообитаний в данном подразделении. Макауртовское и логнормальное распределение наиболее вероятно в группировках, процветающих в данной зоне групп организмов, формирующихся в типичных для этой зоны местообитаниях. Для сообществ же наиболее нетипичных для данной зоны или особо специфичных биотопов наиболее ожидаемым будет геометрическое распределение.

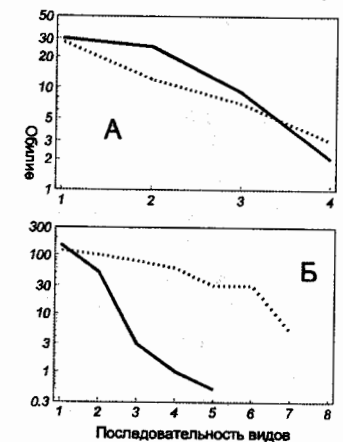


Рис. 82. Распределение видов по обилию в группировках куликов полигонально-сетчатых тундр (А) и в кустарниковых группировках воробьиных (Б). Сплошная линия — арктические тундры о-ва Врангеля, пунктирная — субарктическая тундра материковой Чукотки

Под *супердоминантностью*, свойственной сообществам тундровой зоны, следует понимать явление доминирования одного и того же вида или одних и тех же немногих видов во многих сообществах, формирующихся в достаточно разнообразных местообитаниях, также типичное для всех экстремальных условий и хорошо выраженное в арктических тундрах (Чернов, 1985 и др.)¹⁸. В результате различия между группировками заключаются не столько в наборе ведущих (доминирующих) видов, сколько в соотношении между ними и особенностях набора второстепенных видов (Чернов, Матвеева, 1979 и др.). Подобными супердоминантами в тундрах являются лемминги, среди грызунов, лапландский подорожник, из птиц *Tipula carinifrons* из насекомых. Крайний случай супердоминантности — представленность целой таксономической и (или) эколого-функциональной группы организмов всего одним видом, как это имеет место, в тундровой зоне, с дождевыми червями.

По мнению Ю.И. Чернова и Н.В. Матвеевой (1979), свойственные арктическим тундрам малое разнообразие флоры и фауны, общая сглаженность условий среды и ее общая пессимальность приводят к ослаблению биотопических привязанностей у многих видов, которые, в результате, заселяют большой спектр биотопов, о чем мы уже говорили выше, когда рассматривали особенности биотопического распределения видов. По сравнению с более южными районами в арктических тундрах заметно снижается средообразующая роль живого покрова, и группировки как растений, так и животных отражают в своей структуре малейшие изменения в нанорельефе, особенностях почвы, увлажнении, но все это варьирование ограничивается преимущественно перетасовкой одних и тех же элементов (Чернов, Матвеева, 1979).

В результате, по сравнению с более южными зональными подразделениями, в арктических тундрах не только уменьшается разнообразие типов сообществ, но и *снижается относительное число доминирующих видов*. Последнее, в совокупности с общей тенденцией к эвритопности, приводит к *меньшей контрастности группировок*. Так, как указывают только что цитированные авторы, зональные сообщества и формирующиеся на южных склонах луговин по всем параметрам гораздо сильнее различаются в типичных тундрах, нежели в арктических. В последних одни имеют достаточно общих черт, а, кроме того, связаны постепенным переходом.

Из общих особенностей пространственной структуры группировок наиболее важной и общей для большинства групп организмов представляется крайне упрощенная вертикальная структура, отличающая типичные сообщества арктических тундр от субарктических, бореальных и прочих, но сближающая их с полярнопустынными, высокогорными и пустынными. Вся жизнь в арктических тундрах как бы «прижимается» к поверхности почвы или грунта, и масса живого вещества очень быстро убывает при удалении от нее как вверх, так и вниз.

Наконец, еще раз надо отметить такую особенность большинства арктикотундровых сообществ как *чрезвычайно высокий удельный вес специфических для подзоны, в данном случае, эвратических форм*, из которых состоит ядро видов, играющих наибольшую роль в сложении группировок. В качестве примера подобных видов на острове Врангеля можно назвать ивку полярную *Salix polaris*, ожичку *Luzula confusa*, лишай альпийский *Alopecurus alpinus*, мак *Papaver lapponicum*, комара-долгоножку *Tipula carinifrons*, стафи-

¹⁸ Иногда супердоминантностью называют случаи чрезвычайно сильной концентрации доминирования одного вида, что, например, имеет место в некоторых группировках птиц острова Врангеля, до 95% численности которых может приходиться на долю пуночки. Представляется более удобным рассматривать это как крайнюю монодоминантность, оставив термин «супердоминантность» для обозначения несколько иного феномена.

лина *Tachinus arcticus*, а из позвоночных — пуночку, лапландского подорожника, оба вида леммингов. Отметим, что и в других, в том числе и достаточно удаленных, районах арктических тундр данные виды занимают аналогичное положение. Все это отличает арктикотундровые сообщества от более южных, в которых специфичные для соответствующих зональных подразделений виды редко занимают столь значимые позиции, уступая господство или доля его с более широко распространенными формами. Особенно важно, что, судя по данным с Таймыра, в арктических тундрах это же свойственно и группировкам микроарктропод, где также преобладают специфичные арктические виды, чего не отмечалось более ни в одном зональном подразделении.

Динамика сообществ и сукцессионные процессы

Говоря о динамике сообществ, различают два основных ее типа. Первый представляют *флуктуации*, обратимые, в том числе и коротко-циклические (с циклом не более, чем в несколько лет) изменения, претерпевая которые сообщества приходят в исходное или близкое к нему состояние. Достаточно резкие флуктуации, обусловленные, преимущественно, непостоянством погодных условий, притом, что малейшие их изменения производят в Арктике достаточно сильные эффекты, весьма характерны для высоких широт и считаются одной из основных их особенностей. Впрочем, что справедливо по отношению даже к птицам, флуктуируют не столько состав и общие особенности структуры сообществ, сколько их общие количественные параметры (численность, биомасса) и состояние популяций слагающих их видов, причем у разных видов проявляется это разным образом и в разной степени. Поэтому более подробно о разных типах флуктуаций мы поговорим позже, на примере отдельных популяций разных групп организмов.

Второй тип динамики сообществ — *необратимые и длительно-циклические изменения*, имеющий общий или выраженный в течение достаточно долгого промежутка времени направленный характер. Поскольку все основные представления о них разработаны преимущественно на примере растительных сообществ, то и я ниже буду иметь в виду, прежде всего, фитоценозы, тем более, что перестройки сообществ животных являются, как правило, вторичными по отношению к ним. Существует масса самых различных классификаций форм данного типа динамики, по самым различным признакам. Нам, однако, достаточно будет ограничиться упоминанием о двух ее основных видах — *длительных аллогенных (вызванных внешними причинами) трансформациях сообществ*, связанных с направленными и длительно-циклическими изменениями климата и прочих компонентов среды, суть которых заключается в смене одних сообществ другими, в том числе и ранее в данном районе не существовавшими, более адекватными изменившейся или изменяющейся физико-географической обстановке, и *сукцессионных сменах*, заключающихся в последовательной смене сообществ, ведущих к формированию их типов, уже существующих в данном районе и находящихся в равновесии со средой, движущей силой которых являются автогенные процессы в самих сообществах (изменение ими среды, делающие ее пригодной для других групп видов).

С.М. Разумовский (1981, 1999) предлагает несколько иную классификацию динамических явлений в растительном покрове, выделяя три основных их типа — *изменения* (явления, происходящие в рамках растительных ассоциаций), *смены* (непосредственное замещение одной ассоциации другой) и *преобразования* (возникновение новых, ранее не существовавших единиц растительного покрова, под действием меняющегося макроклимата). При этом среди смен автор различает *сукцессионные* (происходящие в результате жизнедеятельности самой ассоциации), *топографические* (передвижение ассоциаций под действием внешних причин, но в пределах района одной сукцессионной системы (см. первую главу), то есть при отсутствии макроклиматических измене-

ний) и географические (передвижение самих районов сукцессионных систем под действием макроклиматических изменений). В приведенном нами делении флуктуации попадают в категорию изменений С.М. Разумовского, категории сукцессионных смен совпадают, а длительные аллогенные трансформации включают топографические, географические смены и преобразования. Последнее мы полагаем вполне оправданным, поскольку общность этих процессов заключается в их обусловленности внешними причинами, что отличает их от сукцессий.

Вполне типичный пример аллогенных длительно-циклических изменений, относящийся к острову Врангеля — вкратце уже описанные нами трансформации растительного покрова северной части Берингии на протяжении плейстоцена и голоцена, включающие географические смены, а на определенных этапах и преобразования (первичное формирование тундростепных, возможно, тундровых сообществ). Они заключаются в периодической смене господства как в растительном покрове в целом, так и на плакорных позициях, степных и тундростепных фитоценозов (континентальные криоксеротические эпохи), тундр, болот и кустарников гипоарктического характера (океанические теплые гумидные эпохи) и арктических тундр современного типа (переходные эпохи, подобные современной).

Что же касается современных, менее долговременных и глобальных тенденций, соответствующих топографическим сменам в понимании С.М. Разумовского, то в литературе существует представление о продолжающейся, как минимум с 30-х годов XX столетия, общей тенденции уменьшения степени заснеженности о-ва Врангеля и происходящем при этом повышении интенсивности криотурбационных процессов (Скрыльник, 1976). Соответственно, это приведет к усилению корразионного эффекта и снижению теплоизолирующей роли снегового покрова. По мнению С.С. Холода, растительный покров острова должен отреагировать на это, прежде всего, усилением контрастности, за счет отеснения растений с выпуклых пятен и полигонов в ложбины и депрессии. Кроме того, следует ожидать дальнейшей редукции ярусности, в частности, постепенного уменьшения высоты, а затем и исчезновения кустарникового яруса. Возрастающая малоснежность должна также привести к ослаблению позиций мхов, разрушению моховой дернины и, соответственно, расширению потенциальной арены для ценофобных цветковых растений. Уменьшение заснеженности означает и общее снижение увлажнения ландшафтов в летний период, что должно сопровождаться сокращением площади болот и сырых вариантов тундр.

Выраженными в растительном покрове свидетельствами прогрессирующего уменьшения заснеженности являются следующие факты. В 30-х годах Б.Н. Городковым, в среднем течении р. Красный Флаг, описывались заросли гемипростратных ивняков, поднимающиеся на 20—30 см над поверхностью почвы. В настоящее время все ивы в этом районе имеют строго простратную форму роста. Кроме того, за последние 15—20 лет в некоторых районах острова отмечено снижение высоты кустарниковых зарослей на 15—20 см (что соответствует произошедшему за этот же период сдвигу формирования устойчивого снежного покрова с сентября-октября на ноябрь-декабрь), за счет гибели во время сильных пург не укрытых снегом молодых побегов ив.

Далее, в пользу прогрессирующего уменьшения нормы снегонакопления говорят сделанные С.С. Холодом наблюдения в экотонной зоне между бугорковатыми дриадовыми тундрами и зарослями ивы *Salix glauca glauca* в бассейне р. Тундровой. Экотонная зона характеризуется здесь большой растянутостью в пространстве (35—40 м) и высокой активностью в ней популяции ивы, молодые растения которой активно вторгаются на участки, занятые дриадовыми тундрами, при заметном выпадении дриад и явно угнетенном состоянии их особей. В условиях острова ивняком замечено обычно формируются на поверхностях, освобождающихся от снега раньше, чем те, на которых развиты дриадовые тундры, выдерживающие более короткий вегетационный период. Соответственно, активное замещение последних ивняками может происходить только в условиях уменьшения заснеженности, приводящего к более раннему разрушению снежного покрова.

Надо также отметить, что ситуация с зарослями гемипростратных и ортотропных ив *Salix glauca glauca* далеко не так проста, и их существование связано отнюдь не только с достаточной мощностью снежного покрова. С.С. Холод указывает, что граница ареала этих зарослей в центральной

части острова совпадает с зонами преимущественного рассеивания нагоняемых с моря туманов, оказывающих охлаждающее воздействие. В приморских районах, подверженных регулярному воздействию туманов, данная форма ивы замещена строго простратной *Salix glauca callicarpae*. То есть, помимо достаточной мощности снежного покрова для существования ивняковых зарослей необходима и достаточная теплообеспеченность. Высокая же норма снегонакопления является, как правило, следствием повышения океаничности климата, влекущего за собой увеличение повторяемости туманов и снижение теплообеспеченности. Напротив, повышающая теплообеспеченность «континентализация» климата имеет следствием снижение заснеженности. То есть, получается, что ивняковые заросли способны существовать в довольно узком диапазоне возможных сочетаний двух факторов и будут деградировать как при усилении континентальности, несмотря на улучшение термических условий, так и при усилении океаничности, несмотря на оптимизацию снеговой обстановки.

С.С. Холодом была предложена концепция климатогенной динамики растительного покрова, в связи с относительно долговременными (вековыми) изменениями фактора заснеженности, являющегося, по его мнению, ведущим в определении структуры растительного покрова в настоящую, относительно малоснежную эпоху. Суть представлений автора сводится к следующему.

Наряду со свойственными острову резкими границами внутриландшафтных подразделений, соответствующих обычно выраженным перегибам в рельефе, на которых происходит скачкообразное изменение значений таких факторов, как заснеженность и связанное с ним увлажнение, широко распространены и зоны плавного изменения значений этих факторов, приходящиеся, преимущественно, на равномерно пологие склоны (в том числе и шлейфы гор), ограниченные сверху и снизу более выраженными перегибами рельефа. В подобных зонах в настоящее время сформированы топографические ряды разностей растительного покрова, демонстрирующие направленное усложнение их фитоценотической структуры.

В оптимальных по условиям снегонакопления и увлажнения местоположениях развиты наиболее фитоценотически продвинутые варианты растительности — пятнистые тундры и цельнопокровные сообщества. В целом данные ряды приходятся на мезохионные (то есть, со средним уровнем снегонакопления) позиции, а наиболее развитые в фитоценотическом отношении разности, которые автор называет узловыми сообществами, приходятся на местоположения с максимальными в этих пределах нормами снегонакопления, которые могут приходиться либо на верхнюю, либо на нижнюю, а иногда и на среднюю часть профиля рассматриваемых склонов. От узловых сообществ, в данных рядах, соответствующих фитокатенам или их отрезкам (см. очерк о структуре растительного покрова) прослеживается упрощение фитоценотической структуры растительности, вплоть до семяагрегаций и агрегаций, развивающихся на наиболее обдуваемых позициях, с наименьшим снегонакоплением и максимальным иссушением в летнее время.

Узловые сообщества представлены на острове различными вариантами ивняково-моховых тундр и характеризуются относительно высоким покрытием (вплоть до цельнопокровных), развитием мохового яруса, развитием синузии рыхлоковерных мхов (альтернативное развитию синузии плотноподушечных мхов), формированием ярусной структуры с 2 четко прослеживаемыми ярусами, наличием сложных синузид, включающих по несколько видов одной жизненной формы. При этом в каждом конкретном узловом сообществе выражены, как правило, не все, а 2—3 названных признака. Большинство узловых сообществ сгруппировано разнообразными жизненными формами, составляющими синузии прямостоячих или гемипростратных кустарников, стелющихся кустарников, кустарничков, рыхлоковерных и плотноподушечных мхов.

Самое же интересное, что в остальных группировках (разностях растительного покрова) данных топографических рядов удастся проследить многие ценоэлементы — от-

дельные синузиды, конгрегации синузид¹⁹, микрогруппировки, свойственные узловым сообществам. В последних они образуют единый фитоценотический комплекс, а за их пределами «расходятся» по разным микроместоположениям, формируя самостоятельные пространственно разобщенные элементы горизонтальной структуры. Подобных ценоэлементов тем больше и тем они ближе к свойственным узловым сообществам, чем ближе та или иная разность расположена к последним, как топографически, так и по условиям заснеженности и увлажнения.

Для примера рассмотрим типичный для западной части северной равнины острова топографический ряд разностей растительности от плоской и слегка покато́й вершины водораздела до уступа, отделяющего покаты́е поверхности водораздела от озерной котловины. Протяженность подобных рядов составляет обычно порядка 200—300 м, при перепаде высот в 8—10 м. В нижней части формируется наиболее фитоценотически сложное в данном ряду звено, характеризующееся общим растительным покрытием около 70%, преобладанием в составе цветковых стелюющих ив *Salix reptans* и кустарничковой *S. polaris*, господством рыхлоковровых мхов *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens*. Толщина моховой дернины составляет здесь 5—6 см. Ветви стелюющихся ив (*S. reptans* и *S. pulchra*) налегают на коврики мхов, образуя верхний ярус.

Выше по склону снижается общее растительное покрытие (до 60%), при сохранении величины покрытия *Salix polaris* (15—18%), побеги которой стелятся по поверхности моховой подушки из *Polytrichum hyperboreum* или выходят на незадернованные мхами части грунта. Преобладают уже не рыхлоковровые, а плотноподушечные мхи, дерновинки которых либо существуют без цветковых растений, либо находятся под прикрытием ветвей простратного кустарника *S. reptans*.

Еще выше, в привершинной части, общее покрытие составляет около 50%, а покрытие ив *Salix polaris* колеблется от 4 до 12%. Покрытие мхов, образующих отдельные дерновинки, сокращается до 20%. Обычными становятся мезофильные и гигромезофильные травы.

Наконец, на плоской или слегка покато́й вершине водораздела представлена разреженная группировка разнотравья с преобладанием полыней и злака *Deshampsia borealis* рыхловатыми малопродуктивными дерновинками мхов.

Описанный топографический ряд отражает постепенное снижение заснеженности и нарастание интенсивности летнего иссушения. В обратном направлении происходит усложнение фитоценотической структуры растительности. Самое нижнее, наиболее сложное звено рассматривается в качестве узлового сообщества ряда. Для него характерна выраженность синузиды рыхлоковровых мхов, образующейся под шпалерами *S. reptans* (частично замещаемой *S. pulchra*) и формирование конгрегации синузид *Salix polaris* — *Tomentypnum nitens* + *Hylocomium splendens*, довольно широко распространенная по острову.

Обращает на себя внимание то, что в звене, непосредственно примыкающем к узловому сообществу (средняя часть склона), прослеживаются характерные для последнего ценоценотические элементы — фрагменты конгрегации синузид «простратные кустарничковые ивы — рыхлоковровые зеленые мхи», а также отдельно существующие синузиды простратных кустарников, кустарничков, рыхлоковровых и образующих корочки мхов, которые «перемешаны» в узловом сообществе, а здесь занимают собственные пространственные позиции и являются элементами горизонтальной структуры.

По мнению С.С. Холода, изменения общей заснеженности острова в связи с флуктуациями климата, в тех пределах, которые свойственны вековым колебаниям (10—30 см), не должны существенным образом сказываться на современных местоположениях узловых сообществ, но несомненно сильно изменят условия на прочих, менее заснеженных позициях. Принимая, что современный период является сравнительно малоснежным, автор полагает, что при повышении заснеженности будет происходить сдвиг границ разностей растительного покрова, при расширении позиций, занимаемых узловыми сообществами, вплоть до «захвата» ими всей зоны плавного изменения значений заснеженности на фоне общей мезохронности. При этом данная экспансия осуществляется путем относительно независимого продвижения отдельных ценоэлементов узлового сообще-

¹⁹ Относительно устойчивые комбинации синузид, в которых, однако, может происходить замещение одних синузид на другие, скажем, может произойти замена синузиды стелющихся кустарников кустарничковой синузидой, без изменения моховой синузиды.

ства, то есть происходит как бы его «распад» или «расслоение». В частности, может происходить «выход» синузиды рыхлоковровых мхов из-под яруса кустарничковых ив, там, где ивы не могут образовать сомкнутого яруса, то есть распад ярусной структуры, распад сложных синузид на две или несколько одновидовых, замещение одних синузид другими в их конгрегациях. Одновременно с этим аналогичный процесс «расслоения» может происходить и в пределах «коренного» экотопа узлового сообщества. Этот процесс назван автором *эгрессией*²⁰, а зона, которую он может охватывать, то есть участок топографического ряда описанного типа — *зоной эгрессии фитокатены*. В основе проявления эгрессии лежит то, что, как полагает автор, современная фитоценотическая структура узловых сообществ, в частности их ярусность, не является устойчивой, а скорее представляет собой вынужденную форму существования разных жизненных форм, находящихся благоприятные для себя условия в узком диапазоне значений заснеженности и увлажнения, приходящихся в настоящее время на крайние нижние или верхние (реже средние) части пологих аккумулятивных склонов. При климатических же изменениях, выражающихся в изменении средних норм снегонакопления, ситуация меняется, и ценоэлементы «расползаются» по оптимальным для них позициям. Следы подобного «расползания», то есть эгрессии, отчетливо видны в современных топографических рядах описанного типа.

Природные ритмы заснеженности связаны со сменой эпох циркуляции атмосферы (Брызгин, Воскресенский, 1988), а также (через изменение общего количества осадков) с циклами ледовитости арктических морей (Любарский, 1977). Названные авторы выявили вековой период колебания продолжительности залегания снежного покрова, равный, примерно, 100 годам. Соответственно, С.С. Холод предполагает, что примерно с такой периодичностью в современную эпоху происходят и циклы трансформации растительности в зонах эгрессии, от полного или почти полного «захвата» их узловыми сообществами, до их предельно ограниченного распространения, а возможно, и распада, с замещением производными, путем «расслоения», разностями. По своему характеру (цикличность), подобные трансформационные процессы, несомненно, являются флуктуациями, однако, значительная продолжительность каждого цикла, обусловленного долговременными колебаниями климата, позволяет рассматривать их (каждый цикл) как длительные аллогенные изменения растительности. Узловые сообщества за период около 100 лет совершают «маятниковые» колебания, «растекаясь» по всей зоне эгрессии и вновь возвращаясь к исходному состоянию (если за такое принять современное).

Как мы уже неоднократно отмечали, восточная часть острова отличается гораздо более морским характером климата, что выражается в частых морских туманах и более низких температурах воздуха летнего сезона, что препятствует быстрому сходу снега, как в горных долинах Восточного плато, так и на приморской равнине. По мнению С.С. Холода, подобные климатические особенности способствуют формированию растительности, которую можно рассматривать в качестве модели растительного покрова остальной, основной части острова в эпохи повышенной заснеженности, свойственная которым климатическая ситуация должна быть близка существующей на востоке острова.

Вернемся к рассмотренному нами выше топографическому ряду растительности водораздельных склонов западной части северной равнины. В соответствии с изложенными представлениями, при увеличении заснеженности мы должны ожидать продвижения узлового сообщества *Salix reptans* — *S. polaris* — *Tomentypnum nitens* + *Hylocomium splendens* вверх по пологим склонам, в направлении вершин водораздельных увалов, занимаемых в настоящее время травянистыми группировками. Действительно, оказывается, что на водораздельных пространствах востока Тундры Академии распространены несколько типов тундр, пятнистые и цельнопокровные, занимающие как скаты увалов, так и их вершины, основу которых составляет конгрегация синузид *S. polaris* — *Tomentypnum nitens* + *Hylocomium splendens*, являющаяся основным ценоэлементом узловых сообществ склонов

²⁰ Термин Н.А. Миняева, означающий выход одной синузиды из-под эдификаторного влияния другой.

увалов на западе равнины. Различия, остающиеся между звеньями ряда, сводятся к колебаниям общего проективного покрытия и флористического состава. Травяные растительные группировки с польнями почти полностью выпадают из растительного покрова. Обратим внимание, что одновременно с экспансией описываемой синузии разрушается ее конгрегация с синузиями простратных кустарниковых ив. В большинстве местоположений *S. polaris* вытесняет *S. reptans*, а в нижних звеньях «расходится» с *Salix pulchra*, занимая более дренированные микропозиции, тогда как на более увлажненных формируется конгрегация синузий *S. pulchra* и водно-болотных мхов. Последнее представляет собой наглядный пример эгрессии самого узлового сообщества.

Приведенные факты, касающиеся равнинной растительности, а также и многочисленные наблюдения в горной части острова, привели С.С. Холода к заключению о том, что варианты тундр в основе которых лежит конгрегация синузий *S. polaris* — *Tomentypnum nitens* + *Hylocomium splendens*, будут играть решающую роль в освоении северной приморской равнины острова, а также некарбонатных суглинистых и щебнисто-суглинистых увалов, аккумулятивных склонов, протяженных нагорных террас и плато, не имеющих интенсивного подтока, в случае климатических изменений в сторону увеличения заснеженности.

Для также обычных на острове аккумулятивных шлейфов его горной части, которым свойственно переувлажнение в верхней части и постепенное иссушение к нижней, с вычленением ложбин стока, прогнозируется несколько иная картина. В данном случае узловое сообщество располагается в верхней части ряда и характеризуется сосуществованием трех синузий — стелюющихся кустарников, сфагновых мхов и рыхлаковроковых зеленых мхов. С повышением заснеженности С.С. Холод предполагает смещение этого варианта растительности в средней и нижней профили, с вытеснением свойственных этим относительно микрохионным местообитаниям мохово-разнотравных группировок, отличающихся значительным видовым богатством, и распространение в его верхней части цельнопокровных сфагновых тундр.

В кустарниковых тундрах с прямостоячей ивой *Salix lanata* увеличение заснеженности может привести к увеличению высоты кустарников и формированию сомкнутых зарослей, что приведет к вытеснению синузии рыхлаковроковых мхов плотноподушечными мхами и возникновению фрагментов мертвопокровных ивняков. Этого, однако, следует ожидать только на южных склонах, тогда как на северных увеличение заснеженности приведет к удлинению периода снеготаяния, что для кустарников крайне неблагоприятно. Это, в свою очередь, должно вызвать расширение позиций соседствующих с ними дриадинок.

Анализ упомянутых и других подобных топографических рядов позволил С.С. Холоду наметить наиболее общие ценоотические изменения, которые следует ожидать в этих рядах (зонах эгрессии), при переходе к эпохам повышенной заснеженности: 1) усиление позиций ивняково-моховых конгрегаций синузий и их элементов — отдельных синузий, 2) распадение ярусной структуры узловых сообществ и формирование каждым исходным ценоэлементом самостоятельной разности растительности, 3) усиление степени континуальности растительного покрова²¹, 4) уменьшение разнообразия растительности на уровне сообществ, 5) усиление структурированности растительного покрова на микроуровне вследствие эгрессии, «расслоения» сообществ.

Рассматриваемые С.С. Холодом колебания климата не приводят, по его мнению, к существенной перестройке вмещающих описанные зоны эгрессии ландшафтных подразделений, при которой могли бы быть вызваны более кардинальные и долговременные смены растительности. Колебания климата, выражающиеся в изменении степени заснеженности с периодом в несколько десятков (до сотни) лет, приводят только к горизонтальному смещению разностей растительности в пределах зон эгрессии современных узловых сообществ, соответствующих фитокаменам или их фрагментам. Узловые сообще-

²¹ Дискретные границы в современном растительном покрове связаны в основном с ахионными и микрохионными, а также ксероморфными местообитаниями, число которых, при увеличении заснеженности резко сократится — преобладать будут мезо- и макрохионные позиции, которым свойственны плавные изменения значений основных средообразующих факторов.

ства, согласно представлениям автора, «растекаются» и «эгрессируют» по этой зоне, а после завершения цикла остаются на исходном местоположении не претерпевающим существенного изменения²².

С более же длительными и глобальными процессами, типа очередного глобального похолодания или потепления, могут быть очевидно связаны более существенные трансформации, заключающиеся в смене самих узловых сообществ на более ксерофитные тундростепные и степные (в случае очередной «континентализации») или субарктические (в случае очередной «типоарктизации») вследствие потепления и усиления океанических черт климата).

Таким образом, можно говорить, по крайней мере, о двух разномасштабных тенденциях длительной динамики сообществ острова, являющихся результатом климатических флуктуаций с циклами, измеряемыми тысячами лет и десятками лет. Наверняка, имеют место и иные подобные циклы, охватывающие по несколько столетий. Текущая же ситуация на острове является результатом их взаимного наложения и ввиду массы возможных вариантов (комбинаций разных стадий разных циклов) является достаточно изменчивой во временном измерении, а соответственно крайне разнообразными могут быть и состояния растительного покрова, равно как и остальных компонентов органического мира.

Другой вид необратимых (при отсутствии внешних нарушений) изменений сообществ — *сукцессионные смены*, определение которых мы уже приводили выше.

Различают *сукцессии первичные*, происходящие на первично голых грунтах, и *сукцессии вторичные (демутации)* — на местах разрушенных сообществ. Сукцессии, в относительно узком их понимании — преимущественно автогенный процесс чисто фитоценоотического развития или, что наиболее характерно для высоких широт, развития в процессе взаимодействия растительного сообщества и среды. Внешние факторы являются, в основном, их причинами, но не движущим моментом, чем сукцессии отличаются от описанных выше аллогенных изменений. Сукцессии складываются из нескольких или многих стадий или фаз, образующих сукцессионные ряды или серии. Конечной их стадией является *климакс* — относительно стабильное сообщество, находящееся в равновесии со средой. Один тип климаксного сообщества может быть конечной стадией для нескольких сукцессионных рядов. Соответственно, все сообщества какого-либо ландшафта могут быть разделены на *климаксные* и *сериальные*.

С.М. Разумовский, представлений которого мы уже, вкратце, касались, также различает в сукцессионных системах «магистральные линии» — *экогенетические смены (сукцессии)*, движущей силой которых является необратимое изменение растительной ассоциацией своего местообитания, так что оно становится, со временем, более пригодным не для нее, а для какой-либо иной ассоциации, которая его и занимает, вытесняя предыдущую, создавшую условия для своего исчезновения, и *демутационные сукцессии*, возникающие при внешних нарушениях сообщества (затопление, вырубка, смыл почвы, осыпание склона, пожар), прерывающих «нормальный» ход экогенеза. Автор указывает, что каждой стадии экогенеза, в том числе и климаксу, свойственны свои специфические демутационные ряды (причем различающиеся и в зависимости от характера нарушения), так что каждая такая стадия в природе представлена не одной ассоциацией, а целым комплексом (*демутационный комплекс*). Ассоциация, занимающая местообитание при отсутствии нарушений, называется *коренной*, а остальные, служащие стадиями ее демутационных смен — *производными*. Согласно С.М. Разумовскому, демутационные сукцессии обычно не совпадают ни с каким отрезком сукцессии экогенетической, представляя собой быстрые последовательные смены нескольких недолговечных сообществ. Однако существование этих специфических сукцессионных рядов он признает только у сообществ, имеющих древесный ярус. В прочих же группировках, лишенных древесного яруса, все нарушения просто отбрасывают развитие растительного покрова назад на одну или несколько стадий, и его восстановление идет аналогично первичным экогенетическим сукцессиям.

²² Данную концепцию С.С. Холод предлагает использовать при создании карты растительности острова, каждый контур которой должен соответствовать определенной зоне эгрессии, чем и определяется его внутреннее единство.

Как указывает Ю.И. Чернов (1985), сукцессионные процессы в тундровой зоне изучены крайне слабо и явно недостаточно. Вместе с тем, им отмечаются общие особенности тундровых сукцессионных процессов, в числе которых называются: замедленность, малая скорость, вызванные неблагоприятными климатическими условиями — низкими температурами и краткостью вегетационного периода; укороченные (в сравнении с более южными широтами) ряды сукцессионных смен, вследствие преобладания скорости нарушений растительного покрова над скоростью сукцессий; уменьшение числа возможных рядов, как следствие малого видового богатства. Важной особенностью процесса формирования климаксовой растительности арктических тундр В.Д. Александрова, изучавшая ход сукцессии на Ляховских о-вах, считает также синхронность становления растительного покрова и развития мерзлотных процессов и нанорельефа под действием как абиотических, так и биотических факторов.

Первой стадией развития растительности на оголенных суглинистых субстратах о-ва Большого Ляховского являются группировки пионерных видов накипных лишайников и напочвенных мхов с отдельными экземплярами цветковых растений. На второй стадии происходит активное формирование неровностей рельефа и поселение в нанопонижениях дерновинных цветковых, а затем, под их защитой, и мхов. Группировки этих нанопонижений постепенно преобразуются в климаксовые, и в оптимальных условиях снегонакопления (около 40 см) формируется климаксовая пятнистая злаково-ивково-моховая растительность. На поверхностях же, где высота снежного покрова не превышает 10 см, сукцессия замедляется и останавливается на стадии полигонально-сетчатых разно-травно-моховых тундр.

До сих пор остается открытой проблема климакса в тундровой зоне²³. Согласно Ю.И. Чернову и Н.В. Матвеевой (1979 и др.), в южных и типичных тундрах характерные черты климакса наблюдаются в плакорных сообществах, являющихся относительно стабильными, обладающими высокой автономностью и существенным средообразующим влиянием (за счет развития моховой дернины). Различные пятнистые тундры представляют здесь, по мнению авторов, предклимаксную стадию, отличаясь повышенным разнообразием и более интенсивными продукционными процессами. В арктических тундрах на плакорах распространены сетчатые и пятнистые тундры с покрытием, не превышающим 40—60%. Они являются здесь конечной стадией сукцессионных серий, демонстрируя те же особенности, что и аналогичные образования в типичных и южных тундрах. Наконец, в полярных пустынях развитие плакорной растительности приостанавливается еще до приобретения ею связности. Все это привело названных авторов к предположению о существовании *единого арктического сукцессионного ряда*, наиболее полно реализованного в южных и отчасти типичных, то есть субарктических, тундрах, где он достигает стадии климакса. Что же касается арктических тундр, то здесь развитие останавливается на предклимаксных стадиях, соответствующих пятнистым и полигонально-сетчатым тундрам. Представления эти не бесспорны, и, несомненно, проблема нуждается в дальнейшем изучении.

Отметим, что из всего разнообразия пятнистых тундр острова Врангеля изложенным выше представлениям соответствуют только их пликативные варианты, в которых пятна представляют первично голые грунты. Как мы уже описывали, образуются эти

²³ Вообще существует множество концепций климакса, как дополняющих, так и исключаящих друг друга, для знакомства с которыми лучше обратиться к специальной литературе. В принципе же, все представления могут быть разделены на две группы — связанные с понятием моноклимакса, то есть полагающие, что климаксом в определенном ландшафте является только один тип сообществ (в этом случае совпадают понятия зональных и климаксовых сообществ), и «допускающие» существование в одном районе (ландшафте) целого набора типов климаксовых сообществ, соответствующих различным эдафическим, литологическим и прочим условиям. Ярким приверженцем первой точки зрения является С.М. Разумовский. Что касается меня, то мне, как географу, более импонирует вторая.

структуры за счет развития растительности по морозобойным трещинам и остановки зарастания на определенной стадии на неопределенно долгое время из-за ветровой деятельности, препятствующей зарастанию пятен. Достигнув возможного максимума развития дернины, эти варианты тундр обретают внутреннюю стабильность.

Что же касается тундр с вторично голыми грунтами, то им свойственно обратное — внутренняя нестабильность, из-за постоянно протекающих процессов образования новых пятен и их зарастания. Общий облик и контуры подобных сообществ также могут сохраняться в течение неопределенно долгого времени, но внутри их контура происходит постоянное изменение положения пятен и микрогруппировок растительности. Их можно рассматривать в качестве субклимакса, то есть предклимаксного состояния, сохраняющегося в течение длительного времени вследствие постоянного давления нарушающих факторов (пятнообразование). А.А. Тишков предложил для подобных структур понятие *циклического климакса*, в состоянии которого относительная стабильность сообщества поддерживается путем постоянного обновления его отдельных фрагментов.

Процессы зарастания пятен, распространение растительности из морозобойных трещин на поверхность полигонов и тому подобные процессы принято называть *микросукцессиями*, из-за их масштаба и преимущественно внутриценотической значимости. В принципе, зарастание пятен-медальонов и корразионных пятен и сходные процессы вполне аналогичны восстановлению древесной растительности на лесных прогалах, образовавшихся в результате отмирания деревьев, ветрала.

Микросукцессионные процессы в пятнистых тундрах о-ва Врангеля изучались Т.Г. Полозовой (1994), которая выявила их существенные различия, связанные с принадлежностью тундр к тому или иному типу (см. очерк о структуре растительного покрова). Так, выяснилось, что там, где преобладают процессы растрескивания грунта и тундры имеют пликативный характер, в их сухих вариантах зарастание пятен происходит, преимущественно, распространением растительности на пятно по вторичным морозобойным трещинам. То есть фактически происходит не зарастание пятна, а развитие сетчатой структуры, предопределенной морозным растрескиванием. Отмечается и некоторое надвигание на пятно дернины, но при этом по границе пятен изобилуют ее отмершие участки, что свидетельствует о высоком давлении абиотических факторов. С повышением увлажненности зарастание по периферии интенсифицируется, становится более значимым, чем распространение дернины по вторичным трещинам, и по периферии пятен формируется переходная сериальная растительная микрогруппировка. В тундрах же медальонных, где основная роль принадлежит процессам пучения, и между рельефом и растительностью существует не только прямая, но и обратная связь, микросукцессионные процессы наиболее интенсивны. Здесь наблюдается полное зарастание пятен в результате последовательной смены микрогруппировок, образующих микросерии. Самое же главное, что в отличие от предыдущих случаев, зарастание пятен происходит здесь не с края пятна, путем надвигания дернины или ее продвижения по трещинам, а путем формирования самостоятельных микрогруппировок на поверхности пятна, то есть как бы «сверху». Исключительное значение в зарастании здесь имеют сине-зеленые водоросли и лишайники, формирующие группировки начальных стадий микросукцессий. На голой поверхности сначала образуются группировки водорослей и накипных лишайников с отдельными цветковыми растениями, которые затем сменяются переходными группировками кустистых и трубчатых лишайников с небольшой примесью мхов и разнообразными цветковыми.

В связи с вопросом о климаксовых сообществах тундровой зоны нельзя, опять-таки, не обратиться к достаточно нетривиальным взглядам С.М. Разумовского. В принципе, его представления внешне согласуются с концепцией единого арктического сукцессионного ряда Ю.И. Чернова и Н.В. Матвеевой, но автор идет гораздо дальше, полагая, что зональные сообщества полярных пустынь и тундровых подзон, как мы уже упоминали, являются ничем иным, как стадиями экогенетического ряда, ведущего к темнохвойным лесам. Таким образом, С.М. Разумовский вообще отрицает существование климакса²⁴ в

²⁴ По представлениям этого автора, климакс принципиально отличается от сериальных сообществ тем, что при стабильных условиях может существовать неограниченно долго, то есть является самовоспроизводящейся системой, тогда как сериальные сообщества со временем сами вызывают свое замещение другими, изменяя среду занимаемого ими экотопа.

тундровой зоне (как, впрочем, и вообще во всех безлесных зональных подразделениях), относя наиболее продвинутые в ценотическом отношении и относительно устойчивые сообщества к категории субклимаксов — предклимаксовых стадий экогенеза, дальнейшее развитие которых задержано на длительный срок какими-либо внешними причинами.

По механизму явления С.М. Разумовский выделяет три категории субклимаксов — *рецидивные*, возникающие при частом повторении одних и тех же нарушений, каждый раз отбрасывающих местообитание назад на одну или несколько стадий развития растительности, *ретардационные*, возникающие при крайнем замедлении смены, под влиянием постоянно действующих факторов, и *диаспорические* — вызванные отсутствием семян эдификаторов следующих стадий. Если следовать общим взглядам этого автора на структуру и динамику растительности, то кажется логичным отнести фитоценозы вторичных пятнистых тундр к категории рецидивных субклимаксов, а пликативные пятнистые тундры, и также растительные группировки с еще менее развитым и связным покровом, к субклимаксам ретардационным, обусловленным постоянным воздействием низких температур, иссушения и снежной корразии. Однако сам С.М. Разумовский полагает, что относительно устойчивые тундровые сообщества являются субклимаксами диаспорическими, дальнейшее развитие которых приостановлено отсутствием или недостатком семян эдификаторных видов следующих стадий экогенеза (!) То есть, причиной длительного существования южных тундр оказывается не что иное, как затрудненность привноса семян древесных пород. Все же остальное, в том числе и климатические параметры, по мнению автора, не является препятствием для «зарастания» тундры лесом²⁵.

По отношению к пятнистым тундрам С.М. Разумовский предполагает, что свойственная им описанная выше цикличность смен микрогруппировок может быть во многих случаях вызвана не действием криогенных процессов и (или) снежной корразии, а саморазрушением растительных группировок, изменивших свои местообитания настолько, что они стали для них непригодны. При достижении подобного состояния и отсутствии семян характерных видов следующих экогенетических стадий растительный покров отмирает, а обнажившаяся поверхность торфяного горизонта разрушается под действием внешних факторов, после чего экогенез начинается снова, со своих первичных стадий. Подобное состояние именуется автором *циклическим субклимаксом*, в чем отчетливо видна аналогия с представлениями А.А. Тишкова (см. выше), при принципиально разных представлениях о климаксе в тундровой зоне.

В целом можно говорить о трех типах динамического состояния сообществ острова Врангеля. Во-первых, это *сериальные группировки*, в которых происходит постепенное направленное развитие растительного покрова. Типичным их примером являются серии группировок, формирующихся при зарастании песчано-галечниковых кос, осыпей. Во-вторых, *внутренне относительно стабильные группировки*, достигнувшие возможного, при данных климатических условиях, максимума своего развития и существующие в условиях низкой интенсивности мерзлотных, склоновых и прочих рельефообразующих процессов. И в-третьих — *группировки, характеризующиеся интенсивной внутренней динамикой циклического характера*, выражающейся в постоянной смене положения их пространственных элементов, при сохранении состава, соотношения и особенностей взаимного расположения последних. Свойственная третьей группе циклическая динамика может быть обусловлена не только мерзлотными, но и иными процессами — склоновыми, флювиальными и другими. Сериальные группировки со временем достигают состояния относительно стабильных или же на определенной стадии их развитие «зацикливается» и они приобретают третий тип динамического состояния. Группировки же третьей группы также могут «сделать последний шаг» до относительно стабильных, если внешние процессы, обуславливающие их внутреннюю динамику, по каким-либо причинам затухнут.

²⁵ При всем моем уважении к этому исследователю, разработавшему исключительно красивую и логичную схему пространственно-динамического «устройства» растительности, приходится сожалеть, что ему не довелось поработать в настоящих арктических условиях и посетить арктические районы в зимний период. Возможно, личные впечатления несколько изменили бы его представления о причинах безлесья ландшафтов высоких широт.

Выделенные три типа динамического состояния группировок, в общем-то, свойственны любому району любой природной зоны. Особенностью же высоких широт, в том числе и арктических тундр должен быть повышенный удельный вес сообществ третьего типа, обусловленный активными мерзлотными процессами. На о-ве Врангеля к этой категории, помимо определенных разновидностей пятнистых тундр, относятся нанобугорковатые тундры центральных районов, с разрушающимися и образующимися бугорками, плакорные сообщества равнин, существующие в условиях интенсивного растрескивания и криотурбаций, формирующих «поля морозного кипения».

Надо отметить, что процессы, сходные с внутриценотическими циклическими микросукцессиями, характерны и для надценотических структур — комплексов и мозаик, элементы которых могут «блуждать» в пространстве. Это свойственно, например, комплексам бугристых болот, образовавшихся в результате пучения грунтов (разрушение и образование бугров пучения), а также зоогенным мозаикам (постепенное восстановление фоновой растительности на месте старых лемминговых нор и образование новых нор, с соответствующими нарушениями растительного покрова).

Общие закономерности пространственной дифференциации и широтно-ландшафтные связи растительных и животных группировок

Одним из следствий описанной в предыдущем разделе супердоминантности являются особенности типологической дифференциации растительных и животных группировок. Большинство из них образует как бы «сеть» или «рой», будучи связанными многочисленными и разнообразными переходными и смешанными вариантами и различающимися между собой преимущественно за счет перекомбинации, перетасовки одного и того же набора наиболее многочисленных видов, при сравнительно небольших различиях общего видового состава. Совокупность подобных группировок, включающая большую часть всего их разнообразия, образует как бы ядро растительности или животного населения, внутри которого выделяется несколько пересекающихся (образующих сеть) градиентов изменчивости, по которым и осуществляются перекомбинации (изменения количественного соотношения) ведущих видов.

На концах этих градиентов, выходящих за пределы ядра, обособляются комплексы «уклоняющихся» группировок, отличающихся от группировок «ядра» частично или полностью иным набором доминирующих видов и групп. В целом принципиальную типологическую структуру биострома острова можно изобразить в виде схемы, представленной на рисунке 83. В ландшафтно-биотопическом плане «ядро» соответствует наиболее типичным для острова условиям, включая плакорные и широко распространенные интразональные. Периферийные же комплексы и отдельные группировки приходятся на наиболее специфические местообитания (степные и галофитные растительные группировки, термофильные группировки беспозвоночных).

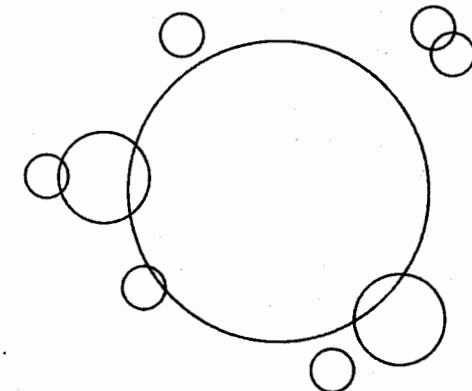


Рис. 83. Принципиальная схема типологической структуры растительности и животного населения подзоны арктических тундр. Окружности соответствуют комплексам группировок со сходным набором доминант

Максимальная относительная ширина «ядра типичности» и минимальное разнообразие типов группировок, выходящих за его пределы, свойственны населению птиц, а минимальные относительные размеры «ядра» и наибольшее разнообразие «уклоняющихся» группировок наблюдаются в растительном покрове. В том же направлении (население птиц — население наземных беспозвоночных — растительность) увеличивается и разнообразие самого ядра, которое у птиц наиболее однородно. Надо, правда, сделать оговорку. Все сказанное здесь о растительных группировках, в основном, прилагается к совокупностям сосудистых растений. Если же отдельно рассматривать группировки мхов, то мы получим картину, не сильно отличающуюся от свойственной населению птиц. Того же, очевидно, следует ожидать от комплекса почвенных беспозвоночных.

Названные черты (описанные особенности типологической структуры, преобладание олигодоминантных сообществ, преимущественно «суммарный» характер немногочисленных полидоминантных группировок, монодоминантность не только в наиболее суровых условиях, но и, казалось бы, особо благоприятных, но специфичных) причисляются к ряду основных общих особенностей структуры и пространственно-типологической организации растительного и животного населения Арктики. Все они прекрасно выражены на о-ве Врангеля, который, одновременно с этим, несомненно, выделяется на фоне других арктических территорий чрезвычайным разнообразием группировок животных и растений, как входящих в состав «ядра типичности», так и, что особо интересно, выходящих за его пределы. Более того, как в растительности, так и в животном населении острова представлены не просто единичные группировки в той или иной степени чуждые, по своему составу и структурным особенностям, господствующим современным условиям подзоны арктических тундр, а целые их комплексы. Все это является следствием необычайного разнообразия природных условий острова, а также особенностей истории формирования его биоты. Опять-таки, разнообразие и обилие несвойственных или малохарактерных для арктических тундр группировок минимально в птичьем населении и особо велико среди растительных сообществ.

Отмеченная выше разная выраженность рассмотренных основных особенностей дифференциации группировок разных групп организмов — результат различия наборов и разнообразия факторов, определяющих распространение и тонкости «настройки» организмов на их определенные значения, что в частности выражается и в различии общего видового богатства этих групп, минимального у птиц и максимального у беспозвоночных животных и растений.

Птицы — относительно крупные, теплокровные, подвижные организмы, покидающие остров в наиболее суровое зимнее время. Последнее ставит их в более выгодные условия по сравнению с другими группами. С другой стороны, крупные размеры существенно ограничивают их возможности в плане выбора наиболее благоприятных станций, что делает более зависимыми (в период пребывания на острове) от общезональных условий, тогда как насекомые и растения могут существовать в фактически совершенно иных термических и прочих условиях (наиболее теплый приземный слой воздуха, хорошо прогреваемые склоны, различные трещины и расщелины с особым микроклиматом).

Распределение птиц и дифференциация их населения на острове определяются сравнительно немногими факторами, главными из которых представляются увлажненность и степень развития растительного покрова (покрытие и мощность дернины), а также особенности грунта. Различные комбинации этих условий, при преимущественном отсутствии кустарникового яруса, создают большую часть разнообразия птичьих группировок, составляющую «ядро типичности» птичьего населения. Отдельные, сильно уклоня-

ющиеся от общей массы, группировки формируются в связи с появлением водоемов и кустарникового яруса. Непосредственное воздействие (действующее прямо, а не через различия растительности и др.) хорошо проявляющихся в пределах острова мезо- и микроклиматических различий особого значения, по-видимому, не имеет. В какой-то мере к проявлениям такового можно отнести обособление группировок наиболее высоких плато, близких к полярнопустынным (притом, что в аналогичных условиях на равнинах существуют типичные аркотундровые сообщества), а также более «южный» характер населения кочкарников наиболее теплых центральных районов, по сравнению с остальными. Вспомним также не очень существенные различия плакорных местообитаний северной и южной равнин. В целом же для птиц островная среда предстает гораздо более однородной, имея как бы другую размерность, чем для более мелких и прикрепленных организмов.

Наземные беспозвоночные гораздо тоньше реагируют на пространственные изменения тех или иных параметров среды, особенно на влажность и теплообеспеченность, реагируя не столько на мезо-, сколько на микроклиматические условия станций их обитания (хотя конечно же микростанции с наибольшей теплообеспеченностью приурочены к наиболее теплым районам острова). Естественно, важное значение имеет и характер растительного покрова — как его структурные особенности (покрытие, мощность дернины), так и состав, и обилие кормовых растений.

Растения во многом подобны наземным беспозвоночным, проявляя сходную зависимость от условий увлажнения и теплообеспеченности. Помимо того, достаточно серьезным фактором для них является характер субстрата, причем не только механический его состав (суглинки, щебень), но и его химизм. Самое же главное это то, что в отличие от животных растения не могут спрятаться, «перебраться на зимние квартиры», в самые суровые периоды года, а следовательно огромное значение имеют для них условия снегонакопления, определяющие степень термоизоляции, защиты от снежной корразии.

В общем, получается, что у растений оказывается больше направлений для варьирования их группировок (для них среда оказывается более разнообразной), чем у наземных беспозвоночных, а у последних больше, чем у птиц. Особо следует сказать о мхах и лишайниках, которые, как это ни парадоксально, в рассматриваемом аспекте проявляют много общего с птицами. Это связано с их идеальной способностью переживать неблагоприятные условия — птицы улетают, а мхи и лишайники прекращают жизнедеятельность. Если отдельно говорить об их группировках, то их дифференциация и распространение в основном определяются характером субстрата — его механическим составом, увлажненностью и химизмом. Предположительно близка должна быть и ситуация с населением почвенных беспозвоночных, причиной чего может быть относительная однородность условий в почве, по сравнению с поверхностью.

Следует также сказать и о проявлениях совместного, сопряженного воздействия литолого-гидрологических и климатических (термических) факторов, имеющих место в дифференциации группировок всех основных групп организмов и часто определяющих ее региональные различия.

Особо отчетливо мы могли это видеть на примере эпизодического населения беспозвоночных, в котором специфичные гигрофильные и термофильные группировки обособляются только в наиболее теплых районах острова, а в наиболее суровом районе, на востоке Тундры Академии, не выделяется даже население пойм. В растительном покрове степные и близкие к ним группировки также ограничены только центральными и южными районами острова, хотя свойственные им сухие сланцевые склоны обычны и за

их пределами. Есть подобные примеры и в птичьем населении — обособление близких к полярнопустынным группировок на значительной высоте.

Преобладание растительных группировок, относящихся к арктическому подтипу тундрового типа растительности, и главное — повсеместное распространение их на плакорах равнин, однозначно свидетельствует о принадлежности острова Врангеля к подзоне арктической тундр. Вполне характерной для ее ландшафтов особенностью является и свойственное ландшафтам острова очень широкое распространение растительности того же подтипа и за пределами собственно плакорных местообитаний.

Б.А. Юрцев, в качестве дополнительных уточняющих свидетельств принадлежности острова к подзоне арктических тундр, приводит следующее:

1) Отсутствие, не только в «активном ядре флоры» и в фоновых сообществах, но и в составе флоры в целом, гипоарктических олиготрофных кустарников и кустарничков — березки (*Betula exilis*), вероники (*Empetrum*), арктоуса (*Arctous*), андромеды (*Andromeda*), рододендрона (*Rhododendron*); есть багульник, грушанка, ортилия, брусника, голубика, но как флористические редкости.

2) В самых разных вариантах растительности по видовому разнообразию и обилию преобладают аркто-альпийские, метаарктические и арктические виды. Особо активны около 70, преимущественно криофитных видов, среди которых выделяются лисохвост *Alopecurus alpinus*, лапчатка *Potentilla hyperarctica*. Очень полно, почти всеми видами, представлен высокоарктический комплекс.

3) Абсолютное преобладание на побережье и водораздельных увалах (как на щебнистых грунтах, так и на чистых суглинках) пятнистых и (или) полигональных тундр с растительным покрытием от 20-30 до 70%.

4) На равнинах полностью отсутствует кустарниковая растительность (гипоарктические кустарниковые ивы представлены арктическими экотипами со строго простратным ростом).

5) Господство криофитов в пойменной растительности, при малочисленности типичных пойменных видов — иван-чай *Chamaeion latifolium*, *Crepis nana*, некоторые маки, колосняк *Leymus interior* (только последний не выходит за пределы высокой поймы).

6) Редукция собственно болотной растительности, обедненный комплекс видов торфяных болот, при преобладании минеральных болот с небогатым набором видов — *Dupontia fisheri*, *Arctophila fulva*, мелкие лютики, *Pleuropogon sabini*.

Как мы могли убедиться из приведенного выше обзора растительных группировок, помимо зональной для острова арктотундровой растительности, здесь весьма разнообразны и растительные группировки, относящиеся к интразональным типам растительности, то есть нигде не выходящие на плакорные позиции. Различаются они как своим экологическим обликом и связанными с ним особенностями структуры, так и теснотой связи с подзоной их нахождения, то есть степенью выраженности специфичных арктотундровых и «независимых» полизональных черт. По этому признаку они образуют ряд от группировок с достаточно полным комплексом признаков арктотундровой растительности и распространенных только или преимущественно в пределах этой подзоны, хотя и ограниченных интразональными экотопами, то есть собственно интрастенозональных, до свойственных «в неизменном виде» многим зональным подразделениям, то есть интраполизональных. К первым, очевидно, следует отнести островные группировки лугового типа, минеральные болота, пойменные и другие подобные группировки, которые обогащены здесь арктическими видами, что существенно их отличает от более южных фитоценологических аналогов. Вторые представлены лишайниковыми группировками каменных россыпей, некоторыми вариантами растительности песчано-галечниковых кос.

Особую уникальность растительному покрову острова придает разнообразие и относительно широкое распространение «южных» экстразональных растительных группировок, близких к характерным для плакорных условий субарктических тундр. Сходство это не является абсолютным, и врангелевские группировки, отнесенные к субарктическому типу растительности, отличаются значительным участием арктических криофильных видов, но структура этих сообществ, наличие доминант и эдификаторов

из числа гипоарктов позволяют говорить об их субарктическом (гипоарктическом характере). Б.А. Юрцев отзывается о них как о субарктических сообществах, образованных арктическими видами, поскольку последние преобладают по числу (но не по значимости). Особо важно, что подобные растительные группировки (кустарниковые тундры, пойменные ивняки, осоково-пушицевые кочкарники, некоторые разновидности болот) представлены не отдельными мелкими «осколками», а образуют, в теплых межгорных долинах и котловинах, достаточно протяженные массивы, о которых можно говорить как об *анклавах субарктических тундр*.

Есть на острове, как мы помним, и растительные группировки, очень близкие к собственным плакорам полярных пустынь, которые, таким образом, обладают здесь статусом северных экстразональных.

Не совсем ясен вопрос о зональном статусе криофитностепной растительности и тяготеющих к ней остепненных луговин, тундростепных сообществ. Вряд ли их можно считать экстразональными анклавами современной степной растительности, что отражено выделением их в качестве особого криофитного подтипа, указывающего на их северный характер и присутствие криофитов. Вероятно, в современную эпоху (как и вообще в периоды межледниковий) подобные группировки представляют собой интразональные образования, свойственные арктическим и бореальным широтам. В криоаридные (криоксеротические) эпохи они очевидно выходят на плакорные позиции, участвуя в той или иной мере в формировании зональной растительности тундростепной гиперзоны, в пределах которой типичные тундровые сообщества современного типа обладают экстр- или интразональным статусом (вспомним о явлении транзитивности зональных структур!)

Приведенная для растительности схема широтно-ландшафтных связей группировок в общих чертах справедлива и для животного населения острова. В населении как наземных беспозвоночных, так и птиц, большинство группировок (все группировки, составляющие «ядра типичности», в том числе и все плакорные) по особенностям набора и соотношения широтно-ландшафтных групп видов могут считаться специфичными для данной подзоны или одинаково характерными для арктических тундр и соседних зональных подразделений. В этой совокупности различаются группировки, которые можно считать зональными, — распространенные на плакорах и близкие к ним по соотношению широтно-ландшафтных и экологических групп птиц. Большая же часть их разнообразия может быть отнесена к категории интра-, преимущественно интрастенозональных. От зональных они отличаются, прежде всего, иным набором и соотношением экологических групп (жизненных форм), с чем могут быть связаны и некоторые отличия соотношения широтно-ландшафтных групп. Как правило, группировки, связанные с более увлажненными вариантами местообитаний, отличаются повышенным участием гем- и (или) гипоарктов, а сообщества, связанные с наиболее сухими, щебнистыми и прочими подобными позициями, — более «арктичным» обликом, выражающимся в малочисленности и отсутствии каких-либо иных видов, кроме арктических и арктоальпийских.

И в птичьем населении, и в населении наземных беспозвоночных представлены описанные выше группировки, близкие к полярнопустынным и, соответственно, имеющие статус северных экстразональных.

Что же касается южных экстразональных группировок, то они также представлены в животном населении острова, хотя их разнообразие и распространенность существенно ниже такового в растительном покрове. Так, фактически единственным подобным вариантом населения птиц являются группировки кочкарников с доминированием лапландского подорожника и чернозобика, почти до деталей сходные с группировками близ-

ких кочкарников, распространенных на плакорных позициях северных субарктических тундр материковой Чукотки. Население кустарников острова также имеет свои близкие аналоги в субарктических тундрах, но формируются они там в иных условиях, без хорошо развитого кустарникового яруса (!) В кустарниках же, уже на северном побережье Чукотки, в отличие от острова Врангеля, доминируют гипоарктические кустарниковые виды (чечетка и другие).

Аналогична и ситуация с населением наземных беспозвоночных. Отдельные варианты пойменных и гигрофильных группировок могут быть сочтены южными экстразональными, на основании того, что их основу составляют гипоаркты и эвризварктические (одинаково характерные для всей тундровой зоны) виды. Однако эпизодафический комплекс кустарников резко отличается от развитого в субарктических тундрах отсутствием или незначительным обилием целых групп (листооблошки, червецы и другие).

То есть, налицо заметные различия растительности и разных составляющих животного населения на особо благоприятные в пределах острова мезоклиматические условия. Формирование растительных группировок субарктического характера, даже при их достаточно широком распространении, не влечет за собой обязательного формирования группировок животных аналогичного зонального характера. В какой-то степени это связано с отсутствием в составе фауны достаточного числа экологически адекватных гемипо- и гипоарктических видов, то есть обусловлено исторически. Но немалую роль, очевидно, играет и общая для острова климатическая обстановка, при которой, несмотря на приемлемость локальных условий, большинство из все-таки представленных на острове «южных» форм не достигают высокой численности. По моему мнению, одним из решающих факторов может быть непостоянство погодных условий (чередование достаточно теплых и очень холодных сезонов), при котором их популяции все время находятся как бы «на грани» выживания. Примером может служить чечетка, обилие и удачное размножение которой в «хорошие» годы может быть сведено к нулю серией холодных лет, когда численность ее крайне незначительна. Ясно, что при таких условиях трудно надеяться на рост популяций подобных видов.

В отличие от растительности в животном населении острова практически отсутствуют группировки, которые можно было бы назвать интраполизональными. В типично интраполизональных местообитаниях, таких как каменные россыпи, песчано-галечниковые поймы и косы, все равно проявляется господство арктических элементов, а собственно полизональные формы если и есть, то занимают подчиненное положение (как, например, каменка в птичьих группировках). По всей видимости, это справедливо и для населения микроартропод, так как наиболее обычные виды на острове коллембол и клещей также представлены в основном арктическими формами.

В населении наземных беспозвоночных не совсем ясное положение, как степные сообщества в растительности, занимают термофильные и тундростепные группировки, имеющие ярко выраженные «южные» особенности, хотя и проявляющиеся не столько в видовом составе, сколько в их экологическом облике. Ввиду отсутствия их более или менее полных современных зональных аналогов, их, как и криофитностепные растительные группировки, следует относить к категории интразональных, но имея в виду их южные черты.

Впрочем, в своих исследованиях населения птиц, для группировок явно интразональных (по распространению), но, в то же время более или менее «чуждых» текущей климатической обстановке (что выражается в их обогащенности несвойственными данному зональному подразделению зональными группами или наоборот — обедненности типичных), но при этом не имеющих зональных аналогов, я использую категорию *интра-экстразональных* сообществ. В приведенной трактовке в нее попадают термофильные и тундростепные эпизодафические группировки острова, кри-

офитностепные и близкие к ним растительные сообщества, а также группировки птиц южных склонов острова Геральд, где содоминируют пуночка и пепельная чечетка.

Итак, к основным особенностям биоострова (растительности и животного населения) острова Врангеля в частности, и подзоны арктических тундр в целом, надо отнести и его особо хорошо выраженные зональные черты, проявляющиеся в преобладании группировок с ведущей ролью собственно арктических элементов, при редкости группировок экстразональных и особой редкости полизональных, что является отражением высокой специфики физико-географических условий данной подзоны. Наиболее хорошо это выражено в населении птиц, а в наименее «ослабленном» виде — в растительности.

Как и практически в каждом разделе, остается добавить, что на общем фоне подзоны остров выделяется как раз относительно высоким разнообразием экстразональных группировок и различных переходных вариантов, отклоняющихся особенностями соотношения широтно-ландшафтных групп от преобладающих зональных.

Как уже должно быть ясно, в пределах острова достаточно наглядно проявляются региональные различия растительности и животного населения, выражающиеся в различии состава, разнообразия и преобладающих разновидностей растительных и животных группировок. При этом в совокупностях группировок разных групп организмов проявляется единая, хотя и выраженная с разной интенсивностью, тенденция: типологическое разнообразие группировок, степень их дифференциации, представительность южных экстразональных сообществ и удельный вес «южных» элементов в группировках зонального типа увеличиваются в ряду восток Тундры Академии — Восточное плато — запад Тундры Академии — Южная равнина — западные и центральные горные районы, то есть в соответствии с уменьшением суровости климатической обстановки²⁶. На этом фоне отчетливо можно видеть проявление в растительности и животном населении основных свойственных острову видов географической дифференциации и их взаимодействия.

Непосредственным проявлением морфоструктурных различий является большее разнообразие группировок и большая пестрота растительного покрова и животного населения горных районов, по сравнению с равнинными, в силу их более сложной и пестрой ландшафтной структуры. Орографией обеспечиваются и барьерные различия, выражающиеся в дифференциации северной и южной полос подзоны и обособлении особо теплых межгорных котловин. В ряду «северная полоса — южная полоса — межгорные котловины южной полосы» наблюдается появление и увеличение значимости группировок субарктического характера или проявление и усиление «южных» черт типично аркто-тундровых группировок. С секторной дифференциацией, выражающейся в различиях степени континентальности климата, связано преобладание группировок наиболее арктического характера (при отсутствии их более южных вариантов) в районах, наиболее подверженных охлаждающему влиянию моря и морских туманов, а также распространение различных ксерофильных, степных, тундростепных и близких к ним сообществ в «континентальном» секторе южной полосы подзоны, то есть в центральных горных районах и на Южной равнине.

Как это обычно и бывает, детали региональной дифференциации группировок различны у разных групп организмов, но, тем не менее, представляется возможным наметить в пределах острова основные биогеографические (геоботанико-геозоологические) районы.

²⁶ Юго-западная равнина стоит в этом ряду как бы между востоком Тундры Академии и Восточным плато, Западное плато — между Восточным плато и центральными горными районами, а предгорный равнинный участок на северо-западном побережье сходен с Южной равниной.

Наиболее типичным, так сказать эталонным, следует считать запад Тундры Академии с его равнинным рельефом, отсутствием барьерных эффектов и не столь сильным воздействии моря, как на востоке равнины. Здесь в растительности и животном населении преобладают собственно арктические черты, а субарктический элемент практически отсутствует. Двумя крайними регионами являются восток Тундры Академии и центрально-южный сектор, включающий западные и центральные горные районы и Южную равнину. Первый из них представляет собой экстремально суровый вариант островных условий, главным образом за счет охлаждающего воздействия морских туманов и наиболее холодных северо-восточных ветров. Здесь относительно слаба дифференциация и беден состав группировок животных и растений (что наиболее сильно выражено у насекомых), преобладают их наиболее «арктичные» варианты, в том числе и переходные к полярно-пустынным. Центрально-южный сектор является «совместным продуктом» зональной и секторной дифференциации (предопределенных в основном орографией) и отличается наиболее благоприятными условиями и, как следствие, наибольшим разнообразием группировок, максимальным распространением их вариантов экстразонального субарктического характера, а также разнообразием сообществ степного и тундростепного характера, ограниченных на острове этим регионом. Важнейшая его особенность — существование в межгорных долинах анклавов субарктических ландшафтов и проявляющаяся местами ландшафтная выраженность ксерофитных комплексов.

Остальные районы острова имеют в обсуждаемом отношении как бы переходный характер — разные компоненты их биострома проявляют большее сходство с таковыми разных названных выше «опорных» районов или же сами имеют смешанный или промежуточный облик.

Важно отметить, что описанное региональное разнообразие, как и сам факт проявления нескольких видов географической дифференциации в пределах острова, своим существованием обязаны горным сооружениям острова, которые превращают этот сравнительно небольшой участок суши в маленький материк, со всеми его атрибутами — зональностью, секторностью, разнообразием рельефа и так далее.

Говоря об особенностях растительного покрова острова, Б.А. Юрцев, подтвердивший его несомненную принадлежность к подзоне арктических тундр (см. выше), одновременно с этим отметил, что, в отличие от других хорошо изученных районов подзоны, как бухта Марии Прончищевой на Таймыре, многие виды растений ведут себя здесь по-иному, чем обусловлены и различия в особенностях отдельных растительных сообществ и растительного покрова в целом. Многие эвритопные и активные на Таймыре арктические виды на острове Врангеля оказываются степнотопными и играют значимые роли лишь в интразональных условиях, тогда как целый ряд относительно «южных» элементов, в том числе и отсутствующих на Таймыре, имеют здесь очень сильные позиции. Наиболее существенным был вывод Б.А. Юрцева о том, что типичный доминант плакоров арктических тундр — полярная ивка (*Salix polaris*) на о-ве Врангеля ведет себя как типичный хионофил и преимущественно приурочена к макрохионным (со значительным снегонакоплением сообществам) элементам ландшафта, не принимая значимого участия в сложении зональных сообществ. Причины этого Борис Александрович видит в различиях истории популяций одних и тех же видов в разных регионах Арктики, обусловивших более «южный» облик растительности о-ва Врангеля, по сравнению с арктическими тундрами Таймыра, при сходстве климатических параметров.

Однако, все эти выводы и заключения основаны на наблюдениях лишь в центральных и южных районах острова. На севере же, в Тундре Академии, обстановка практически не отличается от таковой в бух. Марии Прончищевой. Наиболее активны и эвритопны здесь те же самые виды, несвойственные арктическим тундрам Таймыра «южные» элементы, присутствующие в центре острова, здесь также отсутствуют, полярная ивка широко распространена и входит в число доминант плакорных группировок. В общем, отмеченные Б.А. Юрцевым особенности, хотя, разумеется, имеют исторические предпосылки, но определены особенностями современных природных условий, будучи проявлением экстра- и интразональности.

В заключение следует, пожалуй, упомянуть о попытках вычленить центральные районы острова, включив его в состав иного зонального подразделения, по сравнению с остальной территорией. Любопытно, что два известных подобных предложения имеют диаметрально противоположный характер. А.А. Кищинский (1970) предлагал отнести внутренние горные районы острова к зоне полярных пустынь, на основании характеристик населения позвоночных животных. Б.А. Юрцев же предлагает их считать переходной полосой от арктических к северным субарктическим тундрам. Подобный подход противоречит сложившейся практике и основным принципам зонального деления. Все же особенности центральных районов острова — проявления экстразональности, в том числе и связанной с высотной поясностью (полярнопустынные группировки на высоких плато), то есть результат локальных трансформаций общезональных климатических условий под действием аazonальных (в данном случае — литогенных) факторов.

Региональные связи и филоценогенетические комплексы растительных и животных группировок

До сих пор, рассматривая группировки растений и животных острова Врангеля и сравнивая их с таковыми других приполярных территорий, мы говорили главным образом об их синэкологических особенностях — разнообразии и соотношении экологических и зональных групп, пространственной структуре, то есть о признаках, складывающихся под действием современных природных факторов. Известно, однако, что даже будучи очень близкими по этим параметрам, аналогичные сообщества разных территорий могут существенно различаться видовым составом, набором видов-доминант, то есть аналогичные в экологическом отношении структуры могут формироваться на основе разного набора видов и (или) при разной значимости экологически близких видов. Классическими примерами этого являются таежные сообщества Евразии и Северной Америки, сообщества дождевых тропических лесов Южной Америки, Африки и Юго-Восточной Азии.

Говоря о сходстве растительных и животных группировок острова с таковыми других тундровых территорий по их видовому составу (точнее по набору доминирующих и эдификаторных видов), сразу же отметим, что меньше всего такового обнаруживается с ближайшим чукотским побережьем, относящимся к субарктическим тундрам. В приполярных районах, где особо высокое значение имеет зональная дифференциация среды и значительная доля видов имеет циркумполярные и близкие к ним ареалы, вполне естественно, что не только структурно-экологические особенности, но и видовой состав сообществ более сходен между пусть и сравнительно удаленными, но имеющими сходное зональное положение территориями. Соответственно, ближайшие аналоги наиболее типичных островных сообществ следует искать в пределах подзоны арктических тундр, а поскольку остров Врангеля представляет собой фактически единственную действительно арктотундровую территорию в Берингском секторе Арктики, то можно заранее ожидать определенного своеобразия его растительности и животного населения. Выявление же наиболее близких к островным вариантам растительных и животных группировок позволит пролить некоторый свет на историю формирования современного биострома, как самого острова, так и ближайших к нему территорий.

Ботаниками уже давно отмечено, что растительность острова более сходна с арктическими тундрами запада Северной Америки, нежели с таковыми Восточной Сибири. Основанием для подобного вывода послужил факт наиболее высокой значимости в растительном покрове острова видов с преимущественно берингскими или преимуществен-

но американскими ареалами, формирующими на острове «свои» сообщества. Так, весьма характерны для острова растительные группировки с доминированием осоки *Carex lugens*, которая в Восточной и Центральной Сибири замещается другим видом — *C. ensifolia*, а также широкое развитие дриадовых тундр из американской *Dryas integrifolia*. К этому можно добавить широкое распространение группировок со значительным участием берингийской ивы *Salix phlebophylla*.

В.Д. Александрова (1977), по составу доминирующих видов основных типов сообществ, выделяет четыре провинции арктических тундр — Восточногренландско-Европейско-Западносибирскую, Восточносибирскую, Североканадско-Северогренландскую и Врангелевско-Западноамериканскую. Последняя включает юго-западные острова Канадского-Арктического архипелага (Банкс и Виктория), район м. Барроу на Аляске и о. Врангеля. Как видим, единство этой провинции имеет, может быть, не столько американский, сколько берингийский характер. Для всех ее территорий характерна значительная роль амфиберингийских элементов, не играющих особой роли в сложении растительного покрова далее к востоку и к западу (*Carex lugens*, *Salix phlebophylla* и др.). Помимо этого, здесь характерны свойственные преимущественно Евразии сообщества с *Salix polaris*, которая к востоку от р. Маккензи замещается *S. arctica*, а также тундры из *Dryas integrifolia*, свойственные Северной Америке, а в Евразии распространенные только на Чукотке. В общем, специфика провинции определяется двумя составляющими — наличием специфических растительных группировок берингийского типа и одновременно широким распространением сообществ преимущественно евроазиатского и преимущественно североамериканского характера (напомним, что речь идет только о наборе преобладающих видов!)

Наибольшее же сродство растительного покрова о-ва Врангеля наблюдается с таким островом Банкс и Виктория (м. Барроу — район довольно южный, фактически являющийся переходным от арктических к субарктическим тундрам), для которых особо характерны дриадово-разнотравные тундры (тундростепи?) с *Dryas integrifolia*, кобрезией, скальной осокой (*Carex rupestris*), мелколепестником сложным (*Erigeron compositus*).

С восточными районами Восточной Сибири остров сближает большая роль в формировании растительных сообществ лисохвоста альпийского (*Alopecurus alpinus*), но более значимы различия — в Восточной Сибири нет сообществ *Dryas integrifolia*, большое значение имеет отсутствующая на о-ве Врангеля ива *Salix sphenophylla*.

Любопытно, что многие второстепенные особенности растительности острова сближают его даже с северо-восточной Канадой и северо-западной Гренландией. Во-первых, это наличие и довольно широкое распространение вполне арктических по структуре группировок с доминированием кассиопеи, что свойственно только названным районам, тогда как во всех остальных кассиопея — типичная доминанта гипоарктических сообществ. Кроме того, в экстремальных районах Гренландии и о-ва Элсмир обнаружены ближайшие аналоги (как по структурно-экологическим особенностям, так и по видовому составу) свойственных острову криоксерофитных и ксеропетрофитных луговин, сообществ континентальных галофитов. Правда, дело здесь уже не столько во флористическом и флорогенетическом единстве, сколько в сходстве современных природных условий — высокой континентальности климата.

Для обсуждения подобного положения группировок наземных беспозвоночных в настоящее время просто нет достаточных данных. Единственное, что стоит отметить, это вероятная довольно высокая специфичность интразональных сообществ, во многих из которых условно эндемичные для острова формы составляют до 40% общей численности.

Что же касается населения птиц, то тут обнаруживается прямая аналогия с региональными особенностями растительности.

На протяжении всей подзоны арктических тундр зональные группировки птиц достаточно сходны по составу доминирующих воробьиных, а наибольшие их региональные различия связаны с набором преобладающих по численности куликов. На острове последние представлены камнешаркой и тулесом, занимающими аналогичное положение и на о-ве Банкс, плакорное население птиц которого вообще очень сходно с врангелевским. Эти оба вида циркумполярны (тулеса нет в Гренландии), но своим становлением связаны именно с Берингией (камнешарка — приморский, по происхождению, элемент, тулес — «первичнотундровый» или «тундростепной»). К западу от острова Врангеля их место в населении птиц занимает среднесибирский краснозобик, отчасти, песчанка, а к востоку от о-ва Банкс — американские бэрдов и бонапартов песчанки, то есть элементы, связанные с региональными, среднесибирским и американским, по-видимому, вторичными, центрами формообразования арктических куликов. Собственно берингийская специфика населения острова выражается в том, что лапландский подорожник, исландский песчанник (третий по численности вид куликов) и чернозобик представлены здесь, преимущественно, берингийскими подвидами. Нельзя не упомянуть и о тяготеющем к Берингии желтозобике, который по своему экологическому облику наиболее соответствует представлению о «тундростепных» куликах. Наконец, возвращаясь к воробьиным, вспомним об отсутствии на острове рогатого жаворонка, играющего немаловажную роль в населении птиц большинства других районов подзоны. Это тоже можно расценить в качестве региональной особенности, связанной с особенностями расселения этого вида в период существования Берингийского моста суши (с северо-востока Азии расселение шло по горным сооружениям и возвышенностям на запад и восток, «обтекая» шельфовые равнины, отделяющие остров Врангеля от гор Чукотки).

В общем, очевидно, можно полагать, что преобладающими в растительности и населении птиц острова являются берингийские региональные особенности. Впечатление же о преобладании американских связей возникает в основном за счет того, что остров Врангеля является фактически единственным участком арктических тундр в азиатской части Берингии, не считая гораздо более западных и довольно слабо изученных Новосибирских о-вов.

Поскольку наиболее значимые компоненты растительности и животного населения острова имеют берингийское происхождение (оставаясь ограниченными этим сектором или же распространившись более широко, в том числе и циркумполярно), можно полагать, что большинство наиболее характерных для острова группировок автохтонны. То есть они не распространились откуда-то в уже «готовом» виде, а формировались непосредственно на достаточно обширном пространстве Арктической Берингии, частью которой является и о. Врангеля. В настоящее время трудно более или менее полно и детально восстановить историю формирования и динамики растительного покрова и особенно животного населения острова, но можно попытаться наметить основные направления их возможной изменчивости, в связи с установленными для плейстоцена и голоцена изменениями природных обстановок.

Подобно флоре и фауне в растительности и животном населении острова также можно выделить фактически те же по сути три эколого-филоценогенетических комплекса²⁷, которые аналогичны выделенным нами в растительном покрове: **арктотундровый**, вклю-

²⁷Филоценогенез — исторический процесс формирования биострома и его составляющих — растительности и животного населения, в отличие от флоро- и фауногенеза, являющихся процессами становления соответствующих композиций таксонов.

чающий все типично арктотундровые группировки, составляющие «ядра типичности» и безусловно господствующие в современную эпоху, *субарктотундровый*, объединяющий экстразональные группировки растений и животных, сходные с типичными для субарктических тундр, и *ксерофильный или «тундростепной»*, включающий тундростепные, криофитностепные и близкие к ним растительные группировки, а также термофильные группировки беспозвоночных. Последние два комплекса, объединяющие интра- и экстразональные элементы растительности и животного населения, наиболее разнообразны среди растительных группировок. Среди группировок наземных беспозвоночных их уже гораздо меньше, а в птичьем населении представлены лишь единичные субарктотундровые, а специфические «тундростепные» сообщества отсутствуют, несмотря на достаточно обширные контуры соответствующих растительных сообществ. Вполне возможно, что подобные особые «тундростепные» группировки существовали когда-то в прошлом, а к настоящему времени исчезли (из-за вымирания специфических тундростепных видов или же, если таковых не было, из-за неадекватности современных природных условий). С другой стороны, вполне вероятно, что их никогда и не было, особый «тундростепной» комплекс не был выражен в населении птиц, а его место занимали (как занимают сейчас) группировки арктотундрового характера.

Эти же комплексы, предположительно автохтонные для Берингии (хотя формирование их происходило в разных областях и (или) в разное время), по-видимому, существовали, разумеется, в более или менее отличном виде, на пространствах ее арктической окраины, на протяжении большей части плейстоцена, но роль их в формировании биострома этой области, несомненно, менялась. Можно полагать, что в криоаридные эпохи, с огромными пространствами осушенных шельфов и экстраконтинентальным климатом, на первое место выходили группировки «тундростепного» комплекса, распространяясь на плакорных позициях и занимая максимальные площади. С ними вероятно существовали и комплексы арктотундрового типа, скорее всего в качестве интразональных. Субарктотундровые же группировки могли вообще исчезать или же сохраняться как реликты в особо благоприятных условиях (речь идет только о северной окраине Берингийской суши! На юге обстановка могла быть иной). Наоборот, в наиболее теплые и влажные периоды они могли занимать господствующее положение, при их существенно большем разнообразии, нежели наблюдаемое сейчас на о-ве Врангеля. Во всяком случае, исследования С.Л. Варганяна показали, что около 8 тысяч лет назад, то есть в период максимального голоценового потепления на о-ве Врангеля, кустарниковые заросли, состоящие не только из ив, но и из прямостоячих березок и ольхи, распространялись по речным долинам вплоть до его северного побережья.

Современная же обстановка, с господством арктотундрового комплекса, наиболее соответствует промежуточной ситуации, возникающей на стадии потепления и гумидизации, по окончании ледниковых эпох, или же предвещающей их наступление похолодания и аридизации. Как мы уже знаем, сравнительно «недавно», в климатический оптимум голоцена, на острове гораздо шире была распространена и лучше развита растительность современного типа, которая с тех пор постепенно деградирует в связи с похолоданием (кустарники ограничены межгорными долинами, березки и ольха исчезли 4—5 тысяч лет назад). При сохранении подобного тренда климатических изменений следует ожидать дальнейшей деградации группировок субарктического комплекса. При этом, если этот процесс будет сопровождаться аридизацией, увеличением континентальности климата, то большее развитие получат «тундростепные» группировки, а если климат станет более влажным, то дело постепенно придет к абсолютному господству арктотундрового комплекса, как это имеет место во многих районах арктических тундр приатлантического сектора и других областей.

Следует также заметить, что для полного расцвета комплексов, находящихся в подчиненном положении (как сейчас субарктотундровый и «тундростепной») недостаточно одних лишь климатических изменений. Ввиду того, что при наступлении пессимальной обстановки для того или иного комплекса, многие его представители, очевидно, вымирают (как это, вероятно, случилось со степными насекомыми в наиболее теплый период голоцена, а сейчас, возможно, происходит с гипоарктическими и бореальными растениями), необходимо и соединение острова с материком, обеспечивающее приток соответствующих элементов флоры и фауны, для формирования полночленных и разнообразных группировок. Так, если климат острова снова станет благоприятным для гипоарктических кустарников и кустарничков, то их состав отнюдь не сразу сравняется с таковым материковой Чукотки. Более сильные позиции в растительном покрове займут сохранившиеся на острове гипоарктические ивы, багульник, брусника, голубика. Но березки и ольха из кустарников, а также такие отсутствующие на острове кустарнички как арктоус, вороника и другие, могут не появиться здесь вплоть до очередного соединения острова с материком.

МИКРОФЛОРА И НАСЕЛЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ

Согласно современным представлениям макросистема органического мира Земли включает пять *царств*: *растения* (эвкариотные автотрофные организмы), *животные* (эвкариотные гетеротрофные организмы), *грибы* (эвкариотные сапротрофные организмы), *простейшие* (одноклеточные и колониальные эвкариотные организмы со смешанным типом питания) и *прокариоты* (одноклеточные и колониальные организмы, клетки которых, в отличие от эвкариот, не имеют ядра). Понятия флора и фауна, растительность и животное население используются преимущественно по отношению к многоклеточным растениям и животным. Рассматриваемый же часто как целое обширный комплекс самых разных по своей таксономической принадлежности микроорганизмов, как прокариотных (сине-зеленые водоросли, бактерии, актиномицеты), так и эвкариотных (зеленые и прочие одноклеточные и колониальные водоросли, грибы, простейшие) не имеет принятого названия аналогичного флоре и фауне и наиболее часто называется *микрорфлорой*.

Данный комплекс изучен на острове Врангеля крайне слабо — фактически установлено только наличие тех или иных крупных групп микроорганизмов, для большинства из которых видовой состав не выявлен или выявлен лишь приблизительно. В то же время составляющие микрорфлору группы организмов являются чрезвычайно важными компонентами сообществ, без которых невозможно их функционирование, как в тундровой зоне, так и за ее пределами. Значимость данного комплекса в первую очередь обусловлена тем, что он обеспечивает процессы разложения органического вещества (бактерии, актиномицеты, грибы), возвращающие питательные элементы в почвы. Кроме того, микроорганизмами, сине-зелеными водорослями и некоторыми бактериями обеспечивается и весь объем фиксации свободного азота из атмосферы, которая доступна только прокариотным организмам, имеющим фермент нитрогеназу.

Комплекс простейших (*Protista*) на острове, как, впрочем, и практически везде в тундровой зоне, не изучен совершенно, хотя наличие этих форм в пресных водах и почвах острова несомненно.

Микроскопические водоросли представлены всеми своими основными группами. Наиболее разнообразны распространенные как в пресноводных водоемах, так и на суше сине-зеленые (*Cyanophyta*) и зеленые (*Chlorophyta*) водоросли. Обычны также желто-зеленые (*Xanthophyta*) и диатомовые (*Bacillariophyta*). Представлены также эвгленовые, а в водоемах — золотистые и десмидиевые водоросли.

В результате специальных микробиологических исследований (Крисс, 1952) на острове были обнаружены и все остальные основные группы микроорганизмов.

Весьма разнообразными, как по форме, так и по своим физиологическим особенностям, оказались выявленные на острове бактерии, среди которых преобладают палочковидные спороносные, но неплохо представлены также неспороносные палочковидные и кокковые формы.

Значительная часть бактериального комплекса относится к аммонификаторам, разлагающим белковое вещество с образованием аммиака и соединений аммония. Выявлены также и хемосинтезирующие бактерии-нитрификаторы, осуществляющие дальнейшее разложение азотных соединений до нитритов и нитратов из органических соединений азота. Велико и число денитрификаторов, восстанавливающих соединения азота, однако среди них единичны формы, выделяющие свободный азот в атмосферу. Большинство из них лишь восстанавливает нитраты до нитритов. Таковы, например, *Pseudobacterium tenellum* и *Bacterium guttatum* из неспороносных и *Bacillus mycoides*, *B. subtilis*, *B. valinovorans* из спороносных бактерий или бацилл.

Что же касается азотфиксирующих бактерий, то свободноживущих аэробных азотфиксаторов из группы *Asotobacter* ни в одном почвенном образце не обнаружено, хотя очень похожие формы встречались в обрастаниях на микробиологических пластинках. В очень небольшом обилии присутствуют анаэробные азотфиксаторы. Зато, в следствие обилия бобовых, достаточно обычными оказались симбиотические азотфиксаторы — клубеньковые бактерии, образующие клубеньки на корнях бобовых. Выявленные формы принадлежат к широко распространенной группе клубеньковых бактерий *Rizobium*, но достаточно специфичны. Так, в опытах по заражению ими выращенных из семян стерильных растений клубеньки образовывались только у арктических видов бобовых, но не у обычных имеющих клубеньки растений умеренных широт — клевера, люцерны, гороха.

Относительно других физиологических групп отметим, что среди выявленных в почвах острова бактерий оказалась анаэробная термофильная форма, разрушающая клетчатку, то есть относящаяся к целлюлозоразрушающим бактериям, отсутствующим, например, в арктических тундрах Таймыра, О.М. Паринкина (1979 и др.), где функции разрушения целлюлозы полностью осуществляются плесневыми грибами.

Широко распространенными на острове оказались и микобактерии или слизистые бактерии — палочковидные, с тонкими гибкими стенками прокариотные организмы, передвигающиеся путем скольжения, населяющие как почвы, так и водоемы, а также прибрежные морские воды. Широкое их распространение считается одной из особенностей арктических тундр (Паринкина, 1979). Обычны и другие прокариотные формы — проактиномицеты и актиномицеты, палочковидные организмы, не имеющие клеточных перегородок, похожие на грибы. Большинство их является сапрофитами, разлагающими органику, а в круговороте азота они выполняют преимущественно функцию аммонификации (разложения белковых молекул с выделением аммиака и сероводорода), как, например, *Actinomyces violaceus*.

Обнаруженные на острове плесневые грибы, являющиеся основными деструктора-

ми целлюлозы, относятся, в основном, к аспергилловым (*Aspergillus*) и пеницилловым (*Penicillium*). Помимо этого на острове было выявлено и несколько форм дрожжей. При этом специальный их поиск в нектаре растений ничего не дал (Крисс, 1952), но одна весьма специфическая форма, описанная как вид *Torulopsis Issatchenkoi*, была случайно выделена из почвенного образца. Ее особенностью является процветание при околонулевых температурах. С повышением температуры рост этой культуры ослабевает, а с превышением 25—27 °С клетки начинают гибнуть. Еще одна столь же специфичная форма дрожжей была выделена из клубеньков астрагала.

Хотя все микроорганизмы и объединяют в категорию микрофлоры, когда дело доходит до исследований образуемых ими группировок, обычно рассматриваются отдельно преимущественно автотрофные водоросли и прочие преимущественно гетеротрофные группы, являющиеся как бы микробными аналогами растительности и животного населения.

В полярнопустынных и тундровых водоемах, особенно в наиболее высоких арктических широтах, где крайне скудна высшая водная растительность, фотосинтезирующие микроскопические водоросли являются основной составляющей автотрофного блока формирующихся здесь сообществ. Одноклеточные и колониальные сине-зеленые (*Cyanophyta*), диатомовые (*Bacillariophyta*), зеленые (*Chlorophyta*) и другие, менее значимые водоросли образуют планктонные сообщества, а также формируют разнообразные обрастания по каменистым берегам, руслам водных потоков — так называемый эпифитон. В составе планктонных сообществ могут быть значимы и золотистые водоросли (*Chrysophyta*). Диатомовые и десмидиевые образуют группировки на поверхности водных растений (эпифитон), в том числе на погруженных в воду мхах. На поверхности донных отложений различных водоемов — от луж до глубоких озер — также формируются альгоценозы (эпипелон), на этот раз с абсолютным преобладанием диатомей.

В наземных сообществах группировки водорослей принято выделять в качестве отдельного структурного компонента — альгосинузий или альгоценозов. В особо экстремальных условиях, непригодных или малоприспособленных для жизни высших растений, а также на первично голых грунтах, лишенных каких-либо органических веществ, в том числе и азотистых соединений, они нередко являются доминирующей группой организмов, что особо характерно для полярных пустынь, но вполне типично и для оголенных грунтов в более южных районах.

Сходство физиологических потребностей обуславливает конкурентные отношения между водорослями и высшими растениями за свет, влагу и питательные вещества. Соответственно, в местах с сомкнутой высшей растительностью водоросли занимают несколько подчиненное положение и в основном являются эпифитами на мхах и цветковых растениях. Основную роль в подобных синузиях играют зеленые и желто-зеленые (*Xanthophyta*) водоросли, а цианеи (сине-зеленые) занимают подчиненное положение. Там же, где высшая растительность разрежена или отсутствует, наиболее процветающей доминирующей группой становятся почвенные водоросли, образующие группировки, в которых присутствуют эвкарриотные диатомей, зеленые, желтозеленые и эвгленовые, но основная роль принадлежит прокариотным цианеям. Из последних же в тундровой зоне особо значимы ностоковые (*Nostocales*), все представители которых являются азотфиксаторами. Преобладание видов *Nostoc*, в том числе и широко распространенных, способных образовывать напочвенные разрастания, расценивается как характерная особенность арктических почвенных альгоценозов. Типичный их представитель — *Nostoc commune*,

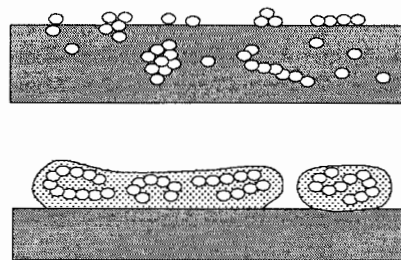


Рис. 84. Наиболее массовые жизненные формы почвенных водорослей арктических тундр.

Вверху — одноклеточные и колониальные зеленые и желто-зеленые водоросли. Внизу — сине-зеленые водоросли рода *Nostoc*, образующие наземные макроскопические таломы путем «склеивания» колоний выделяемой ими слизью (точечная штриховка)

водорослей. Наиболее обычны в роли подобных ценозообразователей цианеи, состав которых зонально специфичен: в аридной зоне в напочвенных корочках преобладают формидиевые, в гумидных областях — осцилляториевые, а в тундровой зоне — ностоковые.

В целом в тундровых и полярнопустынных ценозах сине-зеленые водоросли, особенно ностоковые, играют весьма заметную роль. Во-первых, с ними связывают основную объем фиксации свободного азота из атмосферы, так как азотфиксирующие бактерии здесь малочисленны (см. ниже). Во-вторых, цианеи характеризуются совершенно уникальным сочетанием в одной клетке процессов фотосинтеза и азотфиксации, что делает их максимально автотрофными, создавая огромные преимущества перед другими группами в экстремальных условиях, позволяя им осваивать совершенно безжизненные пространства. Цианеи являются первыми поселенцами на голых грунтах, обеспечивающими первичные запасы органического вещества и азота, позволяющими развиваться здесь другим организмам.

Группировки остальных преимущественно гетеротрофных и автотрофных хемосинтезирующих микроорганизмов, кроме простейших, которые в тундровой зоне остаются совершенно неизученными, называют *микробным населением* или «*микробным пейзажем*», понимая под ними комплексы бактерий, актиномицетов и микроскопических грибов. Этим группам принадлежит основная роль в разложении органического вещества, а кроме того, они могут принимать и участие в фиксации свободного атмосферного азота.

Особо многочисленными в почвах острова Врангеля оказались проактиномицеты и актиномицеты (рис. 85), число колоний которых на 1 г почвы, культивированных на мясопептонном субстрате, достигало 700 тыс. и более¹, и которые являются наиболее активными в почвах острова аммонификаторами, расщепляющими белковые молекулы с образованием аммиака и сероводорода.

Из зубактерий наиболее обильны палочковидные формы, особенно спороносные, число колоний которых также достигает сотен тысяч на 1 г почвы. Десятками тысяч

¹ Результаты учетов микроорганизмов сильно зависят от способа учетов, влияющих на данные как об общем их количестве, так и о соотношении видов; наиболее достоверные данные дает прямой подсчет, поскольку многие организмы не развиваются на искусственных средах или же интенсивность их развития отличается от природной. К сожалению, подобных учетов на острове не проводилось, что лишает нас возможности сравнения имеющихся данных с данными для других районов.

распространенный от жарких аридных до полярных пустынь, образующий слизистые пленки на поверхности холодных почв (рис. 84).

Важной особенностью напочвенных альгоценозов экстремальных природных зон является их преимущественное развитие в составе *напочвенных корочек*, характерных для Арктики, Антарктики, а также жарких пустынь, в то время как в умеренных широтах основное значение принадлежит водорослям, развивающимся в толще почвы. Напочвенные корочки представляют собой «сплав» микроорганизмов и почвенных частиц, в котором основная роль принадлежит водорослям, выделяющим слизь, склеивающую в единый конгломерат клетки водорослей и служащую средой обитания для многочисленных бактерий, грибов и одноклеточных (неколониальных)

может измеряться численность неспороносных палочковидных бактерий, которые наиболее обильны в ризосфере растений, где могут составлять до 40% микробного населения. Далеко не во всех пробах были встречены кокковые формы, численность которых, однако, также может измеряться десятками тысяч.

Значительная часть бактериального населения, как и актиномицеты, относится к числу аммонификаторов, число же хемосинтезирующих бактерий-нитрификаторов и свободноживущих азотфиксаторов невелико. Более обычны симбионтные азотфиксаторы из группы *Rizobium*, широкое распространение которых связано с обилием на острове бобовых.

Очень распространенными на острове оказались слизистые бактерии (микобактерии), численность которых повсеместно измеряется десятками и сотнями тысяч, а в ризосфере — и миллионами. По своему обилию они сопоставимы с зубактериями, а иногда оказываются и более многочисленными.

Численность плесневых грибов в почвах острова невелика. Как и актиномицеты, они сосредоточены преимущественно в самых верхних слоях, а с глубиной их обилие резко падает. Как и везде в тундрах плесневые грибы являются основными (если не единственными) деструкторами целлюлозы.

Как и всем прочим группировкам и сообществам, микробному населению свойственна существенная пространственная изменчивость, выражающаяся в вариациях как общего обилия, так и соотношения разных групп микроорганизмов (рис. 86). Так, из четырех обследованных типов почв наиболее богатым оказалось микробное население дерновых почв, с максимальным содержанием гумуса. Плотность микробного населения, как правило, максимальна на поверхности и в приповерхностном слое грунта и снижается с глубиной. При этом темпы этого снижения различны у разных групп (обилие бактерий снижается довольно плавно, а грибов и актиномицетов — весьма резко), что вызывает и изменения соотношения разных групп микроорганизмов (рис. 86).

Сравнивая имеющиеся данные по микробному населению острова с таковыми для арктических тундр Таймыра (Паринкина, 1979 и др.), следует отметить следующее. В арктических тундрах о-ва Врангеля, так же как и на Таймыре, повсеместно распространены микобактерии и проактиномицеты, что выделяется О.М. Паринкиной (1979) в ка-

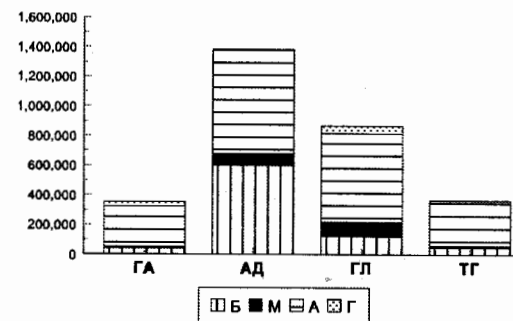


Рис. 85. Обилие (на 1 г почвы) и соотношение основных компонентов микробного населения в верхних двух сантиметрах четырех типов почв о-ва Врангеля (по: Крисс, 1952).

Почвы: ГА — горные арктические, АД — арктические дерновые, ГЛ — тундровые глееватые, ТГ — торфяно-глеевые; организмы: Б — бактерии, М — микобактерии, А — актиномицеты, Г — грибы

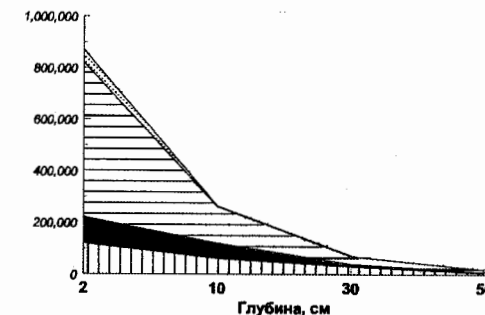


Рис. 86. Изменения обилия разных групп микроорганизмов с глубиной профиля тундровой глееватой почвы.

Обозначения см. рис. XX.

честве одной из особенностей арктического микробного населения. Так же, как и в арктических тундрах Таймыра, среди бактерий здесь очень мало свободноживущих азотфиксаторов, представленных только анаэробными формами. В то же время обилие клубеньковых бактерий — симбиотических азотфиксаторов здесь, несомненно, выше, из-за гораздо большего обилия и широкого распространения бобовых. Последнее, очевидно, приводит к большей обогащенности почв острова соединениями азота, с чем связано и большее распространение нитрифицирующих и денитрифицирующих бактерий. Наконец, для арктических тундр Таймыра установлено хорошо выраженное преобладание зубактерий над всеми остальными группами, при достаточно скромной роли актиномицетов, тогда как на острове выявлена иная ситуация. Это может быть артефактом — следствием различия способа учетов (на Таймыре использовался прямой подсчет клеток). С другой стороны, известно, что актиномицеты достаточно чувствительны к кислотности почвенной среды (ацидофобы) и их обилие прямо связано с общей интенсивностью процессов разложения органики. Широкое распространение на острове почв с нейтральной реакцией и активным разложением органического вещества вполне может послужить причиной их повышенного обилия.

Нельзя обойти вниманием и крайне своеобразные сообщества одноклеточных зеленых водорослей, развивающихся в талой воде, образующейся под лучами солнца в трещинах льда и пустотах снега. Они находятся в состоянии анабиоза, когда вода в жидком состоянии отсутствует (в том числе и во время ночных заморозков), а в теплое время суток находятся в активном состоянии. Оптимальным для их развития является температура около 0°, типичная для талой воды на поверхности льда и снега, где она редко превышает +0,5°. При больших температурах водоросли начинают погибать, то есть являются весьма стенотермными, глубоко специализированными к данным условиям². Эти группировки хорошо известны из-за того, что с ними связано типичное для Арктики и ледниковых районов явление «цветного снега», когда, при массовом развитии этих организмов, поверхности ледников, снежников и морских льдов окрашиваются в разнообразные цвета. Наиболее характерными компонентами этого комплекса, называемого также *криопланктоном*, на суше являются *Ancylostroma nordenskjoeldii*, придающая поверхности снежников и льдов зеленую окраску, и *Chlamydomonas nivalis*, с которым связано явление так называемого «красного снега».

ПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ

По определению М.А. Глазовской, почва — это открытая динамическая биокосная система, являющаяся результатом длительного взаимодействия факторов почвообразования и среды, в котором это взаимодействие осуществляется.

Факторы почвообразования делятся на *общие*, роль которых проявляется повсеместно, и *локальные*, воздействие которых проявляется не везде. К первым относятся горные породы, (служаше источником минеральной части почв, определяющие ее химизм, механический состав и многие физические свойства), климат (с которым связаны особенности увлажнения, температурного режима, определяющего скорость многих химических и биологических процессов), растительность (являющаяся поставщиком органического вещества и накопленной в результате фотосинтеза энергии), животное население (разлагающее органику и оказывающее механическое воздействие на

² Этой глубокой специализированностью и стеноитопностью данные комплексы отличаются от так называемого *пагона* — преимущественно случайного скопления различных мелких организмов на поверхности и в толще снега, также весьма типичного для арктических широт.

почвенную толщину), рельеф (обуславливающий перераспределение тепла и влаги, также твердых масс). В качестве локальных факторов могут выступать грунтовые воды, напорные подземные воды, морские воды, паводковые воды, многолетняя мерзлота.

Соответственно почва, справедливо названная Докучаевым «зеркалом ландшафта», в своем строении и физико-химических свойствах отражает особенности всех компонентов ландшафтного комплекса и, будучи неживым телом, образуется в результате взаимодействия абиотических и биотических составляющих. С этим связана постоянная неясность положения посвященных почвам разделов в комплексных физико-географических обзорах и очерках. Традиционно почвы рассматриваются в числе абиотических составляющих, что противоречит логике, поскольку их особенности вряд ли могут быть поняты без знания специфики растительного покрова. Поэтому мы и решили поговорить о почвенном покрове острова Врангеля и арктических тундр вообще после знакомства с основными компонентами и пространственными различиями растительного и животного населения.

Теснейшая связь процессов почвообразования с особенностями климата, растительности и животного населения обуславливает хорошо выраженную зональность как самих этих процессов, так и образующихся разновидностей почв. Не случайно, что закон природной зональности был впервые сформулирован именно почвоведом В.В. Докучаевым на основании изучения географического распределения почв Русской равнины.

В то же время зависимость от специфики горных пород, форм рельефа обеспечивает значительные ландшафтные вариации почвенного покрова и высокое разнообразие интразональных разновидностей почв.

Образование и развитие почв вызывается преимущественно одним-двумя десятками *элементарных почвенных процессов* (ЭПП). Совокупность совместно протекающих ЭПП формирует *почвенный профиль*, в котором различают определенный набор основных *почвенных горизонтов*.

Элементарные почвенные процессы принято объединять в пять групп:

1. *Метаморфизм органических остатков и накопления различных типов органического вещества* — гумусообразование (биохимическое превращение органических остатков с образованием гумуса или перегноя, состоящего из гуминовых и фульвокислот), торфонакопление, дерновый процесс (образование дернового горизонта, насыщенного гумусом и с обилием живых корней).
2. *Метаморфизм минеральной массы* — *оглеение* (процесс образования глеевого горизонта или отдельных глеевых пятен за счет восстановления окислов железа с образованием его закисных соединений, в условиях переувлажнения и затрудненного доступа кислорода) и *оруденение*, *огливание или сиаллитизация* (химическое выветривание горных пород с образованием вторичных глинистых минералов — каолинита и других), *гидролиз минералов, гидратация и дегидратация соединей железа и магния*.
3. *Накопление минеральных соединений* — *обызвесткование, соленакопление, ожелезнение, засоление*.
4. *Элювиально-иллювиальное перераспределение* (вымывание из верхних частей профиля и отложение в нижних) минеральных и органических веществ — *рассоление, выщелачивание, оподзоливание* (формирование подзолистого горизонта, состоящего преимущественно из зерен кварца, за счет интенсивного вымывания органического вещества и глинистых частиц), *лессиваж* (перемещения глинистого материала в почвенном профиле без химического разрушения).
5. *Перераспределения почвенных масс* — *криотурбации, зоогенные педотурбации*.

Та или иная комбинация названных процессов приводит к формированию определенного набора почвенных горизонтов, которые могут подразделяться на подгоризонты. Горизонты и их более дробные подразделения принято обозначать латинскими буквами, снабженными буквенными или цифровыми индексами. Основными почвенными горизонтами являются:

A — *гумусово-аккумулятивный горизонт*, в котором происходит образование и накопление гумуса. Различают подгоризонты *A₀* — дерновый горизонт или подстилка из грубого гумуса и *опада* (если слой торфа, то *A₁*) и *A₁* — собственно гумусовый горизонт; кроме того иногда выделяется элювиальный горизонт *A₂*, для которого характерно активное вымывание вещества.

В — *иллювиальный горизонт* (горизонт вымывания), в котором происходит накопление веществ вымываемых из А. Часто различается несколько подгоризонтов, обозначаемых В₁, В₂ и так далее;

С — *неизменная почвообразующая порода*, то есть часть той горной породы, верхняя часть которой была преобразована в почву;

Д — *подстилающая порода*, залегающая под почвообразующей.

Помимо этого в почвенном профиле бывают выражены *глеевый горизонт* G, формирующийся при застое влаги или близком стоянии грунтовых вод, за счет активных процессов восстановления окислов железа в анаэробных условиях, *горизонт гидрогенной аккумуляции* подвижных соединений — S и другие. В горизонте В нередко развиваются метаморфические подгоризонты (В_m), обогащенные веществами, образовавшимися здесь же, в результате внутрпочвенного выветривания.

В различных профилях одни из названных горизонтов могут выпадать, между другими могут образовываться переходные горизонты (AB, BC), могут быть выражены иные, более редкие горизонты, одни и те же горизонты могут быть более или менее однородными, с большим или меньшим числом подгоризонтов.

В качестве основной типологической единицы в почвоведении выступает *тип почвы*, выделяемый по сочетаниям основных проявляющихся элементарных почвенных процессов и особенностям почвенного профиля.

К одному типу причисляются почвы с однотипными поступлением органических веществ и процессами их превращения и разложения, однотипными процессами разложения минеральной массы и синтеза минеральных и органо-минеральных образований, однотипным характером миграции и аккумуляции вещества, а также однотипным строением почвенного профиля.

Выделение более низких типологических единиц внутри типов называется в почвоведении систематикой почв, а объединение типов в более крупные категории — классификацией.

Типы часто подразделяются на подтипы (по наличию дополнительных подгоризонтов, выраженности дополнительных ЭПП); в пределах подтипов выделяются роды (по качественным особенностям профиля — химизму, содержанию гумуса), а в пределах родов — виды (по степени выраженности основного ЭПП, проявляющейся в мощности определенных горизонтов).

В классификации почв существует несколько основных направлений, из которых следует назвать *географо-генетическое* (В.В. Докучаев), учитывающее термические и гидрологические условия почвообразования, а также обусловленные ими физико-химические свойства почв, *эволюционно-генетическое* (В.А. Ковда, Б.Б. Польшов), опирающееся на историко-генетические связи, и *профильно-генетическое* (К.Д. Глинка, А.А. Роде, И.П. Герасимов, М.А. Глазовская). Согласно последнему направлению типы почв объединяются в *семейства*, включающие почвы разных биоклиматических зон, имеющих общее строение профиля. Семейства объединяются в генерации, а последние — в ассоциации, выделяемые по общности кислотно-щелочных и окислительно-восстановительных условий.

Несмотря на огромное разнообразие почвообразовательных условий, в том числе и в пределах зонально однородных ландшафтов, для каждого климатического пояса можно выделить свойственные ему общие особенности формирования почвенного покрова. Так, по отношению к холодному гумидному поясу, включающему тундру и тайгу, можно говорить о следующих характерных общих чертах.

1. Для условий низких температур и избытка влаги характерно интенсивное физическое и замедленное химическое выветривание¹, а потому продуктам выветривания силикатных горных пород свойственны обломочность, кислая реакция, высокое содержание органических веществ и окислов R₂O₃. Развивающиеся на подобных породах почвы

¹ Процесс разрушения и химического изменения горных пород в условиях земной поверхности или вблизи нее под влиянием колебаний температуры, химического и механического воздействия атмосферы, воды и живых организмов. Не совсем удачный, однако, привычный и устоявшийся термин, обозначающий гораздо более широкий круг явлений, нежели действие ветра. Синоним — *гипергенез*.

резко отличаются от формирующихся на суглинистых и глинистых грунтах. Для них характерна большая водопроницаемость, активная нисходящая миграция почвенных растворов, свободный внутренний дренаж, господство окислительных процессов и оглеенность профиля. Почвам же, формирующимся на суглинках и глинах, свойственны застойный водный режим, переувлажнение, преобладание восстановительных процессов и оглеение профиля. В соответствии с этим В.О. Таргульян (1971) предложил выделять в холодных гумидных областях две принципиально различные надтиповые группы почв — неглеевые почвы со свободным внутренним дренажем и глеевые почвы с затрудненным внутренним дренажем. При этом обе группы могут быть представлены на плакорах, что создает трудности в определении плакорной, а, соответственно, и зональной, почвы.

Низкие температуры в сочетании с вечной мерзлотой обуславливают постоянное или периодическое избыточное увлажнение деятельного слоя. Причем наблюдается это не только там, где существует привнос влаги с вышерасположенных элементов рельефа, но и на чисто автоморфных позициях, где увлажнение только атмосферное. В последнем случае переувлажнение является результатом низкого испарения в сочетании с затрудненным мерзлотой грунтовым стоком. В результате помимо ксеро- и мезоморфных почв, свойственных преимущественно обращенным на юг поверхностям с глубоким залеганием «сухой» вечной мерзлоты, на плакорах развиваются периодически или постоянно полугидроморфные и гидроморфные почвы, с оглеением и преимущественно восстановительными процессами. Подобные почвы, сформировавшиеся на плакорах, в условиях только атмосферного увлажнения, Ю.А. Ливеровский предлагал считать плакорными, наравне с автоморфными плакорными почвами, лишенными признаков оглеения. По мнению же И.В. Игнатенко (1980) это не отражает сущности плакорного почвообразования, условиями которого является отток избыточных вод из почвенной толщи.

То есть, на плакорах приполярных областей могут быть представлены две принципиальные разновидности почв, и в настоящее время отсутствует единство во взглядах на то, что считать зональными почвами — и те и другие или же только автоморфные неглеевые почвы. В обеих точках зрения есть рациональное зерно. С одной стороны, И.В. Игнатенко прав в том, что определение собственно плакорных условий исключает режим избыточного увлажнения, с другой — широкое развитие глеевого процесса на плакорах, несомненно, имеет зональную выраженность, то есть представляет собой специфичную черту приполярных зональных подразделений.

2. Огромное и многообразное влияние на почвообразовательные процессы оказывает свойственное Крайнему Северу распространение сплошной вечной мерзлоты. Вечная мерзлота способствует снижению активности биологического круговорота и процессов выветривания, развитию процессов внутрпочвенного влаго- и массообмена. Криогенные деформации нередко приводят к нарушению первоначального залегания почвенных горизонтов, формированию горизонтов погребенных, а иногда и симметричных профилей с двумя горизонтами А, один из которых находится там, где ему положено, а второй — под горизонтом В. Своеобразие развивающихся на вечномерзлых грунтах почв отмечено давно и отражено в их названиях — криогенные, мерзлотные, криосоли. И.В. Игнатенко ввел название *криоземы*, используемое им для почв с интенсивными криотурбациями.

3. Широкое распространение в приполярных районах криогенных форм рельефа обуславливает ярко выраженную, особенно в арктических тундрах, микро- и нанокмплексность почвенного покрова. Строение почвенных комплексов весьма различно, и с ними связана проблема, аналогичная той, с которой мы сталкивались в случае с растительным покровом — на каком таксономическом уровне следует различать слагающие комплексы части.

Подходы здесь весьма разнообразны. Одни считают, что данные комплексы образованы разными типами почв, выделяя, например, в пятнистых тундрах почвы основных поверхностей (под

растительным покровом), почвы пятен и почвы понижений-трещин, различающиеся режимом увлажнения и особенностью миграций минерального состава. Согласно другой точке зрения, подобные комплексы образованы почвами и непочвенными образованиями, и им может быть свойственна закономерная смена циклов развития почв под растительностью и уничтожения их органогенных горизонтов при пятнообразовании. Есть также предложения считать почвенные микрокомплексы одной почвой, тело которой имеет трехмерное анизотропное простирание, поскольку все почвенные различия в этих комплексах тесно связаны процессами геохимических миграций.

И.В. Игнатенко (1980), руководствуясь представлениями Е.И. Ивановой (1962) о генетически самостоятельных и генетически производных почвах в тундровых микрокомплексах, полагает, что зональные особенности почвообразования наиболее полно отражены в почвах так называемых *основных поверхностей*, развивающихся под растительностью, но не в трещинах-понижениях. Эти почвы микроавтономны и генетически самостоятельны. Почвы же пятен, понижений-трещин, солифлюкционных террас, бугорков произошли из генетически самостоятельных и трансформированы процессами криогенного влаго- и массообмена. Они являются генетически производными, поскольку средние и нижние части их профиля идентичны таковым генетически самостоятельных почв, и рассматриваются внутри одного типа, в качестве видов или родов.

Думается, что эти представления наилучшим образом отражают ситуацию в тех вариантах пятнистых тундр, где пятна голого грунта имеют вторичное происхождение, и растительный покров которых представлен единым фитоценозом (см. о комплексности и мозаичности растительного покрова). Вместе с тем, надо полагать, что в арктических тундрах достаточно широко распространены и нанокомплексы из почв разных типов или же почв и непочвенных образований, которые должны быть свойственны куртинным, полигонально-сетчатым и пятнистым тундрам пликативного типа, то есть с первично голыми грунтами.

Согласно М.А. Глазовской (1981), в тундровой зоне преобладают почвы, относящиеся к четырем семействам.

Неглеевые почвы с достаточным дренажом представлены семействами *дерновых* и *альфегумусовых*. Для первых характерен развивающийся на легких породах дерновый процесс с образованием изобилующего корнями дернового горизонта A_0 , накопление гумуса в горизонтах A_0 и A_1 и образование здесь же малоподвижных соединений железа и алюминия. В тундрах различается два основных подтипа дерновых почв — *арктотундровые дерновые* и *субарктические дерновые*, с более мощными дерниной и гумусовым горизонтом.

Альфегумусовые почвы характеризуются накоплением грубого гумуса, перемещением вниз по профилю соединений железа и алюминия и формированием иллювиально-гумусового горизонта В под A_0 и A_1 , за счет отложения органики, вымываемой из последних, SiO_2 активно выносятся за пределы профиля, а верхней его части свойственно интенсивное огливание. Как и дерновые, альфегумусовые почвы развиваются на легких породах, и им свойственна кислая обстановка. Семейству альфегумусовых принадлежат такие хорошо известные и широко распространенные типы почв, как *подбуры* и *подзолы*.

В условиях затрудненного дренажа в тундровой зоне формируются почвы из семейств *глееземов* и *болотных* почв. Особенностью глееземов, представленных в тундрах *тундрово-глеевыми* почвами, является проявление глеевого процесса, то есть восстановления различных соединений (в первую очередь, превращение окисных соединений железа в закисные), происходящего в анаэробных (бескислородных) условиях, при насыщении влагой. Наиболее оглеены, как правило, верхняя и самая нижняя, находящаяся на контакте с вечной мерзлотой, части профиля, которые наиболее переувлажнены из-за миграции влаги к фронтам промерзания.

В болотных почвах, наряду с оглеением, ярко выражены процессы торфонакопления, благодаря чему их еще называют *торфяно-болотными*. Почвы этого семейства формируются в условиях, где застой воды обеспечивает анаэробные условия, что приводит к снижению общей численности микроорганизмов. Кроме того, в отсутствие стока, не выносятся продукты их жизнедеятельности, что отравляет среду и еще более снижает их обилие. В результате замедляются процессы гумификация и часть органики остается в полуразложившемся состоянии, образуя торфяной горизонт A_1 .

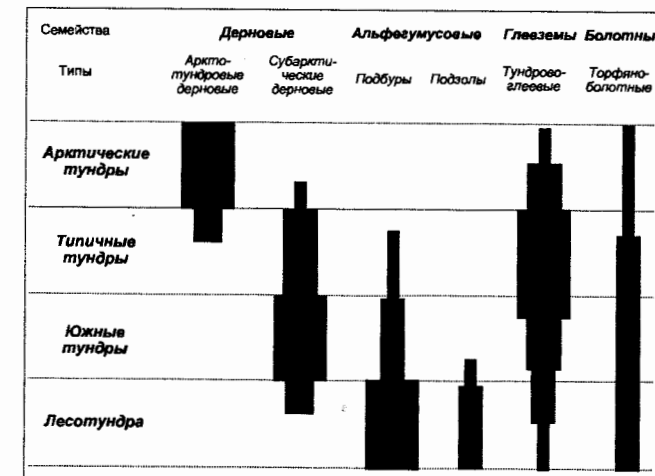


Рис. 87. Относительная распространенность основных типов почв в тундровой зоне (по: Глазовская, 1981)

На рис. 87 представлено относительное распространение почв четырех названных семейств в тундровой зоне и лесотундре. Как видим, в пределах подзоны арктических тундр преобладают арктотундровые дерновые почвы, достаточно обычны тундрово-глеевые и реже встречаются тундрово-болотные и субарктические дерновые. Южнее в субарктических тундрах господствуют тундрово-глеевые и субарктические дерновые и гораздо шире распространены торфяно-болотные. В южных субарктических тундрах являются и альфегумусовые почвы, которые вместе с болотными преобладают в лесотундре. Наиболее существенное отличие подзоны арктических тундр от остальных названных подразделений — это абсолютное господство неглеевых дерновых почв, связанное с характерными особенностями климата и влагообеспечения.

Первые сведения о почвенном покрове о-ва Врангеля были опубликованы Н.М. Сватковым (1958, 1961). Наиболее распространенными и типичными для горных районов острова он нашел почвы, называемые им арктическими дерновыми, что в данном случае является синонимом арктотундровых дерновых почв по М.А. Глазовской². Сформированы они на легких грунтах. Характеризуются горизонтами A_0 имеющим мощность 1—3 см и A_1 с мощностью до 10 см, сменяющимися горизонтом В (3—50 см), под которым может быть погребенный вследствие криотурбаций грунта гумусовый горизонт $[A_1]$. Помимо собственно арктических дерновых почв описаны также их подтипы, как арктические дерновые карбонатные почвы, развивающиеся на карбонатных породах, обогащенные кальцием и имеющие нейтральную реакцию, а также арктические дерновые иллювиально-гумусовые, отличающиеся мощным гумусовым горизонтом. Первые в целом редки, но в верховьях р. Неизвестной занимают контур в несколько квадратных километров. Вторые типичны для речных долин, центральной части острова.

На равнинах, по Н.М. Сваткову, широко распространены арктические глеевые почвы, с хорошо выраженным глеевым горизонтом, мощностью до 50 см, и встречаются переходные глеедерновые почвы, с дерново-гумусовым и глеевыми горизонтами. Местами представлены болотные почвы с очень маломощным торфяным горизонтом (до 5 см), под которым залегает горизонт глеевый.

Кроме того Н.М. Сватковым описаны на острове *арктические полигональные* почвы, образующие собственные ареалы на первично голых слабо задернованных поверхностях или же комплексы с арктическими дерновыми или глеевыми, будучи представленными на пятнах. Отличаются они крайне маломощным и упрощенным профилем, с разорванным A_0 и выпадающим местами A_1 мощ-

² М.А. Глазовская арктическими дерновыми называет почвы, формирующиеся местами в полярных пустынях, отличая их от арктотундровых дерновых.

ностью не более 1—1,5 см, под которым залегает глеевый горизонт или неизменная порода (подобные почвы, характерные для полярных пустынь, М.А. Глазовская называет *арктическими пустынными*). Их вариантом являются *арктические полигональные солончаковатые* почвы, отличающиеся накоплением на поверхности легкорастворимых солей с преобладанием сульфатов и хлоридов натрия, встречающиеся небольшими пятнами в прибрежных районах и в межгорных котловинах центра острова.

Наконец, Н.М. Сватков выделяет на острове *горные арктические* почвы с хорошо выраженным торфяно-гумусовым горизонтом A_0A_1 мощностью 1—4 см, развитые преимущественно на делювиальных отложениях. Вместе с арктическими полигональными почвами они отражают начальные стадии почвообразования.

Наиболее же обширные и детальные почвенные исследования проводились на о-ве Врангеля в 80-х годах XX века сотрудниками лаборатории географии и генезиса почв Института биологических проблем Севера (С.Д.Д. Орловский, А.Ш. Оганесян), под руководством И.В. Игнатенко. Помимо разнообразия почв острова, особенностей их строения, генезиса и распространения, огромное внимание в их работах было уделено проблемам особо хорошо здесь выраженной нано- и микрокомплексности почвенного покрова. Ниже представлен краткий очерк, базирующийся на отчетах, представленных названными авторами заповеднику «Остров Врангеля», который, несмотря на далеко не всеми принятую терминологию и систему классификации почв, разработанные И.В. Игнатенко, мы сочли необходимым включить в настоящий раздел, поскольку названные отчеты содержат наиболее полные сведения о почвах острова.

В исследованных районах (среднее течение р. Мамонтовой, верховья р. Неизвестной, район бух. Сомнительной), под фоновыми вариантами растительных группировок плакорных и плакороподобных позиций, наиболее характерными оказались почвы, носимые И.В. Игнатенко (1980) к надтиповым группам *сиаллитных* и *глее-сиаллитных*, приблизительно соответствующих семействам дерновых почв и глееземов М.А. Глазовской. Первые входят в генетическую общность кислых почв, куда, кроме того, включаются альфегумусовые, а вторые — в генетическую общность кислых глеевых почв. Всем им, в условиях о-ва Врангеля, свойственна хорошо выраженная нанокомплексность.

Сиаллитные почвы развиваются, по представлениям И.В. Игнатенко, в холодных аридных районах, с годовым количеством осадков не более 250 мм, где большая часть снега испаряется или сдувается, а оставшаяся влага насыщает только верхний слой, который вскоре иссушается, что исключает развитие восстановительных процессов. Это обуславливает формирование неоглеенных почв с отсутствием дифференциации ила и окислов и связанного с промыванием профиля выноса SiO_2 .

Типичным образцом этой группы могут служить широко распространенные на о-ве Врангеля **нанокомплексы криоземов аркто-тундровых**, (очевидно, относящихся к семейству дерновых почв по М.А. Глазовской). Напомним, что криоземами И.В. Игнатенко называет почвы с хорошо выраженным проявлением действия мерзлотных процессов. Развиваются эти нанокомплексы в пятнистых мохово-травяно-кустарничковых тундрах, где на относительно ровных (основных) поверхностях развиваются *криоземы аркто-тундровые мелкоперегнойные*, в трещинах-понижениях — *криоземы аркто-тундровые трещинно-перегнойные*, а на разбитых трещинами усыхания пятнах, формирующихся на нововозвышениях — *криоземы аркто-тундровые остаточные* (рис. 88). Всем этим разностям свойственны неоглеенность, продвинутость гумусообразования и интенсивная криотурбированность, выражающаяся в разорванности генетических горизонтов, наличии пятен погребенной органики.

Генетически самостоятельная разность этого нанокомплекса (криоземы аркто-тундровые мелкоперегнойные) характеризуется наличием горизонта A_0 из живого дриадового покрова и опада, переходного перегнойного горизонта A_0A_1 , густо переплетенного корнями дриад, горизонта АВ с

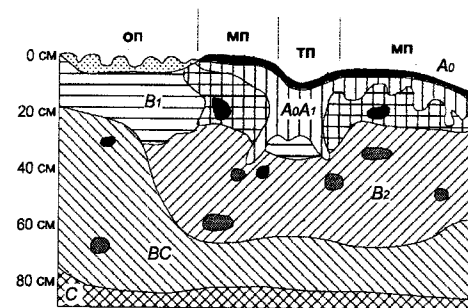


Рис. 88. Нанокомплекс криоземов аркто-тундровых.

Криоземы аркто-тундровые: МП — мелкоперегнойные, ТП — трещинноперегнойные, ОП — остаточные пятна. Черные пятна — гумус, серые — погребенная органика. Точечной штриховкой обозначена формирующаяся на поверхности пятен корочка

запавшими трещинами, заполненными веществом перегнойного характера и горизонта В с крупными пятнами погребенной органики. Трещинно-перегнойные разности отличаются сильно варьирующей мощностью горизонта A_0A_1 , при отсутствии горизонта АВ. Остаточные почвы пятен не имеют горизонта A_0 , вместо которого сформирована разбитая трещинами усыхания пористая корочка. Под корочкой залегает мало мощные горизонт В с корнями и также разбитый трещинами, а под ним — ВС, обогащенный крупным щебнем.

Причиной выделения описанных почв в качестве самостоятельного типа аркто-тундровых криоземов послужили особо интенсивная криотурбированность деятельного слоя и ярко выраженная нанокомплексность.

Помимо этого типа на острове представлены и очень близкие почвы, но с гораздо меньшей интенсивностью криогенных процес-

сов, которые полностью подходят под определение *аркто-тундровых дерновых*. Они также образуют нанокомплексы, приуроченные к пологим трещиновато-пятнистым поверхностям южной и юго-западной экспозиции с лишайниково-мохово-дриадовой растительностью.

В строении *собственно аркто-тундровой дерновой почвы* различается горизонт A_0 (0—2 см), представленный живым растительным покровом и его отмершими частями, пронизанный корнями A_1 (2—8 см), светло-бурый суглинистый АВ (8—52 см) со средним содержанием корней, и ВС простирающийся до глубины 80 см. Под пятнами формируются *аркто-тундровые остаточные-дерновые* почвы, в которых под сухой рыхлой суглинистой поверхностной корочкой толщиной около 2 см, залегает горизонт В, а горизонты А отсутствуют.

В верхнем течении р. Неизвестной, под злаково-разнотравно-ивковыми сообществами на пологих склонах были описаны *криоземы задернованные*, отличающиеся хорошо развитой дерниной и хорошей гумусированностью всего профиля.

Сложные нанокомплексы из нескольких видов криоземов формируются на солифлюкционных склонах под разнотравно-дриадово-осоковой растительностью. Задернованным частям солифлюкционных террас в этих нанокомплексах соответствуют *криоземы гумусовые*, отличающиеся мощным перегнойно-гумусовым горизонтом A_1 (до 9 см) и тем, что под горизонтом В залегает погребенный перегнойный горизонт [A_1], образовавшийся в результате наплыва солифлюкционного языка на древнюю поверхность почвы.

Глее-сиаллитные почвы развиваются на суглинисто-глинистых грунтах. Им свойственна высокая влагоемкость, низкая водопроницаемость, близкая льдистая мерзлота, общая холодность, застойный водный режим. Все это приводит к господству в деятельном слое восстановительных процессов, низким темпам разложения и выветривания минералов, что, в свою очередь, обуславливает оглеение минеральной части почвенного профиля и формирование на поверхности грубогумусного горизонта.

Все представленные на острове разновидности почв этой группы И.В. Игнатенко относит к *криоглеевым*, характеризующимся интенсивными процессами криогенного массообмена, ведущим к гомогенизации профиля, его глубокой гумусированности, погребению растительных остатков.

Типичный образец крио-глеевых почв острова — нанокомплексы *криоземов аркто-тундровых глеевых*, развивающиеся под травяно-моховым пятнистым покровом равнин

(рис. 89) и характеризующиеся ясно выраженным глеевым горизонтом, нейтральным рН и довольно высоким содержанием гумуса.

Собственно криоземы аркто-тундровые глеевые, развивающиеся под растительным покровом, имеют довольно значительный гумусовый горизонт A_1 , под которым располагается сизый с ржавыми пятнами тиксотропный³ глеевый горизонт. Далее следует слабооглеенный также тиксотропный горизонт B , а под ним второй, нижний глеевый горизонт, связанный с фронтом промерзания у кровли вечной мерзлоты. Под пятнами формируются криоземы остаточно-глеевые пятна, отличающиеся присутствием сухой, рыхлой корочки вместо горизонта A и отсутствием верхнего глеевого горизонта, из-за иссушения верхней части профиля вследствие отсутствия растительной дернины.

Под осоково-дриадово-моховыми сообществами пологих склонов и наклонных участков равнин с полугидроморфным режимом развиваются *криоземы глееватые*, отличающиеся от глеевых отсутствием верхнего глеевого горизонта, при значительном сходстве остальных элементов профиля.

По нижним частям склонов равнинных увалов и предгорных шлейфов, испытывающих подток влаги с вышерасположенных элементов рельефа, под дриадово-осоково-моховыми пятнистыми тундрами, на острове развиты чрезвычайно своеобразные наноконплексы *криоземов арктотундровых поверхностно-глеевых*, включающие разности *трещинно-перегнойных поверхностно-глеевых*, *мелкоперегнойно-поверхностно-глеевых* и *остаточно-поверхностно-глеевых* почв. От своих аналогов других типов почв из группы глее-сиаллитных все эти разности отличаются отсутствием нижнего глеевого горизонта и особо хорошо развитыми горизонтами A_0 и A_0A_1 , общая мощность которых достигает 14 см (рис. 90).

Особо своеобразны в этом наноконплексе почвы пятен. Под маломощной почти сухой глинистой корочкой здесь сформирован интенсивно-глеевый горизонт, под которым располагается слабооглеенный горизонт, сменяющийся горизонтом B_2 со средней степенью оглеения. В верхней и средней частях профиля присутствуют крупные пятна погребенной органики. Как указывает И.В.Игнатенко, подобные почвы крайне редки и известны, помимо о-ва Врангеля, только из верховий р.Пясины на Таймыре. Причины их формирования до сих пор не ясны.

Весь комплекс поверхностно-глеевых почв также весьма своеобразен и отличается от своих аналогов в других, преимущественно субарктических, районах слабой дифференциацией профиля (почти повсеместная оглеенность, глубокая гумусированность), а также существенно более интенсивными процессами криогенного массообмена. Эти особенности И.В.Игнатенко связывает с суровым климатом, незначительным количеством жидких осадков и слабой выветренностью почвообразующих пород.

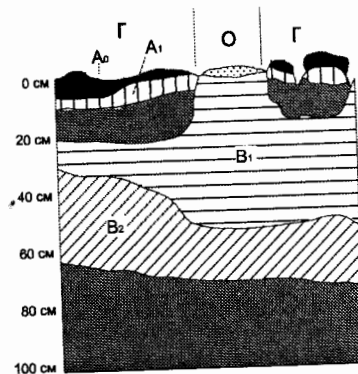


Рис. 89. Профиль наноконплекса криоземов аркто-тундровых глеевых.

Г — собственно глеевые криоземы, О — криоземы остаточно-глеевые. Серым фоном обозначены глеевые горизонты

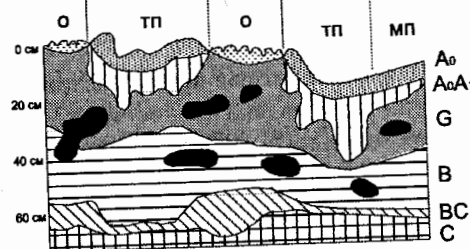


Рис. 90. Профиль наноконплекса криоземов арктотундровых поверхностно-глеевых.

Почвы: мп — мелкоперегнойные поверхностно-глеевые, тп — трещинно-перегнойные поверхностно-глеевые, о — остаточно-поверхностно-глеевые. Серый фон — глеевый горизонт, черный — погребенная органика

³ Тиксотропия — явление перехода грунтовых масс под нагрузкой в полужидкое текучее состояние.

Альфегумусовые почвы сходны по окислительно-восстановительным условиям с дерновыми сиаллитными, но отличаются ярко выраженной аккумуляцией окислов и ила в гумусовом горизонте, при интенсивном выносе SiO_2 за пределы почвенного профиля. К этой группе отнесены почвы, развитые в центральных районах острова, на кислых сланцах, под разнообразными мезо- и ксеромезофитными растительными сообществами, в условиях малольдистой («сухой») мерзлоты и неограниченной нисходящей миграции почвенных растворов. Эти почвы отличаются малой мощностью профиля, значительной каменистостью, ярко выраженной криотурбированностью, проявляющейся в наличии заплывших морозобойных трещин, пятен погребенной органики и глубокой гумусированности всего деятельного слоя. Все признаки говорят об их достаточно большом своеобразии, хотя близкие почвы выделялись разными исследователями в качестве *тундростепного* типа (И.А. Соколов), описывались под названием *палевых почв* (И.А. Соколов, Г.М. Быстрыков).

На основании того, что профиль этих почв сформирован главным образом двумя процессами — дерновым и криогенным, И.В.Игнатенко относит их к *типу криодерновых почв*, указывая на их близость к арктотундровым дерновым, при несомненной принадлежности к группе альфегумусовых.

Наиболее распространенный на острове вариант подобных почв — *наноконплексы арктотундровых криодерновых почв*, включающие *собственно арктотундровые криодерновые* почвы и *арктотундровые криодерновые остаточные* почвы пятен. В первых, под состоящим из переплетенных стеблей и сухих листьев горизонтом A_0 , залегает мощный (около 8 см) гумусовый горизонт A_1 , густо переплетенный корнями растений, сменяющийся горизонтом BC , состоящим преимущественно из пластинок сланца с 2—3% мелкозема и обилием живых корней. На пятнах образуется корочка толщиной в 1—2 см, под которой сразу располагается горизонт BC .

Под злаково-разнотравно-осочковыми степными группировками с *Carex obtusata* формируются несколько отличающиеся арктотундровые криодерново-перегнойные почвы с хорошо выраженным дерново-перегнойным горизонтом A_0A_1 , мощность которого достигает 10—12 см. Под ним располагается горизонт B из выветрелого углистого сланца, с живыми корнями и погребенной органикой. Кроме того, встречаются и слабооглеенные варианты криодерновых почв, со следами оглеения в горизонте B , вызванными весенней верховодкой.

Генетическая общность *нейтральных почв* представлена на острове двумя основными типами.

Под криофитностепными осочковыми группировками, помимо криодерновых, на острове бывает распространены почвы, относимые И.В.Игнатенко к типу *дерновых криоаридных*, развивающиеся на северо-востоке Азии в континентальных условиях, на остепенных склонах южной экспозиции, сложенных элювиально-делювиальными бескарбонатными породами. Повсеместно они характеризуются маломощным профилем, нейтральной реакцией, высоким содержанием гумуса, ила и окислов металлов. Аналогичные почвы в континентальных районах Якутии и Забайкалья были описаны Волковинцером (1978) под названием *степных криоаридных*. По строению своего профиля они чрезвычайно сходны с криодерновыми и отличаются от них преимущественно химизмом, в частности нейтральной реакцией, обусловленной химизмом почвообразующих пород. Для подстилающих пород этих почв, то есть для представленного глинистыми сланцами горизонта D , весьма характерен белый налет солей.

К этой же генетической общности (нейтральных почв) относятся и почвы, впервые описанные на о-ве Врангеля, в среднем течении р. Мамонтовой, под нанобугорковатыми

дриадовыми растительными группировками, развивающимися на карбонатных породах.

Генетически самостоятельные разности этих почв, формирующиеся под плоскими дриадовыми бугорками, характеризуются строением профиля, представленным на рис. 91. A_0 состоит из ветвей дриады и ее опада и сменяется коричнево-бурым перегнойным горизонтом A_0A_1 , со средней мощностью 5—7 см, обилием корней дриады и неровной нижней границей с за-теками до глубины 13 и более сантиметров. Далее следует горизонт В, отличающийся высокой гумусированностью, разбитый заплывшими трещинами с погребенной органикой и переходящий в ВС, также разбитый подобными трещинами, заполненными органическим веществом органического характера. На пятнах верхние горизонты замещены карбонатами (бурно вскипает от соляной кислоты) с высоким содержанием карбонатов (бурно вскипает от соляной кислоты). В целом для обеих разностей характерна значительная и глубокая гумусированность и накопление карбонатов кальция в верхних горизонтах.

Нейтральная реакция среды, господство окислительных процессов, аккумулятивный характер распределения гумуса и окислов металлов свидетельствуют о развитии в этих почвах дернового процесса. Близкие почвы относятся многими авторами к арктотундровым дерновым. Однако, интенсивная криотурбированность, частичная цикличность пятнообразования, разнородность разностей в наноконструкциях, яркое проявление процессов криогенеза, а также высокая карбонатность всего или большей части почвенного профиля позволили И.В. Игнатенко выделить самобытный для о-ва Врангеля тип *криоземов карбонатных арктотундровых*, которые могут быть отнесены к семейству дерновых кальций-гумусовых почв М.А. Глазовской.

Своеобразие данных почв, пока эндемичных для о-ва Врангеля, обусловлено, по мнению И.В. Игнатенко и его сотрудников, сочетанием следующих факторов: карбонатностью почвообразующих делювиальных, элювиальных и элювиально-делювиальных отложений; активным криогенным массообменом и морозобойным трещинообразованием в деятельном слое; развитием бугорчатого нанорельефа, малоснежностью, низкими температурами и снежной коррозией, обуславливающими цикличность образования и зарастания пятен; высокой степенью каменистости, преобладанием в составе мелкозема песчаной фракции, интенсивной морозобойной трещиноватостью, малой льдистостью мерзлоты и незначительным количеством жидких осадков, приводящим к господству окислительных условий и отсутствию признаков глеевого процесса.

В верховьях р. Неизвестной этот же тип почв представлен широко здесь распространенными наноконструкциями *криоземов карбонатных типичных, задернованных и остаточно-точных*, приуроченных к солифлюкционному пятнистому разнотравно-злаково-ивковым тундрам очень пологих склонов. Они несколько отличаются от почв долины р. Мамонтовой особенностями строения профиля, в частности наличием погребенного гумусового горизонта, выраженного под горизонтом ВС. Здесь они впервые были описаны Н.М. Сватковым под названием арктотундровых дерновых карбонатных почв.

На равнинах острова и реже в межгорных котловинах, сравнительно небольшими пятнами, приуроченными к различным депрессиям, распространены *болотные почвы*, характеризующиеся очень небольшой мощностью торфяного горизонта, обычно не превышающей 10—15 см. Согласно И.В. Игнатенко (1980), их следует относить к подтипу *болотных торфянисто-глеевых*.

В наиболее суровых условиях, на щебнисто-каменистых субстратах и относительно свежих наносах, почвенный покров представлен так называемыми *эмбриоземами*, характеризующими начальные стадии почвообразования и отличающимися примитив-

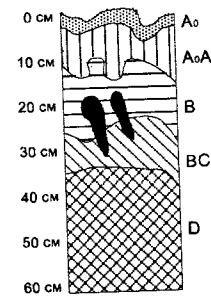


Рис. 91. Профиль типичного криозема аркто-тундрового карбонатного. Черный фон — пятна погребенной органики

ным строением почвенного профиля, состоящего из маломощного органогенного горизонта и слабо измененной почвообразующей породы. На бескарбонатных породах формируются *эмбриоземы кислые*, относящиеся к группе альфегумусовых почв. На известняках, мергелях, карбонатных сланцах их замещают *эмбриоземы карбонатные* (относимые к генетической общности нейтральных и группе фульватно-карбонатных почв), характеризующиеся нейтральной реакцией, высоким содержанием органики в поверхностном горизонте, обогащением карбонатами и слабым изменением минерального компонента. На свежих речных наносах (аллювии), под разреженной растительностью формируются также весьма примитивные *эмбриоаллювиальные почвы*, отличающиеся слоистостью, а на участках, периодически заливаемых приливными и нагонными водами маршей с галофитной растительностью на современных засоленных морских отложениях, их аналогом являются также слоистые эмбриомаршевые почвы. И те и другие относятся И.В. Игнатенко к группе аллювиальных минеральных из генетической общности пойменных почв.

На надпойменных террасах, по прирусловым валам и прочим элементам речных долин, развит комплекс *аллювиальных почв*, среди которых различаются типы *аллювиальных дерновых, аллювиальных дерново-глеевых и аллювиальных болотных*. Их общая особенность — сочетание таких процессов как дернинообразование, оглеение, торфообразование со специфическим для речных долин заиливания профиля паводковыми речными водами, содержащими взвешенные минеральные частицы.

Как мы упомянули выше, еще в публикациях Н.В. Сваткова отмечалось наличие на острове засоленных почв, относящихся к *солончакам*. Среди последних И.В. Игнатенко различает типы *солончаков маршевых и солончаков «литогенных»*. Первые развиваются при постоянном, в летний период, подтоплении засоленными морскими водами. В их профиле содержится значительное количество легкорастворимых солей, которые в сухие периоды образуют поверхностные солевые корки. Их засоление главным образом хлоридно-сульфатное; иногда имеются следы оглеения.

Солончаки литогенные на северо-востоке Азии встречаются в районах резко континентального климата, на остепненных склонах южной экспозиции, где образуют комплексы с криоаридными и прочими почвами, отличаясь интенсивным накоплением карбонатов и гипса в верхней части профиля. Тем интереснее нахождение подобных почв, названных И.В. Игнатенко *аркто-тундровыми засоленными*, на о-ве Врангеля, где они встречаются по шлейфам гор, на платообразных поверхностях в окружении склонов и прочих подобных условиях, в наиболее континентальных районах острова. Участки их распространения Б.А. Юрцев назвал «арктическими такырами», поскольку они действительно похожи на такыры, представляя собой преимущественно обнаженные, растрескавшиеся поверхности с выцветами солей.

В профиле засоленных почв различается поверхностный горизонт, представляющий собой белесоватую сильнопористую корочку из тонкопылеватого суглинка, мощностью до 5 см. Под ней развит горизонт светло-серый В (мощность 10—20 см) с крупными охристыми ожелезненными пятнами и редкими порами. Оба горизонта хорошо вскипают от соляной кислоты. Далее следует горизонт ВС, представляющий собой серо-белесоватый с охристыми пятнами выветренный сланец, залегающий на подстилающей породе, представленной таким же сланцем с железистыми прожилками по трещинам.

Профиль характеризуется щелочной реакцией в верхних горизонтах и нейтральной — в нижних. От других почв острова отличается низким содержанием окислов кремния, железа и алюминия. Специальные исследования показали очень сильное засоление верхних частей профиля и среднее — в нижележащих толщах, причины этого большинство исследователей видит в малом количестве осадков, при высокой испаряемости.

В качестве основных причин формирования описываемых почв предполагается поступление легкорастворимых солей, смываемых с лежащих выше элементов рельефа, а также дополнитель-

ное засоление верхних горизонтов за счет термокапиллярного перераспределения — миграции солей с почвенными растворами из нижних и средних частей профиля в поверхностные горизонты. Последнее подтверждается различиями состава солей в разных горизонтах — верхней части профиля свойственно сульфатно-натриевое засоление, нижней — содово-сульфатное и кальциево-натриевое.

Лишенная растительности поверхность не только подтягивает к себе воду, но и активно испаряет ее, что приводит к накоплению солей на поверхности испарения. Талыми и дождевыми водами большая часть солей выносится. Отсюда маломощность солевых корочек, обедненность их наиболее хорошо растворимыми хлоридами натрия и магния и обогащенность слабо растворимыми, при низких температурах, сульфатов кальция, натрия и магния.

В заключение обзора необходимо упомянуть о своеобразных *торфо-перегнойных зоогенных почвах*, отличающихся внутрипочвенным, а не поверхностным, торфонакоплением, распространенных пятнами в достаточно различных стадиях, на местах нор леммингов и песцов. Иной тип зоогенных почв, с мощным поверхностным торфяным горизонтом, свойственен районам колоний морских птиц, где он формируется из-за активного поступления азота с птичьим пометом.

В общем, подобно растительности и животному населению, почвенный покров острова оказывается также весьма разнообразным. Здесь представлены все генетические общности и надтиповые группы почв, выделяемые И.В. Игнатенко для всего Северо-Востока Азии. В самых общих чертах, островной почвенный покров отвечает характеристике данной М.А. Глазовской для подзоны арктических тундр. На острове преобладают разнообразные дерновые почвы, при широком распространении глеевых. Вместе с тем, здесь представлены совсем нехарактерные для подобных широт альфегумусовые почвы, формирующиеся обычно в условиях активных нисходящих потоков теплой влаги, обуславливающих быстрое и глубокое протяивание, фульватно-кальциевые дерновые криоаридные почвы и солончаки с хлоридно-сульфатным засолением, свойственным экстрааридным областям. Обращает на себя внимание также широкое распространение карбонатных почв, связанное с особенностями литологии острова. Наконец, напомним, что поверхностно-глеевые, криодерновые почвы и аротундровые солончаки были здесь впервые описаны для подзоны арктических тундр, а кроме того, выявлен самобытный, более нигде пока не известный тип криоземов карбонатных.

Что касается пространственной структуры почвенного покрова, то на острове Врангеля выявлены все три основных типа их пространственных комбинаций: *сочетания* — комбинации с регулярным чередованием крупных ареалов контрастно различающихся почв, обычно связанных с определенными элементами мезорельефа, *вариации*, к которым относятся описанные выше наноконплексы, — то же, но при малой контрастности и генетической связи компонентов, *мозаики* — контрастные комбинации со слабо выраженными (или отсутствующими) генетическими связями между компонентами, приуроченными к выходам разных пород, участкам с разной глубиной залегания вечной мерзлоты.

Кроме того, среди почвенных комбинаций различают простые, образованные *элементарными почвенными ареалами*⁴ (ЭПА), и сложные, образованные простыми комбинациями и отдельными ЭПА. На о-ве Врангеля повсеместно преобладают сложные комбинации. Наиболее типичны их варианты, в которых составляющие их простые комбинации представлены вариациями генетически близких (самостоятельных и производных) почв, образующихся вследствие дифференциации нанорельефа. Как правило, в подобных вариациях различают почвы основных, более или менее плоских поверхностей, тре-

⁴ По Фридланду (1972), элементарный почвенный ареал — это почва, относящаяся к какой-либо одной классификационной единице низшего ранга, занимающая пространство, со всех сторон ограниченное другими ЭПА или не почвенными образованиями.

щин-понижений и пятен. Эти наноконплексы образуют сочетания или мозаики с другими почвенными вариациями или гомогенными почвенными контурами.

Так, в среднем течении р. Мамонтовой широко распространены мозаики из эмбриоземов и наноконплексов криоземов карбонатных. На остепненных участках, на склонах южных экспозиций формируются мозаики из кислых эмбриоземов и наноконплексов криодерновых почв. По пологим склонам увалов и шлейфам распространены сочетания наноконплексов криоземов глееватых, криоземов поверхностно-глеевых и криоземов глеевых. Выражены также и мозаики засоленных почв, наноконплексов криодерновых почв и пятен торфо-перегнойных зоогенных почв.

В районе бух. Сомнительной на шлейфах гор преобладают сочетания наноконплексов криоземов аркто-тундровых и наноконплексов криоземов поверхностно-глеевых. В нижней части шлейфов и по наклонным участкам равнины распространены наноконплексы криоземов поверхностно-глеевых. Широко представлены и разнообразные мозаики — каменных россыпей и эмбриоземов, засоленных почв и каменистых пятен.

Обобщая результаты исследований на острове Врангеля, группа И.В. Игнатенко выделила основные особенности его почв и почвенного покрова, перечислением которых мы и закончим данный очерк:

1. На острове особо ярко выражена свойственная арктическим тундрам неоднородность почвенного покрова, обусловленная активным развитием процессов криогенного массообмена и пестротой почвообразующих пород, обеспечивающих почти повсеместное формирование почвенных наноконплексов и микромозаик.
2. Особенностью острова является отсутствие переувлажнения в большей части суглинистых почв, связанное с небольшим количеством осадков, широким распространением каменисто-мелкоземистых почвообразующих пород и сильным расчленением почвенной толщи морозобойными трещинами, что обеспечивает господство в деятельном слое окислительных процессов и слабое развитие процессов оглеения, имеющих место только при дополнительном притоке влаги.
3. Обилие выходов известняков и карбонатных песчаников обеспечивает необычайно широкое распространение карбонатных почв.
4. Следствием суровых климатических условий и краткости теплого периода является характерное для областей холодного климата, явное преобладание процессов физического дробления над биохимическим выветриванием почвенных минералов, что отражается в химизме почв и строении почвенных профилей.
5. От других районов арктических тундр почвы о. Врангеля отличаются существенно большей продвинутостью гумусообразования, что определяется преобладающей нейтральной реакцией среды, оптимальным увлажнением и большой зольностью островных растений.
6. Специфика острова — значительное распространение своеобразных дерновых почв, в развитии которых существенную роль играют процессы криогенного массообмена.
7. Чрезвычайно характерно также, связанное с активностью криогенных процессов, практически повсеместное распространение погребенной органики, присутствующей в профилях почти всех типов почв и нередко (на солифлюкционных склонах) представленной погребенным гумусовым горизонтом, вследствие чего профиль становится как бы симметричным, имеющим два гумусовых горизонта.

В общем, как и в ситуациях с другими компонентами природных комплексов, в почвенном покрове острова достаточно хорошо выражены все общие особенности, свойственные подзоне арктических тундр в целом, при достаточно высоком его своеобразии (вплоть до эндемизма отдельных типов почв), связанным с общими особенностями климата и неоднократно упоминаемым нами разнообразием природных условий.

БИОТА И НАСЕЛЕНИЕ ПРИБРЕЖНОЙ АКВАТОРИИ

Острова Врангеля и Геральд омываются водами двух морей, и наш рассказ был бы неполным без упоминания об организмах, населяющих морские акватории, и образующих ими группировки, разнообразие, распространение и происхождение которых подчиняется иным закономерностям, нежели наземные организмы.

Наиболее продуктивными зонами в океане являются зоны смешения различных водных масс, апвеллинга (подъема глубинных холодных вод), кромки плавучих льдов, т.е. те участки акватории, где имеет место обогащение (за счет привноса, обмена, освобождения) кислородом, минеральными веществами, частично структурированной водой (результат таяния льда) и так далее. Этим зонам свойственно активное развитие и высокая продуктивность фито- и зоопланктона, что влечет за собой повышенное обилие и разнообразие морских и связанных с морем позвоночных. Одним из таких районов и является акватория, окружающая о-ва Врангеля и Геральд, где, как мы помним, сталкиваются арктические и тихоокеанские водные массы и где в норме располагается граница плавучих льдов в летне-осенний период. Этим и обусловлено значительное богатство жизни данной акватории, в частности, обилие морских млекопитающих и существование крупнейших в Чукотском море гнездовых морских птиц.

Что касается непосредственно прилегающей к островам акваторий, то достаточно полно известна их фауна морских млекопитающих и птиц. Тогда как по собственно водным организмам мы располагаем преимущественно лишь самыми общими сведениями, помимо которых существуют очень немногочисленные данные исследований, проводившихся собственно у берегов острова Врангеля (Голиков и др., 1987). Тем не менее даже самые общие сведения говорят о том, что фауна Чукотского и восточной части Восточно-Сибирского моря имеет немало особенностей, отличающей их как от ближайших морей Лаптева и Бофорта, так и от Центрального Арктического бассейна. Главными причинами отличий служат (1) преимущественная мелководность (не более 100 м глубины), определяющая отсутствие комплекса глубоководных организмов, и (2) влияние «вливающихся» через Берингов пролив относительно теплых тихоокеанских водных масс, снижающих «суровость» этих морей и обеспечивающих возможность для проникновения сюда относительно теплолюбивых тихоокеанских форм. Вместе с тем, как и в случае с наземной биотой, преобладающими все равно остаются арктические черты, сближающие данные акватории со всеми остальными арктическими морями.

Донная фауна (бентос) рассматриваемого района включает более 700 видов, из которых большая часть приходится на долю микро- (организмы с размерами меньшими 0,1 мм) и мейобентоса (0,1—2 мм). Последние представлены в основном фораминиферами, нематодами, плоскими червями турбелляриями, низшими ракообразными (*Ostracoda* и др.). Из более крупных животных (макробентос) наиболее разнообразны полихеты (многощетинковые черви), мшанки, амфиподы, брюхоногие и двустворчатые моллюски. В проливе Лонга, в том числе и у берегов острова Врангеля, наиболее типичными представителями макробентоса являются различные ракообразные — бокоплавы (*Gammarus setosus*, *Weyprechtia pinguis*), морские тараканы (*Mesidothea entomon*), усоногие раки *Balanus* (отсутствующие западнее, в море Лаптевых), десятиногие раки *Hyas coarctatus* и др., асцидии *Molgula*, мшанки *Mucronella*, *Gemellaria loricata* и *Alcyonidium gelatinosum*, полихеты *Polynoidae*, моллюски *Lyocima fluctuosa*, *Macoma calcarea*, *Nucula tenuis*, голотурия *Myriotrochus rinkii*, морская звезда *Leptasterias polare* и так далее. Из растительных бентических макроформ (макрофитобентос) преобладают бурые водоросли *Laminaria* и менее

обильные *Chordaria*, а также багрянки (красные водоросли) — характерная для мелководий *Odonthalia dentata*, которая на глубине сменяется известковыми красными водорослями *Lithotamnion*.

Распределение разных видов макробентоса, их групп, общего видового богатства существенно варьирует в зависимости от характера донного грунта, глубины и других гидрологических условий. Определяющими чертами распределения бентоса являются (1) общее для всех широт большее богатство донной фауны на песчаных и илистых грунтах, чем на каменистых, (2) специфическая для приполярных районов крайняя бедность литорали, которая из-за «стирающего» воздействия многолетних плавучих льдов крайне бедна обитателями и, в частности, лишена sessильных (прикрепленных к субстрату форм), а также (3) повышенное видовое богатство и обогаченность относительно теплолюбивыми формами бентической флоры и фауны полуизолированных лагун, в которых сильнее прогрев воды и меньше сказывается воздействие льдов. Так, в лагуне Роджерс макробентический комплекс включает 64 вида, тогда как на близлежащих участках открытой акватории, в том же интервале глубин (до 25—30 м), встречено всего 45 видов (Голиков и др., 1987). Кстати, даже последняя цифра превышает значение, полученное для противоположного побережья пролива Лонга (район м. Шмидта), лежащего на 200 км южнее.

Комплексы макробентосных группировок, формирующихся вокруг о-ва Врангеля, весьма разнообразны, что связано с различиями профиля дна и слагающих его грунтов. Существующих данных крайне недостаточно для обзора разнообразия группировок макробентоса и их пространственного размещения, но кое-какие сведения можно привести по материалам Голикова с соавторами (1987).

Так, на пологом дне, сложенном песчаными грунтами, обследованном в районе м. Литке, была описана следующая последовательность группировок макробентоса, сменяющих друг друга с глубиной и дальностью от берега. На расстоянии до 13 м от берега, при глубине менее двух метров, т.е. в зоне подверженной воздействию льдов, преобладают неприкрепленные формы, преимущественно донные бокоплавы (*Amphipoda*). Далее, от 12 до 20 м, при глубине от 2 до 4 м, в составе макробентоса доминируют актинии *Anthopleura*. На глубинах от 4 до 6 м, простирающихся до 280 м от берега, распространены группировки бурых (*Laminaria solidungula*) и красных (*Odonthalia dentata*) водорослей, сменяющиеся при дальнейшем увеличении глубины водорослевыми комплексами с доминированием *Laminaria gurjanovae* и известковыми водорослями *Lithotamnion*.

На каменистых грунтах под м. Гавайи «амфиподовые» группировки распространены в полосе до 40 м от берега, на глубинах до 6 м, а далее сменяются сообществами с преобладанием усоногих раков *Balanus orenatus*, распространенными до глубины 10—12 м. На более значительном расстоянии от берега (12—13 км), в траверзе того же мыса, на уже преимущественно заиленных грунтах, на глубинах 12—16 м, доминируют асцидии *Molgula*, а глубже (до 25 м) — голотурии *Myriotrochus rinkii*.

На мелководьях бухты Роджерс, представляющей собой лагуну, отгороженную от моря песчано-галечниковой косой, распространены сообщества бурых водорослей *Laminaria gurjanovae* и *Chordaria*, а на глубинах 3—4 м, максимальных для бухты, — сообщества мшанок *Gemellata loricata* и *Alcyonidium gelatinosum*, с участием морской звезды *Leptasterias polare*. С морской стороны косы, до глубины 10 м, также выражена зона «амфиподовых» группировок, сменяющаяся сообществами с преобладанием двустворчатых моллюсков (*Lyocima fluctosa* и др.), распространенными до глубины 12—15 м. Глубже, до 18—25 м, преобладают асцидиевые группировки, аналогичные упомянутым выше, а еще глубже — сообщества мшанок *Gemellata loricata*, создающие фон на значительных пространствах моря.

В целом в макробентосе преобладают характерные для всех приполярных морей арктические и аркто-бореальные формы, наряду с которыми присутствуют и тихоокеанские, бореальные и бореально-арктические, ограниченные в своем распространении в Арктическом бассейне, как правило, лишь Чукотским морем. У берегов острова, где подобных форм существенно больше в лучше прогреваемых лагунах, типичный их представитель — брюхоногий моллюск *Boreoicingula martini*. Помимо этого, представлены и

некоторые виды атлантического происхождения, имеющие аркто-бореальное или полизональное распространение и также характерные для всего Арктического бассейна.

Любопытно, что многим обитателям морского дна свойственны особенности распределения в подводных ландшафтах разных широт, аналогичные таковым у наземных арктоальпийских и метаарктических видов. То есть с изменением широты, меняется диапазон населяемых ими глубин. Так, из широко распространенных форм, голотурии *Myriotrochus* и *Elpidia* в тропиках обитают на глубинах в несколько сотен метров, а в Арктике — в пределах первых десятков. Многие арктические виды, как, например, характерный для всех арктических морей брюхоногий моллюск *Lunatia pallida*, в пределах последних — типичные обитатели мелководий, а уже в бореальных широтах обитают на глубинах 2—3 км. То есть существуют совершенно четкие параллели в широтно-ландшафтном распределении наземных и морских донных организмов, во всяком случае, таковое подчиняется общим законам, включая «правило смены стадий».

Что касается мейобентоса, то основу всех его группировок составляют круглые черви (нематоды), простейшие (фораминиферы) и ракообразные отряда *Harpacticoidea*. При этом нематоды являются ведущей группой по биомассе, а фораминиферы — по численности. Второстепенное значение в населении имеют *Turbellaria* и *Ostracoda*. Мейобентические группировки развиты только там, где не сказывается механическое воздействие льдов, т.е. глубже собственно литорали. Максимальная их суммарная численность (более 2 млн. экз./м²) свойственна макробентосным группировкам, образуемым бурыми водорослями при обилии моллюска *Macoma calcarea*, минимальная (около 35 тыс. экз./м²) — в донных биоценозах с преобладанием актиний *Anthopleura*. В качестве особенности, свойственной арктическим водам, укажем на то, что холодолюбивые, в целом, фораминиферы составляют существенный компонент мейобентоса в прибрежных водах островов на глубинах менее 30 м. Тогда как в бореальных водах они становятся значимыми только глубже 50 м. Интересно также отметить, что на мейобентос приходится 98—99% плотности всего бентоса, но всего лишь от 2,3 до 9,2% его суммарной биомассы.

Зоопланктон Чукотского моря представлен главным образом ракообразными, простейшими и кишечнополостными. Вблизи берегов среди планктонных животных преобладают аппендикулярии, личинки десятиногих раков, полихеты, а также некоторые веслоногие рачки — *Limnocalanus grimaldii*, *Drepanopus bungii*. В открытом море наиболее многочисленны различные ракообразные и их личинки (главным образом *Calanoida* и *Copepoda*), а также щетинкочелюстные (*Chaetognatha*). Кроме того, в составе планктона регулярно встречаются крылоногие моллюски, гребневники и другие кишечнополостные. Наиболее типичные и массовые представители пелагической фауны — веслоногие рачки *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus elongatus* и очень мелкий *Acartia longiremis*. Заметная роль принадлежит и щетинкочелюстным, которых в Чукотском море насчитывается 10 видов. Эти представители самостоятельного, очень небольшого (всего 140 видов) типа животных являются постоянной и характернейшей составляющей планктона всех морей и океанов, в общей биомассе которого их доля составляет до 30 и более процентов.

Наряду с типично арктическими и аркто-бореальными формами, в том числе и облигатно связанными со льдами, в составе зоопланктона прилегающей к островам акватории многочисленны и тихоокеанские бореальные формы, которые могут здесь служить индикаторами тихоокеанских водных масс (Науменко, Джангильдин, 1987). Наиболее характерными представителями этой группы являются веслоногие рачки *Calanus cristatus*, *C. tonsus*, *C. plumphus*, *Eucalanus bungii* и другие, которые преобладают в южной и центральной части Чукотского моря, а севернее, западнее и восточнее замещаются арктическими формами — *Calanus arcticus*, *C. glacialis*, *C. finmarchicus* и так далее. Из десяти видов хетогнат (щетинкочелюстных) — пять обитают и в Беринговом море, а в Арктике,

помимо Чукотского, есть также в Восточно-Сибирском (*Parasagitta elegans*, *Euhronia hamata*, *Flaccisagitta maxima* и др.). Остальные пять видов (*Sagitta glacialis*, *Euhronia borealis*, *Parasagitta arctica* и др.) — арктические, распространенные по всему Арктическому бассейну и в северной Атлантике, но отсутствующие к югу от Берингова пролива.

Около половины суммарной биомассы планктона, окружающей острова акватории, приходится на щетинкочелюстных, а следующей по значимости группой являются ракообразные, причем на глубинах до 10 м большая часть их биомассы приходится преимущественно на *Pseudocalanus elongatus*, *Acartia longiremis* и бокоплавов (*Amphipoda*), а глубже (до 22 м) — на *Copepoda*, *Pseudocalanus elongatus* и *Calanus glacialis* (Павштик, 1987). Данные планктонные группировки хорошо отличаются от свойственных Центральному Арктическому бассейну, характеризующихся абсолютным доминированием трех видов *Calanoida* — *Calanus hyperboreus*, *Metridia longa* и *Microcalanus pygmaeus*.

В фитопланктоне Чукотского моря, как и везде в Арктике, ведущая роль принадлежит диатомовым водорослям, к которым принадлежит 119 из 225 известных для него видов (Окологков, 1987). Второе место занимают динофитовые (*Dynophyta*), представленные 91 видом, а видовое богатство остальных отделов незначительно: 8 видов желто-зеленых (*Chrysophyta*), 3 вида зеленых (*Chlorophyta*) и так далее. По данным исследований Ю.Б. Окологкова (1987), планктонная флора Чукотского моря является типично морской — более 95% всех видов принадлежит к морским и солоноватоводно-морским формам, хотя наряду с этим единичными видами (по 2—3) представлены солоноватоводные, пресноводно-солоноватоводные и даже пресноводные формы.

В составе фитопланктона преобладают аркто-бореальные и космополитные виды. Представлены также тропическо-аркто-бореальные и биполярные. Особенностью же является довольно высокий удельный вес (около 17%) тропическо-бореальных и тропических видов (в основном, диатомовых), являющихся индикаторами поступающих через Берингов пролив тихоокеанских вод и не встречающихся за пределами их влияния. Расчеты коэффициентов сходства показали, что по видовому составу планктонная флора Чукотского моря наиболее близка к берингоморской, хотя не намного меньше и ее близость к таковой Карского моря (при этом коэффициенты сходства между флорами названных морей существенно превышают таковые между каждой из них и флорой Центрального Арктического бассейна).

Отличие от основного компонента зоопланктона — ракообразных, для которых характерны сезонные изменения возрастного состава популяций одних и тех же видов, планктонные водоросли претерпевают существенные изменения видового состава. Так, весной, по числу клеток, преобладают аркто-бореальные спорообразующие диатомовые, летом — тропически-аркто-бореальные спорообразующие диатомовые, осенью — диатомовые и динофитовые, для которых не известно образование покоящихся спор.

Отмечены также и межгодовые различия в составе фитопланктона — в «теплые» (по температуре воды в августе) годы видов больше, чем в «холодные», причем наиболее существенные изменения видового состава связаны с флуктуациями Берингоморского течения. Интересно также, что в период 1983—85 гг. общее число тропическо-бореальных видов планктонных водорослей и их количество оказались более высокими, чем в период 1932—35 гг., что, по мнению Ю.Б. Окологкова, свидетельствует о более выраженном потеплении в 80-е годы по сравнению с 30-ми (напомним, что 80-е и особенно 1983, по сравнению с поздними 70-ми и 90-ми, годы достаточно холодные, характеризующиеся тяжелой ледовой обстановкой).

Специфичным для приполярных районов, как арктических, так и антарктических, является существование более или менее специализированного криофильно-пелагического комплекса, населяющего нижнюю поверхность льда. Эти организмы как бы сочетают

в себе черты как бентоса, так и планктона, населяя пелагиаль, но не толщу воды, а поверхность льда. Из растений характерный пример дает диатомовая водоросль *Melosira arctica*, образующая прикрепленные к нижней поверхности льда колонии в виде длинных шлейфов. Среди подобных криофильных животных (всего их известно около 50 видов, преимущественно ракообразных, главным образом *Amphipoda*) выделяют две группы — виды, облигатно связанные с поверхностью льдов на протяжении всего года, представленные здесь всеми стадиями развития и отсутствующие в планктоне, а также виды, являющиеся обитателями нижней поверхности льдов лишь на протяжении определенных периодов года (Мельников, 1980; Мельников, Куликов, 1980)¹.

Характерным представителем первой группы является бокоплав *Gammarus wilkitzkii*, распространенный по всему Арктическому бассейну и везде, на всех стадиях своего развития, связанный исключительно с нижней поверхностью льдов. Строго говоря, будучи связанным не с прилегающим к поверхности льдов слоем воды, а непосредственно с этой поверхностью, он ведет эпибентический образ жизни, представляя так называемый «анакатобентос» — «бентос, ходящий вверх ногами». Самый массовый представитель второй группы — также относящийся к бокоплавам — *Apherusa glacialis*. Эти рачки многочисленны на нижней поверхности льда лишь в светлое время года, когда они откармливаются и растут, а в темное — опускаются на глубину, где происходит их размножение. Летом на поверхности льда отсутствуют их половозрелые особи, а представлена только молодежь. Оба эти вида обычны в прибрежных водах острова Врангеля, где они почти не встречаются совместно. *Apherusa glacialis* населяет нижнюю поверхность только молодых и однолетних, а *Gammarus wilkitzkii* — многолетних льдов (Голиков и др., 1987). Это может быть в связи с различиями нижней поверхности относительно молодых и старых льдов (у первых она более или менее ровная, у вторых весьма «пересеченная», сильно пористая) и связанной с этим спецификой их растительного и животного населения, составляющего кормовую базу этих двух видов бокоплавов. Сами же криофильные ракообразные имеют огромное значение в качестве кормовых объектов для типичных арктических пелагических рыб — сайки и ледяной трески. Благодаря криофилам эти рыбы распространены подо льдами по всему Арктическому бассейну в течение всего года, в том числе и зимой, когда планктонные рачки уходят на глубину.

Виды описанного криофильного комплекса формируют у нижней поверхности льдов весьма своеобразные амфиподово-диатомовые криопелагические биоценозы (Мельников, 1987), характерные для всего Арктического бассейна, а также имеющие прямых аналогов в ледовых водах антарктических широт.

Основными компонентами этих биоценозов являются диатомовые водоросли, представленные двумя основными жизненными формами — прикрепленными колониями в виде длинных шлейфов (*Melosira arctica*) и сгустками планктонных форм (*Fragilaria*, *Nitzszenia*, *Gomphonema* и другие), кормящиеся на них амфиподы (*Gammarus wilkitzkii*, *G. setosus*, *Mysis polaris*, *Apherusa glacialis*) и потребляющие их ледовые формы рыб — сайка и черная треска. Помимо этих основных компонентов, у нижней поверхности льда концентрируются многочисленные простейшие (фораминиферы), нематоды, многощетинковые черви, хетогнаты (щетинкочелюстные), мелкие ракообразные — копеподы.

Для верхней снежно-ледяной поверхности морских льдов характерны уже упоминавшиеся нами сообщества криопланктона, сформированные тремя группами так называемой «снежной флоры», развивающейся в трещинах и кавернах ледовой поверхности и образующей характерные для арктических морей комплексы красного (*Chlamidomonas nivalis* и другие), фиолетового (*Pleurococcus vulgaris*, *Trochiscia americana*) и розового (*Crycystis brevispina*, *Groenlandiella nivalis*) «снега». Помимо этого, в талой воде снежниц развиваются *Anglonema nordenskjoldi*, придающие поверхности льда зеленую окраску. Отличием этой «ледовой растительности» от собственно фитопланктона является то, что сформирована она преимущественно зелеными водорослями *Chlorophyta*.

¹ Указанные авторы именуют эти два комплекса автохтонным и аллохтонным, что кажется нам не совсем корректным, так как эти термины имеют географо-генетический, а не экологический, как в данном случае, смысл.

Не является безжизненной и толща плавучих льдов. В их многочисленных порах, канальцах также обитают одноклеточные зеленые водоросли и простейшие (жгутиконосцы и амёбы). В этих комплексах выражена и определенная вертикальная стратификация (ярусность) — из зеленых водорослей ближе всего к верхней поверхности обитают *Chlorella*, несколько глубже *Chlamidomonas slowiaе* и *Ch. slobosa*, а в наиболее глубоких слоях — *Chlorormidium subtilе*. Снизу в толщу льда проникают и диатомовые водоросли из числа обитателей нижней поверхности льда, поднимающиеся вверх за счет постепенного нарастания льда снизу и его таяния сверху.

Обратимся к фауне и населению позвоночных животных прибрежной акватории островов.

Что касается рыб, то непосредственно у островов специальных ихтиологических исследований фактически не проводилось. Всего же для Чукотского моря известно 37 видов рыб, в том числе 9 видов бычков, 7 — лососевых, 5 — бельдюговых, 4 — камбаловых. Специфической особенностью Чукотского моря, отличающей его от более северных, западных и восточных акваторий, является присутствие бореальных форм рыб, таких как благородные лососи (*Oncorhynchus*) и гольцы *Salvelinus*. В основном они держатся в районе Берингова пролива и вдоль берегов, но достигают и острова Врангеля, где наряду с арктическим гольцом (*Salvelinus alpinus*), отмечались также горбуша и кета. Из арктических и аркто-бореальных, широко распространенных по всему Арктическому бассейну, видов у берегов острова и в его лагунах, помимо нескольких видов бычков и изредка попадающейся мойвы и наваги, наиболее обычна полярная тресочка — сайка (*Boreogadus saica*) — самый типичный и многочисленный представитель арктической ихтиофауны.

Сайка относится к особой экологической группе криопелагических рыб, активно плавающих в толще воды, но в своем жизненном цикле более или менее тесно связанные с припайными или дрейфующими, в том числе и паковыми льдами. Вторым видом этой группы в Арктике является черная или ледяная треска (*Arctogadus glacialis*), которая отмечалась севернее о-ва Врангеля, но в его прибрежных водах достоверно пока не найдена. В Антарктике данная группа представлена несколькими видами нототениевых. Все эти виды часто держатся у нижней поверхности льда, где находят убежище от многочисленных врагов (тюленей, птиц и так далее), прячась в разнообразных углублениях, кавернах, а также питаются криофильными ракообразными.

Несмотря на распространение по всему Арктическому бассейну, наиболее крупные скопления сайки образует в южной части бассейна, в районах полярных фронтов, образующихся в результате активных горизонтальных и вертикальных перемещений разнородных водных масс холодных и водных течений. На таких участках происходит обогащение водной толщи биогенными солями, на их базе развивается богатый фито- и зоопланктон, составляющий основу питания сайки. При этом области полярных фронтов являются не только акваториями откорма, но и районами размножения этого вида (Боркин и др., 1987).

На протяжении года обоим видам криопелагических рыб свойственны миграции, связанные с особенностями распределения зоопланктона — главным образом, с одновременностью прохождения им разных стадий развития в разных областях Арктического бассейна (Павшикс, 1987), притом, однако, что, благодаря комплексу криофильных ракообразных (см. выше), они в течение всего года встречаются по всему Арктическому бассейну. Так, у берегов острова Врангеля сайка обычна круглый год, а особо крупные ее скопления отмечаются в весенний (начало разрушения ледового покрова) и осенний (перед замерзанием моря) периоды, когда огромные ее косяки нередко заходят и в лагуны, обуславливая образование концентраций самых разных видов птиц и морских млекопитающих.

Как мы уже знаем, на островах Врангеля и Геральд гнездится семь видов собственно морских птиц. Наиболее многочисленные моевка (*Rissa tridactyla*), полярный чистик (*Cephus grylle*) и толстоклювая кайра (*Uria lomvia*) представляют аркто-бореальные компоненты морской авифауны, одинаково характерные для всего Арктического бассейна и для бореальных широт Атлантического и Тихого океанов. Сравнительно малочисленная и гнездящаяся только на о-ве Геральд тонкоклювая кайра (*Uria aalge*) не столь «арктична» как толстоклювая и в большинстве районов Арктического бассейна, за исключением приатлантического сектора, отсутствует, будучи наиболее многочисленной в боре-

альных широтах. Собственно бореально-пацифический комплекс представлен на островах беринговым бакланом (*Phalacrocorax pelagicus*), ипаткой (*Fratricula corniculata*) и топорком (*Lunda cirrhata*), отсутствующим еще где-либо в Арктическом бассейне, помимо Чукотского моря, для которых острова Врангеля и Геральд — самая северная точка ареала. Пацифические (тихоокеанские) бореальные связи морской авифауны района островов выражаются и в регулярных встречах у их берегов тонкоклювого буревестника (*Puffinus tenuirostris*), конюги-крошки (*Aethia pusilla*), а также включенного в Красную книгу короткоклювого пыхика (*Brachyramphus brevirostris*).

На основной части своего ареала короткоклювые пыхики гнездятся в горах и разного рода возвышенностях, часто довольно далеко от моря, как это свойственно целому ряду близких ему, наиболее примитивных видов чистиковых птиц. Несколько наблюдений мелких чистиковых птиц в горах острова Врангеля, на расстоянии до 15 км от берега моря, в сочетании с регулярной встречаемостью короткоклювого пыхика у берегов острова в позднелетне-осеннее время, позволяют говорить о возможности гнездования на острове этого редкого вида. К этому можно добавить, что при обследовании арктического побережья Чукотки А.В. Кондратьевым (1986) короткоклювые пыхики встречались преимущественно на сравнительно небольшом отрезке побережья, от м. Биллинга до м. Шмидта, т.е. в проливе Лонга, прямо «напротив» острова Врангеля.

Морские птицы появляются у берегов островов в конце апреля (чистики) и лишь эпизодически до вскрытия моря — на скалах, проводя большую часть времени на ближайших разводьях, которые иногда расположены на расстоянии более 100 км от островов, откуда они могут не возвращаться по нескольку дней. В гнездовое время чистики, бакланы и ипатки кормятся обычно в непосредственной близости от гнездовий, а облигатно-колониальные кайры и моевки совершают довольно дальние полеты за кормом, «осваивая» всю прибрежную акваторию. Область их кормежки, вместе с не гнездящимися особями, охватывает острова кольцом шириной в десятки километров. Конкретное же их распределение варьирует в зависимости от постоянно меняющегося распределения кормовых объектов и столь же изменчивой ледовой обстановки. В годы с особо тяжелыми ледовыми условиями и в гнездовой период птицы иногда вынуждены летать за кормом на расстояния, превышающие сотню километров.

В осеннее время птичье население акватории обогащается за счет поморников, бургомистров, вилохвостых чаек, связанных с сушей в период размножения, но проводящих в море все внегнездовое время. Позже к ним добавляются иногда весьма многочисленные розовые и белые чайки, мигрирующие вдоль берегов острова к районам зимовок в северной Пацифике. Существенно меньшую роль играют появляющиеся здесь в осеннее время «визитеры» из южной части Чукотского и Берингова морей — конюга-крошка, глупыш, тонкоклювый буревестник, встречающиеся нерегулярно и в очень малом обилии.

В фауне морских млекопитающих Чукотского моря выделяются две составляющие — арктические и аркто-бореальные виды, характерные для всего Арктического бассейна (морской заяц или лахтак и кольчатая нерпа — из ластоногих, белуха и гренландский кит — из китообразных, а также белый медведь), и виды, заходящие в Чукотское море из Тихого океана — финвал, сейвал, горбач, синий и серый киты, а также обыкновенный (ларга) и полосатый (крылатка) тюлени. В некотором роде промежуточное положение занимает тихоокеанский морж, который, с одной стороны, «вполне арктический» зверь, а с другой — имеет вполне определенные северопацифические связи. Непосредственно у берегов острова из морских млекопитающих наиболее обычны и многочисленны обитающая здесь круглый год кольчатая нерпа (акиба) и появляющиеся в летне-осенний период лахтак, морж, а также предпочитающий прибрежные мелководья серый кит. Регулярно наблюдаются группы и стада белух; известны от-

дельные встречи преимущественно пелагических финвала, гренландского кита, касатки, полосатого тюленя, а также горбача. Круглый год встречается в море и на побережье белый медведь.

На протяжении большей части года, со времени замерзания моря до появления первых разводий, прибрежные воды острова, помимо белого медведя, населяет лишь кольчатая нерпа (*Phoca hispida*). В отличие от других ластоногих, лахтака и моржа, в массе мигрирующих на зимний период в более южные районы, а если и зимующих в Арктике, то в очень небольшом количестве, в стационарной полынье к северу от острова, кольчатая нерпа проводит все зиму у берегов острова, в зоне припайного льда, где и происходит ее размножение.

В зимний период каждая нерпа имеет определенный участок обитания, в пределах которого в течение всей зимы поддерживает несколько дыхательных лунок, регулярно обгрызая свежобразующийся лед. Зависимость от подобных лунок и определяет предельную оседлость, привязанность к ограниченному участку. Размножение этого вида в столь высоких широтах становится возможным благодаря тому, что щенки этого тюленя рождаются не на голом льду, а в устраиваемых нерпами убежищах (берложках), представляющих собой нечто среднее между берлогой белого медведя и бобровой хаткой. Как правило, это полость под снегом в полосе торосов, где образуются мощные снежные надувы, в которую ведет лунка из-под льда. Подобные хатки активно разыскиваются белыми медведями, проламывающими их кровлю мощными ударами передних лап и одновременно убивающими бельков.

В общем, если говорить о населении морских млекопитающих прибрежной акватории островов, то оно имеет два состояния. В период, когда море находится подо льдом, оно относительно стабильно и состоит фактически из двух видов — кольчатой нерпы и тесно с ней связанного белого медведя. Численность нерпы у берегов острова довольно высока и в период весенней линьки, когда они большую часть времени проводят на припайном льду. На некоторых участках, где особо широка припайная полоса, постоянно можно видеть несколько десятков, а то и несколько сотен зверей.

С началом разрушения ледового покрова у островов появляются лахтак (морской заяц), затем моржи² и, как правило, несколько позже серый кит, а в осеннее время и белуха. Прочие, пелагические, киты в прибрежной акватории, как правило, не встречаются, названные выше тюлени, помимо нерпы и лахтака, известны по единичным встречам и не являются хоть сколько-нибудь значимым компонентом населения. Весь этот период, от разрушения до становления ледового покрова, отличается постоянными изменениями обилия, распределения и состава морских млекопитающих, в зависимости, главным образом, от ледовой обстановки. Кроме того, в разные сезоны, различающиеся ледовой ситуацией, обстановка может быть существенно различной. Подробнее с этими явлениями мы познакомимся позже, на примере популяций отдельных видов.

В общем, при явной неполноте изученности как многих основных составляющих морской биоты, так и образуемых ими комплексов в составе органического мира прибрежной акватории района островов Врангеля и Геральд, как и в наземных флоре и фауне, прослеживаются все наиболее характерные черты, свойственные другим окраинным (шельфовым) морям Арктики. Однако достаточно явственными и отличия от морей Лаптевых, Бофорта, Карского, а также Центрального Арктического бассейна, т.е. областей не подверженных отепляющему влиянию атлантических вод, выражающиеся в свойственной самым разным группам организмов обогатенности тихоокеанскими, преимущественно бореальными и бореально-арктическими, элементами. Общий же арктический характер рассматриваемой биоты проявляется, в частности, в наличии ряда высокоарктических элементов и достаточно полного комплекса криофильных арктических форм.

² Отдельные моржи неоднократно отмечались в районе о-ва Врангеля в марте-апреле на крупных сохраняющихся всю зиму полыньях, в которых они, очевидно, могут перезимовывать.

ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ ВО ВРЕМЕНИ, В ПРОСТРАНСТВЕ И ИЗНУТРИ

Популяции многих арктических растений и животных нередко характеризуются специфическими особенностями, гораздо реже встречающимися или не столь ярко выраженными в более южных широтах. Таковы, например, широко известные резкие межгодовые флуктуации численности, связанные с нестабильностью погодных условий или кормовой базы, или же циклические ее изменения, природа которых до сих пор остается неразгаданной (знаменитые «лемминговые циклы»). В некоторых группах животных удивительно высоко (при сравнительно малом видовом богатстве) разнообразие социальной организации. Среди арктических птиц повышена доля колониальных видов, к которым относятся не только морские, здесь встречаются типы колоний, присущие только приполярным областям. Все эти особенности, свойственные большинству арктических территорий, хорошо представлены и на островах Врангеля и Геральд. Кроме того, следствием их географического положения является то, что для ряда видов их территория — это часть ареала единых трансберингийских популяций, охватывающих Чукотку и Аляску. Для некоторых региональных популяций, в том числе редких и охраняемых видов животных, острова имеют исключительное значение, будучи основным районом их размножения (белый медведь) или летнего нагула (морж). Наконец, некоторым островным популяциям свойственны весьма интересные и достаточно уникальные особенности, как, например, в ситуации с белым гусем, который, как оказалось, представлен на о-ве Врангеля двумя популяциями. Помимо этого, на острове существуют популяции двух интродуцированных видов копытных, состояние и динамика которых также представляет несомненный интерес. Все названные, а также некоторые иные случаи, в том числе и не специфичные для Арктики, но демонстрирующие значимые общие закономерности пространственно-временной организации популяции, мы и рассмотрим ниже на примерах наиболее интересных и важных видов острова.

Белый медведь и черная казарка: единые трансберингийские популяции

Между двумя упомянутыми в заголовке раздела видами, казалось бы, нет практически ничего общего (включая присутствующую в их названиях характеристику окраски), кроме того, что оба — типичные представители фауны высоких широт. Однако объединяет их также и то, что и тот и другой представлены в Берингийском секторе едиными евразийско-американскими (чукотско-алаяскими) популяциями, внутри ареала которых происходит постоянный обмен особями. Кроме того, оба вида относятся к категории редких и особо охраняемых, и указанные географические связи их популяций определяют специфику мер их охраны и слежения за их состоянием. Ясно, что как бы ни охранялся вид на острове Врангеля, нам не удастся контролировать его состояние, не зная и не регулируя ситуацию на всей территории его популяции в регионе.

Белый медведь — привычный символ Арктики, первое, что приходит на ум при упоминании арктических островов, льдов Северного Ледовитого океана. Белый медведь — животное типично морское, большую часть своей жизни он проводит во льдах, стараясь держаться поближе к крупным разводьям, кромке ледовых массивов, т.е. там, где наиболее велика вероятность добычи его основной пищи — тюленей. Суша же ему нужна глав-

ным образом для размножения¹, точнее для устройства родовых берлог, в которых самки рожают и выкармливают детенышей до возраста 3—4 месяцев.

Связь с сушей в течение «берложного периода» обусловлена тем, что льды крайне ненадежны для устройства берлог — всегда существует опасность того, что льдина будет взломана, через берлогу пройдет трещина, под напором льдов обрушится гряда торосов и так далее. То, что это является главной причиной преимущественного устройства берлог на суше, подтверждается ситуацией в море Бофорта. Это самая гидрологически спокойная часть Северного Ледовитого океана, обладающая почти замкнутой кольцевой системой течений и отличающаяся очень стабильным прочным ледовым покровом. Именно здесь значительная, а иногда и большая часть самок белого медведя устраивает берлоги не на суше, а во льдах, что в других районах Арктики может быть лишь исключением. Более обычными во льдах могут быть временные берлоги, устраиваемые самцами и не размножающимися самками и использующиеся на протяжении нескольких дней.

Долгое время считалось, что, будучи одиночным номадным («бродячим») видом, белые медведи перемещаются в Арктике самым широким образом, в том числе и пересекая Северный Ледовитый океан из Евразии в Америку и обратно. Со временем, однако, были обнаружены некоторые морфологические (в размерах и пропорциях черепа) и геохимические (содержание разных элементов в волосах и зубах) различия между особями из разных районов Арктики, что дало основание говорить о существовании более или менее изолированных популяций этого вида в Арктическом бассейне. С помощью различных способов мечения, при решающем значении спутниковой телеметрии, эти предположения были подтверждены, и к настоящему времени, по картинкам регулярных перемещений самок, более или менее точно определены границы этих региональных популяций, которых оказалось немало, особенно в Канадском секторе Арктики (рис. 92)².

Работы по мечению белых медведей Берингийского сектора радиоошейниками были начаты в 80-х годах на Аляске, на ее западном и северном побережьях. Уже первые их результаты показали, что медведи, помеченные в море Бофорта, крайне редко заходят к западу от м. Барроу, тогда как особи из Берингова и Чукотского морей, лишь случайно и на короткие промежутки времени оказываются к востоку от меридиана этого мыса. Таким образом была «нащупана» восточная граница популяции, которую сейчас принято называть «чукотско-алаянской». Кроме того, было установлено, что многие самки, помеченные на Западной Аляски, достигают о-вов Врангеля и Геральд, где залегают в берлоги (это определялось по неизменному в течение берложного периода положению особи). В конце 80-х годов был начат российско-американский проект по изучению миграций самок белого медведя, размножающихся на о-вах Врангеля и Геральд, который

¹ Как известно, медведи нередко посещают побережье в целях поиска корма, что особо характерно для периодов, когда добыча тюленей по тем или иным причинам, например из-за отсутствия льда, затруднена. На берегу они подбирают разнообразные морские выбросы, регулярно заходят и в населенные пункты, где пытаются поживиться на помойках, складах. Кормление морскими выбросами на побережье особо характерно для белых медведей залива Джеймс, на юге Гудзонова залива, где они живут в отличающихся от остальных популяций условиях и сами имеют множество нетипичных для вида черт экологии, как-то: устройство берлог под корнями деревьев и так далее.

² Процедура спутниковой телеметрии заключается в приеме спутником системы Argos сигналов, передаваемых передатчиками, смонтированными в ошейники, одеваемые медведям при обездвигивании. Получаемая со спутников информация включает географические координаты, температуру среды и некоторые иные параметры. Передатчик работает от нескольких месяцев до 1,5 лет, но кроме него на том же ошейнике монтируется и второй, сигналы которого принимаются переносным приемником, который можно брать с собой на самолет, судно. Это обеспечивает возможность поиска животных с отработавшими спутниковыми передатчиками для их замены. Морфологические отличия самок от самок (большой объем шеи по отношению к размерам головы) не позволяет закреплять на них радиоошейники, поэтому практически все телеметрические данные относятся к самкам. Для самцов же в последнее время разработана технология имплантации передатчиков нового поколения, имеющих меньшие размеры.

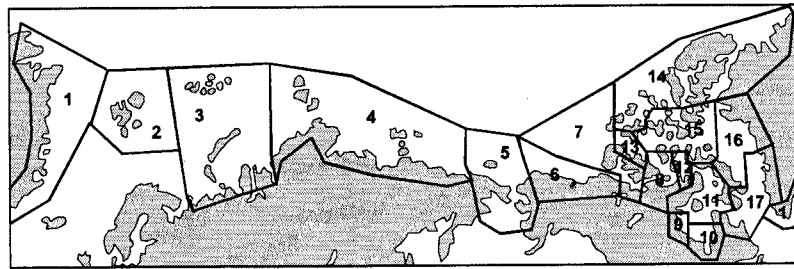


Рис. 92. Примерные границы региональных популяций белых медведей: 1 — Восточно-Гренландская, 2 — Шпицбергенская, 3 — Земли Франца-Иосифа — Новой Земли, 4 — Лаптевская, 5 — Чукотская (Чукотско-Аляскинская), 6 — юга моря Бофорта, 7 — севера моря Бофорта, 8 — канала МакКлинток, 9 — запада Гудзонова залива, 10 — востока Гудзонова залива, 11 — бассейна Фокс, 12 — залива Бутия, 13 — пролива Мелвилл, 14 — Земли Пири и северных о-вов Королевы Елизаветы, 15 — пролива Ланкастер, 16 — севера Баффинова залива, 17 — юга Баффинова залива

осуществлялся в течение 5 лет. Его результаты, в общем и целом, подтвердили намечавшиеся выводы. Ни одна из помеченных на о-вах Врангеля и Геральд самок (а всего их было около 100) на протяжении последующего года наблюдений не покидала на значительный срок, региона, ограниченного меридианами мыса Барроу, на востоке, и устья р. Колымы, на западе (рис. 92), каковые ныне и принимаются за границы чукотско-алаяскинской популяции.

Спутниковая телеметрия позволила и более точно представить картину сезонных миграций этого вида в рассматриваемом регионе. В зимний период размножающиеся самки находятся в берлогах, сконцентрированных, в основном, на о-вах Врангеля и Геральд, а также вдоль арктического побережья Чукотки, являющихся районом размножения данной популяции. Не размножающиеся особи рассеяны во льдах южной части акватории Чукотского моря и на севере акватории Берингова моря, где они заходят к югу от острова Святого Лаврентия. В марте-апреле к ним присоединяются покинувшие берлоги самки с сеголетками, устремляющиеся к этим наиболее кормным районам. По мере разрушения ледового покрова, медведи постепенно смещаются в северном и северо-

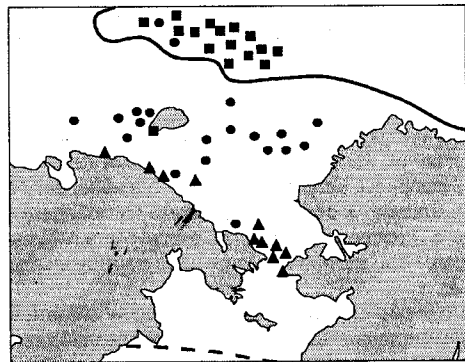


Рис. 93. Распределение меченых на о-ве Врангеля весной 1990 г. самок белого медведя, в июне 1990 г. (кружки), сентябре 1990 г. (квадратики) и январе 1991 г. (треугольники).

Пунктирная линия — южная граница льдов в июне и январе, сплошная линия — южная граница льдов в сентябре-октябре

западном направлениях, проникая в северную часть Чукотского и на запад Восточно-Сибирского морей. В осенний период, на который приходится минимум ледовитости, их распределение полностью зависит от паковых льдов. Так, в годы, когда кромка льдов оказывается особо далеко на севере, как, например, в 1990 г., когда она располагалась в 200 км к северу от о-ва Врангеля, большая часть медведей оказывается сконцентрированной вдоль нее (рис. 93). Для подобных лет также характерно, что часть медведей «застревает» на берегах Чукотки и о-ве Врангеля, не успевая за льдами, и остается здесь до их возвращения или замерзания моря, ведя «литоральный» образ жизни. С замерзанием моря и продвижением льдов на юг постепенно восстанавливается картина зимнего распределения. При этом беременные сам-

ки остаются на островах или на чукотском побережье, куда прибывают в октябре-ноябре или раньше и где устраивают родовые берлоги.

В целом пространственно-временная структура чукотско-алаяскинской популяции выглядит следующим образом. Выделяется область размножения (сосредоточения берлог), приуроченная к арктическому побережью Чукотки и островам Врангеля и Геральд, которые, несомненно, являются ее ядром (см. ниже)³; область летне-осенних кочевков, охватывающая акватории Чукотского и, частично, Восточно-Сибирского морей; область зимних концентраций, приуроченная к примыкающим к Берингову проливу районам, изобилующим и в это время крупными полыньями и разводьями. В результате представители популяции, почти полностью размножающейся на Чукотке, значительный период времени проводят у берегов Аляски, где на них местным населением ведется традиционная охота, разрешенная законом Соединенных Штатов. Это, разумеется, не может не создавать определенных проблем в охране данной популяции, которые могут быть решены только международными усилиями.

Обитающая на острове Врангеля черная казарка относится к форме *Branta nigricans*, населяющей тундры Северо-Востока Азии и запада Северной Америки и называемой тихоокеанской черной казаркой или американской казаркой, в отличие от атлантической черной казарки (*Branta bernicla*), ареал которой охватывает прочие районы⁴. Обе формы черной казарки в совокупности представляют собой типично арктический (эварктический) таксон, циркумполярно распространенный, с оптимумом ареала в северной половине тундровой подзоны, проникающий до самых северных границ арктических тундр и даже в пределы полярнопустынной зоны. Последнее, однако, в основном относится к казаркам, населяющим приатлантические и центральносибирские районы. Берингийская же популяция отличается более южным характером распространения, и основная часть гнездящихся птиц сконцентрирована в южных тундрах.

Основная область размножения берингийских черных казарок — дельта Юкона и Кускоквима на Аляске (рис. 94), где они гнездятся довольно крупными колониями в низменной прибрежной полосе заболоченных приморских тундр и где сосредоточена большая часть (около 80%) размножающихся птиц региона. Крупные колонии этого вида известны также для прибрежных тундр западного побережья Аляски, к югу от устья р. Анадырь и Анадырского лимана, лежащих прямо «напротив» дельты Юкона-Кускоквима, и для дельты Юкон (рис. 94). Помимо этого, черные казарки

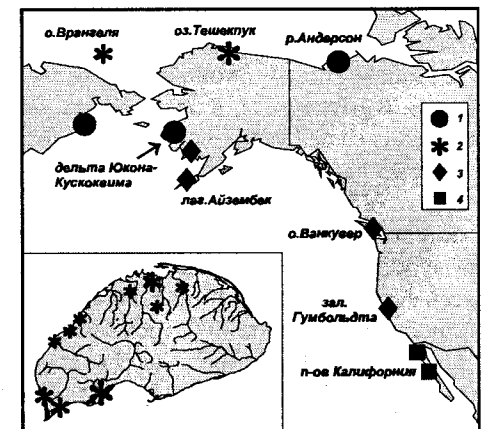


Рис. 94. Основные районы гнездования (1), линных концентраций (2), концентраций на осеннем пролете (3) и зимовки (4) тихоокеанской черной казарки.

На врезке показаны основные места скопления линных казарок на о-ве Врангеля (размеры значков пропорциональны максимальной численности птиц)

³ На Западном побережье Аляски родовые берлоги представляют собой крайнюю редкость, что связано с довольно высокой плотностью эскимосского населения, которому здесь разрешена охота на этот вид. Последнее, по словам американских специалистов, приводит к тому, что обитатели всех обнаруженных местным населением берлог отстреливаются.

⁴ Как мы уже упоминали, согласно Л.С. Степаняну (1983), эти две формы черной казарки являются полувидами, составляющими в совокупности категорию *superspecies* (надвид), т.е. они еще не достигли полной видовой самостоятельности, хотя уже и представляют собой нечто большее, чем подвид.

гнездятся фактически по всему побережью как Чукотки, включая остров Врангеля, так и Аляски. Но более нигде их численность, в последние десятилетия, не бывает значительной. Так, для Чукотки, помимо названных районов, нигде более не известны случаи гнездования более чем нескольких десятков пар в одном районе. То же свойственно и острову Врангеля, где вид к тому же гнездится далеко не ежегодно.

Успешно отгнездившиеся казарки линяют вместе со своими выводками поблизости от мест гнездования, а вот птицы, потерявшие свои кладки по тем или иным причинам, а также молодые не размножающиеся особи концентрируются на линьку в районах, которые могут быть существенно удалены от мест гнездования. Крупнейший подобный район расположен на северном побережье Аляски, к востоку от м. Барроу, в окрестностях озера Тешекпук. Остров Врангеля занимает второе место по численности линяющих молодых и неудачно гнездившихся казарок⁵, из всех известных мест их концентрации. Ежегодно здесь насчитывается от 3—4 до 8—12 тыс. особей.

На протяжении последних 20 лет на зимовках этого вида и в главном районе гнездования популяции прослеживалась устойчивая тенденция к снижению ее общей численности, что давно уже вызвало озабоченность специалистов и привело к интенсификации исследований экологии и миграций черных казарок в Берингской области с использованием их массового мечения, в том числе (в последние годы) и радиоошейниками. Мечение птиц проводилось по всему региону — в разных районах Аляски, на западе Канады, а также на острове Врангеля.

Основой единства популяции казарок всего этого региона является то, что все они зимуют в одном довольно ограниченном районе, на лагунах западного побережья полуострова Калифорния, в Мексике (рис. 94). По дороге же к местам зимовок практически все птицы, населяющие регион, останавливаются в одном и том же месте — на лагуне Айзембек, вблизи оконечности п-ова Аляска, где задерживаются на срок до месяца и более. В результате, в октябре, на этой лагуне создаются совершенно уникальные для исследователей условия — возможность наблюдать всю популяцию целиком. Подобные избирательности и постоянство на миграционных путях и районах зимовок объясняются тем, что в этот период черные казарки трофически связаны в основном с морской травой зостерой, обильные заросли которой присутствуют отнюдь не в каждой лагуне. Так, на полуострове Аляска подобная лагуна одна — Айзембек, где и собираются казарки со всей Аляски, запада Канады и с Чукотки, подготавливаясь к дальнейшему перелету на подобные лагуны полуострова Калифорния.

Любопытно распределение казарок на самой лагуне Айзембек. На основной ее площади держатся преимущественно аляскинские казарки, а птицы из Канады встречаются лишь эпизодически, тогда как в полуизолированном заливе Моффет, на севере лагуны, ситуация обратная — здесь абсолютно преобладают канадские птицы. После проведения в начале 90-х годов массового цветного кольцевания казарок на о-ве Врангеля было установлено, что «врангелевские» птицы держатся вместе с аляскинскими, более или менее равномерно с ними «перемешанными».

В области летнего обитания казарки сохраняют определенную степень верности районам гнездования и линьки, но сами эти районы весьма удалены друг от друга, нередко расположены на разных материках. Кроме того, существует и заметный обмен особями между разными районами с одной функцией — казарки, линяющие на озере Тешекпук, в последующие годы могут быть встречены в линных стаях на о-ве Врангеля.

Так, среди отловленных на о-ве Врангеля в 1989—91 гг. на одном и том же озере из более чем 1000 казарок, было 75 ранее меченых птиц. Из них 31% — врангельских, то есть помеченных

⁵ По данным отловов 1989—91 гг. все линяющие на острове самки казарок являются либо еще не размножающимися «второгодками», либо птицами, имеющими наследное пятно, т.е. неудачно гнездившимися; доля последних от общего числа отловленных птиц в разные годы составляла от 26 до 57%.

здесь же в предшествующие годы, 60% — помеченные на гнездовых колониях в дельте Юкона-Кускоквима (в том числе несколько птиц, наблюдавшихся в районе гнездования весной того же года, в котором они были отловлены на острове), 3% — также помеченных на гнездовых колониях, но в дельте р. Андерсон, и 7% — из района линьки у оз. Тешекпук, на Аляске. То есть на острове представлены птицы из всех районов гнездования и линьки, где когда-либо проводилось массовое кольцевание.

На острове Врангеля линные казарки проявляют заметную верность одним и тем же местам концентраций, подобную их верности одним и тем же лагунам на путях миграций и в районе зимовок. Основным районом концентрации является юго-запад острова, где крупные (до 1,5—2 тыс. особей) стаи линных птиц регулярно встречаются на лагунах Вайгач и Бурунная, а также на крупном мелководном озере в низовьях р. Мамонтовой (рис. 94). Подобное место есть и на севере острова, в Тундре Академии, в низовьях р. Неизвестной и руч. Извилистого, где в озерной низине также практически постоянно отмечается крупное скопление (от нескольких сотен) этих птиц. Помимо этого, в Тундре Академии известны отдельные группы озер, где линные казарки также присутствуют ежегодно, хотя и в небольшом количестве (по несколько десятков особей). При этом на большей части озер той же равнины, как и на большей части лагун острова, линные птицы или отсутствуют или встречаются лишь эпизодические, тогда как в названных местах они регистрируются при каждом их посещении в соответствующее время.

Подобное явление хорошо известно и для других районов линьки — совершенно определенных озер казарки постоянно придерживаются в районе оз. Тешекпук на Аляске. Американские исследователи связывают это с особенностями растительного покрова озерных и лагунных берегов, в частности, с достаточным обилием злака арктофилы *Arctophila*. На о-ве Врангеля подобные исследования не проводились, но факт постоянства связей казарок с определенными озерами и лагунами налицо. Подтверждается это и результатами мечения — в ежегодные отловы 1989—91 гг. попадало по 2—3% птиц, окольцованных в предыдущий год, что в пять раз превышает аналогичный показатель для дельты Юкона-Кускоквима и свидетельствует о высокой верности не только району (о-ву Врангеля), но и конкретному месту.

В целом главными и постоянными районами линьки оказываются изолированные или почти изолированные (соединенные с морем лишь узкими протоками) лагуны и крупные озера, расположенные в пределах 2 км от берега. Наиболее заметным является озеро Дж. Лондона, в низовьях р. Мамонтовой, где нередко оказывается сконцентрированным до четверти всех линных казарок и численность их составляет от нескольких сотен до полутора тысяч особей.

Это одно из самых крупных пресноводных озер на острове, имеющее площадь 51 га, при глубине не превышающей 80 см. На восточном берегу озера развита обширная заболоченная низина с несколькими совсем мелководными озерками и сплошным моховым покровом, в котором тем не менее обильны такие злаки, как *Dupontia* и *Deshampsia*. Они-то и являются основной пищей казарок, проводящих здесь большую часть времени.

В общей структуре рассматриваемой региональной популяции черных казарок остров Врангеля хотя и не играет ключевой роли (численность гнездящихся птиц незначительна), но имеет достаточно важное значение в качестве района линьки не размножающихся особей и птиц, потерявших свои кладки. Как было сказано, общая ежегодная численность этих птиц существенным образом варьирует, причины чего пока еще окончательно не выяснены. В принципе снижение численности линных казарок на острове может быть связано с общим снижением численности популяции, сменой района линьки (что в настоящей ситуации представляется наиболее маловероятным). Или же с увеличением успешности гнездования в очагах размножения, приводящем к сокращению обилия птиц, потерявших свои кладки. Во всем этом еще предстоит разобраться, но ясно, что снижение численности линных птиц на острове вовсе не обязательно означает ухудшение состояния всей их популяции и наоборот.

Помимо белого медведя и черной казарки, к группе видов, представленных на о-вах Врангеля и Геральд и окружающей их акватории единими трансберингийскими популяциями, относятся и еще целый ряд видов птиц и морских млекопитающих. В числе последних — морж и серый кит, для которых прибрежные воды острова являются районом нагула и численность и прочие параметры популяций которых у берегов острова определяются не только местной обстановкой (ледовые условия и так далее), но ситуацией в районах размножения и на путях миграций, т.е. во всем регионе. Из птиц, статусом, близким к таковому черной казарки, на острове обладают морянка и плосконосый плавунчик. Эти виды гнездятся здесь в небольшом количестве (морянка — редко), но летуют на окружающих остров лагунах в огромных количествах, где они представлены преимущественно не размножающимися птицами, районы гнездования которых находятся на материковой Чукотке, а может быть и Аляске. Близка и ситуация с дутьшем. Это номадный кулик, не обладающий гнездовым консерватизмом и характеризующийся значительными флуктуациями численности. Последнее свойственно и острову Врангеля, где численность гнездящихся дутьшей меняется от года к году гораздо заметнее, чем у других куликов. Помимо этого, на северной равнине острова, где максимальные площади заняты сырыми и заболоченными пространствами, в отдельные годы в начале или середине лета появляется огромное количество птиц этого вида (иногда удается наблюдать их прилет крупными стаями, в основном, с запада), явно превышающее обилие гнездящихся на острове птиц.

Общим для всех названных выше видов является то обстоятельство, что состояние их популяций на заповедных островах Врангеля и Геральд во многом определяется не локальными островными условиями, а, как мы видели на примере казарки, общей ситуацией и состоянием вида в регионе. Это необходимо постоянно учитывать как при разработке общих стратегий, так и при оценке реальных возможностей заповедника в деле охраны и контроля состояния этих популяций.

Хищники-миофаги: флуктуации, зависящие от состояния кормовой базы

Состояние популяций хищников-миофагов, потребляющих исключительно или преимущественно мышевидных грызунов, повсеместно зависит от численности последних, и всем им, в той или иной степени, свойственны межгодовые различия общей численности, успешности размножения, пространственной структуры и т.д., являющиеся реакцией на аналогичные изменения в популяциях их жертв. Разумеется, чем теснее хищники связаны с определенными видами жертв и чем значительней бывают свойственные последним флуктуации численности, тем более значимы данные различия. Тундрам свойственны особо резкие различия в состоянии популяций хищников-миофагов, вследствие малого разнообразия кормовых объектов (в арктических тундрах — только лемминги) и свойственных им, описанных в предыдущем разделе, весьма существенных межгодовых флуктуаций численности. При этом, характеризуясь разной теснотой связи с грызунами, миофаги в разной степени подвержены и связанными с ними флуктуациям.

На острове Врангеля к категории миофагов, то есть тех хищников, для которых грызуны, в данном случае два вида леммингов, составляют основу питания, относятся белая сова (*Nyctea scandiaca*), средний и длиннохвостый поморники (*Stercorarius pomarinus* и *S. longicaudus*), а также песец (*Alopex lagopus*). Наиболее специализированным из них является средний поморник, в гнездовой период теснейшим образом связанный именно с леммингами. Белая сова несколько более пластична, и хотя ее благополучие в условиях

острова целиком базируется на леммингах, она гораздо активнее использует замещающие корма. Длиннохвостый поморник и песец, по сути, — полифаги, использующие наиболее обильные и доступные корма.

У всех средних поморников, добывавшихся на острове Врангеля в гнездовой период, лемминги составляют 100% их рациона. В годы глубоких депрессий лемминговых популяций данный вид вообще не гнездится. В июне можно наблюдать отдельные стайки средних поморников, но уже к концу месяца они полностью исчезают. Если депрессия не особо глубока, или касается только одного вида леммингов, то численность их все равно очень невелика; поморники хотя и не гнездятся, но могут изредка встречаться в течение всего летнего периода. В начальной фазе роста лемминговых популяций, когда местами их численность все еще крайне низка, но местами рост уже ощутим, обычно отмечают единичные пары гнездящихся поморников в тех районах, где лемминги наиболее многочисленны. При средней численности леммингов, характерной для стадий роста их численности, средние поморники гнездятся уже повсеместно, хотя с относительно небольшой плотностью. Последняя, как правило, составляет порядка 3—8 пар на 10 км², при среднем размере охраняемых территорий около 1 км². Наконец, в годы пика численности леммингов гнездящиеся средние поморники становятся многочисленными и плотность их населения превышает 10 пар на 10 км². При особо же высоком обилии леммингов, случающемся не в каждый пик, наблюдаются и особо высокие плотности гнездования средних поморников. Так, в 1981 г. в среднем течении р. Неизвестной на площади 60 км² гнездились 160 (!) пар этого вида (рис. 95), то есть плотность гнездящихся пар составила 2,7 на 1 км² (Дорогой, 1987).

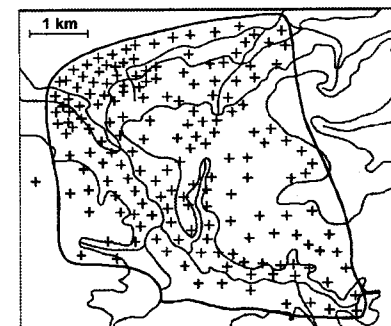


Рис. 95. Распределение гнезд среднего поморника в среднем течении р. Неизвестной в 1981 г. (по: Дорогой, 1987)

Помимо сокращения размеров охраняемых участков и расстояний между гнездами, которые в 1981 г. составили 0,3—0,5 км² и всего 150—200 м, соответственно, против обычных 1 км² и 800—900 м, при особо высокой плотности изменяется и характер расположения гнезд. В «норме» средние поморники устраивают гнезда на равнинных суглинистых умеренно увлажненных участках, к которым, в годы умеренной численности, приурочены все гнезда этого вида. При особо же высокой численности последних, поморники вынуждены использовать и другие биотопы. В «пиковые» годы до трети их гнезд оказываются приуроченными к щебнистым участкам на склонах, в 1981 г., с особо высокой численностью, некоторые пары гнездились на сильно переувлажненных участках и на каменистых вершинах сопков.

Четко реагируя на численность леммингов, средние поморники иногда все же «обманываются». В годы с невысоким обилием леммингов, но с затяжной весной, когда большие участки в течение долгого времени остаются под снегом, концентрация зверьков на проталинах создает видимость их высокой численности. То же случается и в годы с особо бурным снеготаянием, когда лемминги вынуждены концентрироваться на более или менее сухих участках, спасаясь от потоков талой воды, заливающей их укрытия. В подобные годы поморники могут приступить к гнездованию, но в результате оно оказывается неуспешным, и уже в июле они откочевывают из районов гнездования из-за низкого, в действительности, обилия корма.

Белая сова так же, как и средний поморник, гнездится только при средней и высокой численности леммингов. В годы депрессий ее гнезда либо совсем не обнаруживаются, либо же обнаруживаются в единичном числе, и их судьба, как правило, оказывается

неблагополучной. В годы с не особо высокой численностью леммингов распределение гнездящихся пар белых сов весьма неравномерно. На равнинах острова и в его восточной части они, как правило, отсутствуют, а гнездятся преимущественно в наиболее благоприятных как в трофическом, так и в климатическом отношении межгорных равнинах центральной и западной части острова, в пределах которых их плотность составляет около 0,1—0,3 пары на 10 км². При средней численности грызунов плотность совиных гнезд в межгорных котловинах составляет в среднем 0,4—0,6 на км² и в целом их распределение становится более равномерным, хотя все равно находится в сильной зависимости от пространственной изменчивости локальной численности леммингов (рис. 96, 97). Равнины и наиболее суровые восточные районы острова преимущественно остаются незаселенными. В годы «пиков» численности грызунов, белые совы гнездятся по всему острову, включая равнинные и восточные горные районы, а их плотность на оптимальных участках может достигать 1,5 гнезд на км², а в годы особо высокой численности 2 и более (до 2,3) гнезд на км² (Литвин, Баранюк, 1989). Для некоторых лет с высокой, но не максимальной численностью грызунов бывают характерны достаточно заметные пространственные различия их обилия, влекущие за собой и соответствующие различия в распределении гнездящихся пар белых сов. Это можно проиллюстрировать рисунком 97, на котором представлено распределение гнезд обсуждаемого вида в следующие один за другим годы высокой численности грызунов, различающиеся их распределением и, главным образом, преимущественной приуроченностью к горной (1986) и горной (1987) части острова.

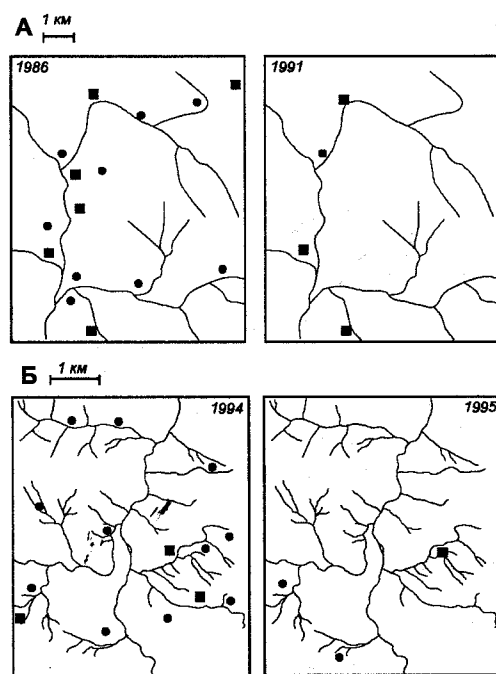


Рис. 96. Распределение гнезд белых сов (кружки) и жилых песчовых нор (квадратики) в среднем течении рр. Мамонтовая (А) и Красный Флаг (Б) в годы высокой (слева) и средней (справа) численности леммингов

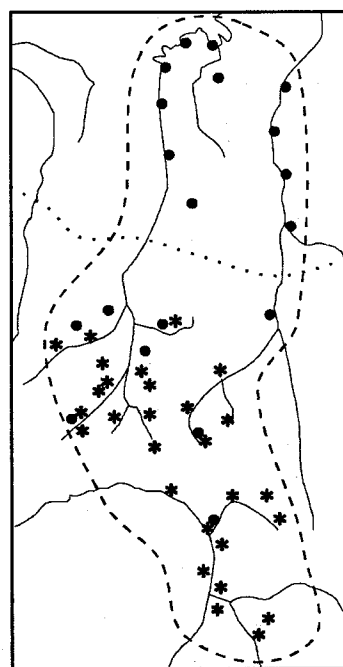


Рис. 97. Распределение гнезд белых сов в бассейне рр. Тундровая и Неизвестная и в среднем течении р. Мамонтовая в 1986 (звездочки) и в 1987 (кружки) годах (по: Литвин, Баранюк, 1989).

Пунктирная линия — южная граница равнинной части, штриховая линия — граница обследованной площади

Как и у многих других хищных птиц, с состоянием кормовой базы тесно связана продуктивность белых сов.

Во-первых, от численности леммингов прямо зависят размеры кладок белых, большинство которых в годы средней численности грызунов насчитывают по 5—7 яиц, а в годы особо высокой численности — по 9—10, а в отдельных случаях отмечается до 14 яиц в гнезде. В годы достаточно высокого, но не максимального обилия леммингов кладки наиболее разнообразны по размеру, притом, что большинство находится в диапазоне от 6 до 9 яиц (рис. 98).

Интересно, что в годы, когда особо высокая численность леммингов совпадает с малоснежностью и ранней весной, существенно более ранними оказываются сроки гнездования белых сов. В «норме» самые первые яйца появляются у них 15—17 мая, а в большинстве гнезд — 24—26 мая. В 1981 г. появление первых яиц в самых ранних гнездах пришлось на 1—2 мая, а «пик» их появления пришелся на 12—17 мая, т.е. сроки гнездования оказались смещены почти на две недели. В годы же со столь ранней весной и малым количеством снега, но низкой численностью грызунов, равно как и при их высокой численности, но холодной затяжной весне, совы гнездятся в обычные сроки.

Во-вторых, от обилия грызунов зависит и успех гнездования. Нередки случаи, когда к июлю численность леммингов оказывается недостаточной для выкармливания птенцов и многие выводки частично или полностью гибнут. При этом, однако, в отличие от среднего поморника, совы начинают активно использовать замещающие корма — главным образом птиц различных видов, от пуночек до гаг, при преобладании среднего размера куликов. Другим важным обстоятельством является то, что в годы с низкой числен-

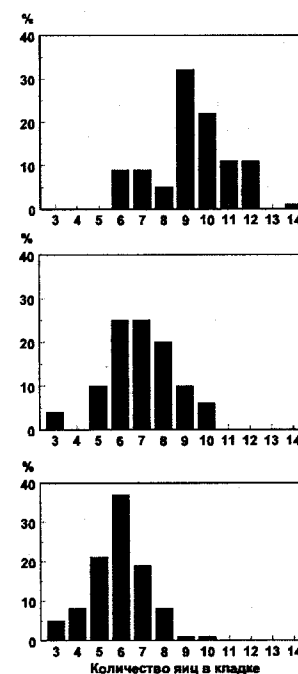


Рис. 98. Распределение кладок белых сов по числу яиц в годы с низкой и средней (внизу), высокой (в середине) и очень высокой (вверху) численностью леммингов (по: Литвин, Баранюк, 1989)

ностью леммингов совы в большей степени подвергаются агрессии песцов, притом, что их защитная активность в подобной ситуации крайне низка. Если в годы высокого обилия грызунов совы защищают свои гнезда и выводки очень активно, нападая на песцов в радиусе 200—300 м от гнезда, то в менее благополучной ситуации они часто вообще не делают попыток защитить гнездо или выводок, просто отлетая в сторону при приближении песка или человека. В результате, при низкой численности леммингов, значительная часть их кладок и выводков может быть съедена песцами, и в отдельные годы от нехватки корма и песцов погибают практически все гнезда и выводки.

Следует также заметить, что на обилие гнездящихся сов и успех их размножения в том или ином районе влияние может оказывать не только общая численность, но и особенности распределения грызунов. Так, при небольшом обилии последних, характерном, например, для фазы начала роста численности популяции, в условиях затяжного весеннего снеготаяния, распределение леммингов может оказаться весьма неравномерным. В подобной ситуации в 1998 г. в одном из районов острова отмечались довольно высокие локальные плотности их населения в особо благоприятных станциях (по вершинам бугров, бровкам и прочим рано освобождающимся от снега и быстро просыхающим элементам рельефа), при крайне низкой численности или отсутствии зверьков на обширных, разделяющих эти «рефугиумы» пространствах. В результате отдельные пары белых сов получили возможность вполне успешного гнездования, заняв территории, включающие подобные места концентрации грызунов. Однако между территориями подобных благополучных пар успешное гнездование было невозможно из-за отсутствия достаточного количества корма. То есть сложилась ситуация, когда соседствующие пары сов оказались в совершенно разных условиях. При этом успешное размножение тех, которым «повезло» с территорией, никоим образом не

связано с общим обилием грызунов в районе — будь они распределены более равномерно, плотность их населения оказалась бы настолько низкой, что совы вообще вряд ли смогли бы гнездиться.

Несомненный факт подобного влияния заставляет, помимо всего прочего, достаточно осторожно относиться к выводам о связи численности сов с обилием леммингов, сделанных на основе лишь самых общих наблюдений, без учета тонкостей распределения грызунов. Так, достаточно анекдотично утверждение одной из исследовательниц белых сов на острове Врангеля о том, что есть некие, особо привлекательные для этих птиц места, в которых ежегодно обязательно гнездится хотя бы одна пара, независимо от обилия леммингов, только потому, что совам здесь «нравится». На самом деле это просто-напросто наиболее рано освобождающиеся от снега, наиболее прогреваемые и рано просыхающие участки, действительно наиболее привлекательные для сов, но не из «эстетических», а из чисто практических соображений.

Численность длиннохвостого поморника зависит от численности леммингов в гораздо меньшей степени, чем у среднего и белой совы. Хотя лемминги, при их обилии, также составляют основу его питания, но при их низкой численности данный вид переключается на питание другими объектами, охотясь на мелких птиц, поедая их яйца и птенцов, но в основном потребляя насекомых.

Прилетают длиннохвостые поморники каждый год в одинаковом количестве, и какое-то их число ежегодно держится на острове в течение всего лета. Число гнездящихся пар так же, как и у остальных видов, зависит от обилия леммингов, но степень его изменчивости существенно меньше. В годы особо глубоких депрессий вид вообще не гнездится, при низкой численности леммингов гнездится 30—50% популяции, с плотностью около одной пары на 10 км², а при их среднем и высоком обилии гнездятся почти все птицы, а плотность составляет порядка 3—4 гнездящихся пар на км², т.е. изменчивость ее трех-четырежды, но не тридцатикратно, как у среднего поморника.

Более зависят от численности леммингов продуктивность и успешность размножения данного вида. Во-первых, с обилием грызунов связано соотношение кладок с одним и двумя яйцами. Последние составляют до 100% в годы пика численности грызунов, до 40% в годы депрессии. Во-вторых, при гнездовании менее чем половины всех прилетевших на остров поморников, т.е. при невысоком обилии леммингов, доля успешных гнезд составляет обычно не более трети от их общего числа, тогда как в «пиковые» годы она может превышать 90%. Дело здесь не только в обеспеченности пищей для выкармливания птенцов, но и в том, что с понижением обилия грызунов, как и в случае с белой совой, увеличивается хищнический пресс со стороны песцов. Так, в 1982 г., когда после особо высокой численности леммингов она заметно понизилась, а песцов было очень много (из-за успешного размножения в 1981 г.), у длиннохвостых поморников не выжило ни одно гнездо, и успех их размножения равнялся нулю.

Песец во многом подобен длиннохвостому поморнику. Питаясь преимущественно леммингами в годы их достаточно высокой численности, при недостатке грызунов он переключается на птиц. На острове Врангеля особое значение для него имеет белый гусь, крупная гнездовая колония которого и послегнездовые концентрации линных птиц служат для него существенным дополнительным источником пищи, приобретающем особое значение в годы малой численности леммингов. При этом, как неоднократно отмечалось многими исследователями, гусиные яйца являются его излюбленной пищей и добываются им независимо от наличия леммингов.

Достаточно тесной связью с популяцией белого гуся обусловлены и некоторые особенности распределения плотности выводковых нор песцов. Так, в районе колонии белого гуся, в котловине верховьев и в низовьях р. Тундровой, по которой гуси с выводками следуют с гнездовья к местам линьки, плотность нор оказывается примерно в 1,5 раза выше, чем в других аналогичных межгорных котловинах и в низовьях других крупных рек (рис. 99).

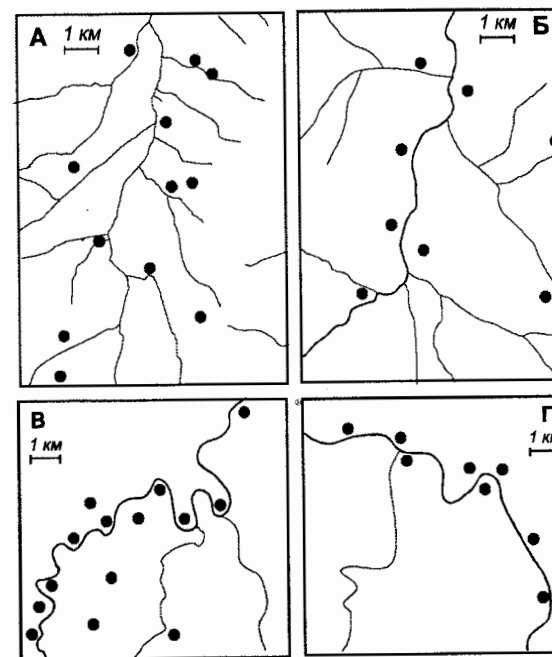


Рис. 99. Распределение выводковых нор песца в районе колонии белого гуся в верховьях р. Тундровой (А) и в верховьях р. Неизвестной (Б), в низовьях р. Тундровой (В) и в низовьях р. Красный Флаг (Г)

Имея некоторую подстраховку в виде замещающих кормов, включающих, помимо белого гуся, гнезда всех наземных, а также морских птиц, трупы оленей и морских птиц, собираемые на льду, под их колониями, песцы не размножаются только тогда, когда численность леммингов экстремально низка. В такие годы песцы концентрируются на гусиной колонии, у скоплений линных птиц, в районе «птичьих базаров», держатся вблизи оленьих стад. В другие годы звери размножаются, но число размножающихся пар, как и успех их размножения, прямо связаны с обилием грызунов.

При невысокой численности леммингов к размножению приступают обычно единичные пары, занятость используемых по много лет выводковых нор не превышает 5—10%, при средней плотности 1—2 жилых нор на 100 км². При высокой численности грызунов занимается не менее половины всех существующих выводковых нор, и плотность жилых нор вырастает до 10—20 на 100 км². В случаях же особо высокого обилия леммингов существующих нор может «не хватить» на все размножающиеся пары. Так, в 1981 г., на участке площадью 60 км², в среднем течении р. Неизвестной, в дополнение к существующим 6 норам, появилось 9 (!) новых (Дорогой, 1987). Существенным образом от численности леммингов зависят размеры и выживаемость выводков. Число щенков в одном выводке в годы низкого и среднего обилия грызунов обычно не превышает 8—9, тогда как в годы «пика» оно часто превышает 10, достигая в отдельных случаях 19 (!). Характерно, что при невысокой численности грызунов, на фоне наибольшего разнообразия величины выводков, наиболее крупные из них отмечаются в районе колонии белого гуся и в районах постоянных концентраций линных гусей, т.е. вблизи источников наиболее важного замещающего корма. Для этих же районов характерна и максимальная выживаемость щенков в годы с напряженной трофической обстановкой, когда в других районах большинство выводков гибнет.

В общем, для всех четырех рассмотренных видов отмечается зависимость общей численности, обилия размножающихся пар, продуктивности и успеха размножения от состояния популяций леммингов. Степень же ее несколько варьирует. Активно использующие замещающие корма длиннохвостый поморник и песец ежегодно присутствуют на острове в достаточном обилии, реагируя на численность грызунов, прежде всего, размерами доли размножающейся части популяций, тогда как белые совы при низком обилии грызунов становятся редки, а средние поморники вообще отсутствуют с конца июня. Более стабилен у полифагов и успех размножения, а максимальные его вариации, как и максимальный диапазон флуктуаций численности размножающихся пар, наблюдаются у наиболее специализированного среднего поморника.

Лемминговые циклы: многообразие, порождаемое комплексом причин

Наиболее известным феноменом, связанным с динамикой популяций тундровых животных, известным с древности, но до сих пор окончательно не разгаданным, бесспорно, являются циклы численности леммингов, при которых в одни годы эти зверьки буквально кишат под ногами, а в другие — следы их присутствия удается обнаружить лишь с огромным трудом⁶. В принципе аналогичные явления, то есть резкие межгодовые флуктуации численности, свойственны и многим другим мышевидным грызунам, в первую очередь наиболее близким к леммингам полевкам, а также зайцеобразным арктических, субарктических и умеренных районов. Однако именно циклы численности леммингов оказываются наиболее эффектными как сами по себе, имея особо значительную амплитуду изменения обилия зверьков, так и по своим последствиям — влиянию на состояние популяций хищников, повреждению растительного покрова, а потому и привлекают особое внимание, тем более что во многих тундровых районах, в том числе и на о-ве Врангеля, это единственные предатели мелких млекопитающих.

Циклы леммингов хорошо известны, по крайней мере, со средневековья, а с прошлого века началось их более или менее пристальное изучение. С проблемой лемминговых циклов связаны имена таких известных экологов, как Дэвид Лэк, Чарльз Элтон, Кай Карри-Линдалл и многих других. Замечательный обзор всей жизни леммингов, включая и флуктуации численности, сделал в 1964 году Вальтер Марсден в книге «Год лемминга» (Lemming Year), в которой им уже упомянуты все факторы, рассматривающиеся в настоящее время в качестве возможных причин роста и снижения численности зверьков, и рассмотрены основные гипотезы, призванные объяснить причины и механизмы циклов обилия. На острове Врангеля в 70-х годах интенсивные исследования популяций леммингов, включающие самый широкий круг вопросов от особенностей питания до эндокринных аспектов, проводились учеными из Магаданского института биологических проблем Севера, а с 80-х годов были продолжены сотрудниками заповедника «Остров Врангеля». Большой незатухающий интерес к проблеме лемминговых циклов в значительной степени связан с тем, что они представляют собой один из ключевых компонентов тундровых экосистем и, как мы увидим в последующих разделах, оказывают огромное, часто определяющее влияние на состояние растительного покрова, популяции хищников-миофагов, гусеобразных и других видов.

⁶ Лемминги «прославились» и массовыми миграциями, заканчивающимися гибелью зверьков, описанных во многих скандинавских легендах и преданиях. Подобные явления действительно имеют место, но свойственны, по-видимому, только населяющему Фенноскандию норвежскому леммингу, а потому мы воздержимся от их обсуждения.

К 50-м годам текущего столетия были установлены основные особенности биологии размножения леммингов, в частности то, что им свойственен чрезвычайно высокий репродуктивный потенциал — содержащиеся в неволе зверьки давали в год до 13—16 выводков, средний размер которых составлял 3—4 детеныша. При этом с возрастом самок размеры выводков сокращаются — максимальные размеры присущи самкам в возрасте 50—110 дней. Было также выяснено, что у леммингов не только случается, но регулярно имеет место зимнее, то есть подснежное, размножение. В неволе лемминги доживали до 3 лет, но большинство исследователей полагают, что в природе срок их жизни редко превышает 1 год. За это время, в природе, 5—6 раз может иметь место размножение. Для острова Врангеля показано, что на стадии роста численности популяции лемминги размножаются как минимум 5 раз в год — под снегом осенью (октябрь-ноябрь) и весной (март-апрель и май), а также в бесснежный период (конец июня-июль и август).

В общих чертах, к 50-м годам обрисовалась и структура циклов численности, состоящих из четырех основных фаз. Было установлено, что в отдельных популяциях леммингов каждые 3—4 года имеет место *пик численности*, за которым следует *стадия ее снижения*, приводящая к более или менее глубокой *депрессии*, сменяющейся *фазой роста*, заканчивающейся следующим пиком. Средняя продолжительность подобных циклов составляет 3,4—3,8 года, хотя в некоторых районах их продолжительность может составлять 4—5 лет, а в некоторых хоть сколько-нибудь правильная цикличность вообще не проявляется. При этом пики численности могут быть выражены весьма по-разному — иногда они столь незначительны, что выявляются лишь по следующим за ними спаду обилия, а иногда столь мощны, что численность зверьков многократно (в десятки раз!) превышает таковую на предшествующей стадии. То же, хотя и в меньшей степени, относится и к депрессиям.

В разных районах пики численности леммингов также могут характеризоваться разными величинами, что связано с весьма значительными географическими различиями средней и предельной плотности населения зверьков. Так, в районе м. Барроу, на Аляске, плотность населения местного сибирского лемминга может достигать 100—160 особей на гектар. Примерно такие же показатели получены Уатсоном (Watson) для Баффиновой Земли, где в 1953 г. плотность леммингов составляла около 40 ос./га в начале лета, а к концу достигла 130 ос./га. В то же время в районе Черчилла, на берегу Гудзонова залива, по данным Шелфорда (Shelford), этот показатель в годы пика численности не превышал 40 ос./га, а в период депрессии опускался до 6—7 особей на 100 га. По данным же группы Бенуа Ситтлера, на северо-востоке Гренландии «пиковая» численность единственного обитающего здесь гренландского лемминга составляет всего около 4 ос./га (!), что соответствует значениям, характерным для фаз спада численности и депрессии в других районах. Остров Врангеля в данном ряду занимает примерно срединное положение. Июньская суммарная плотность населения двух обитающих здесь видов, в годы «среднего», не особо крупного, пика составляет порядка 40 ос./га, а в особо крупные пики (см. ниже), возможно, местами и существенно превышает эту величину, достигая, в особо благоприятных местообитаниях, сотни и более особей на гектар⁷. В годы со средней численностью плотность населения зверьков обычно не выходит за пределы 10 ос./га. При этом, на стадии роста численности, в первое лето после депрессии, в отдельных стациях удается обнаружить до 35—40 зверьков на гектар, но подобные участки занимают не более 5—10% территории, а между ними плотность леммингов крайне низка или они вообще отсутствуют, то есть в среднем оказывается порядка 2—3 ос./га.

Важно отметить, что переход от одной фазы цикла к другой может происходить в разное время года, то есть быть связанным с результатами осеннего, весеннего или летнего размножения, а следовательно, как весь цикл, так и отдельные его фазы не соответствуют календарным годам, и выражения типа «год пика численности» или «год депрессии» являются в значительной степени условными, используемым тогда, когда по-

⁷ Данные Ф.Б. Чернявского и И.В. Дорогого о плотности населения в несколько сотен (!) особей на гектар вызывают некоторые сомнения из-за используемых ими методов учета (изъятие зверьков на «естественно изолированных» участках), способных давать завышенные результаты. Я привожу цифры, полученные на основе индивидуального мечения и повторных отловов зверьков на площадках, дающих наиболее точное представление о численности резидентных (постоянно живущих на данном месте) особей.

добные состояния популяций приходятся на бесснежный период. В то же время нередко численность зверьков может быть очень высока в период снеготаяния, но резко сократиться к середине или концу лета, либо же наоборот — максимум численности может наблюдаться в конце лета или осенью при низкой весенней численности. Все это означает, что картины циклов, описанных лишь по наблюдениям в бесснежный период, являются, на самом деле, весьма приблизительными.

Далее, важный, установленный многочисленными исследованиями факт — это то, что в разных районах Арктики циклы леммингов имеют сходную структуру, но не являются синхронными. Пики численности разных популяций приходятся на разные годы, а если и совпадают во времени на более или менее обширных территориях, то это скорее являющееся результатом случайного совпадения исключение, нежели правило. Вместе с тем у совместно обитающих разных видов леммингов, как, например, у сибирского лемминга и лемминга Виноградова, на острове Врангеля, фазы цикла в основном, хотя и не всегда, полностью совпадают. Во всяком случае ясно, что циклы подобных видов никогда не оказываются в противофазе, хотя максимумы пиков и депрессий иногда могут приходиться на разные периоды.

Известно, что любая популяция стремится к росту численности, и лемминги с их высочайшими репродуктивными способностями имеют в этом плане достаточно большие возможности. С другой стороны, столь же ясно, что численность популяций не может возрастать безгранично, т.к. это привело бы к катастрофическому перенаселению. По отношению к любой популяции встает вопрос, каким образом предотвращаются столь неприятные последствия, как ограничивается рост — путем саморегуляции, основанной на внутривидовых процессах, или же за счет внешних причин? По отношению к леммингам возникает и второй, столь же существенный, вопрос — почему численность их циклична, в чем биологический смысл столь резких ее флуктуаций, не свойственных большинству видов?

Отвечая на второй вопрос, финский зоолог Д. Коскимес указал, что, по его мнению, лемминговые циклы могут быть адаптацией зеленоядных животных к кормовым условиям Севера, поскольку наиболее резкие и хорошо выраженные флуктуации численности свойственны как раз зеленоядным видам (полевки, зайцы) северных областей, где растительность особо легко повреждается. Идеальной адаптацией, гарантирующей от его необратимых нарушений, было бы снижение продуктивности популяций растительноядных животных за счет снижения интенсивности размножения. Однако при этом появляется риск полного краха популяций, при регулярно повторяющихся на Крайнем Севере катастрофических природных явлениях (наводнения, внезапные возвраты холодов, гололед и так далее), которые могут нанести популяции такой урон, что при низких темпах размножения она не сможет от него оправиться. Дилемма решена выработкой флуктуационных механизмов — численность зверьков растет за счет их интенсивного размножения до того момента, за которым может наступить необратимое повреждение растительности, после чего начинает снижаться и приводит к депрессии, что дает несколько лет, до следующего пика, на восстановление растительного покрова. При всей логичности и стройности этой гипотезы, ее автором, однако, не указаны конкретные механизмы, обеспечивающие подобные флуктуации, равно как и то, каким образом они могли быть выработаны и закреплены в процессе эволюции.

По поводу регулярных вспышек обилия (пиков численности) леммингов Роберт Коллет, в конце прошлого века, высказал предположение, что они могут вызываться какими-либо исключительными обстоятельствами (явлениями), повторяющимися через несколько лет и вызывающими повышение интенсивности спаривания, что приводит к образованию большего числа семей и более частому размножению, по сравнению с «обычным» годом. После этого одна за другой стали возникать многочисленные теории, объясняющие эти самые загадочные «исключительные обстоятельства». Вспышки численности леммингов пытались связать с циклическими воздействиями «космических лучей», с изменением солнечной активности, озоновыми циклами в атмосфере, климатическими флуктуациями (в том числе и с их влиянием на питательную ценность растений). Однако ни с одним из этих явлений корреляции динамики численности леммингов установлено не было. Кроме того, как мы уже упоминали, циклы леммингов в разных районах не синхронны, а следовательно и нет оснований связывать их с общепланетарными или космическими явлениями.

Больше согласия среди исследователей имеется по поводу возможного влияния погодных условий. Как указывал Карри-Линдалл, благоприятные погодные условия позитивно воздействуют на популяции леммингов несколькими путями — обеспечивая достаточное количество корма, по-

зволяя использовать его в течение длительного периода, способствуя успешному выживанию молодняка в гнездах и т.д. Однако и в данном случае все попытки установить прямую корреляцию между динамикой численности леммингов и погодными условиями окончились неудачей.

В числе иных возможных внешних причин роста численности популяций леммингов наиболее часто упоминаются обилие корма и (или) улучшение его питательных свойств, после восстановления растительности, поврежденной во время предшествующего пика.

Что же касается предполагаемых внутренних факторов, обеспечивающих рост численности популяций, то здесь, прежде всего, надо коснуться представлений Читти (развитые им на полевках, но применимые, по его мнению, и к леммингам) о разнокачественности популяций грызунов на разных стадиях (фазах) популяционного цикла, выражающейся в различиях их жизнеспособности и репродуктивного потенциала. В фазе роста численности, в популяции, по данным Читти, преобладают зверьки большого веса, оставляющие больше потомков и характеризующиеся низкой смертностью. При высоком же обилии свойственно преобладание мелких зверьков, их высокая смертность и отсутствие у них размножения. Представления о подобной разнокачественности в целом были приняты во внимание, но возражения вызывает главная отличительная идея Читти о том, что она имеет генетическую основу, то есть на разных стадиях популяционного цикла животные характеризуются различным генотипом.

В принципе интенсивный рост численности «здоровой» популяции при изобилии корма, отсутствии конкуренции за укрытия и территорию, при выдающихся репродуктивных способностях леммингов представляется вполне естественным. Поскольку все соглашались с тем, что через какое-то время после заметного снижения численности кормовая база восстанавливается (если была подорвана), начинают преобладать зверьки с высоким репродуктивным потенциалом, а за счет их низкого обилия нет дефицита места, то явление роста численности популяций не является загадочным, а прямо вытекает из всего перечисленного. Очевидно также, что погодные условия могут оказывать прямое или косвенное (через кормовую базу) влияние на сроки наступления пика и его выраженность (высоту).

Основную проблему, для разгадки рассматриваемых циклов, таким образом, составляют факторы и механизмы краха популяций, то есть следующего за пиком резкого снижения их численности. Как и в случае с ростом, для его объяснения предложен целый ряд как внешних, так и внутренних (внутрипопуляционных) факторов. В числе первых, прежде всего, фигурируют погодные условия и кормовая база.

Для многих районов Арктики известны случаи массовой гибели зверьков вследствие аномально холодных зим, внезапных гололедов, весенних наводнений и так далее. Известно также, что массовая гибель случается и в исключительную жару, особенно при дефиците воды. Наряду с этим, однако, столь же хорошо известно, что резкие снижения численности сплошь и рядом происходят на фоне внешне вполне благоприятных погодных-климатических условий, не отличающихся от той обстановки, в которой численность может и расти.

Регулярно в качестве причины спада численности упоминается недостаток корма при перенаселении. В столь прямой трактовке это вызывает вполне обоснованные возражения, поскольку отсутствие корма для растительноядных животных означает преимущественное сведение растительного покрова, чего обычно не наблюдается (хотя локальные повреждения растительности могут быть очень впечатляющими). Более обоснованы попытки связать падение численности зверьков не с абсолютным обилием корма, а с ухудшением его качества, снижением количества питательных веществ, которое может быть следствием неблагоприятных (для растительности) погодных условий или же консервации изъятых леммингами питательных веществ в виде долго не разлагающихся в условиях Арктики трупов, фекалий и т.д., так что для восстановления питательности почв и растений требуется некоторое время.

Разумеется, в качестве причины спада численности рассматривалось и воздействие хищников. По результатам множества исследований в самых разных районах Арктики, в том числе и на острове Врангеля, было практически общепризнано, что хищники не могут быть основной причиной спада после «настоящего» большого пика. Как указывал Дэвид Лэк, темпы размножения хищников-миофагов существенно уступают таковым леммингов, а соответственно в «пиковые» годы хищников оказывается просто недостаточно для истребления большей части грызунов. По данным И.В. Дорогого, на острове Врангеля, миофаги (песец, поморники, белая сова) изымают на стадии пика численности леммингов не более 5—7% популяции, чего, конечно, явно недостаточно для ее краха. К вопросу воздействия миофагов на популяции леммингов мы еще будем возвращаться, а сейчас укажем лишь на то, что, очевидно, их влияние наиболее существенно при относительно невысоких абсолютных значениях численности, что может наблюдаться и во время слабо выраженных пиков. В подобных случаях вполне вероятно, что хищники могут нанести вполне ощутимый урон. Там же, где обилие леммингов в принципе очень невелико, миофаги вполне могут быть если

и не единственным, то одним из решающих факторов, регулирующих их циклы, как это следует из работ группы Бенуа Ситтлера на северо-востоке Гренландии, о чем мы скажем подробнее ниже.

Марсден указывает также на то обстоятельство, что влияние миофагов на популяцию леммингов может выражаться в их способности тормозить наступление пика, удерживая численность зверьков ниже «критической точки», при достижении которой начинается «взрывной» рост популяции, и наоборот — в способности задерживать крах популяции, не давая обилию леммингов достичь уровня критического перенаселения или возникновения дефицита корма. Добавим также, что с равным успехом миофаги могут и ускорить наступление депрессии, если начало спада численности леммингов пришлось на период их размножения.

В ряду возможных внутривидовых причин, вызывающих крах популяций леммингов, фигурируют, в частности, эпизоотии (инфекционные заболевания) и массовые заражения паразитами, вспыхивающие при высокой плотности населения зверьков. До сих пор, однако, никакого подтверждения этим предположениям получено не было. В большинстве случаев причины смерти зверьков во время спада численности остаются неизвестными.

Определенную популярность приобрели представления о стрессе как об основной причине краха лемминговых популяций. Стресс рассматривается как шоковая реакция на перенаселение или недостаток питательных веществ, вызывающая расстройство функций организма из-за разбалансированности эндокринной системы. Кай Карри-Линдалл, однако, указывал, что если стресс действительно поражает популяцию леммингов, то происходит это, скорее всего, вследствие конкуренции за жилища и территорию.

Основные возражения против «стрессовой гипотезы» сводятся к тому, что падение численности не останавливается при достижении уже существенно более низкой плотности и может длиться до двух лет, причем в этот процесс оказываются вовлеченными индивидуумы более чем одной генерации, сами на себе влияния стресса уже не испытывающие. Приходится предполагать, что дети и внуки перенесших стресс особей также обладают пониженной жизнеспособностью.

Кроме того, Дэвидом Лэком было замечено, что если бы падение численности было следствием перенаселения, то оно всегда начиналось бы примерно с одного уровня плотности, тогда, как мы говорили, величина пиков численности, дающих начало ее падению, может быть весьма различной. Данное возражение, правда, может быть отчасти снято из-за того, что на самом деле эффект перенаселения может возникать и при общей невысокой численности зверьков — под снегом, при маломощном снежном покрове, когда пригодными для леммингов оказываются только сравнительно немногие станции по долинам ручьев, оврагам, в особо сырые летние периоды, когда в депрессии оказываются просохшие возвышенные участки.

В результате, приняв во внимание те факты, что 1) падение численности и крах популяции могут наблюдаться во внешне благоприятных условиях, 2) одной лишь высокой численности недостаточно для начала ее падения, равно как и низкой недостаточно для его остановки, 3) большинство зверьков умирает по неизвестным причинам, 4) смертность может быть существенно снижена при изоляции в неволе, 5) смертность взрослых особей во время пика не является аномально высокой, Читти приходит к выводу, что потомки особей, подвергшихся воздействию перенаселения, сокоя, Читти приходят к выводу, что потомки особей, подвергшихся воздействию перенаселения, обладают большей чувствительностью к неблагоприятным воздействиям и изначально (врожденно) менее жизнеспособны. Этому же автору принадлежит и заключение о том, что способность животных ограничивать свою плотность без необратимых изменений кормовой базы и без «услуг» хищников или неблагоприятной погодной обстановки вполне может быть общим правилом. При этом Читти не утверждает, что все наблюдаемые процессы основаны на саморегуляции, а говорит только о способности к последней.

Заметим также, что в ходе исследований на острове Врангеля Ф.Б. Чернявский и В.М. Ткачев установили реальность физиологических изменений, соответствующих определенным фазам цикла, и выражающихся в состоянии гипотиза, надпочечников и других органов эндокринной системы. Они не предложили какой-либо «физиологической концепции» циклов, но доказали, что все предположения о существенной роли внутривидовой саморегуляции (стресс, разнокачественность популяций) имеют под собой достаточно веские основания.

Следует также обратить внимание на то, что принято говорить именно о внутривидовых механизмах, то есть о факторах, действующих в совокупности особей одного вида. Однако если признать, что одним из определяющих циклы численности факторов является перенаселение, и учесть, что у двух совместно обитающих видов леммингов пики и депрессии численности преимущественно совпадают, то получается, что совместно обитающие популяции двух разных видов леммингов имеют общий механизм регуляции численности, единство которого основано на преимущественной общности населяемых двумя видами местообитаний, в результате чего условия перенаселения для одного вида могут быть обусловлены не его собственной высокой плотностью, а повышенной плотностью населения другого вида.

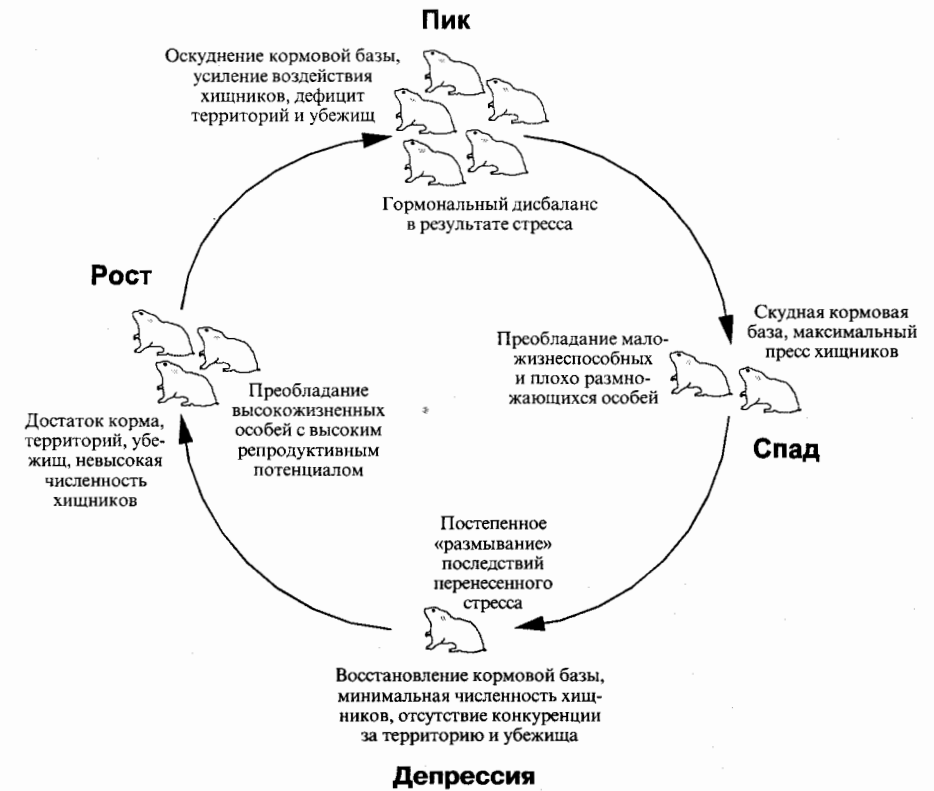


Рис. 100. Схема популяционного цикла леммингов (см. текст)

Основываясь на результатах всего огромного объема исследований, посвященных изучению лемминговых циклов, приходим к выводу, что данные циклы представляют собой результат взаимодействия и взаимного влияния множества факторов, набор и относительная значимость которых могут варьировать во времени, от места к месту и в зависимости от конкретной природной обстановки. В самом общем виде может быть предложена схема лемминговых циклов, представленная на рисунке 100.

Благоприятные, в течение некоторого периода, условия вызывают быстрое и успешное размножение популяции (фаза роста), приводящее к пику численности, обусловленному сочетанием благоприятных погодных условий, достаточной и полноценной кормовой базой и адекватным биологическим состоянием популяции — преобладанием особей с высокой жизнеспособностью и высоким репродуктивным потенциалом. При достижении определенного уровня плотности (который, очевидно, тем выше, чем более благоприятны внешние условия) начинает сказываться эффект перенаселения — возрастает конкуренция за брачных партнеров, убежища, территории, часть зверьков отесняется в не самые благоприятные биотопы. Вследствие этого у членов популяции возникает постоянное возбуждение, переходящее в стресс, приводящий к эндокринному дисбалансу и краху популяции из-за повышения смертности и резкого снижения репродуктивного потенциала. Все прочие факторы и условия — хищники, погода, качество и количество корма — периодически оказывают то или иное влияние, продлевая или укорачивая ту или иную фазу цикла, ускоряя или затормаживая наступление фазы пика и депрессии и

т.д., то есть оказывают корректирующее влияние, формируя конкретный ход динамики численности той или иной популяции. В результате циклы целиком (от пика до пика) и их отдельные фазы могут иметь разную продолжительность, величина пиков и глубина депрессий также могут быть различны.

К этому надо добавить, что в каждой местности существует определенная специфика, выражающаяся в особенностях погодно-климатических условий, растительности, ландшафтной структуры, состава хищников и т.д., накладывающая свой отпечаток на ход динамики численности популяций леммингов. Так, в отличие от большинства тундровых районов, на острове отсутствуют мелкие куньи, способные эффективно охотиться на леммингов и в зимний период, проникая в их подснежные ходы и разоряя гнезда. В результате зимой островные лемминги пребывают в относительной безопасности (урон, наносимый популяциям, песцами в зимний период, отнюдь не так велик, как летом), что не может не сказаться на особенностях флуктуаций численности.

По достижении состояния депрессии в популяциях постепенно «размываются» последствия перенесенного стресса, начинает расти число особей с нормальной жизнеспособностью и репродуктивным потенциалом. Помимо этого, происходит количественное и качественное восстановление кормовой базы, а хищники достигают минимального обилия. Это дает толчок к началу нового цикла, то есть росту численности, интенсивность и скорость которого определяются внешними, в значительной степени погодными, условиями.

На острове Врангеля циклы двух населяющих его видов леммингов более или менее полно прослежены с самого начала 70-х благодаря работам многих исследователей из Магаданского института биологических проблем Севера, Института эволюционной морфологии и экологии животных (ныне — Институт проблем экологии и эволюции), сотрудников заповедника «Остров Врангеля» (рис. 101).

В 1969 году, по данным визуальных наблюдений, численность грызунов на острове была низкой, но сменилась быстрым нарастанием, достигнув высокого уровня в 1971—72 годах, при этом максимальные значения в одних районах пришлось на 1971, а в других — на 1972 годы. После этого к 1972 году численность обоих видов существенно снизилась, и в 1973 отмечена депрессия численности сибирского лемминга. Обилие же лемминга Виноградова снижалось более плавно, достигнув минимума к 1974 году и сразу же начав расти, тогда как низкая численность первого вида сохранялась до 1975 года.

Следующий пик численности обоих видов пришелся на 1976 год, сразу же сменившийся глубокой депрессией в 1977. В 1978—79 шло постепенное нарастание численности (более быстрое у лемминга Виноградова), и в 1980 популяции обоих видов достигли средней численности. В 1981 году численность грызунов достигла максимальной наблюдавшейся численности, а в 1982 снова снизилась до среднего уровня и продолжала снижаться у сибирского лемминга до 1984 года, когда отмечалась его глубокая депрессия. У лемминга Виноградова спад численности остановился уже в 1983 году, а в 1984 наметилась тенденция к росту.

В 1985 году оба вида характеризовались нарастанием обилия, сменившегося пиком, который на этот раз «продержался» в течение двух лет — 1986—87. В 1988 году последовал спад, приведший к хорошо выраженной депрессии 1989 года. В 1990 году начался рост, который на юге острова

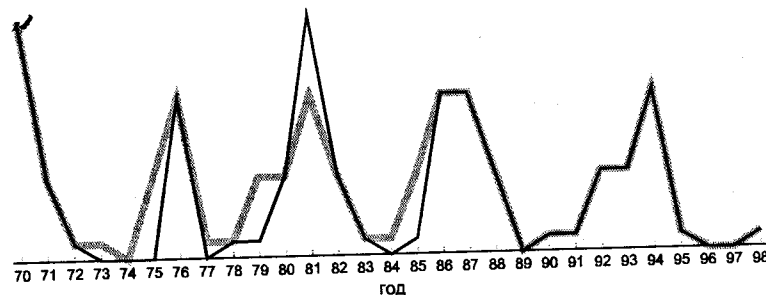


Рис. 101. Относительная численность популяций сибирского лемминга (черная линия) и лемминга Виноградова (широкая серая линия) на о-ве Врангеля в 1970—1998 гг. (в среднем для бесснежного периода)

продолжился и в следующем 1991 году, когда численность леммингов достигла здесь среднего уровня. Однако в центральных районах увеличение численности не наблюдалось и она не превышала таковой в предыдущем 1990 году. В 1992 отмечалась массовая гибель зверьков, когда в разгар снеготаяния ударили морозы и оставшийся снег превратился в сплошной слой льда, которым покрылись и уже освобожденные от снега участки. Тем не менее лето 1992 года характеризовалось средней численностью обоих видов, которая была характерна и для следующего 1993 года.

В пик 1994 года весенняя численность обоих видов была достаточно высока, хотя и не достигала известных для острова максимальных значений, и в целом этот пик оказался наиболее слабо выраженным за рассматриваемый период. К тому же в середине лета обилие грызунов резко снизилось, что особо касается сибирского лемминга, у которого этим же летом наступил крах популяции (численность снизилась для величин, свойственных депрессии, отсутствовало августовское размножение). По наблюдениям в среднем течении р. Красный Флаг, по крайней мере в этом районе, существенную роль в снижении численности на этот раз сыграли хищники. На фоне наметившейся к середине лета тенденции к падению обилия, миофаги, в первую очередь поморники, нанесли «решающий удар» по популяции грызунов, «планово» выедавая оставшихся зверьков, терпеливо подкарауливая их у обитаемых нор. Когда численность грызунов в августе достигла критически низкого уровня, большинство миофагов откочевало из данного района.

В 1995 году в большинстве районов острова отмечалась низкая численность обоих видов, хотя местами зверьки были довольно многочисленны, о чем свидетельствовало активное размножение белых сов (в верховьях р. Неизвестной). В 1996 году спад численности продолжался, завершившись депрессией в 1997 года, которая особо хорошо была выражена в центральных районах острова, притом, что на юге (в бассейне р. Наша) была не столь глубока. В 1998 году отмечено начало роста численности обоих видов, который должен привести к очередному пику в 1999—2000 гг.

Представленная на графике и описанная картина в достаточной степени отражает сложность популяционных циклов леммингов и разнообразие динамики их численности.

Прежде всего обратим внимание на то, что, как мы уже отмечали, ход изменения численности двух обитающих на острове видов леммингов хотя и очень близок, но все же далек от полного совпадения. При этом сибирский лемминг явно отличается большей амплитудой колебаний численности и ее более резкими изменениями. Особо четко эти отличия проявляются в годы глубоких депрессий, когда сибирских леммингов практически вообще нигде не удастся увидеть, притом, что лемминги Виноградова все-таки встречаются, причем иногда довольно регулярно. С другой стороны, во время «больших» пиков в первую очередь поражает как раз обилие сибирских леммингов, тогда как численность леммингов Виноградова хотя и достаточно высока, но не столь впечатляющая. Наконец отметим, что в большинстве случаев леммингу Виноградова свойственны более плавные как рост, так и падение численности. Получается, что последний вид как бы более устойчив к внешним и внутренним факторам динамики численности, тогда как сибирский лемминг реагирует на них более «остро» — с большей скоростью и более интенсивно.

Мы уже говорили и о том, что циклы леммингов в разных районах Арктики не синхронны. Об этом свидетельствует весь огромный объем накопленных к настоящему времени полевых наблюдений, а в последнее десятилетие это весьма наглядно представлено в ежегодных бюллетенях Российской рабочей группы по куликам, в которых публикуются сведения об условиях размножения куликов, включая и данные о состоянии популяций леммингов по всей российской Арктике. Рисунок 102 дает

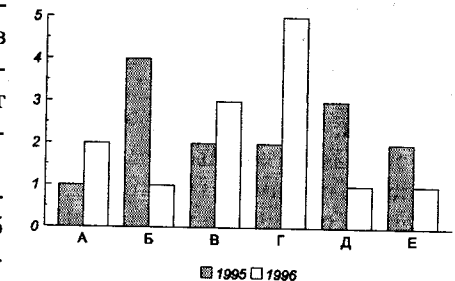


Рис. 102. Относительная численность леммингов в разных районах российской Арктики в 1995—96 гг. по данным Российской рабочей группы по куликам.

Районы: А — о. Вайгач, Б — Южный Ямал, В — Центральный Таймыр, Г — дельта р. Лены, Д — низовья р. Индигирки, Е — о. Врангеля.
Численность: 1 — очень низкая, 2 — низкая, 3 — средняя, 4 — высокая, 5 — очень высокая

вполне определенное представление о том, что от района к району варьирует не только уровень численности, но и фаза популяционного цикла — из представленных районов в трех с 1995 по 1996 год происходил рост популяции, а в трех — спад. На Ямале в 1995 году наблюдался пик, сменившийся на следующий год глубокой депрессией, а в дельте Лены пик наблюдался как раз в 1996 г. Глубочайшая депрессия на о-ве Вайгач отмечалась в год пика на Ямале.

Оказывается, однако, что полной синхронности циклов не наблюдается даже в пределах такой сравнительно небольшой территории, как остров Врангеля. Сравнительно редко случаются особо выдающиеся пики (как, например, в 1981 году) и столь же выдающиеся депрессии, когда численность леммингов одинаково чрезвычайно высока или крайне низка по всему острову. Более же типична ситуация, когда на фоне преобладающей низкой численности существуют очаги, в которых плотность грызунов имеет среднее значение или даже сопоставима с «пиковой» или, наоборот, когда в большинстве районов плотность населения очень высока, но существуют «прогалы», обстановка в которых напоминает депрессию. Первая ситуация, например, очевидно имела место в 1995 году в верховьях р. Неизвестной, где, при повсеместно отмечавшемся значительном спаде численности грызунов, обилие гнездящихся сов достигло максимального за несколько предшествующих лет значения, что свидетельствует о значительном обилии леммингов. В 1997 г. во время глубокой депрессии, когда во всех центральных районах острова было найдено всего два гнезда белой совы, в долине р. Наша на юге острова отмечено несколько гнездящихся пар, а соответственно здесь была достаточно высокая численность леммингов. Особо интересная ситуация сложилась во время двухлетнего пика 1986—87 гг. В 1986 высокая численность грызунов отмечалась в основном на юге, юго-западе и в центре острова, тогда как на севере и на востоке ее можно было охарактеризовать как среднюю. На следующий же год она достигла максимума как раз на севере и востоке, оставшись на прежнем уровне на юге и заметно снизившись на западе и в центре. То есть по острову, с юго-запада на северо-восток, как бы прокатилась волна высокой численности. Во всех подобных случаях речь, конечно, не идет о принципиальных различиях динамики популяций между районами острова так, чтобы пикам в одном районе соответствовали депрессии в другом и т.д. Однако очевидно, что, как и в случае с двумя видами леммингов, амплитуда флуктуаций их численности, а также продолжительность разных фаз цикла могут различаться от места к месту.

Причины этого, как и причины различий динамики двух видов, пока могут лишь предполагаться. Однако очевидно, что определенную роль играют в этом мезоклиматические и ландшафтные различия, в частности особенности набора и соотношения различных биотопов. В связи с этим любопытно заметить, что подобные пространственные различия в ходе изменений численности отмечаются не только между разными районами острова, но и между отдельными ландшафтными урочищами одного района, расположенными на расстоянии всего лишь в нескольких сотнях метров друг от друга.

На рисунке 103 представлен график изменений расчетной (по данным отловов на линиях ловушек) плотности населения грызунов в трех местообитаниях одного пункта в среднем течении р. Красный Флаг.

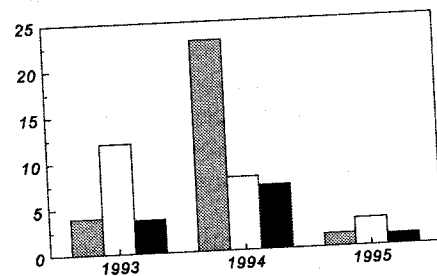


Рис. 103. Изменения суммарной плотности населения леммингов в трех ландшафтных урочищах среднего течения р. Красный Флаг на о-ве Врангеля в 1993—95 гг.

Серые столбики — нижняя часть делювиального шлейфа со стелющимся ивняком, белые — щебнистый склон с разнотравно-дриадовым покровом, плоская крупнопolygonальная поверхность с мохово-травяной растительностью, черные — крупнопolygonальные и байджараховые мохово-травяные урочища

Хорошо видны два типа различий. Во-первых, местообитания, плотность населения в которых обозначена серыми и черными столбиками, сходны по динамике численности леммингов, но существенно различаются по наблюдаемой амплитуде изменений численности. В «предпиковый» и «послепиковый» годы обилие грызунов в них сопоставимо, а в год пика различается более чем в три раза, притом, что в крупнопolygonальных мохово-травяных урочищах численность изменяется примерно в 5, а на шлейфах со стелющимся ивняком — в 16 (!) раз. Дело здесь вероятно в том, что местообитания второго типа более удобны для устройства укрытий (более рыхлый дренированный грунт, без подземного льда), а также обладают (к началу роста численности) более богатыми запасами корма, что и способствует стремительному росту обилия (1994). Однако на следующий год это место выглядело как пустыня — растительность была почти полностью сведена, стволы и лишены коры, грунт весь «перепахан». Удивительно было не то, что численность леммингов снизилась столь сильно, а то, что кто-то еще здесь жил.

Что же касается третьего типа ландшафтных урочищ (белые столбики), то в них несколько отличен сам ход динамики изменения численности — максимум пришелся не на «общеостровной» пик, а на предшествующий год, после чего наблюдалось плавное (а не резкое, как в двух предшествующих случаях) снижение. В целом для местообитаний подобного типа характерны относительно небольшие амплитуды изменения численности и сглаженный характер кривой ее изменений. Это может быть связано с тем, что здесь максимально участие в населении копытных леммингов, которым, как мы говорили выше, именно это и свойственно, а во-вторых, вероятно, играет роль специфика биотопов. Грунт здесь существенно обогащен сланцевым щебнем, и устройство новых дополнительных укрытий представляет собой непростую задачу. Соответственно этим ограничивается предельная численность зверьков, лишенная возможности взрывного роста как в биотопах с хорошо податливым грунтом. Это в свою очередь снижает стрессовую нагрузку и предотвращает подрыв кормовой базы, в результате чего не наблюдается «обвального» падения численности.

Возвращаясь в «общеостровной» картине флуктуаций численности леммингов, представленной на рисунке 101, ко всему сказанному добавим, что, помимо своей величины, пики, а равно и депрессии, различаются также своей формой и продолжительностью. Так, хорошо различаются пик 1976 года, резко сменившийся депрессией на следующий же год, пик 1986—87 гг., продержавшийся два года, после чего численность грызунов столь же резко снизилась, и пик 1981 года, депрессия которого наступила лишь через год, после стадии постепенного спада численности.

Особая ситуация, очевидно, сложилась в период 1990—94 гг., резко выделяющийся чрезвычайно затянутой фазой роста численности. Все говорит в пользу того, что вообще-то пик должен был быть в 1992 году, когда он всеми и ожидался. Однако упоминавшийся выше катастрофический гололед, очевидно, нанес столь сильный удар по популяциям грызунов, что им понадобилось дополнительных два года, чтобы достичь пиковой фазы. Если это действительно так, то это хорошая демонстрация трансформационных возможностей воздействия погодных условий на лемминговые циклы.

За представленный на графике период, от депрессии 1969 до депрессии 1997 года, на острове Врангеля имело место пять циклов численности леммингов, то есть средняя их продолжительность составила более 5,6 лет, что существенно выше данного показателя для большинства остальных арктических районов, в которых он обычно составляет около 4 лет. Подобное превышение обусловлено тем, что на фоне более или менее «стандартных» циклов, продолжительностью в 4—5 лет (1969—1972, 1973—1976, 1984—1988), имело место два «затянувшихся» цикла в 7 (1977—1983) и 8 (1989—1997) лет, отличающихся растянутой фазой роста численности. Выше мы уже обсуждали ситуацию в начале 90-х годов — возможно, что-то подобное произошло и в конце 70-х. То есть вполне вероятно, что если бы не сильные внешние воздействия типа описанного гололеда, то в рассматриваемый период могло пройти не 5, а 6—7 циклов, то есть их средняя продолжительность составила бы 4—4,7 лет, что уже ближе к «норме».

Ретроспективный анализ динамики численности леммингов на острове Врангеля, основанный на всех имеющихся данных, в том числе и на тесно связанных с их обилием

показателях размножения белых сов, позволил К.Е. Литвину и В.В. Баранюку (1986) говорить о двух типах пиков численности, различающихся своим уровнем и характером. Авторы выделяют «большие» пики (1970 и 1981 гг.), когда численность достигает своего максимального уровня на больших территориях, и пики «малые» (1976 и 1986—87 гг.), когда подобный уровень не достигается или наблюдается лишь на локальных участках. Другим их существенным отличием является резкое падение численности после малых пиков при ее постепенном, растягивающемся минимум на 2-3 года, снижении. Определенную разновидность «малых» пиков представляют собой двухлетние «волнообразные» пики, подобные случившемуся в 1986—87 гг., последовательно охватывавшему разные части острова. Нетрудно заметить, что «большие» и «малые» пики чередуются во времени, следуя один за другим, так что, помимо обычного «короткого» популяционного цикла с одним пиком, можно говорить и о «длинных» или «больших» циклах, включающих два пика — «большой» и «малый». Протяженность подобных циклов на острове составляет около 10 лет (8 и 11), что уже довольно близко к протяженности широко известных 11-летних солнечных циклов. Заметим, что «потерянный» пик 1992 года, в соответствии с подобными представлениями, должен был быть «большим», и теперь особо интересно каковым (и когда) будет следующий.

Необходимо все же еще раз напомнить, что получаемые картины динамики численности леммингов всегда в той или иной степени приближительны, поскольку основаны преимущественно на наблюдениях в бесснежный период. В то же время, как отмечают многие исследователи, в том числе Ф.Б. Чернявский и И.В. Дорогой, применительно к острову Врангеля, в большинстве случаев резкие изменения состояния популяций приходятся на снежный период, длящийся на острове с конца сентября-октября по конец мая-начало июня. Это делает затруднительным точное определение как продолжительности разных фаз, так и величины пиков и глубины депрессий. Разнообразие же наблюдаемых в бесснежный период ситуаций в значительной степени вытекает из того, на какую именно стадию популяционного цикла приходится снеготаяние. Под снегом лемминги существуют в условиях относительной стабильности, при минимальном воздействии внешних факторов, таких как: погода, хищники и т.д., которые приобретают гораздо большее значение в отсутствие снежного покрова. Так, если популяция «выходит из-под снега» в состоянии высокой численности, в момент, предшествующий наступлению пика, то минимально воздействие, оказываемое на нее хищниками (из-за обилия зверьков), и лишь катастрофические явления, подобные гололеду 1992 г., способные ее подкосить. Если же максимум пика пришелся на снежный период, а к лету наметился определенный спад, при все еще достаточно высоком весеннем обилии, то воздействие миофагов может оказаться весьма существенным, и они способны «добить» популяцию грызунов, доведя ее до состояния депрессии «раньше положенного», как это, очевидно, имело место в 1982 и 1994 гг. Крайне низкая численность леммингов к моменту снеготаяния гарантирует минимальный пресс хищников, которые не приступают к размножению.

Думается также, что сложившееся мнение о малой роли миофагов в наступлении снижения численности в полной мере справедливо лишь по отношению к «большим» пикам, когда численность леммингов повсеместно очень высока и хищники чисто физически не могут нанести им ощутимый урон. Что же касается «малых» пиков, то здесь все может оказаться не так просто. Вполне вероятно, что свойственное «малым» пикам особо резкое снижение обилия леммингов как раз и обусловлено повышенным воздействием хищничества, поскольку, если принимать в качестве единственной его причины стресс и его последствия, то логичным будет ожидать тем более резкого спада, чем большая численность достигается во время пика, а мы имеем как раз обратную ситуацию.

Существуют, однако, районы, в которых роль хищников бесспорно выглядит как постоянный основной фактор изменений численности обилия леммингов, определяющий их циклы. Подобная ситуация описана Б. Ситтлером для северо-востока Гренландии, где обитает всего один вид лемминга. Численность его крайне низка (менее 4 размножающихся самок на гектар в годы пика), а основным его «потребителем» является горностаев, вполне успешно перемещающийся в зимнее время в подснежных ходах, где добывает взрослых леммингов и разоряет их гнезда, не оставляя грызунов в покое на протяжении всего года. В подобной обстановке выявлены вполне регулярные пятилетние циклы. Высокая численность леммингов вызывает активное размножение горностаев, а следующий за ней крах популяции совпадает по времени с выходом молодых горностаев. На следующий год наблюдается пиковая численность горностаев, при низком обилии леммингов, что вызывает в дальнейшем снижение численности хищников. Когда последняя достигает своего минимума, обилие леммингов начинает расти, и все повторяется сначала.

В общем, проблема циклов леммингов все еще далека от более или менее полного решения и в них остается еще очень много непонятого, неоднозначного и просто загадочного. Ясно, что циклы существуют практически везде и повсеместно характеризуются определенным структурным сходством, но на этом все единообразие и кончается. Проявляющиеся как в пространстве, так и во времени различия связаны с особенностями ландшафтной обстановки, составом хищников, изменчивостью погодных условий, предельным обилием самих грызунов, особенностями кормовой базы и еще Бог знает какими и сколькими факторами. При этом, с появлением все новых фактов и наблюдений, возделенная цель получения модели циклов леммингов хотя бы для одного какого-либо района, например о-ва Врангеля, отнюдь не приближается, а становится все дальше и дальше. Между тем задача эта вполне актуальна, поскольку лемминги — одно из ключевых звеньев тундровых экосистем, прямо или опосредованно влияющих на большинство других живых компонентов, определяя многие их текущие показатели, — от состояния растительного покрова до обилия шмелей и условий гнездования гусеобразных, что мы покажем в следующих разделах.

Концентрации берлог белых медведей и «птичьи базары»: остров как региональный очаг размножения

Практически каждый, кто вообще знает о существовании на свете острова Врангеля, на вопрос о том, чем он собственно известен, в первую очередь ответит, что это «родильный дом» белых медведей. Однако «родильным домом» остров Врангеля служит не только белым медведям. Как мы уже говорили, многие виды представлены на островах общими для всего берингийского региона или значительной его части популяциями, и если для некоторых из них, как для черной казарки, данный район является, в общем-то, второстепенным или же одним из многих подобных, то для других он занимает исключительное положение, будучи основным местом размножения. Помимо белого медведя, для которого это, несомненно, главный очаг размножения в регионе, где сосредоточено не менее 3/4 или даже 4/5 ежегодного числа родовых берлог, подобную же роль острова играют и для морских птиц. Для них это самый крупный район их гнездования в Чукотском море и основной, если не единственный, очаг размножения специфичных островных форм, определяющих морское птичье население акватории Чукотского моря. В эту же категорию отчасти попадает и песец, особые условия размножения которого на острове Врангеля приводят к тому, что его успехом (или неуспехом) определяется состояние популяции этого вида на всем арктическом побережье Чукотки.

С одной стороны, состояние популяций этих и подобных им видов, наблюдаемое на о-вах Врангеля и Геральд, в значительной степени зависит от ситуации в других районах и в регионе в целом. С другой же — как основной очаг размножения, острова играют

ключевую или одну из ключевых ролей в определении этого общего состояния данных популяций в регионе.

Поднадоевшее уже журналистское определение острова Врангеля как «родильного дома» белых медведей вполне соответствует реальности. Ежегодно на острове бывает от 200—250 до 300—400 и, возможно, более родовых берлог белых медведей, по несколько десятков (!) которых регулярно отмечается и на о-ве Геральд, имеющем совсем незначительную площадь. Остров Геральд и некоторые районы острова Врангеля, как, скажем, окрестности м. Уэринг, дают примеры максимально известных концентраций берлог — до 2—3, а иногда до 4—5 на квадратный километр. При этом в районе того же м. Уэринг существует крупный постоянный снежник, известный под названием «Подкова», в котором может быть устроено до 8 берлог одновременно. Близка и ситуация на западном побережье, где под абразионными обрывами формируется узкая полоса снежников, длиной до 15—20 км, и в отдельные годы берлоги встречаются здесь в среднем на каждом километре, а то и чаще — через 0,5—0,7 км. Нигде более в мире подобные ситуации никогда не отмечались и являются совершенно уникальными.

Общее ежегодное число берлог на островах, совершенно очевидно, весьма нестабильно. Однако методика регулярно проводимых на островах авиационных и наземных учетов до сих пор далека от совершенства⁸, поэтому при анализе их результатов требуется крайняя осторожность.

Основную сложность при учетах берлог создает то обстоятельство, что каждая берлога может быть зарегистрирована только в более или менее краткий период от ее вскрытия до заметания очередной пургой. При этом, если звери сразу не покидают берлогу, а остаются в ней на более или менее длительный срок, одна и та же берлога может вскрываться и заметаться несколько раз. На небольшом участке точно определить общее число берлог можно путем постоянных наблюдений в течение всего периода вскрытия, который составляет около двух месяцев (с конца февраля-начала марта до конца апреля-начала мая). Ясно, однако, что подобными наблюдениями нельзя охватить весь остров. Приходится применять авиаобследование, а данными наблюдениями нельзя охватить весь остров. Приходится применять авиаобследование, а данными наблюдениями нельзя охватить весь остров. Приходится применять авиаобследование, а данными наблюдениями нельзя охватить весь остров.

Тем не менее по показателям встречаемости вскрытых берлог на авиационных маршрутах, проводимых в одно и то же время, и по данным наземных наблюдений с нескольких контрольных участков можно уверенно утверждать, что общее ежегодное число берлог на островах может изменяться в 2—3 раза, а может быть и более. За более чем пятнадцатилетний период постоянных наблюдений, с начала 80-х до середины 90-х годов, динамика общего обилия берлог на островах не проявила каких-либо устойчиво направленных тенденций к его снижению или повышению. Общая картина динамики (рис. 104) характеризуется наличием отдельных, нерегулярных, резко выраженных «пиков» и «спадов» обилия на фоне статистически сходного уровня. Причины пиков и спадов окончательно не ясны, но явно не определяются

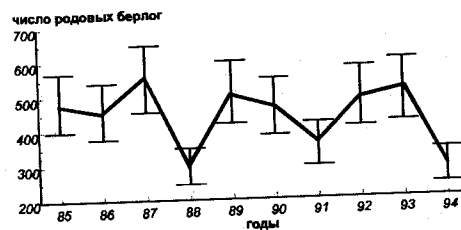


Рис. 104. Общая расчетная численность родовых берлог белого медведя на о-вах Врангеля и Геральд в 1985—94 гг.

Жирная линия — средние значения, вертикальные штрихи — пределы ошибки расчетов

⁸ В последнее время совместными усилиями российских и американских специалистов разработана биологически и статистически обоснованная методика с тремя вариантами учетной процедуры и последующих расчетов, подразумевающая как использование авиации, так и проведение наземных наблюдений на контрольных участках. Однако даже для ее апробации требуются весьма значительные материальные и людские ресурсы.

ситуацией на острове Врангеля. Несомненно, здесь определяющее влияние общей ситуации в регионе и (или) процессов, происходящих в целой популяции медведей данного региона. Самки этого вида приносят детенышей, как правило, один раз в три года (медвежата остаются с матерью до трехлетнего возраста, лишь после чего начинают самостоятельную жизнь), которые сами начинают размножаться, достигнув трехлетнего возраста. Соответственно, обилие берлог в том или ином году может определяться успехом размножения популяций три года назад, т.е. числом самок, готовых к размножению. С другой стороны, увеличение числа берлог может и не означать благополучия популяции. Если самки, достаточно рано покинувшие берлоги, в течение короткого времени теряют свой выводок, то они пытаются завести потомство вновь и на следующий год снова могут быть обнаружены в берлогах. То есть «всплеск» числа берлог может быть и следствием массовой гибели медвежат в предыдущем году, например, вследствие особо тяжелых ледовых условий. Наконец, определенное значение может иметь и перераспределение берлог между островами и материком. Во всяком случае, данные нескольких лет параллельных наблюдений на островах Врангеля и Геральд и на материковом побережье Чукотки не позволяют утверждать такую возможность, демонстрируя отрицательную корреляцию встречаемости берлог на островах и материке.

Существование родовых берлог белого медведя на арктическом побережье Чукотки известно давно, но принято было считать, что это лишь случайность и общее их число крайне незначительно. Однако в 1985 г. сотрудниками заповедника «Остров Врангеля» были проведены рекогносцировочные учеты вдоль всего побережья, от Медвежьих о-вов на востоке Якутии до Берингова пролива, которые потом ежегодно повторялись вплоть до 1993 г. В результате было выяснено, что самки белых медведей достаточно регулярно и в немалом числе устраивают берлоги на обследованном побережье. В качестве основных районов концентрации, где берлоги встречались наиболее регулярно и в наибольшем числе, были выявлены Медвежий о-ва, район м. Кибера и губы Нольде, район м. Онман и м. Келенеут, о. Колючин и северо-восточное побережье п-ва Дауркина, от м. Сердце-Камень до Берингова пролива. Помимо собственно прибрежной полосы, берлоги обнаруживались и на расстоянии нескольких десятков, а в отдельных случаях — до сотни километров от берега. Общее ежегодное число родовых берлог на чукотском побережье и прибрежных островах было определено, как минимум, в несколько десятков. Однако, с учетом почти не обследованных внутренних районов, их может быть и существенно больше. Это, конечно, все равно меньше, чем на островах Врангеля и Геральд, которые остаются основным местом размножения, но все же достаточно существенно и лишает острова статуса «единственного» района концентрации берлог.

В процессе учетов на чукотском побережье выявилось еще одно интересное обстоятельство. Обследования проводились в разные сроки, и когда они проводились в марте, значительные концентрации берлог удавалось обнаруживать на западе обследуемого региона, на Медвежьих о-вах, а на востоке, на побережье п-ова Дауркина, в лучшем случае регистрировалось 1—2 берлоги. Если же сроки учетов приходились на апрель, то картина была обратной — Медвежий острова оказывались «пустыми», а на востоке их отмечалось до полутора-двух десятков. Поскольку столь резкие изменения пространственного распределения кажутся маловероятными, то в качестве гипотезы, объясняющей это явление, можно принять следующее. На западе рассматриваемого региона, расположенном севернее, раньше устанавливается снеговой покров на суше и ледовый покров на морской акватории, что подтверждается существующими метеорологическими и гидрологическими данными. Соответственно здесь раньше создаются условия для залегания медведей в берлоги, а более раннее залегание может повлечь и более ранний выход. Для подтверждения этого предположения необходимо проведение повторных учетов по всему побережью в течение одного сезона, чего до сих пор осуществить не удавалось. Если же это будет подтверждено, то вполне возможно, что более или менее устойчивая разница в сроках выхода самок медведей из берлог является межпопуляционным отличием, поскольку медведи, размножающиеся на Медвежьих островах, скорее всего, не принадлежат к чукотско-алаянской популяции, а пик вскрытия берлог на островах Врангеля и Геральд совпадает с таковым на востоке чукотского побережья.

На самом острове Врангеля, помимо общей численности берлог, от года к году существенно варьирует и их пространственное распределение, что уже определяется местными факторами. К районам с наиболее регулярным высоким обилием берлог относятся

западное (прибрежная часть Западного плато), северо-западное (горы Дрем-Хед, прибрежные части Безымянных гор) и восточное (окрестности м. Уэринг и м. Пиллар с прилегающими частями Восточного плато) побережья, т.е. сравнительно мало удаленные от побережья территории с рельефом, обуславливающим изобилие более или менее крупных снежников, необходимых для устройства берлог (рис. 105, 106). Менее регулярно значительное обилие берлог обнаруживается в Сомнительных горах и горах Минеева. Наконец, наиболее редко берлоги встречаются в центральных районах острова и Северных горах, значительно удаленных от побережья. Это наиболее общая картина, а конкретные ситуации того или иного года могут существенно образом от нее отличаться. При этом отклонения возможны как бы в двух направлениях. Во-первых, изменяется соотношение числа берлог, расположенных на западе и востоке острова, а во-вторых, наблюдаются вариации соотношения числа берлог в прибрежных и во внутренних районах. Помимо этих, наиболее крупных различий, отмечаются и более мелкие. Так, на западе, в один год наибольшие концентрации могут отмечаться на Западном плато, а в другой — в Безымянных горах. На самом Западном плато берлоги могут быть сконцентрированными вдоль береговой линии или распределены по внутренним долинам и террасам. На востоке острова абсолютно асинхронно изменяется обилие берлог в районе м. Уэринг и рядом расположенного м. Пиллар. И так далее. Все это конечно имеет свои причины и, очевидно, обусловлено различиями ледовой обстановки у берегов острова и процессов снегонакопления в осенний период, когда беременные самки приходят на остров.

Специально проведенный анализ, в частности, показал, что различия в распределении берлог между западом и востоком острова не связаны с общей характеристикой ледовых условий у того или иного побережья предшествующей осенью, но демонстрируют статистически достоверную зависимость с преобладающими в этот период ветрами. При господстве, в период формирования снегового покрова, ветров с западной составляющей, большее число берлог оказывается на востоке острова, что может быть объяснено более интенсивным здесь снегонакоплением при подобных условиях. Наоборот, если преобладают восточные и северо-восточные ветры, то берлоги концентрируются преимущественно на западе. При этом, в пределах Западного плато, отмечается повышенная доля берлог, расположенных вдоль береговой линии, под обрывами западной экспозиции, где больше всего снега накапливается именно при восточных ветрах.

Перераспределение берлог между прибрежными и центральными районами обнаруживает некоторую связь с общей ледовой ситуацией в регионе. Сравнимая «ледовые» годы, когда становление ледового покрова происхо-

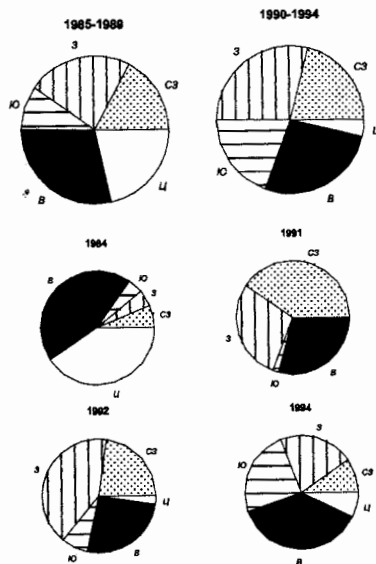


Рис. 105. Среднее распределение родовых берлог по регионам о-ва Врангеля в 1985—89 и 90—94 гг. (крупные диаграммы) и примеры ежегодных распределений (мелкие диаграммы).

СЗ — северо-запад (Дрем-Хед и Безымянные горы), З — Западное плато, Ю — южная горная гряда (горы Евстифеева, Минеева, Сомнительные) и южной побережье, В — восточные горные районы и побережье, Ц — центральные районы острова, включая северную горную гряду

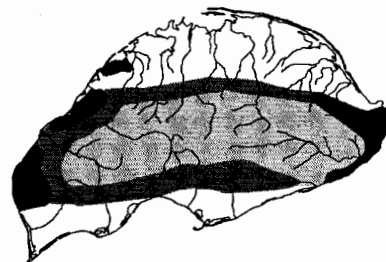


Рис. 106. Усредненная картина распределения плотности родовых берлог белого медведя на о-ве Врангеля.

Черная заливка — районы наиболее регулярных высоких концентраций; темно-серая и светло-серая заливка — районы со средней и низкой плотностью берлог, не заштрихованные участки — преимущественное отсутствие берлог

дит достаточно рано, а плавучие льды вообще не покидают прибрежных вод, и годы «открытого моря», когда кромка льдов в осенний период в течение длительного времени может находиться далеко на север от острова, мы получаем, что для первых случаев распределение берлог оказывается более равномерным, тогда как для вторых характерны повышенные концентрации в береговых районах, при крайней редкости или отсутствии берлог в центре острова. Это хорошо демонстрируется средним распределением берлог на острове в «ледовые» 1985—89 гг. и в 1990—94 гг., годы с длительным периодом открытого моря (рис. 105). Пока единственным объяснением этому факту может служить предположение о том, что при позднем становлении ледового покрова медведицы устраивают берлоги сразу же при его определенном достижении, не тратя время на более или менее длительные путешествия.

Конечно, вряд ли особенности пространственного распределения берлог на островах могут каким-либо образом отражаться на состоянии их популяции. То, что самки могут устраивать свои берлоги буквально вплотную друг к другу, на расстоянии всего лишь нескольких метров, гарантирует отсутствие общего дефицита мест для устройства берлог даже в самые малоснежные годы. Однако наличие подобных изменений весьма важно для организации мониторинга, слежения за численностью берлог. Крайнее непостоянство их распределения не дает возможности судить о динамике их общей численности не только по одному, но даже по нескольким контрольным участкам и делает обязательным обследование всей территории острова, что возможно только с применением авиации.

Если же говорить о значимости островов для состояния всей популяции белого медведя региона, то, хотя здесь еще очень много неясного и неизученного (как и во всем, что связано с этим видом), ясно, что та или иная ситуация, сложившаяся в данном районе, может иметь далеко идущие последствия из-за того, что под ее воздействием оказывается сразу большая часть размножающихся самок. Например, если в осенний период плохие кормовые условия в районе острова, то самки уходят в берлоги, не накопив достаточных жировых запасов, и выходят из них сильно отошавшими и ослабленными⁹, что, конечно, не может не повлиять на выживание их выводков. Наконец, непреходящую значимость для популяции имеют острова ввиду их заповедного статуса, который гарантирует как отсутствие браконьерской охоты на берлогах в настоящее время, так и ее отсутствие в будущем¹⁰.

Помимо крупнейших концентраций родовых берлог белых медведей, на островах расположены и крупнейшие в Чукотском море колониальные гнездовья морских птиц. Образованы они семью видами собственно морских птиц, наиболее многочисленны из которых — моровка (*Rissa tridactyla*), толстоклювая кайра (*Uria lomvia*) и полярный чистик (*Cephus grylle*). Менее обилён, но достаточно обычен берингов баклан (*Phalacrocorax pelagicus*), бывает обычна, но не каждый год, ипатка (*Fratricula corniculata*), иногда гнездится топорок (*Lunda cirrhata*), только на острове Геральд в небольшом числе представлена тонкоклювая кайра (*Uria aalge*). Кроме того, постоянным обитателем колоний этих морских видов является крупная чайка — бургомистр (*Larus hyperboreus*).

Предпосылками для формирования крупных колоний этих видов, прежде всего, является явно повышенная продуктивность вод района Чукотского моря, обусловленная сложными системами течений, смешением арктических и тихоокеанских водных масс, а также близостью кромки дрейфующих льдов (положение островов совпадает с ее сред-

⁹ В ходе совместных российско-американских работ по отлову и мечению самок белого медведя на о-ве Врангеля были обнаружены достоверные различия между годами в упитанности вышедших из берлог самок с медвежатами.

¹⁰ Браконьерская охота на белых медведей из-за их шкур приобретает все больший размах на Чукотке, где в настоящее время отстреливается чуть ли не каждый медведь, оказавшийся вблизи поселка. Помимо этого, предполагается официальное разрешение ограниченной охоты на медведей коренному населению Чукотки для его личных нужд.

ним многолетним положением). Важным обстоятельством является и то, что в Чукотском море это единственные массивы суши вдали от материкового берега, обладающие, к тому же, значительной протяженностью пригодных для гнездования морских птиц берегов. Сравнительная редкость последних, возможно, является отнюдь не последней причиной скудного населения морских птиц противоположного арктического побережья Чукотки, от Чаунской до Колочинской губы, где преобладают низменные лагунные берега с редкими скальными выступами.

В результате колонии морских птиц («птичьи базары») островов Врангеля и Геральд оказываются крупнейшими в Чукотском море, причем средняя численность гнездящихся в них птиц составляет порядка двух третей от общего числа птиц всех его побережий (рис. 107). Соответственно именно за счет «врангельско-геральдовских» птиц в значительной степени формируется птичье население акватории Чукотского моря и особенно его северной части.

«Птичьи базары» сосредоточены на западном и восточном берегах о-ва Врангеля (там, где к морю выходят горные сооружения, образуя обрывистые абразионные берега) и на о-ве Геральд (рис. 107), отличаясь между собой по составу. На западе о-ва Врангеля абсолютно преобладает моевка, на востоке они согосподствуют с толстоклювой кайрой, а на о-ве Геральд моевки очень мало и преобладают толстоклювая кайра и полярный чистик. Высокая концентрация последнего вида (до 60—70 тыс. особей) на о-ве Геральд также представляет своего рода исключительное явление, нигде более не известное. Не будучи облигатно колониальными (т.е. строго колониальными), чистики, как правило, более или менее равномерно распределены вдоль берегов, редко образуя высокие концентрации.

Общая численность и численность отдельных видов гнездящихся морских птиц на островах подвержена значительным флуктуациям. За период постоянных наблюдений с 1975 по 1988 гг. численность моевок и кайр в колонии м. Птичий Базар (западный берег о-ва Врангеля) изменялась в 2 раза, а на м. Уэринг (восточный берег о-ва Врангеля) в 6 раз (!), составляя около 100—120 тыс. особей в 1979—81 гг. и 20—25 тыс. в 1983 г. При этом изменениям численности во всех колониях острова свойственна примерная синхронность. В указанный период максимальные депрессии численности на всех «птичьих базарах» пришлись на 1983—1985 гг., а пики численности на 1980—81 гг. Причины данных флуктуаций также пока не ясны. Однако в ходе специального анализа (Придатко, 1986) было установлено, что кривые численности кайр и моевок хорошо ложатся на кривую изменения температуры воздуха в летний период с запаздыванием на 2 года

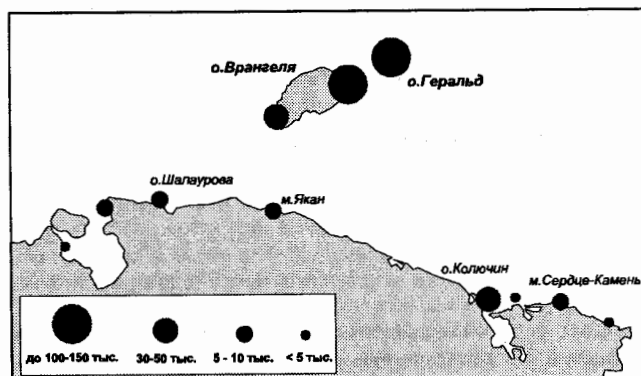


Рис. 107. Расположение и примерная численность колоний морских птиц на арктическом побережье Чукотки

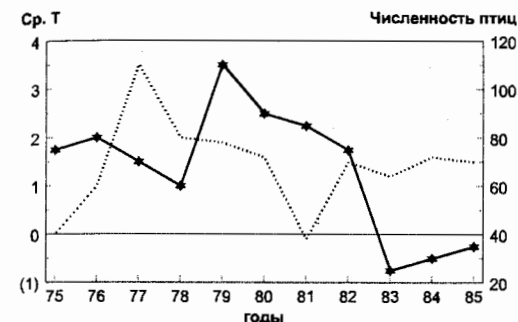


Рис. 108. Флуктуации среднелетней температуры воздуха (пунктир) и численности гнездящихся птиц на м. Уэринг (сплошная линия) в 1975—85 гг. (по: Придатко, 1986)

м. Уэринг изменялось в охваченный наблюдениями период от 100 и более пар в наиболее теплые годы до полного отсутствия, например, в холодном 1985. Только в особо теплые (1986 и др.) отмечалось здесь гнездование и отдельных пар топорка. При обследовании поселений морских птиц о-ва Геральд в холодный 1988 г., с очень поздним сходом снега и разрушением припая, нами была встречена всего одна, по-видимому, не гнездящаяся ипатка. В гораздо более теплый 1992 г., с ранней весной и гораздо более ранним вскрытием моря, здесь было обнаружено 6—7 тысяч (!) гнездящихся ипатов, а кроме того, не менее 10—20 пар топорков. Существенно выше, в 4—5 раз, была и численность тонкоклювой кайры.

Тонкоклювая кайра была нами обнаружена на о. Геральд в 1988 г., с чем связано интересное обстоятельство. Впервые о гнездовании на о-ве Геральд двух видов кайр сообщил Э. Нельсон по результатам своих наблюдений в 80-х годах прошлого столетия. Однако позднее Л.А. Портенко, никогда на о-ве Геральд не бывавший, исходя из отсутствия тонкоклювой кайры на о-ве Геральд, сделал заключение, что Нельсон ошибся. Тем не менее этот вид был нами найден как в 1988, так и в 1992 годах там, где указывал Нельсон. В 1995 г. впервые маленькая группа тонкоклювых кайр (около 20 особей) наблюдалась на скалах м. Уэринг на о-ве Врангеля, но к началу откладки яиц они исчезли.

По мнению ряда исследователей, тонкоклювая кайра в последние десятилетия расширяет свой ареал на север, хотя еще в 30-х годах нашего столетия она полностью отсутствовала к северу от Берингова пролива. Только в 80-х годах этот вид был найден на о. Колочин, где его не было за 10 лет до этого. Находка тонкоклювой кайры на о-ве Геральд, казалось бы, хорошо увязывается с этими представлениями, если бы не свидетельство Нельсона, что она встречалась здесь 100 лет назад. Вполне вероятно, что впечатление о продвижении тонкоклювой кайры на север создано лишь вследствие пульсаций ее гнездовой области и флуктуаций численности в связи с погодными условиями, как это имеет место с ипаткой на о-вах Врангеля и Геральд.

В общем, следует полагать, что для этой группы относительно южных видов погодные условия играют решающую роль для проникновения в столь северные для них районы. Наиболее вероятным механизмом воздействия представляется связь возможности их прилета на острова со сроками и темпами вскрытия ледового покрова и освобождения акватории от льда.

«Вклад» же островов в общее состояние популяций данных видов и флуктуации их численности выражается во влиянии местных причин как на число загнездившихся птиц, так и на их продуктивность. Если к началу гнездования значительная часть пригодных для гнездования карнизов и расщелин все еще находится под снегом, то большая часть

¹¹ Этим они отличаются от арктических или аркто-бореальных моевки, чистика и толстоклювой кайры, одинаково характерных для самых высоких широт Арктического бассейна и бореальных приатлантических и притихоокеанских районов.

(рис. 108). По-видимому, флуктуации численности морских птиц определяются на региональном уровне системой взаимодействий температурных условий, ледовитости бассейна Чукотского моря и кормовых условий для птиц.

Особо заметны флуктуации численности у бореально-арктических видов (берингов баклан, тонкоклювая кайра, ипатка, топорок), которые свойственны преимущественно северной Пацифике, а не Арктическому бассейну¹¹, для которых острова являются наиболее северным районом гнездования. Так, обилие ипатки на

прибывших на острова птиц не гнездится и покидает скалы с началом насиживания у более «удачливых» особей. Особенно это сказывается на использующих плоские поверхности кайрах и видах, гнездящихся в наиболее поздно оттаивающих трещинах и расщелинах (чистик, ипатка, топорок).

Продуктивность также может зависеть от погодных условий (в холодные годы с частыми пургами гибнет особенно много кладок). Кроме того, к полному краху популяции кайр могут приводить особо тяжелые ледовые условия. В отличие от меевок, сначала начинающих летать и уж потом покидающих гнезда, птенцы кайр планируют со скал в воду еще полностью не перелинявшими и неспособными к полету. Если в период массового слета под скалами скапливаются глыбы льда (как это было в 1975—76 гг.), то почти все птенцы гибнут, разбиваясь о льды, где их подбирают бургомистры. Обычный же ущерб, наносимый популяциям кайр и меевок хищниками (бургомистр, ворон, песец), поедающими яйца и птенцов, достаточно стабилен и не превышает 25%. Однако в силу разнообразия сочетаний названных факторов, общая продуктивность «птичьих базаров» острова Врангеля (доля покинувших гнездовья птенцов от общего числа отложенных всеми птицами яиц) может меняться от 80 до 20%.

Весьма высока на острове численность и плотность песцов. По разным данным и результатам обследования территории острова всего здесь находится не менее 400—500 использующихся песцами выводковых нор, точный учет которых затрудняется тем, что часть их них располагается в камнях, где их трудно обнаружить. При этом в оптимальных для норения местах, с достаточными кормовыми запасами, плотность нор может достигать 2—3, а в отдельных случаях — 10—11 на 10 км², что также относится к наиболее высокому, известному для всего ареала вида, значению.

Подобная ситуация в сочетании с сравнительно стабильной, за счет высокой численности белых гусей и других птиц, кормовой базой обеспечивает высокий репродуктивный потенциал вида, поддерживаемый ныне еще и строгой охраной выводковых нор, при полном запрете на охоту. Это позволяет предполагать, что в годы успешного размножения значительная часть зверей должна покидать остров¹². И это действительно подтверждается как результатами мечения (из 67 песцов, помеченных на о-ве Врангеля, 4 (6%) были затем отловлены в разных пунктах Чукотки (Зайцев, 1972), так и рассказами чукотских охотников, утверждающих, что с замерзанием пролива, можно наблюдать, как песцы прибывают «сплошным потоком» со стороны острова Врангеля. То есть можно полагать, что остров играет существенное значение и в поддержании численности активно промысливаемой популяции песца арктического побережья Чукотки¹³.

«Консерваторы» и «оппортунисты»: разнообразие социальной организации популяций птиц

Известно, что социальная организация популяций животных, включающая системы территориальных, брачных и родительских отношений, в определенной степени зависит от характера среды обитания. С тем или иным типом социальной организации

¹² При известной способности песцов к дальним миграциям и обитанию во льдах в течение длительного времени пролив между островом и материком не составляет для них серьезного препятствия.

¹³ В то же время, однако, существуют и данные, свидетельствующие о достаточной степени изолированности островной популяции песца от материковой. Результаты краниологических исследований показали, что черепа песцов с острова Врангеля достоверно мельче, но относительно шире, по сравнению с чукотскими (Чернявский, Дорогой, 1981). Это может быть воспринято как свидетельство лишь одностороннего, с острова на материк, потока особей, где их своеобразие растворяется в массе местных песцов.

прямо связаны такие особенности популяций, как их пространственная структура, характер локальной динамики численности и т.д. В высоких широтах наибольшее разнообразие социальных систем демонстрируют кулики, а среди них — песочниковые, представляющие собой совершенно уникальную среди птиц группу по разнообразию отношений между самцами и самками, проявлению территориальности и т.д. (Томкович, 1984а, 1984б и др.). Соответственно разным видам куликов, в одном и том же районе тундровой зоны, могут быть свойственны различный характер пространственной организации популяций, разная степень стабильности уровня их численности и успеха размножения и т.д. При этом вполне явственно прослеживаются тенденции, позволяющие говорить о зональных различиях соотношения видов с различными типами социальной организации, а следовательно, о ее определенной адаптивности к зональным условиям среды.

Анализируя разнообразие социальной организации песочников, Ф. Пителка с соавторами (Pitelka et al., 1974) пришли к заключению, что оно отражает две полярные стратегии эксплуатации ресурсов среды — консервативную и лабильную или оппортунистическую. Большинство видов, не только песочников, но и других куликов, могут быть с той или иной степенью вероятности отнесены к «последователям» одной из них, хотя, конечно же, как и постоянно в природе, мы можем найти немало промежуточных, уклоняющихся и смешанных вариантов.

В классическом выражении консервативная стратегия подразумевает моногамию, при которой оба партнера принимают участие в заботе о потомстве, и наличие охраняемых участков (территорий), достаточных для собственного пропитания и выкармливания птенцов. Как правило, подобные виды характеризуются широким набором используемых кормовых объектов и не привязаны к особо продуктивным участкам. Плотность их гнездования всегда невелика, велика степень гнездового консерватизма, а успех размножения относительно стабилен по годам.

Лабильная или оппортунистическая стратегия свойственна полигамным видам, у которых забота о потомстве ложится на одного из родителей. Они не имеют гнездового консерватизма, широко перемещаются в ареале, оседая для размножения в местах с наиболее благоприятными в текущем сезоне условиями. Охраняемые территории у «оппортунистов» отсутствуют или размеры их сильно варьируют, что позволяет им концентрироваться с высокой плотностью в наиболее продуктивных участках. Частые случаи неудачного размножения покрываются у них очень высокой его успешностью в благоприятных условиях. Достаточно часто представителям этой группы характерна специализация на питании особо массовыми кормами (типулиды, хирономиды и другие).

Проведенный П.С. Томковичем (1984а, 1984б, 1986 и др.) анализ зонального распределения песочников с разным типом социальной организации показал, что относительно число видов-«консерваторов», которым свойственна моногамия, при участии обоих партнеров в заботе о потомстве, в частности в насиживании, закономерно увеличивается с юга на север. В полярные пустыни проникают исключительно моногамные виды. К их числу принадлежат и типичные обитатели горных тундр. Автор объясняет это увеличением суровости климата с юга на север, скудностью кормовой базы в полярных пустынях и динамичностью распределения мест кормежки в горах. Низкие температуры не позволяют оставлять кладку без насиживания на сколько-нибудь длительное время, притом, что полярнопустынные и горнотундровые условия требуют достаточно длительного отлучек из гнезда, что диктует необходимость попеременного обогрева кладки самцом и самкой, т.е. моногамных отношений (консервативной стратегии). Полигамия и, соответственно, насиживание кладок лишь одним из родителей возможны лишь при обилии доступных кормов, когда птицы способны насыщаться во время кратковременных отлучек, и более благоприятных температурных условий. Соответственно, полигамные «оппортунисты», представляющие лабильную стратегию, наиболее обильны, как по числу видов, так и особей, на юге тундровой зоны.

Одним из следствий подобного распределения является то, что население куликов полярных пустынь и арктических тундр оказывается более стабильным как по общему их обилию, так и по

соотношению видов, тогда как в южных тундрах могут наблюдаться очень резкие флуктуации численности отдельных видов, обуславливающие и столь же значимую изменчивость их количественного соотношения.

На острове Врангеля из 13 более или менее регулярно гнездящихся видов куликов черты консервативной стратегии преобладают у 9, а из 6 наиболее обильных видов к «консерваторам» относится 4, в том числе и три самых массовых, повсеместно распространенных вида (тулес, камнешарка, исландский песочник). То есть наблюдающаяся здесь ситуация вполне соответствует приведенным выше соображениям. Но вместе с тем на острове достаточно обычны и отдельные «оппортунисты», практически отсутствующие на других островах Арктического бассейна, целиком относящиеся к подзоне арктических тундр.

Типичным «консерватором» является на острове тулес — один из самых характерных здесь куликов, населяющий абсолютное большинство местообитаний, за исключением лишь сплошь каменистых, сильно заболоченных биотопов и густых кустарников. Данному виду в полной мере свойственны все особенности, которыми мы выше характеризовали консервативную стратегию использования ресурсов.

Прилетают тулесы на остров в конце мая, когда большая часть поверхности еще покрыта снегом, и очень рано приступают к занятию гнездовых территорий, на которых происходит образование пар. Обычно территории начинают заниматься в тот период, когда от снега освобождается лишь 10—15% площади, в результате чего распределение их часто оказывается достаточно разреженным, и территориальные конфликты практически не наблюдаются.

Распределение гнездящихся птиц в однородных местообитаниях достаточно равномерно (рис. 109), хотя и зависит от особенностей динамики разрушения снежного покрова. Последним определяются и различия в плотности гнездования, отмечаемые между близкими местообитаниями разных районов острова. Так, на северной равнине острова и в горах его восточной части разрушение снежного покрова происходит с задержкой в 6—10 дней, по сравнению с южным побережьем и центральными горными районами, соответственно. В результате плотность населения тулеса в последних районах оказывается в 1,5—2 раза выше, чем в аналогичных биотопах севера и востока, где снег стает медленнее и к началу размножения данного вида меньше свободной от снега площади. Самое главное, что характер распределения гнездящихся птиц и уровень их обилия в разных биотопах остаются очень близкими, практически стабильными из года в год, не учитывая только годы с исключительной погодной ситуацией, о которых мы скажем ниже.

Индивидуальные территории тулесов могут достигать площади в 20—30 га, хотя на острове Врангеля, в предпочитаемых им биотопах, отмечается очень высокая плотность гнездования (5—6 пар/км²), неизвестная в других районах арктических тундр. По мнению А.Я.Кондратьева (1982), размеры охраняемых территорий тулесов определяются, исходя из обилия корма, необходимого для выкармливания птенцов. Взрослые птицы в период насиживания нередко летают кормиться на хорошо увлажненные участки и берега озер, расположенные достаточно далеко за пределами их гнездовой территории, но выводки кочуют большей частью в пределах последних. По мнению В.Е.Флинта и А.Я.Кондратьева (Flint, Kondratjev, 1977), именно дальностью этих кочевков и могут определяться минимальные размеры гнездовых участков вида. Самые типичные местообитания тулесов — умеренно увлажненные и хорошо дренированные водораздельные увалы и пологие склоны, на которых во второй половине лета они остаются практически единственными массовыми обитателями из куликов, большинство которых откочевывает со своими выводками в иные стации.

В заботе о потомстве у тулесов принимают участие оба родителя, причем почти в равной степени. По данным А.Я.Кондратьева (1982), на каждого из партнеров приходится по 50% общего времени насиживания. Первое время после вылупления выводок сопровождается обоими роди-

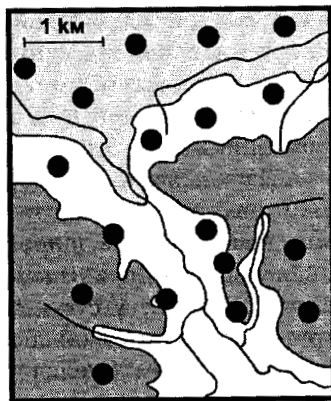


Рис. 109. Распределение гнездящихся пар тулесов в среднем течении р. Неизвестной в 1996 г.

Светлая штриховка — равнинные увалы, темная штриховка — холмогорья, без штриховки — долины и предгорные шлейфы. Показаны условные центры территорий

телями (первыми оставляют его самки, исчезающие незадолго до того, как птенцы начинают подлетывать).

Другие строго моногамные кулики, также проявляющие преимущественно консервативную стратегию, представлены на острове другими обитающими здесь ржанковыми (бурокрылая ржанка, галстучник), камнешаркой, сухолюбивыми песочниками (исландский, бэрдов, красношейка) и чернозобиком. Будучи сходными, в самых общих чертах, с «классической» моделью, в качестве которой мы представили тулеса, все они обладают большим или меньшим своеобразием своих брачных и территориальных отношений.

В наибольшей степени, по рассматриваемой совокупности признаков, к тулесам близки ржанки (рис. 110), отличающиеся только меньшими размерами территорий. На острове они к тому же достаточно немногочисленны и гнездятся лишь в нескольких ограниченных районах и не каждый год, но районы их гнездования остаются постоянными (рис. 112).

Камнешаркам и галстучникам, как и в других районах их ареала, на острове Врангеля свойственна тенденция к групповому гнездованию. Они нередко образуют группы из 3—7 очень близко гнездящихся пар, которые, соответственно, имеют очень небольшие территории. Члены подобных агрегаций совместно участвуют в защите от хищников, появляющихся вблизи от места их гнездования. Некоторым отличием камнешарки от большинства арктических ржанковых (включая и тулеса) является и то, что участие самца в насиживании в 2—3 раза меньше такового самки.

Очень любопытны описанные П.С.Томковичем (1984 г. и др.) территориальные отношения у песочника-красношейки, которому свойственны подвижные территории. Весенние самцовые территории с четкими границами, с формированием пары преобразуются у него в территории меньшего размера и неопределенными границами, центром которых последовательно являются самка, гнездо и выводок. При самке и выводке территории эти перемещаются вслед за ними по участку обитания.

Исландский и бэрдов песочники (рис. 111, 112) представляют собой самые типичные примеры «консерваторов» из подсемейства песочниковых, будучи наиболее близкими к взятым за «образец» ржанковым.

Все названные виды куликов преимущественно мезофильны и сухолюбивы. Единственным влаголюбивым «консерватором» на острове является чернозобик, сходный с ними своими брачными и территориальными отношениями. Для этого вида известно также, что его пары могут сохраняться в течение ряда лет и селиться на одних и тех же территориях.

Как уже говорилось, на острове Врангеля к числу «консерваторов» относятся все самые многочисленные кулики — тулес, исландский песочник, камнешарка и чернозобик. Им в наибольшей степени свойственно постоянство пространственного распределения и близкие из года в год уровни численности.

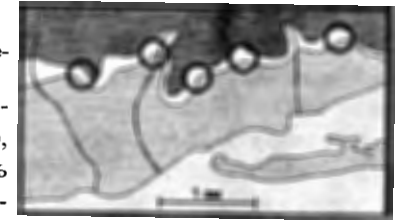


Рис. 110. Гнездовые участки бурокрылой ржанки в окрестностях бух. Роджерс в 1981 году.

Темная штриховка — холмогорья, светлая — наклонная равнина и акватория, без штриховки — полоса подножий склонов, населяемая ржанками

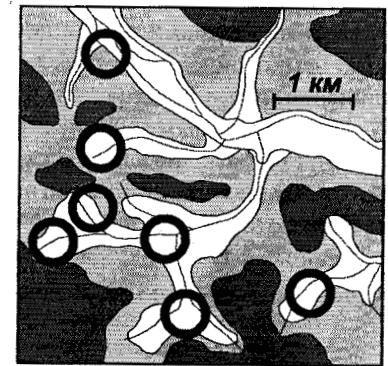


Рис. 111. Размещение гнездовых участков бэрдовых песочников в нижнем течении р. Гусиной в 1984 г.

Темная штриховка — каменистые вершины, светлая — щебнистые склоны, без штриховки — долины рек и ручьев

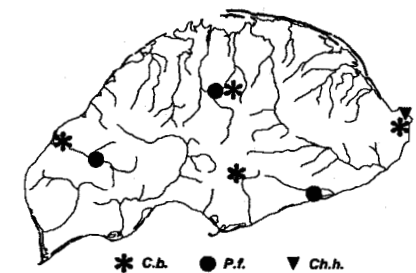


Рис. 112. Районы регулярного гнездования бэрдова песочника (С.б.), бурокрылой ржанки (Р.ф.) и галстучника (Ch.г.)

Другие моногамные «консерваторы» в силу различных, в том числе и фауногеографических, причин на острове относительно редки, и распространение их ограничено небольшими районами. В некоторые годы на гнездовании они нигде на острове не отмечаются. Однако, как мы уже отмечали для бурокрылой ржанки, им свойственно достаточно высокое постоянство районов гнездования. Редкий галстучник регулярно наблюдается на гнездовании на м. Уэринг, бурокрылая ржанка — в районе с. Ушаковского и в среднем течении р. Неизвестной, бэрдов песочник — в районах м. Уэринг, горы Кит и низовьях рр. Гусиной и Советской и т.д.

В целом достаточно очевидно, что описываемая консервативная стратегия имеет как бы две основные составляющие — обеспечение как можно более плотного режима насиживания в условиях, когда достаточно велики затраты на кормление у взрослых особей, и обеспечение рассредоточения кормовых участков выводков в относительно бедной кормом среде. Первое достигается совместным участием взрослых птиц в насиживании, второе — определенными формами территориального поведения. И то и другое диктует необходимость моногамных брачных отношений.

Вполне закономерно, что «консерваторы» представлены преимущественно эвартическими формами и большинство из них — сухолюбивые виды. Исключениями являются немногочисленные сухолюбивые и мезофильные гемиаркти (ржанки, песочник-красношейка) и еще более редкие влаголюбивые гемиарктические виды (чернозобик).

Единственным типичным примером кулика-«оппортуниста», демонстрирующего лабильную стратегию в наиболее «чистом» виде, в фауне куликов острова является дутыш, которому свойственна полигиния и соответствующее неучастие самцов в заботе о потомстве, отсутствие гнездовой территориальности и гнездового консерватизма, при значительных флуктуациях локальной численности.

Самцы дутышей обычно прилетают несколько раньше самок и занимают более или менее обширные демонстрационные территории, в пределах которых осуществляют брачные демонстрации. Эти «самцовые» территории охраняются, но служат лишь для привлечения самок, т.е. для обеспечения успешного спаривания, которое у одного самца может происходить с несколькими самками. Самки устраивают гнезда в пределах самцовых территорий, но гнездовой территориальности у них нет, что позволяет им образовывать довольно плотные гнездовые скопления. Естественно, что при такой ситуации, вся забота о потомстве полностью ложится на самку, а выводки после вылупления достаточно широко кочуют по наиболее кормным местам.

Для дутышей хорошо известны очень значительные межгодовые флуктуации локальной численности, не связанные с суммарной численностью его географических популяций. Последнее наглядно демонстрируется наблюдениями А.Я. Кондратьева (1982) в Ванкаремской низменности, на Чукотке, отмечавшем десятикратные различия в обилии гнездящихся птиц в течение нескольких лет, тогда как численность дутышей на весеннем пролете различалась не более чем на треть. Это связано с тем, что виду, наравне с крайне неравномерным распределением, свойственно и его непостоянство, сопряженное с отсутствием гнездового консерватизма.

Эти особенности пространственно-временной организации популяций проявляются в разном масштабе, что хорошо выражено на острове Врангеля, где дутыш в одни годы достаточно обычен, а местами и многочислен, а в другие — крайне редок или практически отсутствует. При этом и в пределах острова распределение его крайне непостоянно, в одни годы с «хорошей» численностью дутыши обычны на южной равнине и (или) в межгорных котловинах центра острова, в другие — изобилуют на северной равнине, но практически не встречаются на севере и на юге, вплоть до того, что высокое их обилие наблюдается то в одних долинах и котловинах центральной части, то в других.

От широко распространенных на острове моногамных «консерваторов» дутыши отличаются гораздо более неравномерным распределением в системе ландшафтных подразделений. В сухих и умеренно увлажненных местообитаниях они практически не

гнездятся, тогда как в хорошо увлажненных биотопах может быть до 12—15 гнезд на км². При этом и в пределах конкретных населенных им ландшафтных единиц птицам свойственно не равномерное, а «пятнистое» распределение (рис. 113).

Все остальные виды более или менее регулярно гнездящихся на острове куликов не могут быть, безусловно, отнесены к «консерваторам» или «оппортунистам», демонстрируя элементы и той и другой стратегии, либо же весьма специфические особенности.

Из этих «уклоняющихся» и «промежуточных» видов, хрустан, например, по многим признакам близок к «консерваторам» (напомним также, что, как и большинство, он мезофилен и ведет себя в арктической части ареала как эвартк), но не поддерживает гнездовые территории, и о потомстве у него заботится лишь один из родителей. Эти отличия от собственно арктических ржанковых (тулеса, ржанок, галстучника), возможно, каким-то образом связаны с его альпийским центральноазиатским происхождением и могут препятствовать активному освоению им наиболее высокоширотных тундр, где он либо отсутствует, либо, как на острове Врангеля, крайне малочислен.

Американский бекасовидный веретенник, наоборот, имеет хорошо выраженные черты лабильной стратегии и сходен с дутышем тем, что ему свойственны столь же значимые флуктуации обилия и непостоянство распределения гнездящихся птиц. Вместе с тем это моногамный вид, у которого в насиживании принимают участие оба родителя, хотя вклад самца неизмеримо выше (80—90%), что дает возможность предполагать у этого вида и случаи последовательной полиандрии¹⁴, тем более что «воспитанием» выводков заняты исключительно самцы (Кондратьев, 1982). Подобно дутышам, бекасовидные веретенники не имеют охраняемых гнездовых территорий и их гнезда могут располагаться очень близко друг к другу, образуя своего рода агрегации.

Плавунчики отличаются достаточной лабильностью территориальных отношений, характер которых тесно связан с локальной численностью популяций. При ее высоком уровне образуется система хорошо охраняемых территорий, а когда птиц мало, тактовые практически отсутствуют. Обоим видам свойственны заметные флуктуации численности, но преобладающим типом брачных отношений, как и у бекасовидных веретенников, является моногамия с исключительным участием самца в заботе о потомстве.

Наконец остался желтозобик (рис. 114, 115), которому свойственна исключительно редкая для куликов, известная всего для 3 их видов, социальная организация и система брачных отношений. Подобно турухтану, относящемуся к тому же подсемейству

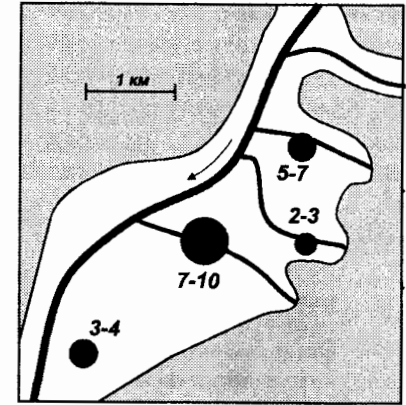


Рис. 113. Распределение токующих самцов дутышей весной 1986 г. в одной из межгорных котловин р. Мамонтовой. Штриховка — горы, без штриховки — речная долина и днище межгорной котловины. Цифрами обозначено число самцов на участках их концентраций



Рис. 114. Распространение желтозобика на острове Врангеля.

Звездочки — районы регулярного гнездования и максимального обилия, крестики — места находок единичных гнезд, «галочки» — места наблюдений отдельных токующих самцов и небольших токов из 2—3 птиц

¹⁴ Полиандрией называют систему брачных отношений «одна самка — несколько самцов», в отличие от полигинии («один самец — несколько самок»). Это две формы полигамии, противопоставляемой моногамии — «один самец — одна самка». Полигамия, в этих двух своих формах, бывает строгая (когда представляет для вида норму) и факультативная (когда возможна наряду с преимущественной моногамией). Третья форма полигамии — промискуитет («несколько самцов — несколько самок»). Считается, что полигамия может развиваться у моногамного вида, но для строго полигамных видов «обратный путь» уже невозможен. Последовательная полиандрия означает ситуацию, в которой самка сначала создает пару с одним самцом, образует кладку и, поручая ее заботам самца, «бросает» его, «завязывая» отношения с другим.

песчанниковых и в целом более широко распространено, хотя и известному для острова Врангеля по единственному случаю гнездования, этому, более обычному на острове виду свойственен промискуитет, т.е. «беспорядочное» спаривание разных самцов с разными самками. Естественно, что в заботе о потомстве, от начала до конца, принимают участие только самки.

Территориальные отношения названных видов крайне редуцированы: гнездовые территории отсутствуют, а демонстрационные территории очень невелики и фактически представляют собой не территории как таковые, а некое охраняемое пространство вокруг токующей птицы, перемещающееся вслед за ней при ее передвижениях по токовищу. Наиболее же выдающейся особенностью социально-пространственной организации как турухтана, так и желтозобиков является формирование токов, групповых токовищ, на которых одновременно брачные демонстрации производятся несколькими или многими самцами, стареющими «произвести впечатление» на самок. Последние держатся по периферии тока, а для спаривания проникают на «территорию» приглянувшегося самца. При этом одна и та же самка может посещать нескольких самцов.

Тока желтозобиков отличаются от более хорошо известных и изученных токов турухтана большими размерами и большей «рыхлостью». Площадь составляет, как правило, от 1 до 4 га, притом, что каждый участник группового токования «удерживает» вокруг себя территорию от 10 до 50 м² (Lanctot, Laredo, 1994 и др.). От года к году места расположения токов в отдельном районе могут существенно варьировать, но многие из них сохраняют свое местоположение. На токах обычно одновременно присутствует от 3—4 до 15—20 самцов, причем состав их меняется изо дня в день. Это дает основание полагать, что самцы не связаны с определенным током и в разные дни могут демонстрировать их в разных местах. То же установлено и для самок, которые посещают не только «территории» разных самцов на одном току, но и разные тока (там же).

Гнезда самки желтозобиков устраивают на удалении до 5—6 км от ближайшего токовища, хотя большинство их сосредоточено в радиусе 3 км. По данным, полученным в районе Прудо-Бей на Аляске путем использования микрорадиопередатчиков, было установлено, что во время насиживания самки не удаляются от гнезда более чем на один километр, а выводки до самого отлета кочуют в радиусе 3 км от места своего вылупления (Lanctot, Laredo, 1994).

Кроме описанной ситуации, более или менее регулярно удается наблюдать одиночных самцов желтозобиков, токующих на значительном удалении (несколько километров, а то и больше) от ближайшего группового токовища. На Аляске поблизости от таких самцов часто удавалось обнаружить гнездо с насиживающей самкой. Самец же продолжал оставаться в районе гнезда и производить брачные демонстрации практически до конца периода насиживания (Cartar, Lyons, 1988; Prueff-Jones, 1988 и др.). Некоторые авторы склонны рассматривать такие ситуации как случаи образования более или менее устойчивой пары (что может быть как бы рудиментом прежних моногамных отношений), другие же объясняют их локальными биотопическими особенностями и (или) дефицитом самок.

Распределение вида как в ареале в целом, так и в пределах отдельных населенных им районов существенно неравномерно. Как правило, пространственная его структура может быть представлена как система более или менее разобщенных «пятен», в пределах которых, в период брачных демонстраций, можно наблюдать несколько близко расположенных друг от друга токов. Соответственно в этих же пятнах, диаметром в несколько километров, сконцентрированы гнезда, и в их же пределах держатся выводки. В районе Прудо-Бей, на Аляске, где желтозобики вполне обычны, подобные «пятна» расположены сравнительно недалеко друг от друга и иногда соединены плавными переходами. На Чукотке же они могут быть разделены десятками и сотнями(!) кило-

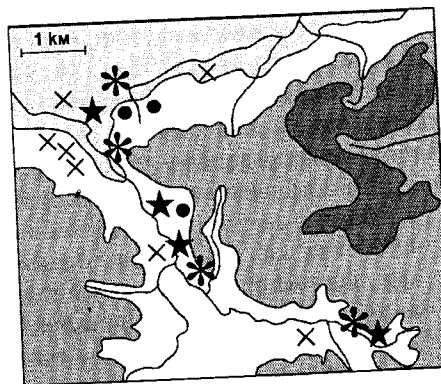


Рис. 115. Популяция желтозобика в среднем течении р. Неизвестной в 1979 г. (по: Дорогой, 1983).

Светлая штриховка — равнинные увалы, темная — щебнистые и щебнисто-суглинистые склоны, темный фон — каменные вершины, белый фон — межгорные долины и предгорные шлейфы. «Звездочки» с шестью лучами — тока, пятилучевые звездочки — найденные гнезда, точки — места наблюдений самок с выводками, крестики — места наблюдений беспокоящихся самок

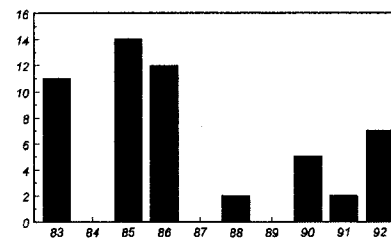


Рис. 116. Встречаемость желтозобика на острове Врангеля в 1983—92 гг.

По оси абсцисс — годы, ординат — общее число наблюдавшихся токующих самцов

метров, представляя собой достаточно изолированные локальные популяции, как, например, на м. Якан. Для желтозобика характерны и значительные флуктуации локальной численности популяций (рис. 116), притом, однако, что гнездовой консерватизм им все же, в определенной мере, свойствен. Так, в том же районе Прудо-Бей, на местах размножения отмечалось 13—15% самцов и самок, окольцованных в предшествующий год (Lanctot, Laredo, 1994). Названные авторы полагают, что виду свойственны широкие перемещения особей в пределах гнездового ареала, происходящие и в течение отдельных сезонов размножения. Как видим, при всем своеобразии социально-брачных и территориальных отношений, у желтозобика легко усматриваются как консервативные, так и лабильные черты, при очевидном преобладании последних. На острове Врангеля, несмотря на широкое распространение предпочитаемых желтозобиком местообитаний, численность его невысока (ежегодное обилие вряд ли превышает 150—200 особей) и существенно варьирует по годам, а распределение весьма спорадично. Вместе с тем, в отличие от мало предсказуемого дутьша, для данного вида известно два постоянных района (в среднем течении р. Неизвестной и в окрестностях бух. Сомнительной), в которых он встречается наиболее регулярно и где, в годы его достаточного обилия, формируется по несколько токов (рис. 114, 115). Помимо этого, в самых разных (но не в самых холодных) районах острова эпизодически наблюдаются отдельные токующие самцы или маленькие тока с 2—3 самцами и находятся отдельные гнезда. Однако нигде, кроме двух названных мест, не отмечается столь высокой плотности его населения и регулярности гнездования.

Нельзя не упомянуть и о двух видах куликов, которые на острове чрезвычайно редки и если гнездятся, то крайне нерегулярно, но которым присущи интересные особенности рассматриваемых социально-брачных отношений. Речь идет о краснозобике и белохвостом песочнике.

Первый — типичный мезофильный эвартк, обычный в северной половине тундровой зоны Центральной Сибири. Однако в отличие от большинства подобных видов, являющихся моногамными, для него установлена факультативная (т.е. необязательная) полигиния, которая, по мнению описавшего ее П.С. Томковича (1984б и др.), имеет сравнительно недавнее происхождение у этого исходно моногамного вида. В связи с этим интересно, что в отличие от моногамов-«консерваторов» у краснозобика отсутствует гнездовой консерватизм. Кроме того, для него характерны эпизодические «выплески» за пределы своего основного ареала — известны годы, когда краснозобики вдруг оказываются обычными на гнездовании в некоторых районах Чукотки и даже на северной Аляске, тогда как в предыдущие и последующие не отмечаются здесь вообще. Не исключено, что когда-нибудь подобный «выплеск» придется и на остров Врангеля.

Белохвостый же песочник интересен тем, что ему (наравне с еще двумя видами того же рода) свойственна совершенно уникальная система брачных отношений, получившая название «сдвоенного гнездования». Суть ее состоит в том, что самка последовательно образует пару с двумя самцами и делает две кладки, первую из которых насиживает самец, а вторую — она сама. Данная ситуация может рассматриваться как сочетание последовательной полиандрии самок и полигинии самцов. С учетом того, что белохвостому песочнику присуща довольно высокая степень гнездового консерватизма, можно сказать, что это четкий, хотя и достаточно своеобразный, пример равноценного сочетания консервативных и лабильных черт социально-пространственной организации.

Подводя некоторые итоги сказанного, можно заключить, что среди куликов на о-ве Врангеля преобладающей является консервативная стратегия, что подтверждает ее большую адаптивность к высокоарктическим условиям. Из 13 более или менее обычных видов куликов острова «чистыми» или почти «чистыми» консерваторами явля-

ются 8, четыре вида сочетают особенности обеих стратегий, а типичный «оппортунист» только один.

С рассмотренными стратегиями четко связаны пространственно-динамические особенности популяций рассматриваемых видов. Все обычные на острове «консерваторы» (тулес, камнешарка, исландский песочник и чернозобик), находящиеся здесь в оптимуме ареалов, характеризуются максимально равномерным распределением и относительно стабильной из года в год численностью. Подобные же моногамные виды с развитым гнездовым консерватизмом, для которых остров представляет зональную или фауногеографическую периферию ареала (бурокрылая ржанка, галстучник, бёрдов песочник, песочник-красношейка), характеризуются невысокой численностью, нерегулярным гнездованием и спорадическим распространением, притом, однако, что районы их гнездования сохраняются из года в год. То же самое свойственно хрустану и желтозобику — видам, социально-пространственная организация популяций которых сочетает в себе консервативные и лабильные черты. Наконец, дутышу, плавунчикам и американскому бекасовидному веретеннику свойственны очень существенные флуктуации как общего обилия, так и распределения по острову.

Заметим, что если моногамия в сочетании с равным участием родителей в заботе о потомстве дает достаточно очевидные преимущества в условиях высоких широт (см. выше), то ситуация с гнездовым консерватизмом довольно неоднозначна. Казалось бы, что способность к лабильному распределению в зависимости от текущих условий также может быть особо выгодной именно в наиболее северных районах с их наиболее резкими флуктуациями погодных условий. Тем не менее остается фактом, что способные к подобным перераспределениям «оппортунисты» среди куликов в целом особого успеха в арктических тундрах, не говоря уже о полярных пустынях, не имеют. Причины, очевидно, в том, что моногамия, территориальность и гнездовой консерватизм хотя и не всегда сопровождают друг друга, но достаточно сильно сцеплены и моногамным видам «приходится», по преимуществу, быть «полными консерваторами». С другой стороны, способность к перераспределению в пределах гнездового ареала подразумевает возможность образования крупных и плотных гнездовых концентраций в особо продуктивных и благоприятных в текущем сезоне местах. В арктических же тундрах число подобных мест невелико и их продуктивность вряд ли сможет поддерживать существование особо плотного населения. Наконец, благоприятность весенних условий отнюдь не гарантирует успеха размножения. Сильные похолодания со снегопадами и пургами в арктических тундрах могут произойти в любое время. Случись это в разгар размножения в «ключевых» местах, и популяции будет нанесен существенный урон, от которого можно частично застраховаться путем максимального рассредоточения.

Консервативная и лабильная стратегия эксплуатации ресурсов, как и их отдельные черты, могут быть прослежены, разумеется, не только у куликов. Это общебиологические понятия, и любой организм может быть оценен с точки зрения близости к «консерваторам» и «оппортунистам». Возвращаясь же к птицам, обратим внимание, что и среди наиболее обычных воробьиных острова можно различить 2 эти категории видов. Консервативную стратегию здесь представляют пуночка и лапландский подорожник, имеющие стабильную численность и относительно равномерное распределение как в ландшафте, так и в пределах населенных местообитаний. Выраженным же «оппортунистом» предстает пепельная чечетка, которая то практически отсутствует в местах своего гнездования (в холодные годы), то весьма в них многочисленна (в теплые годы с ранней весной). Любопытно, что в 1988 г., когда весна была затяжной и холодной и на о-ве Врангеля чечеток практически не видели, они оказались очень многочисленны на о-ве Геральд, где массово гнездились в береговых скалах. В «нормальный» же 1992 г. на о-ве Геральд они практически отсутствовали, но гнездились в обычном количестве на о-ве Врангеля.

Белый гусь: две популяции в одной

В число главных «достопримечательностей» острова, благодаря которым он приобрел столь широкую известность и популярность как среди ученых, так и среди любителей природы, входит и крупная колония белого гуся.

Уникальность ее, помимо того, что это единственная постоянная крупная колония данного вида в Азии, заключается еще и в том, что с ней связан длительный ряд наблюдений и исследований, проводимых как российскими, так и зарубежными специалистами. Систематические исследования, начатые в 1969 г. Е. В. Сыроечковским, непрерывно продолжаются и по сей день, что позволило выявить множество интереснейших сторон экологии этого вида в целом и особенностей его врангелевской популяции, в частности структуры изучаемой колонии и ее динамики.

Белого гуся, вместе с другим близким видом — гусем Росса, часто относят к самостоятельному роду *Chen*, хотя многие орнитологи придерживаются мнения, что оба этих вида должны, наряду с другими голарктическими гусями, оставаться в составе рода *Anser*. Данный вид (*Chen caerulescens*) является типичнейшим компонентом тундровой фауны Северной Америки, где он распространен от Западной Гренландии до Северной Аляски, населяя также многие острова Канадского Арктического архипелага. В составе вида различаются два подвида — большой белый гусь (*Ch. c. atlanticus*), распространенный на Баффиновой Земле и в Гренландии, и малый белый гусь (*Ch. c. caerulescens*), населяющий остальную часть ареала. Оба подвида имеют две цветовые фазы — белую, с типичной, преимущественно белой, окраской оперения, и «голубую», с преобладанием в оперении сероголубоватых и буроватых тонов. В Северной Америке в популяциях малого белого гуся особи «голубой» фазы довольно обычны, но доля их снижается с юга на север. В популяциях же большого белого гуся эта цветовая фаза редка.

За пределами Северной Америки малые белые гуси в значимом количестве гнездятся лишь на острове Врангеля и в очень небольшом числе — в материковых тундрах северо-востока Азии, на запад до низовьев рр. Колыма и Чукочья. Это послужило причиной того, что белый гусь включен в Красную книгу России, притом, что это самый многочисленный вид гусей в мире. Относительное обилие белых гусей на острове Врангеля, как мы уже отмечали, придает его авифауне и биоте в целом дополнительные американские черты. В евроазиатской части ареала вида абсолютно преобладают особи белой фазы, но так называемые «голубые гуси», т.е. белые гуси «голубой фазы», нередко отмечаются на острове Врангеля, где помимо пар «голубой фазы» наблюдались и смешанные пары гусей разных цветовых фаз.

От таких северных гусей, как гуменник или белолобый, белый гусь отличается сравнительно мелкими размерами и отсутствием покровительственной окраски, вследствие чего он не может гнездиться, подобно этим видам, отдельными парами в незащищенных местах, так как слишком заметен для хищников и не способен в одиночку противостоять им, защищая свое гнездо. Соответственно этому виду свойственно преимущественно колониальное гнездование, причем можно различить три основных типа колоний — образующиеся на островках, косах и в прочих подобных местах, недоступных для наземных хищников, формирующиеся у гнезд белых сов («совиные» колонии), активно охраняющих свой гнездовой участок от песцов, а также крупные открытые «самозащищающиеся» колонии, в которых само обилие и плотность гнездящихся птиц гарантирует определенную защиту от хищников. Из-за отсутствия на о-ве Врангеля крупных озер с островами и крупных рек с хорошо развитыми дельтами гуси могут гнездиться либо около совиных гнезд, либо крупными «самозащищающимися» колониями. Ясно, что крупных размеров могут достигать лишь последние, возникновение которых требует совпадения целого ряда условий, о чем мы собираемся рассказать в специальном разделе.

К моменту появления на острове Врангеля постоянного поселения людей на южном побережье здесь существовало несколько крупных колоний белого гуся, в каждой из которых гнездились десятки тысяч птиц. Уже к середине тридцатых годов, вследствие

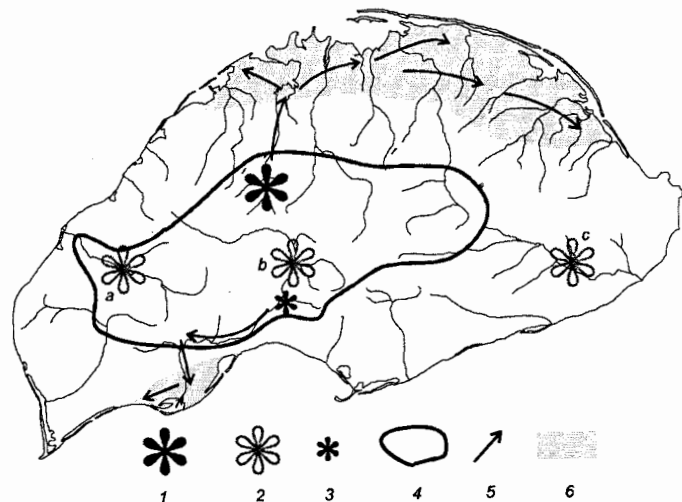


Рис. 117. Распространение белого гуся на о-ве Врангеля. 1 — основная современная колония в верховьях р. Тундровой, 2 — крупные колонии, исчезнувшие в 40-х и 50-х годах (а — на р. Гусиной, б — на р. Мамонтовой, с — на р. Кларк), 3 — восстановившаяся колония в устье руч. Совиного, 4 — основная область распространения мелких колоний вокруг гнезд белых сов, 5 — направления откочевки гусей с выводками с мест размножения, 6 — районы линьки

неконтролируемой охоты и сбора яиц, гуси перестали гнездиться на юге острова, а к середине 40-х годов осталось 3—4 крупных колоний — на р. Гусиной, в среднем течении р. Мамонтовой, в верховьях р. Тундровой (рис. 117) и, возможно, на р. Кларк. В 1946 г. на остров были завезены домашние северные олени, что в совокупности с возросшим антропогенным воздействием привело к сокращению и постепенному исчезновению колоний на р. Гусиной и р. Кларк. В 50-х годах была уничтожена и колония в среднем течении р. Мамонтовой, и экспедицией 1960 года (Успенский и др., 1963) на острове была обнаружена всего одна, существующая и по сей день, колония в верховьях р. Тундровой.

Колония в среднем течении р. Мамонтовой, будучи расположенной ближе к местам постоянного проживания основной массы людей, какое-то время служила как бы «прикрытием» для колонии в верховьях р. Тундровой, так как охотники и сборщики яиц не доезжали до последней, собирая достаточное количество яиц и отстреливая гнездящихся птиц на р. Мамонтовой. Колония постепенно сокращалась, а последний удар был нанесен по ней расположенной рядом геологической партией. Два года геологи эксплуатировали колонию, собирая яйца и отстреливая птиц без всяких ограничений, а на третий год гуси здесь не загнездились.

В единственной оставшейся постоянной крупной колонии, в верховьях р. Тундровой, в 1969 и 1970 годах гнездились до 60 тыс. пар белых гусей, а площадь колонии в 1970 году достигала 2600 га. На протяжении 70-х годов численность гнездящихся гусей в колонии непрерывно падала, а площадь ее сокращалась, причиной чего были продолжающаяся ее эксплуатация, охота на пролетных путях и связанные с этими обстоятельствами демографические и прочие факторы. В 80-х годах, после организации на острове государственного заповедника и введения определенных ограничений на сроки охоты в Соединенных Штатах (что в значительной степени высвободило гусей врангелевской популяции из-под охотничьего пресса на пролетных путях в Северной Америке), численность колонии начала стабилизироваться. В последнее десятилетие она колеблется в пределах 20—30 тыс. гнездящихся пар, хотя в отдельные, особо неблагоприятные по погодным условиям годы может и снижаться до 4—6 тыс., но уже на следующий год восстанавливается до «нормальной» величины. Площадь колонии в последние годы также колеблется в пределах от 500—600 до 1000 га.

Кроме того, с середины 80-х годов возобновила свое существование и колония в среднем течении р. Мамонтовой, сформировавшаяся в районе устья руч. Совиного. Она все еще невелика — максимальная численность не превышает первых сотен пар, и формируется не каждый год, но дает определенную надежду на постепенное восстановление, если и не в первоначальном размере, то хотя бы в размере сопоставимом с колонией на р. Тундровой.

Наконец, в годы высокой численности гнездящихся сов почти по всему острову формируются мелкие колонии этого вида у совиных гнезд, где они нередко соседствуют с другими видами гусеобразных — черной казаркой и обыкновенной гагой. Особо велика концентрация подобных колоний в центральных и западных районах острова, в бассейнах рек Гусиной, Мамонтовой, Тундровой, Неизвестной, где наиболее высока численность гнездящихся сов, но встречаются они и на востоке и на юге острова. Наряду с преобладающими небольшими размерами подобных поселений (от 1—2 до 20—30 гнезд), встречаются и довольно крупные «совиные» колонии, в которых гнездятся по несколько сотен пар белых гусей. Так, довольно регулярно подобная колония формируется в устье руч. Веселого, в среднем течении р. Мамонтовой, в 10—12 км от колонии у руч. Совиного.

Осуществлявшаяся в течение длительного ряда лет (и продолжающаяся в настоящее время), в сотрудничестве с американскими и канадскими биологами, программа кольцевания и индивидуального мечения врангелевских белых гусей цветными ошейниками позволила выявить потрясающе интересные факты, касающиеся структуры врангелевской популяции этого вида в целом и структуры единственной оставшейся на острове крупной колонии в частности.

К настоящему времени выяснено (Сыроечковский, Литвин, 1984, 1986), что врангелевские белые гуси зимуют в двух районах Северной Америки: а) в дельтах рек Фрейзер, Скеджит и Стиллагуамиш, на территории Британской Колумбии и штата Вашингтон (северная зимовка); б) на озерах Клэмас (штат Орегон) и Туле и в долинах рек Сакраменто (штат Калифорния) и Сан-Хуан (южная зимовка). Связи и некоторый обмен между двумя этими районами существуют, но они предельно минимальны, а пути пролета гусей, зимующих в разных районах, различны. Птицы северной зимовки используют тихоокеанский пролетный путь, а птицы южной зимовки — центрально-американский (рис. 118). Поскольку пары у белых гусей, как и у всех гусей рода *Anser*, образуются на зимовках, то птицы с разных зимовок практически лишены возможности образовывать пары друг с другом. В результате получается, что на острове Врангеля существуют две репродуктивно изолированные группировки этого вида, т.е. две субпопуляции, которые не только гнездятся на одном острове на сравнительно небольшой площади, но и формируют (по крайней мере в настоящее время) одну колонию. Ситуация поистине уникальная.

Еще не выясненным остается популяционный статус белых гусей, гнездящихся в прибрежных материковых районах восточной Якутии и арктической Чукотки, где более или менее регулярно встречаются небольшие «совиные» колонии этого вида. Долгое время предполагалось, что это своего рода «выплески» из основного района размножения на острове Врангеля и что на материке гнездятся гуси, не долетевшие по каким-либо причинам до острова, или же гуси, вернувшись с острова на материк, не найдя на нем подходящих условий для гнездования в неблагоприятные годы с холодной затяжной весной и поздним снеготаянием (Сыроечковский,

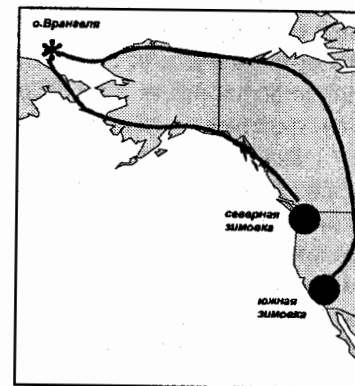


Рис. 118. Районы зимовок и пути миграций белых гусей острова Врангеля

1975). Эти представления имеют достаточно много оснований, в числе которых встреча к западу от Колымы гуся, ранее гнездившегося на о-ве Врангеля, и множество косвенных подтверждений.

Тем не менее проведенный в последнее время анализ всех имеющихся фактов о местах и сроках гнездования белых гусей в Якутии и на Чукотке позволил выдвинуть гипотезу о том, что это могут быть «осколки» гораздо более многочисленной в прошлом собственно азиатской популяции вида, зимующей в Японии, Корее и Китае (Сыроечковский-мл., 1997). Подобное предположение согласуется с имеющимися, хотя и также преимущественно косвенными, сведениями о том, что еще в первой половине текущего столетия этот вид был здесь достаточно обычен в материковых прибрежных тундрах восточной Якутии и Чукотки (Воробьев, 1963; Портенко, 1972), а также с известным существованием зимовок в названных районах Восточной Азии. Данная гипотеза, требующая, конечно, дополнительных доказательств, хорошо укладывается и в общую картину биогеографического положения острова. Как мы показали выше, замещение на острове свойственных материковой Чукотке азиатских видов, подвидов, форм и популяций американскими аналогами наблюдается фактически во всех изученных группах организмов. Среди птиц наиболее близкий аналог этой предполагаемой ситуации с белым гусем представляет рассмотренный выше случай с подвидами исландского песочника.

Совместное гнездование на острове и в одной колонии гусей из двух репродуктивно изолированных популяций крайне интересно с общебиологической точки зрения. Еще более привлекательной для исследователей и многообещающей в плане исследования популяционных структур ее делает наличие у гусей острова естественных маркеров, позволяющих с достаточно высокой степенью вероятности отнести их к группировкам северной и южной зимовок (Баранюк, Сыроечковский, 1994).

Давно уже было замечено, что среди прилетающих весной на остров белых гусей значительную часть составляют птицы с красноватым или желтоватым налетом на оперении головы. В основном бывает окрашена область от клюва до линии глаз, т.е. лицевая часть головы, хотя у некоторых особей красноватый налет распространяется на шею, грудь и даже брюхо. Самец и самка, составляющие пару, окрашены, как правило, одинаково. Подобный цветной налет на оперении обусловлен солями железа, содержащимися в солоноватой воде заболоченных морских побережий — маршей, излюбленных мест кормежки и отдыха белых гусей. Поскольку птицы, прилетевшие на остров окрашенными, после осенней линьки имеют чисто белое оперение, естественно можно заключить, что окрашенность появляется на зимовках или на путях миграций (Баранюк, Сыроечковский, 1994).

С помощью индивидуального мечения (ошейники с номерами) белых гусей, сопровождавшегося наблюдениями в районах зимовок, было установлено, что абсолютное большинство «краснолицых» гусей проводят зиму на северной зимовке, целиком лежащей в прибрежных областях, где гуси наиболее тесно связаны с маршевыми участками побережья в устьях рек. Птицы же, зимующие в Калифорнии, большую часть времени проводят на полях и на остров прилетают неокрашенными или же со слабым желтоватым налетом, появляющимся, очевидно, на пролете.

Конечно, по окрашенности оперения нельзя с полной уверенностью судить о том, к какой популяции относится отдельная птица, но при большой выборке этот естественный маркер может быть применен с большой степенью достоверности (Баранюк, Сыроечковский, 1994), что в совокупности с уже очень значительным числом индивидуально меченых птиц представляет уникальные возможности для изучения различий распределения и экологии гусей двух зимовочных групп.

В частности выяснилось, что с принадлежностью к той или иной зимовочной группе (субпопуляции) определенным образом может быть связан успех размножения гусей на острове. Как правило, гуси обеих субпопуляций прилетают на остров одновременно, но иногда прилет представителей одной из них задерживается, по причинам, очевидно, связанным с обстановкой на пролетных путях. Так, в 1985 г. прилет гусей «северной» зимов-

ки запоздал относительно такового «южных» гусей, что, естественно, отразилось на относительных сроках их гнездования и сроках выплывания птенцов, а также на средней величине выводков (Баранюк, Сыроечковский, 1994). Наоборот, в 1986 г. гуси северной группировки прилетели раньше, что дало им определенные преимущества при выборе мест гнездования и обусловило лучшие показатели продуктивности, по сравнению с птицами южной зимовочной группировки (там же).

Индивидуальное мечение птиц и выявленные благодаря ему естественные маркеры и дали возможность проанализировать структуру разных поселений гусей на острове. Так, например, оказалось, что в 1986—87 гг. гуси северной зимовочной группы («краснолицы») составляли несколько больше половины от общего количества птиц на основной колонии, в то время как их доля за ее пределами (в колониях вокруг гнезд белых сов) не превышала 20%. То есть последние были сформированы в основном гусями южной зимовки.

Наиболее же интересные результаты были получены для основной колонии в верховьях р. Тундровой. Анализ распределения на колонии гнезд птиц, относящихся к разным субпопуляциям, показал, что в благоприятные для гнездования годы (когда к началу гнездования на территории колонии достаточно свободного от снега пространства), гуси северной зимовочной группировки тяготеют к южной и юго-западной части колонии, а птицы из южной группировки — к северной и северо-восточной (Сыроечковский, 1996). По многолетним данным различия эти статистически достоверны, а среднее расстояние между центрами распределения гнезд двух субпопуляций превышает 600 м. Эта картина нарушается лишь в особо тяжелые годы с многоснежной весной и поздним снеготаянием, когда существует дефицит мест гнездования и птицы из обеих группировок гнездятся вперемешку.

Достоверные различия в распределении двух субпопуляций на колонии не могут быть объяснены ни разным биотопическим предпочтением (обе субпопуляции предпочитают одни и те же гнездовые биотопы), ни разницей сроков прилета (как правило, время их массового прилета совпадает, а если и различается, то, как было сказано выше, запаздывать может то одна, то другая группировка). В результате наиболее вероятным оказалось историческое объяснение наблюдаемых различий как результата разного времени вселения двух зимовочных группировок на территорию современной колонии (Сыроечковский, 1996).

Предполагается, что исчезнувшую в 50-х годах колонию в среднем течении р. Мамонтовой, располагавшуюся сравнительно недалеко к югу от колонии на р. Тундровой, составляли гуси северной зимовочной группировки, тогда как на реке Тундровой гнездились только «южные» гуси. По словам геолога Л.В. Громова, работавшего в 50-е годы на острове, колония на р. Мамонтовой занимала в то время около 24 км², тогда как колония на р. Тундровой была существенно меньше современной. Как уже упоминалось, колония на реке Мамонтовой перестала существовать. Однако составлявшие ее взрослые птицы в большинстве своем остались живы и должны были прилетать на остров и где-то гнездиться. Естественно, напрашивается предположение, что они переселились в долину р. Тундровой, где заняли преимущественно южные ее участки, наиболее близкие к их прежней колонии. Отсюда резко возросшие размеры колонии верховьев р. Тундровой, ее сложная популяционная структура и различия в пространственном распределении гусей разных субпопуляций (Сыроечковский, 1996). Вопрос же о том, почему собственно птицы с двух столь близко расположенных колоний зимовали в разных местах, остается открытым.

Рассмотренная гипотеза подтверждается тем, что указанные различия распределения

птиц двух субпопуляций на колонии постепенно стираются. При сопоставлении результатов анализа распределения гнезд разных зимовочных группировок в отдельные годы оказывается, что центры их с течением времени сближаются и увеличивается «перемешанность» птиц двух субпопуляций. Этот процесс, по мнению специалистов (Сыроечковский, 1996), обусловлен сочетанием регулярного повторения лет с весенним дефицитом мест для гнездования и свойственных белому гусю особенностей выбора места для гнезда.

В результате все того же индивидуального мечения на острове Врангеля удалось подтвердить полученные ранее в Канаде данные о том, что молодые самки белых гусей возвращаются после зимовки на ту же колонию, где они родились, и в дальнейшем на ней и гнездятся, проявляя привязанность и к определенному участку колонии, общая площадь которой может достигать 25 км² (Литвин, Сыроечковский, 1986). Важным обстоятельством является то, что именно у молодых белых гусей формируется связь с определенной территорией и нередко с достаточно ограниченным участком, на котором они предпочитают гнездиться из года в год. То, что, приступая к размножению на третий год своей жизни, гусыни в подавляющем большинстве случаев гнездятся неподалеку от места своего рождения, говорит о том, что к этому времени они уже «знают свое место». Многолетнее индивидуальное мечение гусей на острове Врангеля и интенсивные наблюдения за распределением меченых птиц, с прослеживанием «историй жизни» отдельных особей, позволили сделать достаточно надежный вывод о том, что запечатление места гнезда (импринтинг) происходит у гусей не во время рождения, когда они практически сразу после вылупления покидают колонию, откочевывая с родителями в районы линьки, а на втором году жизни, когда годовалые птицы прилетают вместе с родителями (с которыми держатся в течение всей зимы) и некоторое время продолжают держаться с ними и на их новой гнездовой территории (Литвин, Сыроечковский, 1986). Соответственно, если родителям в силу каких-то причин пришлось сменить место гнездования, то их годовалые потомки будут возвращаться не к месту своего рождения, а в тот район, где их родители загнездились на следующий год.

С учетом сказанного, эволюцию структуры колонии можно представить следующим образом. С момента предполагаемого вселения на нее гусей с р. Мамонтовой возникла ее неоднородность, поддерживаемая свойственным этому виду гнездовым консерватизмом, выражающимся в связи не только с определенной колонией, но и с ее определенным участком. Однако в годы с поздним снеготаянием и дефицитом мест гнездования гуси вынуждены менять места расположения гнезд и устраивать их «где придется». Соответственно у прилетевших вместе с родителями годовалых птиц инстинктивное запечатление будет происходить не на наиболее типичные для данной субпопуляции районы колонии, а на те ее участки, где в этот год удалось загнездиться родителям. На следующий год, даже при особо благоприятных условиях, часть птиц будет гнездиться уже за пределами районов, изначально свойственных их группировкам. Регулярное повторение «тяжелых» лет, приводящих к подобному перемещиванию, и ведет к постепенному стиранию различий в размещении на колонии особей двух субпопуляций. В 1996—97 гг. различия распределения гусей двух зимовочных популяций на колонии оказались уже недостоверными, что, по мнению В.В. Баранюка (1998), означает завершение процесса «перемешивания» затянувшегося на несколько десятилетий и стабилизацию пространственной структуры колонии, нарушенной вселением птиц, бросивших «свою» колонию на р. Мамонтовой.

Описанная ситуация нашла и генетическое подтверждение. Исследованиями С.Б. Кузнецова было установлено, что «северные» и «южные» гуси острова Врангеля имеют достоверные отличия по составу полиморфных белков крови, чем доказываются первичная

аллопатрия (раздельное обитание) двух этих, симпатричных в настоящее время в местах гнездования, популяций. Автор предполагает, что «южные» гуси, зимующие в Калифорнии совместно с птицами с канадских гнездовий, принадлежат к североамериканской популяции вида¹⁵, тогда как изолированные «северные» представляют собой «остатки» исчезнувшей азиатской популяции.

Сказанным в данном разделе, конечно, не исчерпываются разнообразные и представляющие для нас интерес особенности, которые удалось выяснить в процессе изучения белых гусей на острове Врангеля. Мы еще не раз вернемся к этому интереснейшему виду в других разделах книги и, в частности, к только что рассмотренным явлениям гнездового консерватизма и запечатления места гнезда, играющим первостепенную роль в расселении вида, образовании его новых колоний, то есть в формировании общей структуры его островной популяции.

Колониальность арктических птиц: разнообразие структур и функций

Интереснейшим феноменом пространственной организации популяций птиц предстает колониальность, свойственная представителям 47 семейств этого класса животных. Хорошо известно, что большинство колониальных видов относятся к наиболее древним группам птиц, преимущественно связанных с водоемами (так, колониальны более 90% всех видов собственно морских птиц). Поскольку в высоких широтах относительная значимость этих групп существенно выше, чем в других районах земного шара, то соответственно и колониальный способ гнездования оказывается здесь более распространенным. Притом, что общее число видов колониальных птиц составляет лишь несколько процентов от их общего числа, в тундровой зоне их доля достигает 25%. Остров Врангеля не является в этом плане исключением — в разной степени колониальность свойственна 14, из примерно 60 всех известных на гнездовании видов, а среди регулярно гнездящихся к числу видов, способных образовывать колонии, относится около трети. При этом разнообразие этих видов и образуемых ими колоний достаточно велико для того, чтобы остров мог стать и полигоном для его изучения.

Прежде, чем перейти к рассмотрению конкретных примеров разнообразных типов колониальных поселений птиц на островах, следует остановиться на самих понятиях колониальности и колонии. Дело в том, что при их кажущейся очевидности и интуитивной ясности, до настоящего времени не удалось сформулировать полного и исчерпывающего определения колонии и колониального способа гнездования.

Сложность данной задачи обусловлена тем, что среди птиц мы можем наблюдать очень плавный, постепенный ряд от типичного одиночно-территориального гнездования с равномерным размещением гнездящихся пар, располагающих свои гнезда на значительном расстоянии друг от друга, до гнездования очень плотными крупными агрегациями, в которых гнезда располагаются вплотную друг к другу. Подобный ряд может быть прослежен не только в пределах класса птиц в целом, но и в пределах отдельных семейств и даже отдельных видов¹⁶. К этому следует добавить то, что

¹⁵ В силу общности района зимовок и пролетных путей, существует довольно определенный обмен между группировками птиц совместно зимующих в Калифорнии, а гнездящихся на о-ве Врангеля, о-ве Банкс и в дельте р. Андерсон (вблизи канадско-аляскинской границы), в связи с чем «южные» гуси о-ва Врангеля представляют собой не самостоятельную популяцию, а часть единой западно-североамериканской популяции вида.

¹⁶ Примером последних могут быть полярный чистик, полярная крачка и другие виды, для которых одинаково свойственны отдельные изолированные пары, «рыхлые» группировки от нескольких до десятков пар, а также сотенные и тысячные плотные колонии.

для разных видов обсуждаемый способ гнездования имеет разное значение, различаются его основные функции.

В самом общем виде колонию определяют как агрегацию гнезд в однородном пространстве. Это распределение весьма расплывчато уже потому, что понятие об однородности пространства достаточно относительно. Так, участки скальных берегов островов Врангеля и Геральда, на которых существуют колонии морских птиц, существенно отличаются по своим геолого-геоморфологическим особенностям от незаселенных, то есть об однородности пространства говорить не приходится. Кроме того, под подобное упрощенное определение попадают и многие явно (интуитивно) неколониальные виды, склонные к формированию гнездовых агрегаций, не являющихся колониями в общепотребительном смысле этого слова — таковы многие кулики, воробьиные и т.д. Пытаясь конкретизировать определение колонии, В.А. Зубакин с соавторами (1983) в число ее обязательных признаков, помимо агрегированности, включают интегрированность, определяющую успешность размножения, компактность расположения гнезд и фуражировку, т.е. кормление, за пределами гнездового поселения. Последние два, кстати взаимообусловленных, признака отнюдь не являются универсальными, что хорошо видно на примере гнездовых агрегаций белого гуся, которые практически всеми без сомнения причисляются к колониям, но в которых расположение гнезд достаточно «рыхлое», каждая пара имеет достаточно обширный гнездовой участок, в пределах которого кормится значительную часть времени. Что же касается определяющей успешности размножения, интегрированности, то в эту категорию попадают такие, иногда гипотетические, явления, наиболее часто рассматриваемые в качестве атрибутов колониальности, как синхронизация размножения, функционирование колонии в качестве информационного центра, коллективная защита от хищников и т.д. Ни одно из них не может считаться общим для всех видов, которые принято относить к колониальным, но объединяет их то, что благодаря им колония приобретает новые качества и функции, невозможные при одиночном гнездовании. По моему мнению, этот признак, т.е. интеграция, придающая новые функциональные особенности, наиболее близок к критерию, по которому можно было бы отличать собственно колониальные структуры от прочих. Однако, при его использовании, «за бортом» также остаются многие виды (например, полярный чистик), которые принято считать колониальными, но для гнездовых агрегаций которых вряд ли удастся отыскать какую-либо интегрирующую функцию.

В общем, данный вопрос пока остается открытым, а мы вовсе не претендуем на его решение и используем понятие колониальности в самом общем смысле, понимая под колониями все разновидности поселений, традиционно и интуитивно относимые к этой категории, т.е. агрегации гнезд или гнездовых участков, расстояния между которыми значительно (на несколько порядков) превышают расстояния между отдельными гнездами внутри агрегаций. Несмотря на некоторую неопределенность, данное определение вполне конструктивно, так как позволяет объединить в категорию колоний плотные поселения кайр и маевок, крупные гнездовые скопления чистиков, рыхлые агрегации гнезд некоторых чаек, агрегации гнездовых участков белых гусей, отделив их от случаев агрегированного расположения гнезд некоторых видов куликов и других птиц, для которых, при относительной биотопической однородности, столь сильные различия внутренних и внешних дистанций между гнездами не свойственны.

К достаточно близким представлениям в результате пришло большинство исследователей колониальности птиц, определяющих колонию как поселение, в котором расстояние между гнездами сравнимо с размерами самих гнезд (Панов, 1983, и др.) или же, более конкретно, в которых расстояние между гнездами не более чем на два порядка превышает размеры самих гнезд (Зубакин и др., 1983). Данное определение, однако, отказывает в праве именоваться колониями, «рыхлым» скоплениям гнездящихся пар, в которых расстояние между гнездами может заметно превышать размеры гнезд, как, например, у колониальных гусей и казарок. Поэтому мы и предпочитаем использовать соотношение расстояния между гнездами и расстояния с другими подобными скоплениями, а не с самими гнездами.

Другой проблемой является вопрос о функциях и происхождении колониальности у птиц. Здесь также очень много неясного. Очевидно лишь то, что в разных группах и у разных видов птиц основные функции колониальности различны, а соответственно, по-разному происходило и ее становление в процессе эволюции. Наиболее часто в качестве главных функций колониального гнездования, с которыми связывают его появ-

ление и развитие, называется защита от хищников, синхронизация процессов размножения, обмен информацией о местонахождении концентраций корма, а также дефицит мест гнездования.

В том случае, если решающую роль сыграл последний фактор, мы имеем дело с так называемой «пассивной» колониальностью (Lack, 1968), когда птицы вынуждены гнездиться плотными агрегациями из-за недостатка подходящих или оптимальных гнездовых станций. Типичным примером подобных «пассивных» колоний являются гнездовые концентрации водоплавающих на малодоступных для наземных хищников островах. Остальные причины приводят к развитию колониальности «активной», когда птицы «сознательно» идут на совместное гнездование, дающее им определенные выгоды — возможность коллективной защиты от хищников, обмена информацией и т.д.

Очень часто говорят и о несомненных негативных чертах колониальности. Гнездование плотными группами приводит к увеличению социальной напряженности, увеличению расхода энергии на неизбежные конфликты с соседями, создает возможность увеличения конкуренции за наиболее удобные для гнездования микростанции. Кроме того, хорошо заметные массовые скопления гнездящихся птиц привлекают хищников. Из-за всего этого иногда даже делается вывод о неадаптивности колониального способа гнездования. Однако, пожалуй, более правильно все эти негативные свойства принимать в качестве «расплаты» за какие-то несомненные выгоды.

Исследуя конкретные случаи колониальности, следует также различать, когда это возможно, ее непосредственные причины (в связи с которыми данный способ гнездования появился у этого вида) и следствия, которые иногда могут выглядеть основными функциями. Так, совместное гнездование дает возможность для коллективной защиты гнезд и (или) для взаимного предупреждения об опасности, хотя причиной его может быть недостаток удобных для гнездования мест. Такая ситуация характерна, например, для многих уток и чаек, способных к одиночному гнездованию, но концентрирующихся в малодоступных для наземных хищников местах, образуя «пассивные» колонии.

Все виды птиц, способные к образованию колоний, в используемом нами понимании, принято делить на *облигатно-колониальные* и *факультативно-колониальные*. К первым относятся птицы, гнездящиеся только колониями, ко вторым те, для которых колониальный способ гнездования не является единственно возможным.

Это простое, на первый взгляд, разграничение не всегда вполне однозначно, из-за многочисленности переходных и пограничных ситуаций. У некоторых, преимущественно колониальных, видов в порядке исключения может наблюдаться одиночное гнездование, не имеющее, однако, для них сколь-нибудь существенного значения. У других, наоборот, исключение представляют колонии. Для третьих в одинаковой степени характерны все формы, от одиночного до плотного колониального гнездования. Все это иногда вынуждает исследователей искать дополнительные или иные критерии облигатной колониальности. Наиболее часто в качестве таковых привлекаются этологические, социальные особенности. Так, по мнению С.П. Харитоновой, к облигатно-колониальным видам следует относить только те, у которых выражена персонализированность отношений между гнездящимися особями, т.е. птицы знают «в лицо» своих соседей, с которыми у них складываются индивидуальные отношения. Это хорошо проявляется у чаек, но отсутствует, например, у чистиковых, дающих хорошие примеры облигатной колониальности. То есть данный критерий приводит к нескольким парадоксальным выводам и представляется некоторым «перебором».

По-видимому, наиболее целесообразно относить к облигатно-колониальным те виды, у которых успех размножения и процветание популяций неразрывно связаны с колониальным способом гнездования, притом, что для некоторых из них вполне типичными могут быть случаи одиночного гнездования. Факультативно-колониальными соответственно оказываются те виды, которые могут образовывать колонии, но популяции которых способны существовать и только за счет одиночного гнездования.

Сами колонии также различаются по очень многим признакам, каждый из которых может служить для их типологии и классификации. При этом далеко не всегда существуют прямые связи между тем к какой категории (факультативно- или облигатно-колониальной) относится данный вид и тип, образуемых им колониальных поселений.

Наиболее существенными нам представляются интеграционно-функциональные особенности колоний, по которым можно выделить два крупных типа колониальных

структур: *колонии-интегрированные единства*, обладающие свойствами и функциями, возникающими именно вследствие подобного способа гнездования и немислимые для отдельно гнездящихся пар, и *колонии-скопления*, представляющие собой «механические» агрегации отдельных пар, условия существования каждой из которых сравнительно мало отличаются от такового отдельно гнездящихся пар. В первом приближении эти категории соответствуют понятиям «активной» и «пассивной» колониальности соответственно. Колонии-скопления свойственны исключительно факультативно-колониальным видам, агрегации которых возникают в связи с дефицитом мест гнездования, концентрациями предпочитаемых гнездовых станций или корма. При более строгом подходе к определению колоний, с привлечением обязательных признаков социальности, большинство подобных образований, очевидно, должно потерять статус собственно колоний и именоваться скоплениями, агрегациями и т.д. «Активные» же колонии, являющиеся опеределенными функциональными единствами, могут формироваться как облигатно-, так и факультативно-колониальными видами, примеры чего будут даны нами ниже.

Внутри двух выделенных типов можно различать колонии различной функциональной направленности (защитные, информационные и т.д.) и различного генезиса.

Важным, в нашем случае, представляется различать еще две категории колоний — образующиеся и существующие «сами по себе» или же формирующиеся в связи видом-покровителем. В целом второй тип распространен не очень широко и функционально-весьма однороден, но для Арктики он довольно характерен — многие виды гусеобразных формируют как одновидовые, так и смешанные колонии у гнезд хищных птиц, крупных чаек, крачек. Безусловной основной функцией подобных структур является защита от наземных хищников, эффективно обеспечиваемая соколами, совами и чайковыми вблизи своего гнезда. Что же касается «самостоятельных» колоний, то они гораздо более разнообразны по своим доминирующим функциям, среди которых защита от хищников может и не играть существенной роли, но может быть и основной.

Очевидны также существенные различия между одновидовыми и многовидовыми колониями. В последних могут существовать разнообразные отношения между разными видами, характеризующиеся различной степенью и характером колониальности, что делает эти структуры очень сложно организованными и непростыми для понимания.

На островах Врангеля и Геральд представлены оба типа колониальности птиц (облигатная и факультативная) и все названные основные типы колоний — «активные» и «пассивные», одно- и многовидовые, «самостоятельные» и «патронируемые». В результате комбинаций названных категорий здесь формируется исключительное многообразие колониальных структур, различающихся к тому же и особенностями пространственной организации, связанными с биотопическим разнообразием.

К числу факультативно-колониальных видов, образующих «пассивные» колонии типа «механических» скоплений, прежде всего относятся такие населяющие острова морские птицы, как полярный чистик, ипатка, топорок и берингов баклан. От облигатно-колониальных кайр и миевки они отличаются тем, что кормятся в непосредственной близости от мест гнездования, не совершая дальних кормовых перелетов. Соответственно они не нуждаются в колонии как в «информационном центре», чему придает очень большое значение, когда речь идет о видах, улетающих на кормежку за многие километры от гнездовых. Кроме того, чистик, ипатка и топорок гнездятся во всевозможных укрытиях, а баклан — птица достаточно крупная и сильная, способная оборониться от большинства хищников. То есть нет у этих птиц и нужды спасаться от хищников путем колониального гнездования. Вместе с тем они демонстрируют четкую зависимость численности и плотности гнездования от обилия пригодных для гнездования станций — расщелин, каверн, «карманов», пустот в мало подвижных осыпях.

Наиболее показателен в этом отношении самый многочисленный, из названных видов, полярный чистик. На островах Врангеля и Геральд он населяет все без исключения скальные берега, независимо от их высоты, строения и слагающих пород. Для низких (до 5—10 м) абразионных уступов, с относительно редкими расщелинами и пустотами, свойственных северо-восточному, северо-западному и южному берегам острова, характерно одиночное гнездование этого вида, когда расстояние между гнездящимися парами измеряется километрами, а то и десятками километров. Впрочем, и на подобных берегах иногда встречаются «концентрации» из 2—3 пар, гнездящихся в радиусе одной-двух сотен метров. В более подходящих условиях, на высоких сланцевых и карбонатных берегах, обилие чистиков увеличивается, и они часто образуют разреженные поселения, насчитывающие по несколько десятков пар, расстояние между которыми измеряется десятками метров. Есть здесь и гораздо более изолированные пары, а также и «сгущения», с расстояниями между парами в несколько метров. Наконец, в оптимальных условиях, каковыми являются гранитные и гнейсовые берега острова Геральд, избилующие расщелинами и прочими пустотами, которые к тому же довольно прочны и не подвержены частым разрушениям и засыпаниям, как на берегах, сложенных другими, менее прочными породами, формируются исключительно плотные гнездовые группировки этого вида, плотность которых может достигать нескольких десятков пар на 100 квадратных метров скальной поверхности. Общая численность гнездящихся чистиков на о-ве Геральд может достигать 60—70 тыс. особей, что является крупнейшей их известной в мире гнездовой концентрацией. Фактически здесь существует одно крупное поселение или одна система поселений этого вида вдоль всего периметра острова (около 20 км). Разумеется, необходимым условием образования подобной «сверхколонии» является соответствующая кормовая база, способная поддерживать существование такого числа птиц, кормящихся в прилегающей к острову акватории, то есть в каких-то районах отсутствие крупных гнездовых концентраций чистика может быть связано не с недостатком мест гнездования (что вполне реально), а с недостаточным обилием корма в прибрежных водах. В условиях же островов Врангеля и Геральд у полярного чистика четко выражен полный ряд типов гнездования, от одиночного до гнездования крупными плотными скоплениями, сопряженный с повышением обилия и плотности необходимых для его гнездования станций.

Близка и ситуация с беринговым бакланом, который также образует на островах типологический ряд поселений от одиночных изолированных пар до плотных колоний, насчитывающих по несколько десятков пар. Этот вид нуждается для устройства гнезда в довольно широких скальных уступах, которые в целом нехарактерны для большинства типов берегов обоих островов. Соответственно, преобладают одиночные пары бакланов или очень рыхлые агрегации из нескольких гнезд. Однако там, где геолого-геоморфологические условия особо благоприятны, формируются достаточно крупные и плотные колонии. Это свойственно участкам, сложенным толстосланцеватыми и толстослоистыми породами, при их субгоризонтальном залегании. Типичными формами скальных поверхностей подобных берегов являются довольно широкие «полки», на которых способны разместиться крупные гнезда бакланов.

В целом для данных видов практически очевидно, что их гнездование крупными и плотными скоплениями не дает каких-либо особых преимуществ по сравнению с разреженным или одиночным гнездованием и вряд ли эти виды к нему «стремятся». Похоже, что характер их поселений полностью (при прочих равных условиях) определяется геолого-геоморфологическими условиями, а их агрегации имеют чисто «механическое» происхождение.

Внешне на эти виды похож и бургомистр, обладающий на островах таким же диапазоном изменчивости форм гнездования, что и берингов баклан — от одиночных изолированных пар до агрегаций в несколько десятков пар. Однако здесь задействованы несколько иные, а именно, трофические связи. На низменных берегах бургомистры гнездятся, как правило, по одиночке, либо очень разреженными группами из нескольких пар, располагая гнезда на песчано-галечниковых косах и барах. Одиночные гнезда встречаются, хотя и в виде крайней редкости, и в центральных районах острова¹⁷. Таким же образом гнездятся бургомистры и на высоких скальных берегах, слабо заселенных морскими птицами, вдали от «птичьих базаров», где преобладают одиночные пары. Значимые скопления и поселения, которые могут быть названы колониями, они образуют лишь в непосредственной близости от гнездовой кайры и моевок, являющихся основным источником пищи в период насиживания и выкармливания птенцов. При этом обилие и плотность поселения этих крупных чаек связаны не только с обилием морских птиц, но и структурой их поселений. В результате специальных исследований нами было установлено, что определяющим фактором является протяженность периферии гнездовых группировок кайры и моевок, где бургомистрам легче всего добывать яйца и птенцов. В результате наиболее крупные концентрации гнезд бургомистров расположены вблизи не самых крупных и плотных колоний со сплошным поселением, а около менее многочисленных поселений, имеющих пятнистую структуру.

Совместное гнездование нескольких и тем более многих пар бургомистров может иметь некоторые преимущества в плане совместной защиты от наземных хищников. Но, по крайней мере, на островах Врангеля и Геральд это отнюдь не является ведущим фактором колониальности данного вида, так как наиболее крупные и плотные скопления образуются в наиболее безопасной обстановке — на крутых склонах и скалах, тогда как в самых доступных для наземных хищников местах преобладают одиночные пары. Все это свидетельствует в пользу нашего утверждения о том, что форма гнездования данного вида на островах полностью определяется характером распределения корма.

Еще один вариант факультативной колониальности с образованием колоний-скоплений представляет на островах обыкновенная гага. Благодаря покровительственной окраске самок, данный вид способен более или менее успешно гнездиться в самых разнообразных, в том числе и полностью доступных для хищников местах. Вместе с тем у гаг хорошо проявляется тяга к гнездованию в более защищенных тем или иным образом местах — на островах и островках, изолированных барах, вблизи гнезд хищных птиц или крачек, и даже вблизи человеческого жилья. В большинстве случаев гнездование в подобных местах увеличивает вероятность успешного размножения, а относительный дефицит сравнительно безопасных мест приводит к тому, что в них образуются довольно крупные, более или менее плотные скопления гнездящихся птиц. Так, на острове Врангеля вокруг гнезда белой совы, на охраняемой ей территории, может располагаться до нескольких десятков гнезд обыкновенной гаги. В данном случае важно, что неоспоримые преимущества птицы получают отнюдь не за счет совместного гнездования, то есть их гнездовые скопления также являются «пассивными», обусловленными не внутренними, а внешними причинами, образованиями, которые лишь очень условно можно называть колониями.

Все сказанное относительно рассмотренных выше видов касалось лишь их гнездования на островах Врангеля и Геральд. В других районах характер, диапазоны, формы и причины изменчивости способа их гнездования могут быть в той или иной степени отличны.

¹⁷ С середины 80-х годов было известно единственное гнездо бургомистров в удалении от морского берега, расположенное на вершине скального останца в среднем течении р. Красный Флаг, где оно существовало ежегодно с 1983 по 1996 г.

Мы уже упоминали о том, что бедность кормовой базы может быть причиной отсутствия гнездовых скоплений чистиков при избытке подходящих гнездовых стадий. Противоположным примером может быть полярная крачка, которая на о-ве Врангеля сугубо одиночно гнездящийся вид, активно охраняющий свою территорию не только от потенциальных хищников, но и от особей своего вида. Хорошо известно, что в других районах этот вид способен образовывать плотные многотысячные колонии. Поскольку о дефиците места для их образования на о-ве Врангеля говорить не приходится, то вполне возможной причиной исключительно одиночного гнездования крачки может быть относительная скудность ее кормовой базы.

Для материковых тундровых озерных равнин характерно гнездование крупных чаек более или менее крупными колониями, приуроченными к островкам, в условиях более или менее равномерного распределения их кормовых ресурсов. Дело здесь в том, что в отличие от о-ва Врангеля, где единственную угрозу для гнезд бургомистра представляет песец, от которого эти крупные чайки вполне способны оборониться, в материковых тундрах встречаются и более крупные наземные хищники (волк, лисица, россомаха), которым бургомистры противостоять уже не могут.

Особо же показательной является ситуация с черной казаркой, которая будучи сравнительно мелким видом гусей, неспособным эффективно обороняться даже от песка, и не обладающая столь совершенной маскировкой как гага, вынуждена гнездиться только в местах недоступных для наземных хищников (на островках) или более или менее хорошо от них защищенных (у гнезд хищных птиц, сов, в колониях крупных чаек). На острове Врангеля озера практически лишены островков, изолированные косы и бары лишены необходимой казаркам растительности, а «плоскостные» колонии крупных чаек отсутствуют. В результате, в условиях острова, черная казарка облигатно связана с гнездами белой совы, у которых может гнездиться как по одиночке, так и небольшими группами, в том числе и вместе с более или менее многочисленными белыми гусями и казарками. В других же условиях виду могут быть свойственны иные преобладающие или же более разнообразные способы гнездования.

Общим для всех рассмотренных случаев является то, что все названные виды вполне способны устойчиво существовать, не прибегая к колониальному гнездованию, что и позволяет отнести их к категории факультативно-колониальных. Кроме того, происхождение их колониальных поселений преимущественно «пассивно», т.е. вызвано внешними причинами (определенными потребностями в местах гнездования, стремлением гнездиться ближе к источникам пищи и т.д.), действующими независимо на каждую пару, хотя некоторые исследователи полагают, что определенную роль в их формировании могут играть и чисто социальные причины — стремление загнездиться рядом с уже существующими гнездами (Литвин, 1990 и др.). Конечно, гнездование в плотных группировках не может не иметь вообще никаких последствий. При этом, наряду с негативными (большая привлекательность для хищников, нарастание социального напряжения и конкуренции за гнездовые станции), они могут быть и вполне благоприятными (совместное окрикивание хищников, взаимное предупреждение об опасности). Однако все это лишь вторичные явления, являющиеся следствием, но не причиной формирования у подобных видов колониальных поселений.

Классический пример колониальности, в ее самом узком понимании, представляют на островах морские облигатно-колониальные виды — кайры и моевка. Одиночное гнездование для этих видов неизвестно, а соответственно можно полагать, что именно колониальная его форма обеспечивает возможность их существования. Поселениям этих видов свойственны все «классические» признаки колониальности — полная разобщенность мест гнездования и кормления, высокая плотность гнездования, отсутствие гнездовой территории (охраняется только само гнездо).

В качестве причин и основных функций колониальности этих и подобных им видов рассматриваются все те же, уже называвшиеся нами: защита от хищников, синхронизация процессов размножения и обмен информацией о местах концентрации корма. Как основную причину возникновения колониальности у морских птиц нередко приводят и дефицит мест гнездования (Панов, 1983 и др.).

Наибольшей популярностью обычно пользуется первая гипотеза, т.е. то, что основной функцией колоний является защита от хищников, в связи с необходимостью которой и произошло становление колониального способа гнездования. Нам представляется, что в данном отношении колониальность имеет как положительные (возможность более эффективной коллективной защиты), так и отрицательные (повышенная привлекательность для хищников мест высокой концентрации кормовых объектов) стороны, которые могут вполне уравновесить друг друга. Вряд ли когда-нибудь удастся что-либо однозначно доказать, но рассеянное гнездование трудно обнаруживаемыми отдельными парами, по недоступным для наземных хищников скальным поверхностям, может быть не менее безопасным для популяции в целом, нежели гнездование крупными колониями. Можно добавить также, что моевки и кайры и в одиночку способны отчасти противостоять таким пернатым хищникам, как крупные чайки и вороны. Кроме того, кайры и (или) их предки вполне могли ранее использовать для гнездования укрытия, подобно большинству чистиковых, а их «выход» на полностью открытые позиции мог быть и следствием развившейся у них колониальности, позволившей осуществлять более эффективную защиту гнезд.

Синхронизация процессов размножения в колониях вполне возможна, но значима она может быть только в условиях жестко лимитированного периода размножения (что возможно в высокой Арктике, но никак не в бореальных широтах, где те же виды столь же колониальны) или при необходимости одновременного массового покидания колонии молодыми птицами, в целях обеспечения их большей безопасности от хищников. Последнее очень важно, например, для гусей, у которых одиночные выводки, перемещающиеся от мест гнездования, подвергаются гораздо большей опасности, нежели выводки,двигающиеся большой «толпой». Для морских же птиц это опять-таки вряд ли дает особые преимущества. Более того, массовый слет птенцов, происходящий в сжатые сроки, способен привлечь хищников.

Что же касается дефицита мест гнездования, то тут следует различать — о дефиците каких именно мест идет речь. Если говорить о дефиците станций, пригодных для гнездования отдельных пар кайр и (или) моевок, то таковой, при наличии абразионных скальных берегов любых типов, весьма сомнителен. Во всяком случае, подобных мест ничуть не меньше, а скорее больше, чем мест пригодных для гнездования чистиков, у которых облигатной колониальности не наблюдается. Кроме того, если недостаток мест гнездования в принципе можно признать причиной формирования колониальных поселений, то объяснить, почему при этом птицы перестали гнездиться одиночно, увеличивая тем самым дефицит необходимых гнездовых станций, оказывается невозможным. Другое дело — дефицит мест, пригодных для формирования достаточно крупных колоний, о чем мы подробнее скажем ниже. Он действительно может иметь место, но в этом случае является уже не причиной, а следствием колониальности.

Наиболее правдоподобной в качестве «стержневой» функции колониальности, в связи с которой и произошло его становление у рассматриваемых видов, представляется роль колонии в качестве информационного центра (Стишов, 1990). В отличие от рассмотренных выше морских птиц, кормящихся в непосредственной близости от берега прибрежными и донными гидробионтами, кайры и моевки потребляют преимущественно пелагические организмы, места концентраций которых постоянно меняют свое положение в зависимости от гидрологических, погодных и ледовых условий. Районы кормления этих видов нередко располагаются в десятках километрах от мест их гнездования. В подобной ситуации птицам гораздо выгоднее следовать за особями, уже обнаружившими подходящие скопления корма и вернувшихся на гнездо с добычей, нежели разыскивать их самостоятельно. На протяжении гнездового периода затраты на отыскание кормовых угодий могут более или менее равномерно раскладываться на всех членов колонии, и совместное гнездование оказывается выгодным для всех. Это, конечно, только гипотеза, но по-иному объяснить становление и существование подобного способа гнездования у кайр и моевок вряд ли возможно.

Переход рассматриваемых видов морских птиц или их предков к облигатному колониальному гнездованию, осуществившейся, скорее всего, в связи с возможностями повышения эффективности использования кормовой базы путем обмена информацией о концентрации кормовых объектов, имел и ряд, уже упоминавшихся частично или полностью, негативных следствий. Так, крупные, хорошо заметные скопления гнездящихся птиц, как неоднократно упоминалось, весьма привлекательны для хищников, которые,

как мы видели выше, также образуют здесь свои гнездовые агрегации. Повышение прессы хищничества отчасти могло быть скомпенсировано более эффективной коллективной защитой.

Коллективная защита подразумевает совместную защиту близко расположенных гнезд их хозяевами и не является исключительным свойством колониальных поселений. Известно, что к ней прибегают и многие типично одиночно гнездящиеся виды куликов, воробьиных и т.д. Из обсуждаемых видов в наиболее типичном виде коллективная защита выражена у моевок, которые активно «гоняют» хищников большими «коллективами». Что же касается кайр, то к ним это понятие может быть применено весьма условно. Не способные обороняться и нападать в полете, они защищают только свои яйца, прикрывая их телом и стремясь ударить хищника острым и сильным клювом. При их плотном гнездовании, нападающий хищник оказывается «лицом к лицу» с несколькими десятками грозящих ему клювов. То есть индивидуальная, со стороны кайр, оборона для «агрессора» оказывается вполне коллективным отпором.

Другим, в большей степени негативным следствием перехода к облигатной колониальности может быть дефицит мест гнездования, о котором часто упоминают, говоря о распределении современных колоний морских птиц. Ясно, что одно дело найти уступчик, подходящий для гнездования одной пары кайр или моевок и совсем другое — пространство, пригодное для достаточно плотного гнездования сотен и тысяч птиц.

Здесь, конечно, возникает проблема того, что собственно следует считать отдельным поселением, отдельной колонией и т.д., с которой связан уже более теоретически важный вопрос о том, какова должна быть минимальная численность изолированной колонии и каковы минимальные пределы ее внутренней плотности. Выяснение этого позволит нам более обоснованно судить о пригодности тех или иных участков берегов для формирования поселений и о наличии или отсутствии дефицита мест гнездования для морских птиц.

Крупные «птичьи базары» островов, как, впрочем, и большинство других, представляют собой достаточно сложные структурные образования, в которых сочетаются различного размера «пятна» с более или менее плотным размещением гнезд, расположенных на большем или меньшем расстоянии друг от друга, небольшие группы из нескольких гнездящихся пар, а также отдельные пары, которые могут располагаться довольно изолированно от других.

Мы попытались разобраться в закономерностях пространственной структуры подобных систем на примере поселений кайр и моевок. При этом мы выделяли отдельные гнездовые группировки птиц, за которые, в соответствии с существующими рекомендациями, принимались совокупности гнездящихся пар с расстоянием между гнездами, не более, чем на два порядка превышающим размеры гнезда или «места гнезда». Система подобных группировок, в которой расстояния между отдельными группировками, не более чем на 2 порядка превышают среднюю протяженность последних, обозначалась нами как поселение. Незаселенными считались пустые участки между поселениями, а свободные пространства внутри поселений (т.е. между отдельными группировками) в их число не включались.

Выяснилось, что расстояния от отдельных пар кайр и моевок до других пар или более крупных группировок в среднем составили 1,7 м и никогда не превышали первых метров (до 7—8). Группировки численностью от нескольких до 20—30 пар могли располагаться на расстоянии до 30—40 м (в среднем — 18) от других подобных или более крупных. При численности же группировок от 50 до 200 пар, максимальное их удаление от таких же или более крупных составило 200 м, при средних показателях в 35—40 м. Более крупные группировки, включающие сотни и тысячи пар, судя по всей совокупности имеющихся данных, способны к полностью изолированному существованию, т.е. на расстоянии во много раз превышающем их собственную протяженность.

Из полученных данных следует, что само образование гнездовой группировки рассматриваемых видов возможно лишь при условии расположения скульптурных форм, пригодных для устройства гнезда или откладки яйца, на расстоянии, не превышающем 1—2 м, или же при наличии крупной формы, на которой могут одновременно разместиться, по крайней мере, несколько пар.

Руководствуясь этим, можно выделить основные варианты геолого-геоморфологических условий, при которых возможно образование поселений:

— наличие развитого микро- и нанорельефа на поверхности клифа, обеспечивающего плотное (на расстоянии не более 1—2 м) расположение нескольких сотен гнездящихся пар, т.е. на площади не менее 100—200 квадратных метров;

— наличие нескольких участков, обеспечивающих подобное же расположение нескольких десятков или первых сотен пар на расстоянии друг от друга, не превышающем 100—150 м;

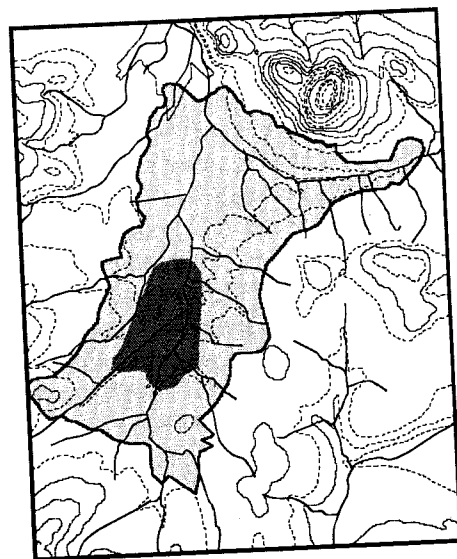


Рис. 119. Колония белых гусей в верховьях р. Тундровой.

Показана территория 8x10 км. Светлая штриховка — максимальные границы колонии (в 1969—70 гг.). Темная штриховка — «ядро» колонии, участок наиболее регулярного гнездования с максимальной плотностью. Сплошные линии — реки и ручьи, пунктирные — горизонталы. В правом верхнем углу — гора Пик Тундровый, прикрывающая долину с севера

тенденция у гусей — стремление загнеститься как можно ближе к центру, в наиболее плотных частях колонии.

Возможность плотного гнездования во многом определяется весенними условиями — при раннем разрушении снежного покрова образуется плотная компактная колония, размеры которой определяются численностью гнездящихся птиц (рис. 120, А и Д), а ущерб от хищничества песка минимален. В годы же с холодной затяжной весной может существовать дефицит мест гнездования, а формирующая колония может представлять собой совокупность изолированных участков с невысокой плотностью гнездования (рис. 120, Г). Это соответственно приводит к гораздо большим потерям от песцов. Наконец, если какие-то обстоятельства, например внезапные сильные пурги и снегопады, приводят к гибели значительной части гнезд и существенно снижается плотность гнезд оставшихся, то песцы получают возможность свободного перемещения по территории колонии и постепенно «доедают» ее. Такая ситуация имела место, например, в 1983 г., когда на протяжении июня несколько раз происходила сильная пурга и успех размножения гусей на колонии оказался равен нулю.

Вторая составляющая защитных свойств колонии заключается в следующем. Песцы также являются территориальными животными, и каждая размножающаяся пара имеет свой кормой участок, охраняемый как от соседей, так и от «бродячих», неразмножающихся зверей. В годы массового размножения песцов территория колонии оказывается поделена всего между несколькими их парами и в результате на каждого песка приходится неизмеримо больше гусиных гнезд, чем можно было бы ожидать при одиночном равномерном гнездовании, подобном таковому у гуменника или белолобого гуся. То есть

Так, выяснены были механизмы защиты подобных колоний от песка, в которых обнаружилось две составляющие. Коллективная защита от хищников, в ее узком понимании, белым гусям не свойственна — каждая пара на колонии защищает только свое гнездо и свой гнездовой участок. При этом белый гусь и песец являются примерно равными противниками, и исход нападения песка на одиночную пару гусей может быть весьма различным. Многие гуси вполне способны самостоятельно отбить песцовые атаки, хотя, скорее всего, рано или поздно найдется песец, способный совладать с наиболее сильным и опытным гусем или же сложится такая ситуация, что гнездо все равно будет разорено. Когда же песец проникает в колонию с достаточно плотным расположением участков гусей, он оказывается в зоне активной защиты своих участков сразу нескольких гусиных пар, атакам которых со всех сторон он уже не способен противостоять. Ясно, что эффективность подобной «суммарной» защиты прямо зависит от плотности гнездования. Наиболее плотные участки колонии остаются практически не тронуты песцом, в то время как более разреженные и (или) периферические ее части могут существенно пострадать от хищников. Следствием этого является центростремительная

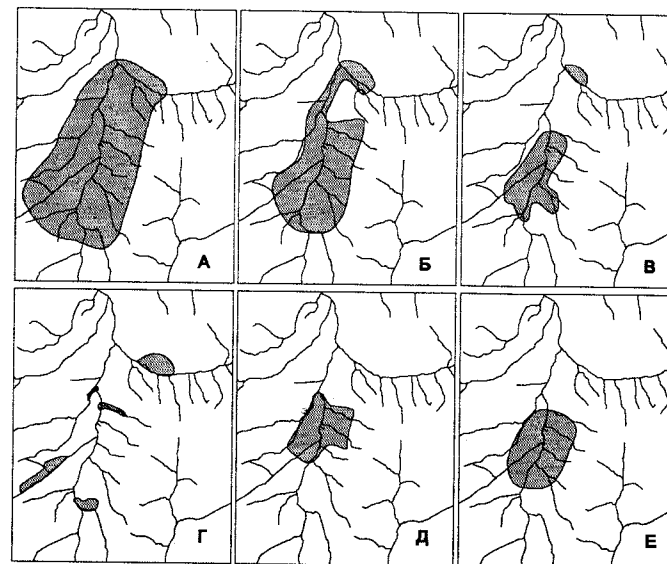


Рис. 120. Площадь колонии в верховьях р. Тундровой, занимаемая гнездящимися гусями в годы с разной численностью птиц и различными весенними погодными условиями (см. текст)

риск подвергнуться нападению песка у каждой пары гусей существенно снижается, даже если бы они не могли противостоять песцам или бы не защищали свои гнезда. В годы низкой численности леммингов песцы не размножаются и не охраняют территорий. Соответственно описанное обстоятельство теряет свое значение и на колонии может скапливаться значительное число зверей. То есть успех размножения гусей на колонии отчасти зависит и об обилия грызунов.

Наиболее критическая ситуация складывается в холодные годы с низкой численностью леммингов, следующих за годами успешного размножения песцов. В данной ситуации не спасают уже никакие защитные свойства колонии и гусей ожидает неминуемый крах.

Постоянство места колонии и некоторая стабильность ее структуры поддерживается за счет привязанности самок гусей к определенному месту. Исследованиями названных выше авторов доказано, что подобная привязанность формируется по отношению не только к району колонии, но и к отдельным ее частям. Вместе с тем мощным фактором, определяющим конкретную пространственную структуру колонии в текущем году, являются особенности залегания и динамика схода снежного покрова. Период размножения у гусей ограничен, и они не могут ждать установления наиболее благоприятной ситуации, приступая к размножению сразу же по прилету. В результате общая конфигурация и распределение плотности гнездования на колонии существенно варьируют, что, как мы только что говорили, определенным образом влияет на успех их размножения.

На фоне подобных флуктуаций, вызываемых погодными условиями, на протяжении всего периода наблюдений за колонией, составившего уже практически 30 лет, прослеживается и определенный направленный процесс, выражающийся в увеличении ее компактности — с 1970 года отмечается постепенное (хотя и волнообразное и с многочисленными перерывами постепенности) уменьшение площади колонии при увеличении средней плотности гнездования. При этом в последние годы, т.е. во второй полови-

не 90-х, отмечается уже некоторая стабилизация. Основные стадии этого процесса представлены на рис. 120.

Данное явление объясняется тем, что, по мнению названных выше авторов, в конце 60-х — начале 70-х годов начавшие наблюдение за колонией исследователи застали ее в нарушенном состоянии. Предполагается, что первоначально колония в верховьях р. Тундровой была существенно меньше, чем в 70-х годах, и имела положение и конфигурацию близкие к тем, которые наблюдаются в последние годы (рис. 120, Д, Е), т.е. была достаточно компактна и приурочена к оптимальным местоположениям, с наиболее ранним сходом снега. Сравнительно незадолго до начала наблюдений сюда вселились гуси с колонии, существовавшей с средним течением р. Мамонтовой, бросившие ее из-за постоянного антропогенного давления со стороны геологической партии и жителей островных поселков. «Пришельцы» заняли северную часть долины, включая южные склоны пика Тундрового, а также открытые холодным ветрам и сравнительно поздно освобождающиеся от снега пологие склоны северо-западной экспозиции. В результате, колония приняла вид, который наблюдался в 1969 и 1970 годах, когда она имела максимальную за весь период наблюдений площадь, составлявшую около 2600 га (рис. 120, А).

В дальнейшем, на протяжении нескольких лет, часть колонии, приуроченная к южным склонам г. пик Тундровый, сформированная пришлыми гусями, оказалась изолированной (рис. 120, Б, В). К этому привело то, что срединные части колонии часто оказывались под снегом к началу гнездования и населявшие их в «хорошие» годы гуси вынуждены были гнездиться либо в основной, южной части колонии, либо же в ее северном «анклаве», с которыми у них и формировалась более постоянная связь. Последний также постепенно уменьшался в размерах — изначально небольшая величина при изоляции не давала возможности стабильного существования, а гнездившиеся на склонах пика Тундрового птицы также переместились в «ядро» колонии. В результате колония приобрела свой современный облик, который предположительно соответствует ее первоначальному состоянию в 40—50-х годах (рис. 120, Е). Описанный процесс был волнообразным, т.е. приведенные на рисунке 120 стадии развития чередовались, но «начальные» их варианты наблюдались все реже и реже.

В 70-х и 80-х годах колония иногда существенно расширяла свою площадь, достигая 2000 га (1976, 1981, 1986), но никогда уже не достигала границ 1970 года. Характерно, что эти увеличения площади сопровождались заметным снижением плотности гнездования, притом, что общая численность гусей различалась в гораздо меньшей степени. В настоящее время площадь колонии, как правило, не превышает 1000 га, притом, что средняя плотность гнездования выше, чем в предшествующие десятилетия.

Другим способом гнездования белых гусей на острове является образование колоний вокруг гнезд белых сов, которое, однако, может иметь существенное значение для популяции гуся лишь в годы особо массового размножения сов, т.е. в годы высокой численности леммингов (рис. 121). В подобной ситуации гуси, гнездящиеся «под совами», могут составлять заметную часть всех гнездящихся птиц, тогда как в прочие годы их относительное обилие незначительно.

Ясно, что никакие способы, в том числе и гнездование «под совой», не обеспечивают абсолютной защиты, тем более что при резком снижении численности леммингов в первой половине лета, что случается довольно часто, активность сов резко падает и «положившиеся» на них белые гуси, как и другие гусеобразные, остаются практически беззащитными. Это, однако, касается преимущественно совсем мелких колоний, из нескольких пар или их первых десятков. Если же «совиная» колония достигает численности в сотни пар, то «включаются» и ее собственные механизмы защиты, описан-

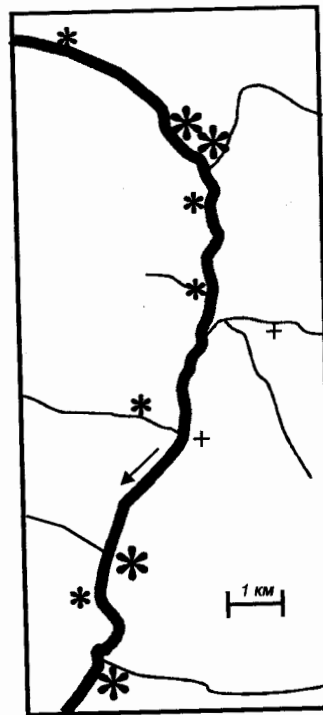


Рис. 121. «Совиные» колонии белого гуся в среднем течении р. Мамонтовой в 1981 г.

Крупные звездочки — 200—700 пар, мелкие — 20—60 пар, крестики — гнезда сов без колоний гусеобразных

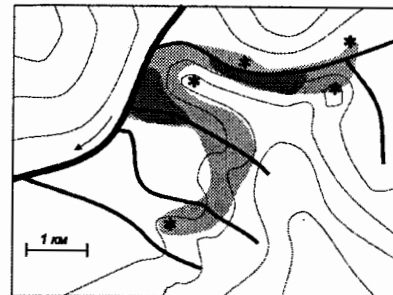


Рис. 122. «Полуавтономная» колония белых гусей в районе устья руч. Совино-го в 1986 г.

Звездочки — гнезда белых сов, темная штриховка — участки плотного, светлая — разреженного гнездования гусей.

ные выше, и колония приобретает таким образом как бы несколько уровней защиты. В результате успешного размножения в «совиных» колониях, при прочих равных условиях, оказывается выше, чем в основной колонии, но при этом прямо пропорционален числу гнезд, составляющих колонию. Иногда «совиные» колонии разрастаются настолько, что уже выходят за пределы охраняемой своей территории и представляют собой нечто среднее между «патрулируемой» и «самозащищающейся» колонией. В отдельных случаях начавшиеся формироваться вокруг гнезд сов структуры становятся в результате более близкими к последним, т.е. к колониям «самозащищающегося» типа. Это случается, когда колонии образуются у нескольких близко расположенных совинных гнезд и постепенно сливаются. Общая их численность уже может измеряться многими сотнями и первыми тысячами пар, и отдельные их части могут существовать уже вне всякой связи с совами, вплоть до того, что в поле зрения гнездящихся гусей не попадает ни одного совинного гнезда (рис. 122). То есть достаточно крупная агрегация, сформировавшаяся вокруг совинного гнезда или нескольких гнезд, начинает уже сама по себе привлекать других гусей, устранивающих свои гнезда уже из-за близости не к сове, а другим гусям.

Описанные образования формируются нечасто — в 1981 г. подобные структуры отмечались в устье руч. Веселого и на руч. Холодном, а в 1986 г. — в районе устья руч. Совино-го. Ранее на них возлагались определенные надежды в плане того, что предположительно они могли быть начальной стадией возникновения новой «автономной» колонии, подобной основной колонии в верховьях р. Тундровой. Однако позже было выяснено, что запечатление места гнездования у молодых белых гусей происходит не в год их рождения, когда они покидают колонию практически сразу после вылупления, а на следующий год, когда они возвращаются на места гнездования с родителями и проводят там некоторое время, откочевывая затем в районы линьки. То есть для того, чтобы «совиная» колония превратилась в постоянную автономную, необходимо, чтобы в течение как минимум двух лет подряд сохранялись условия для размножения сов и совы гнездились на одном и том же месте. Это делает предполагаемый путь возникновения «автономных» колоний через «совиные» весьма проблематичным. Если такое и возможно, то лишь в качестве исключительно редкого события. Возможно, что как раз крайне малая вероятность совпадения требуемых условий и является причиной того, что во второй половине текущего столетия не восстановилось ни одной из ранее существовавших и не возникло ни одной новой «автономной» колонии.

Другой колониальный вид острова — черная казарка, гнездящаяся здесь только «под совой». Еще в 70-е годы, в центральной части острова, были известны ее довольно крупные колонии, насчитывающие до 2—3 сотен пар. В силу мелких размеров черные казарки не способны оказать достойного сопротивления песцу, независимо от их количества и плотности, а соответственно никакое увеличение их колоний не способно «включить» дополнительные защитные механизмы, как у белого гуся, и судьба гнезд казарок оказывается в полной зависимости от их «покровителей». В конце 70-х годов произошло резкое снижение численности черных казарок, проявившееся на всем протяжении ареала этой единой берингской популяции, причины которого до сих пор не очень-то ясны. С тех пор, несмотря на относительную стабилизацию и даже на некоторый рост общей численности популяции в последние годы, крупных колоний этого вида на острове не отмечалось. Наблюдаются преимущественно отдельные гнездящиеся пары, либо же небольшие группы из 3—5 гнезд, что уже представляет сравнительную редкость. Причину этого некоторые исследователи видят в том, что у данной популяции оказалась утрачен-

ной связь с местами гнездования на острове и восстановления колоний этого вида былых размеров теперь можно ожидать очень нескоро.

Итак, мы коснулись практически всех обитающих на островах видов, способных образовывать колонии, за исключением только вилохвостой чайки. По всем признакам она соответствует категории факультативно-колониальных видов, демонстрируя, как в ареале в целом, так и на острове, полный диапазон типов поселений, от одиночного гнездования до более или менее плотных колоний, в которых, однако, не встречается более 8—12 гнездящихся пар. На самом же деле более точно этот вид можно охарактеризовать как «полуколонийный», имея в виду, что наиболее типичная для нее структура поселений представляет собой нечто среднее между одиночно-территориальным и собственно колонийным гнездованием. Как одиночные изолированные гнездящиеся пары, так и плотные агрегации гнезд наблюдаются весьма редко. Последние образуются только на небольших островках посреди тундровых озер, которые сами очень редки. В большинстве же случаев мы имеем дело с очень разреженными поселениями, приуроченными к сырým озерным котловинам, включающим от 3—4 до 15—20 пар, гнезда которых располагаются по берегам одного или нескольких озер, на расстоянии от нескольких десятков до нескольких сотен метров друг от друга. Чайки регулярно вступают в территориальные конфликты друг с другом, но при появлении хищника образуют «коллективную оборону», в которой принимают участие все гнездящиеся поблизости птицы, в том числе с довольно дальних озер, расположенных за пределами видимости места появления хищника.

Рассмотрев основные типы колонийных структур свойственных птицам островов Врангеля и Геральд, мы умышленно не затрагивали интереснейших вопросов о межвидовых взаимодействиях в многовидовых поселениях морских птиц и смешанных «совинных» колониях гусеобразных, равно как и некоторые тонкости отношений последних со своими «покровителями». К этому мы еще вернемся в контексте разнообразия биоценологических связей в экосистемах острова.

В заключение хотелось бы упомянуть, что в принципе колонийность и близкие к ней формы организации, как это хорошо известно, свойственны и млекопитающим, в частности многим грызунам аридных и альпийских территорий. Нередко приходится встречать и упоминания о «колониях» копытного лемминга, а также о его «колонийных» норах. Причем все это часто говорится применительно именно к острову Врангеля. Действительно на острове изобилуют весьма сложно устроенные и обширные норы этого вида, однако специальные раскопки некоторых из них показали, что даже в самых крупных норах бывает не более 3 гнездовых камер и не более одного (!) свежего гнезда, а данными индивидуального мечения установлено, что одновременно одна нора, какой бы сложной и обширной она ни была, занимается только одной семьей леммингов, т.е. самкой и ее потомством. То есть говорить о колониях этого вида и его колонийных норах на острове нет никаких оснований.

Норовица, берлоги, лемминговины: литогенные условия и пространственная структура поселений животных

Пространственная структура популяций большинства видов животных определяется преимущественно их трофическими потребностями (что, в частности, выражается и в их биотопических предпочтениях) и присущими данному виду особенностями социальной организации. Вместе с тем общее обилие и характер распределения многих видов могут существенно различаться, при прочих равных условиях, в связи с различиями литогенных условий — геолого-геоморфологических и литологических особенностей, т.е.

особенностей грунта и рельефа¹⁸. Примером подобной тесной зависимости является достаточно подробно рассмотренные связи распространения, структуры и разнообразия поселений морских птиц с геоморфологическими особенностями берегов. Кроме них непосредственная сопряженность пространственной структуры с литогенными условиями свойственна и всем остальным видам как птиц, так и млекопитающих, размножение которых связано с устройством или использованием различного рода убежищ (нор, берлог, пустот в камнях) или же иных специфических геоморфологических элементов (скальных карнизов, тундровых бугров).

Очень хорошим примером подобной обусловленности служит распределение на острове выводковых нор песка, образующего в разных районах острова поселения различного структурного типа.

Среди выводковых песчаных нор различают два основных типа — «оптимальные» и «субоптимальные» (Овсяников, 1986 и др.). Первые представляют собой капитальные сооружения с несколькими десятками отнорков, площадью от 40 до 200 м², и сложной, иногда двухъярусной системой разветвленных ходов (рис. 123). Они обычно хорошо заметны благодаря развивающейся на них зоогенной растительности, резко контрастирующей с фоновой. Подобные норы расположены в наиболее благоприятных, как для норения, так и с точки зрения кормности прилегающих участков, местах, и их плотность как бы отражает емкость территории по числу оптимальных репродуктивных участков. Нора может не использоваться в течение целого ряда лет (при низкой плотности зверей), а затем опять расчищаться и расширяться. Общая продолжительность их существования измеряется столетиями (Macpherson, 1969)! Норы субоптимальные образуются в годы максимальной численности песцов, когда не всем парам «достаются» оптимальные участки с соответствующими норами. Строение их существенно проще, отнорков не более 10, площадь не превышает 30 м², а толщина потолка часто составляет всего 5—10 см. Как правило, подобные норы недолговечны и в течение нескольких лет после образования приходят в полный упадок.

Места, подходящие для устройства нор, должны удовлетворять определенному комплексу условий. Во-первых, необходим соответствующий, достаточно податливый и в то же время не слишком сыпучий, сухой или умеренно увлажненный, грунт. Во-вторых, место это должно относительно рано освобождаться от снежного покрова и быстро просыхать, с тем чтобы «быть готовым» ко времени ценения самок. Наконец, оно должно быть максимально застраховано от затопления тальми и дождевыми водами. Ясно, что данным условиям соответствуют сложенные подходящими грунтами вершины разнообразных бугров, грив и гряд, а также бровки различных террас, долин ручьев. В условиях близкого расположения и качества кормовых угодий, обилием и распределением подобных форм и определяются различия в численности и характере принадлежности нор.

На самом высоком ландшафтном уровне, в пределах острова можно выделить три основных структурных типа населения песка, соответствующих трем морфологическим частям острова. Южная, преимущественно наклонная равнина, характеризуется относительно слабо развитой речной сетью, малой пересеченностью рельефа и почти постоян-



Рис. 123. Схема выводковой норы песка в среднем течении р. Неизвестной (по: Дорогой, 1987).

Штриховка — входные отверстия, без штриховки — подземные ходы, К — выводковая камера

¹⁸ Ясно, что названные факторы, т.е. особенности рельефа и литологии, с которыми неразрывно связаны практически все параметры ландшафтных подразделений, во многом определяют и ключевые для животных характеристики кормовой базы, условий поиска и добычи корма. В этом случае, однако, проявляется опосредованная роль литогенной основы, мы же, в настоящем разделе, рассматриваем ее непосредственное влияние на пространственную структуру популяций.

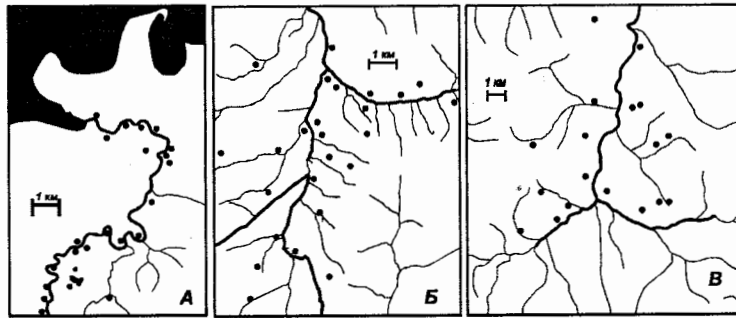


Рис. 124. Распределение песковых нор в нижнем течении р. Тундровой (А), верхнем течении рр. Тундровой (Б) и Неизвестной (В) (по: Дорогой, 1987; Овсяников и др. 1991)

ным подтоком грунтовых и поверхностных вод в направлении ее уклона, от гор к морскому побережью, обуславливающим, помимо подтопления, интенсивность солифлюкционных процессов. Поэтому, несмотря на вполне удовлетворительные кормовые условия и ранний сход снега, норы здесь весьма редки и распределены дисперсно, не образуя каких-либо пространственных структур. Этот тип распределения нор может быть охарактеризован как *разреженно-дисперсный*.

Северная равнина острова (Тундра Академия) отличается отсутствием общего выраженного наклона, обладая увалистым рельефом. Наиболее важным ее качеством является наличие крупных речных долин, с хорошо выраженными дренированными и рано освобождающимися из-под снега бровками надпойменных террас и коренного берега, сложенными преимущественно оптимальными для норения суглинистыми породами. Подобный состав грунта, в сочетании с его дренированностью и ранним разрушением снежного покрова, обуславливает и свойственную этим местоположениям повышенную возможность горизонта оттайки, что еще более способствует как устройству нор, так и увеличению их размеров и усложнению конструкции. (Именно здесь, по описанным бровкам, расположены наиболее крупные норы, площадью более 100—150 м², имеющие по несколько десятков, а то и более сотни отнорков.) Соответственно абсолютное большинство оптимальных («капитальных») выводковых нор расположено здесь вдоль речных долин, а в целом их распределение имеет так называемый *ленточный* характер (рис. 124), особо хорошо выраженный благодаря отсутствию у рек этой равнины крупных притоков. Последнее приводит к тому, что абсолютное большинство нор в Тундре Академии сгруппировано в более или менее параллельных «лент», соответствующих таким рекам, как Тундровая, Неизвестная, Песцовая, Красный Флаг, Наскок. Разумеется, есть здесь и норы, приуроченные к отдельным гривам и возвышенностям, довольно далеко за пределами речных долин, но их относительно мало и общий характер распределения они не нарушают.

Горная часть острова расчленена разделяющими горные массивы крупными речными долинами, образующими расширения — межгорные котловины. Монолитные низко- и среднегорные массивы малопривлекательны для песцов по причине как бедности кормовой базы, так и малой пригодности для норения, вследствие чего норы здесь редки, а иногда просто отсутствуют на значительных пространствах, как в наиболее крупных и суровых массивах Центральных и Мамонтовых гор¹⁹. Концентрации же нор образуются

¹⁹ В горах, не находя подходящих мест для рытья нор, песцы нередко устраивают логово в пустотах между камнями. Подобные «жилища» достаточно трудны для обнаружения, и их обилие в сезон размножения установить достаточно точно практически невозможно.

в широких отрезках крупных речных долин и в межгорных котловинах, где они располагаются, в отличие от Тундры Академии, не только вдоль русла самих рек, но и по их многочисленным, нередко также достаточно крупным притокам и по изобиливающим различными поднятиями, гривами и буграми бортам широких долин. В результате на подобных участках формируются более или менее изометричные «очаги» норения, площадью в несколько десятков квадратных километров каждый, плотность нор в пределах которых может достигать 5—7 на 1 км² (рис. 124). Эти очаги соединяются как бы в единую сеть за счет того, что немногочисленные норы приурочены и к относительно узким участкам долин крупных рек и небольшим долинам ручьев, соединяющих описанные межгорные котловины. В целом в пределах горной части острова складывается *четко-видная* система распределения нор песка, структурными элементами которой являются описанные «очаги» высокой плотности и соединяющие их «ленты».

С особенностями грунта тесно связаны и распределение леммингов и структура их поселений.

Из двух обитающих на острове видов настоящим норником является эндемичный лемминг Виноградова из рода *Dicrostonyx*, строящий в подходящих условиях обширные выводковые норы с множеством ходов, несколькими гнездовыми камерами и «кладовыми» (подробнее см. в разделе о средообразующей деятельности животных), а также многочисленные защитные норы более простого строения. Лемминги Виноградова избегают хорошо увлажненных, в том числе и кочкарниковых участков, заселенных сибирским леммингом. Последний способен на строительство лишь очень простых выводковых нор, представляющих собой короткие одиночные ходы, заканчивающиеся гнездовой камерой, располагающиеся обычно под кочками или же приуроченные к морозобойным трещинам. Не будучи сам достаточно квалифицированным «землекопом», сибирский лемминг, однако, охотно заселяет пустующие норы лемминга Виноградова, в результате чего в большей части местообитаний острова представлено оба вида этих зверьков.

По результатам проведенных на острове исследований, включающих подсчет и измерения, а также описания характера расположения различных нор леммингов, в разных типах местообитаний, представляется возможным выделить 6 основных структурных типов их поселений, каждый из которых связан с определенной физико-географической обстановкой (рис. 125).

Первый тип может быть условно назван *дисперсно-мелколемминговым*²⁰ и характери-

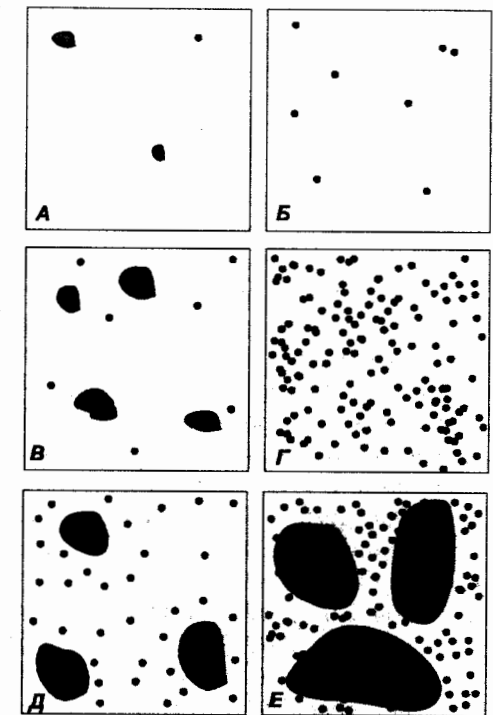


Рис. 125. Схемы основных типов пространственных структур поселений леммингов.

А — дисперсно-мелколемминговым, Б — стабильно-норный, В — лемминговым, Г — подвижно-норный, Д — лемминговым-норный, Е — суперлемминговым

²⁰ «Лемминговыми» принято называть многолетние норы леммингов, имеющие зоогенный растительный покров, контрастирующий с окружающей фоновой растительностью, по аналогии с «сурчинами», «сусликовинами», то есть терминными, давно принятыми для обозначения подобных образований степных роющих грызунов. Роющая деятельность копытных леммингов, в том числе и лемминга Виноградова, внешне выражается в образовании как «лемминговин», имеющих в своих пределах обычно несколько норных отверстий, так и отдельных норных отверстий, которые могут принадлежать как выводковым (гнездовым), так и защитным норам.

зуются крайне редким, на расстоянии десятков и сотен метров друг от друга, расположением мелких (площадью не более четверти квадратного метра) лемминговин, имеющих от 1 до 2—3 норových отверстий. Подобные поселения типичны для пологих платообразных вершин холмов и невысоких сопok с очень хорошо дренированным, в значительной степени каменистым, грунтом.

В сырых и хорошо увлажненных кочкарниках и кочкватых тундрах складывается *стабильно-норный* тип поселений, представляющий собой систему более или менее равномерно расположенных простых (с одним норovým отверстием) выводковых и защитных нор, сохраняющихся в течение довольно длительного времени, хотя и разрушающихся в конце концов под воздействием солифлюкционных процессов.

Суглинистым равнинным водоразделам и подобным им пологим поверхностям в горах с интенсивными морозобойным растрескиванием и криотурбациями, приводящими к формированию так называемых «полей морозного кипения», соответствует *подвижно-норный* тип поселений, характеризующийся очень высокой плотностью простых нор, из которых значительную часть составляют норы разрушенные и полуразрушенные. За счет интенсивных мерзлотных процессов здесь происходит постоянное разрушение нор, а соответственно и появление новых, которое облегчено податливостью грунтов. То есть каждая нора существует весьма непродолжительное время. Поверхность же подобных местообитаний выглядит сплошь изрытой — плотность норových отверстий местами достигает 3—5 на м².

В похожих местообитаниях, но с более стабильной поверхностью, формируются *лемминговинно-норный* тип поселений, структура которых включает лемминговины диаметром от 1 до нескольких метров, расположенные на расстоянии нескольких десятков метров друг от друга, между которыми располагаются достаточно обычные защитные норы. В целом число норových отверстий, приходящихся на последние, примерно равно или превышает число норových отверстий лемминговин. Это, пожалуй, наиболее распространенный тип поселений, свойственный большинству дресвяно-суглинистых и щебнисто-суглинистых местообитаний с сомкнутым (пятнистым или полигонально-сетчатым) растительным покровом, в том числе выпукло-полигональным и плоскобайджараховым участками. В зависимости от конкретного облика местообитаний, поселения данного типа существенно различны по средним размерам лемминговин, равномерности их распределения и общему обилию норových отверстий. Очевидно, что образование подобных структур возможно благодаря тому, что названным типам местообитаний свойственны достаточно податливые и в то же время достаточно стабильные грунты, с относительно малой интенсивностью криогенных процессов.

Достаточно широко распространен и *лемминговинный* тип поселений, отличающийся от предыдущего тем, что защитные норы довольно редки и обилие отдельных норových отверстий существенно ниже числа таковых в пределах лемминговин. Здесь также несколько меньше средние размеры лемминговин и ниже их обилие на единицу площади, а кроме того, существует развитая сеть постоянных, хорошо заметных тропинок²¹. По-

²¹ На участках обитания леммингов, как правило, имеется целая система защитных нор, которая поддерживается в «рабочем» состоянии. На мягких грунтах увеличение числа подобных нор не представляет собой проблемы и их может быть очень много, так что при какой-либо опасности зверек может, «не раздумывая», с гарантией спрятаться в ближайшей из них, что обеспечивает ему относительную свободу в перемещениях по участку. Если же рытье дополнительных нор сопряжено с существенно большими усилиями и временными затратами, то «хозяин» участка тщательно «прорабатывает» самые выгодные маршруты к имеющимся немногочисленным норам и естественным укрытиям и старается придерживаться их в любых перемещениях, избегая появляться на «неосвоенной» территории. В результате и образуется хорошо заметная сеть тропинок, сохраняющихся благодаря прочности и стабильности поверхности грунта.

добные поселения характерны для относительно дренированных поверхностей с щебнистыми и суглинисто-щебнистыми грунтами, которые достаточно прочны и трудны для рытья. Здесь, как и в поселениях дисперсно-мелколемминговинного типа, крайне редко образуются новые выводковые норы, но зато уже существующие весьма стабильны и разрушаются крайне медленно. Разнообразие поселений данного типа по размерам лемминговин и характеру их распределения столь же велико, как и в предыдущем, и также связано с разнообразием условий в конкретных местообитаниях.

Разумеется, мы наметили лишь основные, «узловые» типы пространственных структур, связанные между собой целыми гаммами переходных и смешанных вариантов. Одним из таких достаточно часто встречающихся на равнинах острова переходных вариантов является пятнисто-норная структура, представляющая собой переход между стабильно-норным и подвижно-норным типами. Структура эта свойственна достаточно сырým и хорошо задернованным местообитаниям, характеризующимся плоскобугристым или выпукло-полигональным микрорельефом, обуславливающим концентрацию нор на наиболее дренированных возвышенных участках и их отсутствие в разделяющих их сырых ложбинах.

Характер пространственного распределения лемминговин в поселениях лемминговинно-норного и лемминговинного типов в большинстве случаев достаточно далек от равномерного и приближается к случайному, либо агрегированному. Это обусловлено преимущественной мозаичностью мезо- и микрорельефа, в соответствии с которым преимущественно и располагаются лемминговины, привязанные к наиболее трещиноватым окраинным частям полигонов, наименее подверженным затоплению и рано просыхающим весной бугоркам, плоским возвышениям, небольшим бровкам. В связи с этим достаточно интересно распределение лемминговин в предельно гомогенных местообитаниях, которое изучалось нами в районе верхнего течения р. Неизвестной.

Здесь были заложены две обширные однородные площадки — одна на сухих дренированных щебнисто-суглинистых пологих шлейфах с полигонально-сетчатым дриадовым растительным покровом (1), вторая — на умеренно увлажненной пологой суглинисто-щебнистой поверхности с пятнистой кочковатой дриадово-осокой растительностью (2), на которых было проведено детальное картирование всех лемминговин, их измерения и определение стадии развития (относительного возраста). В обоих случаях отсутствовал выраженный микрорельеф, равно как и отдельные выделяющиеся его формы, которые могли бы повлиять на распределение лемминговин. В то же время вторая площадка обладала довольно хорошо развитым бугорковатым нанорельефом, тогда как поверхность первой своей выровненностью напоминала стол.

На второй площадке мы получили большую плотность лемминговин (16,6 на гектар против 5,7), при их меньших средних размерах (5,5 и 11,2 м²) и большем коэффициенте вариации (0,92 и 0,62). Соответственно, меньшими во втором случае были и средние расстояния между лемминговинами (16 и 33 м) и средние площади Тиссеновых полигонов²² (590 и 1770 м²). Отличался и характер распределения. На первой площадке он оказался регулярным (равномерным), а на втором близким к случайному. Приведенные количественные различия в большинстве своем вполне адекватны различиям биотопов, но достоверная разница характера пространственного распределения достаточно интересна и требует объяснения.

Весьма любопытным оказалось и то, что почти все лемминговины на первой площадке (за исключением лишь одной-двух) относятся к одной, наиболее поздней стадии развития, характеризуясь хорошо выраженными западинами и так далее. На второй же площадке примерно в равном соотношении оказалась представлена лемминговина самой молодой, самой поздней и промежуточной стадии развития. Разумеется, возник соблазн провести сравнение изучаемых нами параметров лишь для одновозрастных лемминговин, т.е. для имеющихся в обоих случаях лемминговин поздней стадии развития, как бы «удалив» на второй площадке все более поздние образования. Подобный анализ дал удивительные и явно не случайные результаты — при сохранившейся разнице в размерах лемминговин все остальные параметры оказались потрясающе близкими: плотность — 5,7 и 5,7, среднее расстояние 29 и 32, средняя площадь Тиссеновых полигонов — 1770 и

²² Тиссеновыми называют полигоны, ограниченные срединными перпендикулярами отрезков, соединяющих расположенные на плоскости точки. То есть если мы имеем набор опорных точек, то подобные полигоны каждой из них будут объединять все прочие точки, расположенные к «своей» опорной ближе, чем к остальным.

1765. В обоих случаях лемминговины данного возраста оказались распределены регулярным образом при почти идентичных значениях используемого показателя агрегированности.

Складывается впечатление, что на определенном этапе развитие сравниваемых поселений пошло по разным направлениям. На первой площадке практически прекратилось образование новых лемминговин при более интенсивном использовании имеющихся старых, о чем говорят их более крупные размеры. На второй же, вместо поддержания и укрупнения старых образований, имеет место достаточно интенсивное образование новых лемминговин, располагающихся обычно недалеко от старых. Последнее привело к тому, что существенно вырос коэффициент вариации среднего расстояния между лемминговинами, а характер их распределения сместился в сторону случайного. О причинах подобных различий пока можно лишь строить гипотезы. В качестве одной из них может быть принято предположение о том, что появление все новых и новых лемминговин на второй площадке обусловлено свойственным ей развитым нанорельефом и наличием мелких естественных укрытий, что способствует роющей деятельности зверьков. На первой площадке поверхность, как мы говорили, ровна как стол, и начало рытья норы в подобных условиях представляет, по-видимому, основную трудность для леммингов. Об этом в частности говорит и почти полное отсутствие здесь нор-укрытий, достаточно обычных на второй площадке.

Интересно также, что минимальные площади Тиссеновых полигонов на второй площадке почти в три раза превышают минимальные размеры территорий самок леммингов (300—400 га), определенные по повторным отловам меченых зверьков. На первой же площадке площади минимальных полигонов составляют около 200 м. Это косвенным образом подтверждает то, что на второй площадке все лемминговины являются постоянно используемыми и могут быть заселены одновременно, тогда как на первой происходит смена выводковых нор.

В особо благоприятных условиях, сочетающих достаточную податливость грунта, довольно развитый растительный покров и слегка пересеченный нано- и микрорельеф, образуются грандиозные системы многочисленных лемминговин и защитных нор, соединенных или почти соединенных в единый гигантский подземный лабиринт, который может занимать площади до нескольких гектаров. Внешне поселения подобного типа, который можно назвать супер-лемминговинным, напоминают подвижно-норные поселения. Сближает их обилие норных отверстий, среди которых непросто распознать принадлежащие выводковым и защитным норам. Однако, в последнем случае, одной норе принадлежит одно, максимум 2—3 отверстия, и они не образуют единой системы. Кроме того, «суперлемминговины» хотя и не столь стабильны, как вышеописанные поселения лемминговинного типа, но и не так подвержены криогенным разрушениям, как подвижно-норные. В принципе суперлемминговинные поселения, очевидно, представляют собой результат дальнейшего развития поселений лемминговинно-норного типа, вызванный особо благоприятными условиями для роющей деятельности, сочетающимися с богатой кормовой базой.

Поселения дисперсно-мелколемминговинного и лемминговинного типов полностью создаются копытными леммингами (т.е. леммингами Виноградова). Сибирские лемминги, не приспособленные к рытью щебнистых и каменистых грунтов, не принимают участия в строительстве образующих их нор, хотя и могут заселять уже существующие лемминговины. Напротив, стабильно-норные поселения являются результатом деятельности сибирских леммингов, тогда как копытные избегают биотопов, в которых подобные поселения формируются. Остальные же три типа поселений являются «плодом совместных усилий» обоих видов, хотя, конечно, в случае лемминговинно-норных и суперлемминговинных поселений несомненна ведущая роль копытных леммингов. Сибирские просто неспособны к подобному объему «земляных работ», хотя и принимают участие в поддержании уже существующих «сооружений» и расширении сети защитных нор.

Однозначной зависимости текущего обилия зверьков от структурного типа их поселений нет. В разные годы, и даже, более того, в разные периоды одного года, между населением леммингов, местообитаний с разным типом поселений, могут быть совершенно различные количественные соотношения. Закономерность же наблюдается в дру-

гом — с типом поселений достаточно четко связаны максимально возможные пределы численности резидентных (т.е. постоянно живущих на данном участке) зверьков и характер динамики их обилия. Так, поселения дисперсно-мелколемминговинного типа пустуют в годы низкой численности леммингов, и даже в годы ее пика численность их обитателей крайне невелика и явно ограничена не только сравнительной бедностью кормовой базы, но и сложностями «обустройства» — редкостью существующих лемминговин и трудностями рытья новых.

Из прочих типов наиболее стабильный уровень населения наблюдается в лемминговинных поселениях. Те же самые сложности, связанные с трудностями «земляных работ», препятствуют резкому росту численности резидентных зверьков даже в годы их максимального обилия. Это, в свою очередь, предохраняет растительный покров от сильной «потравы», которая могла бы привести к непригодности этих участков для обитания леммингов в следующем году и осложнить условия зимовки.

Противоположный пример дают поселения типа «суперлемминговин», в которых из-за огромного числа существующих нор и легкости рытья новых, плотность населения может быть очень высока, но в последующие годы находится на крайне низком уровне, вследствие преимущественно уничтожения кормовой базы.

Остальным типам поселений свойственна динамика населения промежуточного характера, при этом только в подвижно-норных достигаются значения плотности, сопоставимые с максимальными для суперлемминговинных поселений. В поселениях же стабильно-норного и лемминговинно-норного типов максимальные уровни плотности заметно ниже, что определяет и, в целом, меньшую амплитуду их флуктуаций.

В общем, литологические характеристики местообитаний, конечно, не являются единственными факторами, определяющими пространственную структуру лемминговых популяций, но, как мы можем видеть, они несомненно влияют как на соотношение видов в общем населении грызунов, так и на особенности его пространственно-временной динамики.

Родовые берлоги белых медведей хотя и не требуют для своего устройства особого грунта, но также располагаются не «где придется», а в достаточно строгом соответствии с особенностями мезо- и микрорельефа.

Родовые берлоги устраиваются медведицами в снежниках и надувах с достаточной мощностью снега и при достаточном разнообразии имеют единый принцип устройства. В простейшем случае это более или менее округлая камера со средними длинами около двух (от 1 до 5) и шириной около

полтора (от 1 до 4) метров, при высоте около метра, в которую ведет коридор, длина которого обычно составляет 2—3 метра (от 0,3 до 6). Пол берлоги обычно отделен от грунта более или менее мощным слоем снега. Толщина потолка в среднем составляет около полуметра, изменяясь от нескольких до 60—70 сантиметров. Постепенное увеличение мощности снежного слоя над берлогой в многоснежные зимы ухудшает вентиляцию и заставляет медведицу либо расширять камеру, иногда до весьма внушительных размеров, либо же рыть новые камеры, соединяющиеся коридорами, что и приводит к образованию сложных берлог, из двух, трех и более камер (рис. 126). Наоборот, постепенное истончение потолка, вследствие сдува снега, может заставить медведицу покинуть берлогу и устроить новую. Общей конструктивной особенностью

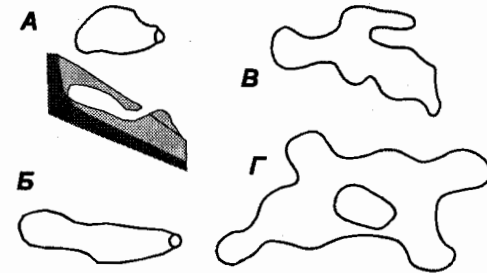


Рис. 126. Родовые берлоги белого медведя (по: Беликов, 1982).

А — план и профиль типичной родовой берлоги (светлая штриховка — снег, темная штриховка — грунт), Б — Г — планы берлог более сложного строения: Б — особо длинной, В — трехкамерной, Г — четырехкамерной

всех берлог является расположение входного отверстия ниже камеры («принцип иглу»), что позволяет поддерживать в камере достаточно высокую температуру, превышающую наружную температуру воздуха на 14—17° (Беликов, 1977).

Период вскрытия берлог и выхода из них самок с медвежатами приходится на острове на период с конца февраля по начало мая и существенно варьирует как от года к году, так и между разными районами. По средним многолетним данным, наибольшее число берлог вскрывается в первой половине апреля. Вскрытие и первый выход зверей наружу обычно происходят в хорошую, безветренную и солнечную погоду, поэтому продолжительные пурга и холода могут задерживать вскрытие берлог, «готовых» к выходу медведиц. После вскрытия часть самок с выводками почти сразу покидает район берлоги, уходя в море, но чаще они какое-то время держатся у берлоги (иногда до месяца). Очевидно это зависит от физического состояния самок — сильно истощенные звери быстро уходят во льды в поисках корма.

Для устройства берлоги прежде всего необходима достаточная мощность снежных отложений. С учетом того, что залегание самок происходит поздней осенью, т.е. фактически в начальный период формирования снежного покрова, подобные места могут быть не слишком широко распространены, а в отдельные, особо теплые и (или) малоснежные годы могут быть достаточно дефицитными. Ясно, что достаточно мощные снежные надувы в первую очередь образуются по разнообразным долинкам и ложбинам, в цирках, под крутыми склонами и обрывами, на террасах. К этим элементам рельефа и привязана абсолютно большая часть родовых берлог медведей. Соответственно максимальные их концентрации формируются в особо пересеченных низкогорных и холмогорных массивах, изобилующих долинами ручьев, цирками, ложбинами, как, например, в районе м. Уэринг (рис. 127) и м. Пиллар или в междуречье верховьев рр. Насхок и Шумной. Весьма плотно берлоги могут располагаться и вдоль береговой линии, под абразионными уступами. Монолитным же горным массивам с сериями нагорных террас, типа гор Дрем-Хед, свойственно как бы концентрическое расположение берлог, приуроченных к тыловым швам. На равнинах острова требуемые для устройства берлог условия наиболее редки, и здесь они практически не обнаруживаются, хотя в принципе и могут располагаться в надувах, образующихся по речным долинам. В Тундре Академии ни разу не было найдено ни одной берлоги, а на Южной равнине все они сосредоточены под абразионными уступами.

Конкретное распределение берлог в том или ином году, разумеется, может существенно варьировать в зависимости от характера распределения снега, которое, в отличие от рельефа, весьма непостоянно и связано как с общим количеством осадков в период формирования снежного покрова, так и господствующим в этот период направлением сильных ветров. Мы уже говорили о значительных межгодовых различиях в численности берлог между западными и восточными районами острова, которое, по предварительным данным, проявляет достаточно высокую сопряженность с осенней ветровой обстановкой — в годы с преобладанием западных ветров, больше берлог наблюдается на востоке, а если господствуют ветра восточных румбов — то на западе острова. Кроме того, характерное почти для целого десятилетия (с 1990 г.) позднее замерзание моря препятствует образованию берлог вдоль линии абразионных берегов, где они в последние годы практически не отмечаются, притом, что в 80-х годах их линейная плотность могла превышать 1 берлогу на 1 км протяженности береговой линии.

В общем же, по особенностям рельефа на острове могут быть выделены районы с разным уровнем «берлогоемкости», для которых возможны те или иные уровни численности берлог в разных конкретных условиях года и на разном расстоянии от берегов.

Среди наземных птиц острова наиболее наглядную связь пространственного распределения с литогенными особенностями демонстрирует белая сова. В целом ландшафтное распределение ее гнезд оказывается очень близким к таковому песцовых нор. Причины этого заключаются, во-первых, в общности кормовой базы этих видов, т.е. в сходстве предпочитаемых кормовых угодий, а во-вторых, в том, что для устройства гнезда сове также требуются рано освобождающиеся от снега и просыхающие участки, обеспечивающие хороший обзор и застрахованные от затопления. Соответственно излюбленными

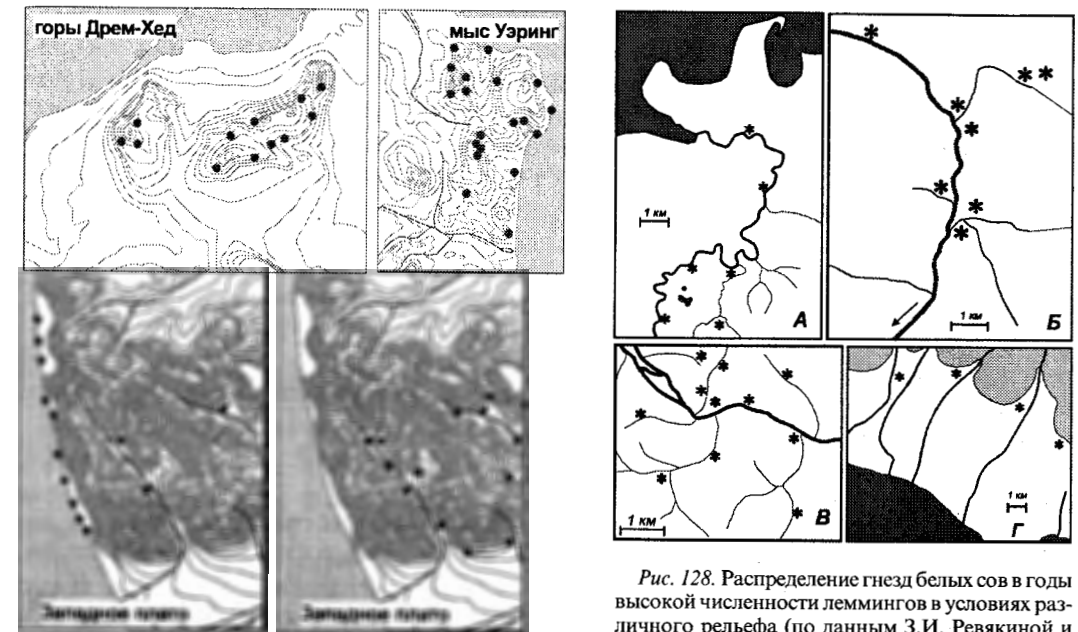


Рис. 127. Типичное распределение родовых берлог белых медведей в горном массиве Дрем-Хед, в районе м. Уэринг и на западном побережье о-ва Врангеля в «ледовые» годы (слева) и в годы с поздним замерзанием моря (справа)

Рис. 128. Распределение гнезд белых сов в годы высокой численности леммингов в условиях различного рельефа (по данным З.И. Ревакиной и В.В. Баранюка).

А — на пологохолмистой равнине в низовьях р. Тундровой в 1987 г. (штриховка — море), Б — в широкой межгорной котловине р. Мамонтовой в 1986 г., В — сильно расчлененный горный массив в низовьях р. Гусиной в 1986 г., Г — предгорная наклонная равнина в окрестностях бух. Сомнительной в 1986 г. (темная штриховка — море, светлая — крутые склоны гор)

местами гнездования совы являются бровки долин и надпойменных террас, вершины разнообразных гряд и бугров, то есть те же самые элементы мезо- и микрорельефа, которые наиболее пригодны для устройства песцовых нор. Единственным отличием является то, что сову «устраивает» практически любой по составу грунт.

Естественно, что и общая картина распределения гнезд белой совы, в годы их повсеместно высокой численности, демонстрирует пространственные структуры, очень близкие к характерным для распределения песцовых нор.

Наиболее велико сходство в Тундре Академии, где гнезда также располагаются преимущественно «лентами» вдоль наиболее крупных речных долин (рис. 128), будучи приуроченными, главным образом, к бровке коренных берегов. На Южной равнине, в годы пиковой численности леммингов, гнездящиеся совы бывают довольно многочисленны (средняя плотность выше, чем в Тундре Академии), а их гнезда концентрируются в полосе подножья склонов гор, где располагаются на всевозможных бугорках и выступах (рис. 128). Это обеспечивает гнездование в богатых кормовых угодьях, с хорошим обзором и без угрозы подтопления.

В горной части острова совы, как и песцы, естественно, избегают ненаселенных или слабо заселенных леммингами пространств, которые существуют и в годы максимальной численности зверьков. Тяготеют они к крупным и межгорным долинам, где распределение их гнезд сходно с таковым песцовых нор, а также к сильно расчлененным горным массивам, с многочисленными ложбинами, ущельями. На участках последнего типа могут наблюдаться более высокие концентрации, нежели в межгорных котловинах (рис. 128). Последнее обстоятельство, как видим, отличает распределение гнезд от тако-

вого нор песцов, главным образом из-за малой требовательности совы к составу грунта, на котором она гнездится. В целом же абсолютно большая часть оказывается приуроченной к бровкам речных долин и разнообразным выступам, возвышенностям, буграм на шлейфах и в нижней пологой части горных склонов. Явно излюбленными гнездовыми станциями являются вершины бугров-байджарахов, расположенных обычно небольшими массивами по нижним, очень пологим частям склонов и шлейфам, между водотоками. В любом таком массиве, где имеется гнездо белой совы, всегда можно найти следы бывших гнезд по вершинам соседних с ним бугров.

На примере распределения гнезд белой совы (в годы ее повсеместного на острове гнездования) можно убедиться в том, что под действием литогенных факторов (в данном случае — особенностей рельефа) характер распределения вида, которым в конечном счете определяется и плотность его населения, может не полностью соответствовать кормовым условиям. В годы максимального обилия леммингов кормовые условия белой совы, как и других миофагов, одинаковы в Тундре Академии, межгорных долинах и котловинах и на Южной равнине, но распределение и обилие гнездящихся сов тем не менее существенно различается.

Из других наземных птиц на литогенные условия наиболее сильно реагирует пуночка, нуждающаяся в укрытиях для устройства гнезда и соответственно наиболее многочисленная там, где таковые имеются в избытке, т.е. в районах распространения скал с трещинами и расщелинами, каменных осыпей с пустотами. При свойственном этому виду раннем гнездовании²³ особое значение имеют отнюдь не все подобные участки, а лишь достаточно рано освобождающиеся от снега или вообще не имеющие устойчивого снежного покрова (отвесные скалы и другое). Этими обстоятельствами и определяется неравномерность пространственного распределения на острове этого вида, который весьма малочислен и местами редок на равнинах, но обычен в горных районах, причем особо многочислен на участках выходов коренных горных пород, по скальным обрывам. Интересно, что в некоторых случаях имеющийся определенный дефицит удобных для гнездования мест приводит к образованию плотных гнездовых агрегаций, подобных колониям. Это свойственно, например, небольшим, сильно трещиноватым, скальным выходам, в окружении преимущественно пологих поверхностей. На 100 квадратных метров поверхности подобных обнажений может приходиться по несколько десятков гнезд пуночек.

И наконец, говоря о роли литогенных условий в формировании пространственных структур популяций животных и их поселений, нельзя, конечно, не упомянуть морских птиц, гнездящихся по скальным абразионным берегам. Однако, поскольку образуемые ими поселения состоят, как правило, не из одного, а из нескольких (на островах Врангеля и Геральда — от 2—3 до 8) видов птиц, разнообразие их пространственных структур в связи с особенностями строения берегов будет обсуждаться нами в специальном разделе, в части о населении животных. Отметим лишь, что комплексом литогенных условий (вид горных пород, характер их залегания, текстура и так далее) определяются как распределение самих поселений, так и их внутренняя структура (характер распределения гнездящихся пар внутри поселений), а также видовое богатство и соотношение видов.

В общем, достаточно очевидно, что пространственная структура многих популяций теснейшим образом связана с литогенными условиями ландшафтов, по причине более или менее специфичных требований, предъявляемых этими видами животных к местам

²³ На острове первые пуночки появляются в апреле, а в мае, при все еще почти повсеместном снежном покрове, они уже начинают гнездиться.

для устройства нор, гнезд. Вероятность подобных связей, даже если они не бросаются в глаза, всегда следует иметь в виду, так как нередко они могут иметь не меньшее значение для пространственной организации популяций по сравнению с другими, социальными, трофическими и прочими факторами. В Арктике их значимость особо высока (ввиду неоднократно подчеркиваемой нами особо значимой средообразующей роли абиогенных условий) и проявляется особо наглядно, что, впрочем, является общей особенностью экстремальных ландшафтов — арктических, аридных, высокогорных.

Моржи, киты и розовые чайки: влияние льдов

Целый ряд видов морских млекопитающих и связанных с морем птиц посещают прибрежную акваторию островов Врангеля и Геральд в период отсутствия сплошного ледового покрова. Их обилие, сроки и характер пребывания у берегов острова теснейшим образом связаны с конкретными особенностями ледовой обстановки как в районе островов, так и в регионе в целом. Напомним, что как раз у островов проходит средняя многолетняя линия минимального (т.е. наиболее северного в течение года) положения кромки дрейфующих льдов. Однако в особо суровые годы льдами может быть заполнен и весь пролив Лонга, тогда как в другие — кромка может находиться на расстоянии 200—300, а иногда и 500 км к северу от острова.

Наглядный пример тесной зависимости характера пребывания в прибрежной акватории островов от ледовой обстановки текущего года дают моржи, которые, в принципе, в суше не нуждаются и вполне без нее обходятся, если есть льды, береговые лежбища образуют только при их отсутствии.

Областью размножения тихоокеанских моржей, в которой они проводят зимнее время, является акватория Берингова моря — район о-ва Св. Лаврентия, Бристольский и Анадырский заливы, где в течение всей зимы имеются разводья и полыньи (рис. 129). Весной, с разрушением ледового покрова, большая часть самцов, в том числе почти все молодые, не приступавшие к размножению, рассеивается по всей прибрежной акватории Берингова моря, образуя многочисленные лежбища на коряжском берегу, берегах Анадырского залива, на юге и юго-востоке Чукотского полуострова, островах Бристольского залива. Эти лежбища относятся к категории *постоянных*, так как существуют ежегодно. Большая же часть самок с детенышами, а также часть половозрелых самцов мигрируют далее к северу, в Чукотское море. За Беринговым проливом «поток» моржей разделяется на две ветви — одна ведет вдоль побережья Чукотки и к островам Врангеля и Геральд, вторая — к северным берегам Аляски и в море Бофорта. Во втором направлении следует около 40% моржей, но, ввиду того что общая их численность в море Бофорта и на востоке Чукотского моря невелика, возникает впечатление, что многие из них позже заворачивают к западу вдоль кромки льдов, «соединяясь» с моржами первого маршрута.

Чукотское море привлекательно для моржей из-за своей мелководности, обеспечивающей доступность богатой донной фауны (бентоса), составляющей основу их питания, а также присутствием дрейфующих льдов, необходимых самкам с детенышами для отдыха, на которых они чувствуют себя гораздо спокойнее и им грозит меньше опасностей, чем на суше. Район островов Врангеля и Геральд выделяется

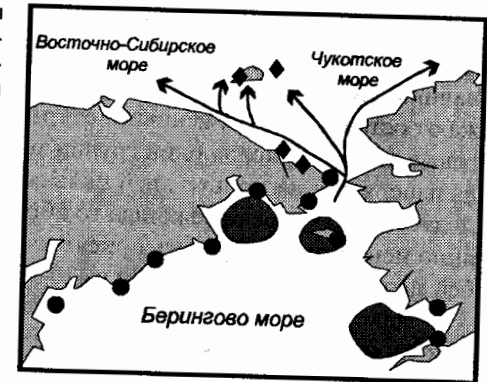


Рис. 129. Области размножения (темная заливка), постоянные (кружки) и временные (ромбы) береговые лежбища тихоокеанских моржей. Стрелками показаны направления весенних миграций самок с детенышами

особо благоприятными для моржей условиями — обширными мелководьями, расположением, совпадающим со средним многолетним положением ледовой кромки, а также наличием мест, пригодных для формирования береговых лежбищ, в случае отсутствия льдов вблизи наиболее кормных мелководных участков. В результате в прибрежной акватории островов ежегодно концентрируется как минимум 40% всей популяции, а в годы с минимальной ледовитостью моря эта доля увеличивается до $2/3^{24}$, что обуславливает исключительное значение прибрежной акватории островов для данной популяции.

Появление первых моржей у берегов о-ва Врангеля совпадает со временем взлома припая и в среднем приходится на середину июля. Предполагается, что прибывают моржи к островам также двумя путями, следуя сюда напрямую от Берингова пролива, в годы быстрого очищения моря от льда, или же двигаясь на запад вдоль чукотского побережья и потом заворачивая к островам, в ледовые годы. Отток моржей в сторону Берингова пролива начинается в сентябре, а последние группы зверей наблюдались у берегов острова в конце октября.

Для моржей моря Лаптева и популяции, населяющей проливы Канадского Арктического архипелага, свойственно отсутствие дальних миграций — зиму они проводят в многочисленных разводьях и стационарных полыньях. Наличие подобной более или менее постоянной полыньи к северу от о-ва Врангеля также обеспечивает здесь возможность обитания зверей. Это было подтверждено результатами авианаблюдений, хотя выяснилось, что зимуют здесь лишь отдельные особи и пары взрослых животных.

В ледовые годы, когда в течение всего лета остров окружен дрейфующими льдами, моржи распределены почти по всей его прибрежной акватории. Отдыхают они на льдах, образуя залежки численностью от нескольких до нескольких сот особей, в зависимости от размера льдин. Часто в районе кормления крупного стада моржей образуются скопления подобных лежек самого разного размера. Любопытно, что самки с детенышами держатся, как правило, ближе к берегу (где мельче), тогда как взрослые самцы концентрируются в удалении от берегов, образуя на льдах чисто самцовые группы. В подобные годы береговые лежбища, как правило, не образуются. Лишь в периоды, когда лед на некоторое время отходит далеко от берега, возможен выход на берег относительно небольших групп (до 2—3 тысяч) животных на срок до 2—3 дней.

Когда кромка дрейфующих льдов отодвигается к северо-западу и северу от островов, моржи следуют за ней, явно предпочитая льды берегу. Если при этом льды стоят далеко от островов, но в пределах зоны глубин до 50—60 м, на которых моржи могут кормиться, то вблизи островов в августе и начале сентября их может и не быть. Появляются они только уже на «обратном пути» в сторону Берингова пролива. Если миграция начинается до существенного продвижения льдов на юг и юго-восток и острова продолжают оставаться окруженными открытой водой, то образуются кратковременные береговые лежбища, когда одна группа зверей отдыхает на берегу несколько дней и уходит дальше, через несколько дней появляется следующая. В результате в течение довольно длительного времени лежбища то образуются на 2—3 дня, то исчезают. При этом постоянно меняется численность присутствующих на них животных. Группа из 3—5 тыс. особей меняется крупным стадом из 20—30 тыс. зверей и так далее.

Наконец, если льды уходят особо далеко, за пределы доступных моржам глубин, то они «досрочно» возвращаются к берегам островов, и береговые лежбища существуют в течение длительного срока (более месяца), причем, при наличии постоянного оттока и притока зверей, основной их состав остается более или менее постоянным. Особо хорошо подобная ситуация была выражена в 1990 г., когда льды в осеннее время находились

²⁴ По данным российско-американского авиачета, общая численность тихоокеанского моржа в 1990 году составила около 200 тыс. особей.

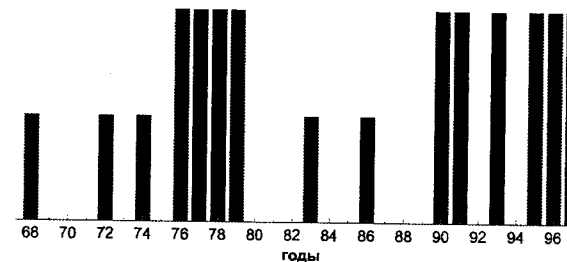


Рис. 130. Наличие-отсутствие береговых лежбищ моржей на о-ве Врангеля в 1968—97 гг. Высокие столбики — существование крупных лежбищ, короткие — только мелких кратковременных, пропуск — отсутствие

на расстоянии до 500 км к северу от острова и на лежбищах острова Врангеля держалось до 130 тыс. зверей (64% общей численности всей популяции).

На рисунке 130 показаны годы существования береговых лежбищ на острове Врангеля в тридцатилетний период (1968—1997 гг.). Отчетливо выделяются два периода — в конце 70-х и в 90-х годах, когда крупные лежбища формировались практически ежегодно, соответствующие относительно «теплым» периодам «открытого моря», с рано разрушающимся и поздно восстанавливающимся ледовым покровом, при далеком нахождении кромки дрейфующих льдов на протяжении августа и сентября. В «холодные» ледовые годы, как с 1980 по 1989, наблюдались только кратковременные выходы на берег сравнительно небольших групп зверей.

Таким образом, все береговые лежбища моржей на островах Врангеля и Геральд относятся к категории *временных*, функционирующих не каждый год и не на всем протяжении периода пребывания моржей в данном районе. Всего, для островов Врангеля и Геральд, известно 11 районов (все — песчано-галечниковые косы), где моржи когда-либо выходили на берег (рис. 131). Из них два района на острове Врангеля, м. Блоссом и коса Сомнительная, могут считаться регулярными лежбищами, так как моржи обязательно их используют, если вообще выходят на берег. Возможно, таким же статусом обладает и лежбище на северной оконечности о-ва Геральд. Все остальные лежбища могут быть названы случайными — для большинства из них известны лишь единичные выходы моржей.

Из двух названных главных лежбищ на протяжении одного сезона, как правило, лишь одно бывает многочисленным и продолжительным, тогда как для второго наблюдаются лишь непродолжительные выходы сравнительно небольших групп моржей. В один

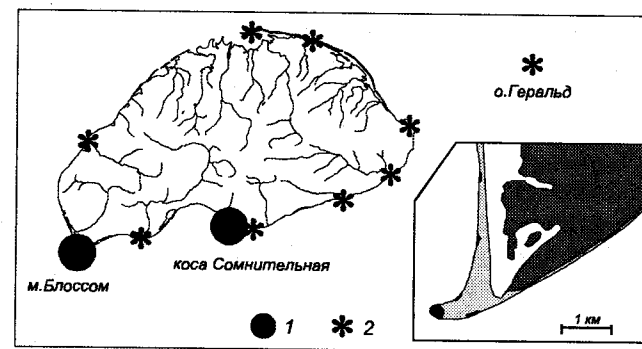


Рис. 131. Расположение регулярных (1) и случайных (2) береговых лежбищ моржей на о-вах Врангеля и Геральд и распределение залежек в районе м. Блоссом в 1990 г. (врезка)

год большая часть моржей придерживается м. Блоссом, в другой — косы Сомнительной. Причины подобного чередования не вполне ясны и, вероятно, имеют комплексный характер. Определенную роль могут играть положение льдов по отношению к острову, особенности миграций зверей в конкретном году, влияние белых медведей.

Белых медведей привлекают на лежбища остающиеся здесь моржовые трупы. После длительного существования большого лежбища их может быть достаточно много, и медведи могут собраться здесь и на следующий год и держаться довольно длительное время, питаясь прошлогодними остатками. Присутствие медведей препятствует выходу моржей на сушу — будучи очень осторожными, они редко отваживаются вылезти из воды, тем более что медведи предпринимают попытки охоты. Это и может послужить одной из причин смены основного лежбища. На следующий год трупы остаются в другом месте, туда же перемещаются концентрации медведей, и моржи снова меняют место. Это одно из возможных объяснений наблюдаемого чередования роли двух основных лежбищ.

Во время пребывания на берегу, моржи, как правило, образуют одну крупную и плотную залежку, располагающуюся обычно на самой оконечности галечниковой косы или стрелки. Лишь в годы с максимальной численностью моржей у острова в одном районе может образовываться (очевидно, из-за дефицита места) несколько, недалеко друг от друга расположенных залежек (рис. 131).

Суше моржи доверяют мало и очень осторожны, когда находятся на ней. Обладая к тому же слабым зрением, они «шарахаются» от малейшего признака опасности, спасаясь в море, где они чувствуют себя абсолютно спокойно. Быстрые одновременные сходы большого числа зверей в воду в результате, когда истинных, а когда и ложных «паник», приводят к катастрофическим последствиям. Находящиеся дальше от уреза воды звери, а это, как правило, взрослые самцы, первыми выходящие на сушу и постепенно оттесняемые от моря, рвутся к морю в прямом смысле по головам своих собратьев. В результате образующейся давки, после схода зверей, на лежбище остаются трупы и умирающие звери, которых при общей численности лежбища в 15—25 тысяч может быть до нескольких десятков. Специальными исследованиями на острове установлено, что причиной их гибели является не удушье, а сильные повреждения внутренних органов. Это означает, что значительное число зверей, получивших повреждения, может успеть уйти в воду, но вскоре также погибнет. Подобные явления на лежбищах способны вызывать самые разные воздействия — атаки белых медведей, внезапное появление людей, резкий незнакомый запах и, конечно, пролетающие над лежбищем самолеты и вертолеты, которым это категорически запрещено и не только на территории заповедника, но во всех районах береговых лежбищ моржей.

Урон, наносимый животным описанными «паниками», усугубляется на острове тем, что основную долю зверей составляют самки с детенышами. Последнее в подобной ситуации наиболее уязвимы и составляют непропорционально большую долю погибших зверей.

Из всех погибающих на лежбищах зверей 85% приходится именно на подавки. Еще 12 процентов, причем в основном молодых зверей, убивается белыми медведями. В общем, у моржей достаточно причин, чтобы по возможности избегать суши, предпочитая море и льды, где у них отсутствуют серьезные естественные враги.

Из китообразных наиболее обычным обитателем прибрежной акватории островов является серый кит (*Eschrichtius leucas*), относимый к категории редких млекопитающих и включенный в Красную книгу России. Это прибрежный вид, предпочитающий кормиться на мелководьях, которого нередко можно видеть буквально в нескольких метрах от берега (при достаточных глубинах, разумеется).

Тихоокеанское стадо серых китов зиму проводит в теплых водах у полуострова Калифорния, где они, кстати, концентрируются на тех же лагунах, что и зимующие черные казарки. В летнее время киты мигрируют на север, в Берингово море и далее, к северу от Берингова пролива, в Чукотское море, достигая во второй половине лета островов Врангеля и Геральд. Здесь характер их пребывания и обилие (частота наблюдений) также теснейшим образом связаны с ледовыми условиями в прибрежной акватории и положением кромки дрейфующих льдов. «Ледовым» видом серый кит отнюдь не является и, по-видимому, избегает заходить далеко вглубь крупных ледовых массивов. Соответственно в особо «ледовые» годы, когда кромка льдов находится на приличном расстоянии к югу

и юго-востоку от островов, киты у их берегов практически не встречаются. В годы, когда в августе-сентябре острова окружены открытой водой, но кромка находится сравнительно недалеко к северу и северо-западу, можно наблюдать отчетливую миграцию серых китов вдоль берегов острова по направлению к кромке, а некоторое время спустя — в обратном, юго-восточном направлении. Как правило, в подобной ситуации киты наблюдаются довольно часто, но подолгу у берегов не задерживаются. Максимум же их встречаемости приходится на те годы, когда кромка плавучих льдов располагается прямо в районе островов или же особо далеко на севере, в области значительных глубин. В такое время кормящиеся киты постоянно наблюдаются недалеко от берега, на протяжении всего августа и сентября, так что на южном побережье почти ежедневно можно увидеть сразу несколько одиночных зверей и небольших групп.

Помимо серого кита, достаточно регулярно, но в основном в годы «открытого моря», у берегов островов в осеннее время удается наблюдать и как сравнительно небольшие группы, так и крупные стада белух, характер миграций которых в районе островов изучен очень слабо. В это же время в прибрежной акватории наблюдались и другие китообразные — гренландский кит, финвал, горбач и касатка.

В осенние месяцы по берегам и прибрежной акватории островов могут быть довольно обычны и даже многочисленны относительно редкие (включенные к Красную книгу России) виды чаек — розовая (*Rhodostethia rosea*) и белая (*Pagophila eburnea*), колющие в районы зимовок, лежащие к югу от Берингова пролива.

Основная область гнездования розовой чайки лежит в низовьях рр. Хромы, Яны, Индигирки и Колымы, в восточной Якутии (рис. 132). Кроме того, известны отдельные районы гнездования небольшого числа особей на Чукотке, Таймыре, островах Канадского архипелага и в Западной Гренландии. Общая численность гнездящейся части ее популяции оценивается примерно в 50 тыс. пар (Зубакин и др., 1988). Негнездящиеся птицы проводят лето среди льдов на обширной акватории Арктического бассейна (рис. 132). По окончании гнездования к ним присоединяются и гнездившиеся особи с молодыми птицами первого года жизни. К зиме некоторая часть популяции откочевывает в воды северной Атлантики, но основная масса чаек проводит наиболее холодный период года в северной Пацифике — в Беринговом и Охотском морях, куда они попадают через Берингов пролив. Весной, когда Чукотское и Восточно-Сибирское моря находятся еще подо льдом, птицы летят к местам гнездования напрямую, над сушей (рис. 132), придерживаясь долин крупных рек, Анадыря, Колымы и так далее.

У берегов острова Врангеля розовые чайки обычно наблюдаются в сентябре-октябре, во время кочевков в сторону Берингова пролива. Первые птицы обычно отмечаются во второй декаде сентября, а массовое их появление приходится на период с конца сен-

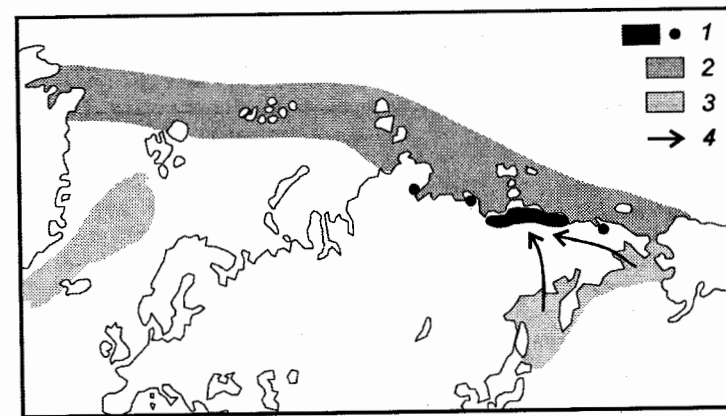


Рис. 132. Распространение розовой чайки в Восточном полушарии. Области: 1 — гнездования, 2 — летне-осенних кочевков, 3 — зимних кочевков, 4 — направления весенних миграций

тября по 20-е числа октября. Как и в случае с моржами и китами, их обилие и характер пребывания тесно связаны с особенностями ледовой обстановки. Находясь в море, птицы избегают обширных пространств открытой воды, придерживаясь разреженных ледовых массивов или же берегов, где кормятся различными беспозвоночными вдоль уреза воды.

Когда остров окружен подобными льдами, чайки, очевидно, рассеяны по довольно обширной акватории, и если и появляются у его берегов, то сравнительно в небольшом количестве, хотя и бывают вполне обычными. При описанной обстановке какое-либо направленное движение у них не выражено — большими или меньшими скоплениями птицы рассредоточены по всем берегам и лагунам, в тихую погоду преимущественно кормятся на воде, совершая лишь небольшие перелеты, а в ветреную — медленно двигаются вдоль береговой линии в ту или другую сторону в зависимости от направления ветра. С увеличением ледового покрытия и постепенным замерзанием моря чайки также постепенно исчезают и во второй половине октября встречаются уже крайне редко. Общий срок их пребывания у берегов острова составляет от двух недель до 30—40 дней. В отдельные «ледовые» годы чайки могут вообще не появляться или же появляться лишь в очень небольшом числе и не надолго, что может быть связано с их концентрацией в более благоприятных для них районах акватории, как, например, вдоль кромки льдов, или же вдоль не столь еще «ледовитого» чукотского побережья.

В годы «открытого» моря, когда кромка плавучих льдов находится к северо-западу от острова, характерна иная ситуация. Чайки, придерживающиеся этой кромки, при движении на восток из районов Центральной Арктики постепенно загибают вдоль нее все севернее и севернее, оказываясь к северо-западу от острова, а затем напрямую устремляются на юго-восток, в южную часть Чукотского моря, как бы «задевая» на пути остров Врангеля. В такие годы на южном побережье острова в течение 2—3 недель наблюдается хорошо выраженный пролет розовых чаек в восточном направлении, проходящий несколькими волнами. Подобные ситуации имели место в 1978—79, 1990, 1995 гг., когда вдоль южного берега острова, в указанные сроки, пролетало по несколько десятков тысяч особей разного возраста.

Наиболее четкая картина подобного пролета была получена в 1995 г., когда наблюдения проводились одновременно в трех пунктах южного побережья острова Врангеля (рис. 133). В условиях полностью открытого моря пролет длился с последних чисел сентября по середину октября. Птицы появлялись на юго-западной оконечности острова (м. Блоссом), подлетая с запада и северо-запада, и далее двигались вдоль уреза воды в восточном направлении. В течение всех трех недель на м. Блоссом на протяжении светлого времени суток наблюдался практически «сплошной поток» птиц, движущихся вдоль берега, в полосе шириной не более 30 м, который то ослабевал, то усиливался, но не прерывался более чем на 1—2 дня. Во время штиля движение приостанавливалось, и

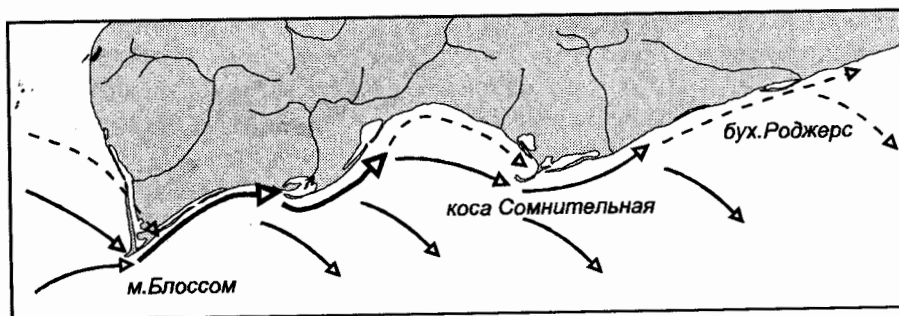


Рис. 133. Схема движения розовых чаек у южного побережья о-ва Врангеля в октябре 1995 г. (толщина стрелок соответствует обилию птиц)

в течение всего безветренного времени птицы кормились на плаву, при особо сильном ветре оно, наоборот, интенсифицировалось — чайки летели на большей высоте и практически не задерживались для кормления. По расчетным данным, основанным на ежедневных учетах продолжительностью 3—4 часа, проводившихся в разное время дня, всего у м. Блоссом пролетело в восточном направлении порядка 60—70 тысяч (!) розовых чаек, что составляет, как минимум, половину общей численности всей популяции вида. В 60 км к востоку, на косе Сомнительной, динамика пролета чаек в точности соответствовала таковой на мысе Блоссом (с задержкой на 1 день), притом, однако, что поток птиц был гораздо менее мощным, то есть значительная их часть отворачивала к югу от острова где-то между этими пунктами. Еще восточнее, в бух. Роджерс, сплошного потока уже не было — наблюдались лишь единичные особи.

Подобная картина интенсивно направленного пролета иногда наблюдается и при существенной ледовитости, но связанной не со старыми дрейфующими льдами, а с замерзанием моря. Такое явление было отмечено в 1987 г., когда преимущественно открытая акватория начала покрываться молодым льдом в конце сентября и в течение 20 дней наблюдались пролетающие на восток розовые чайки, практически не задерживающиеся у берега. Очевидно, что быстрое замерзание моря «подтолкнуло» птиц, «задержавшихся» где-то на кромке льдов.

При названных общих тенденциях картина осенних кочевков розовых чаек, характер их связи со льдами и берегом во многом еще остаются неясными. Так, вполне вероятно, что помимо осеннего миграционного потока существует и более ранний — позднелетний, образуемый преимущественно неразмножающимися птицами второго года жизни. В 1985 г. розовые чайки этого возраста (при полном отсутствии сеголеток и присутствии лишь единичных взрослых особей) были обычны вдоль лагунного северного побережья острова в середине и конце августа.

Белая чайка — птица во многом иная, чем розовая. Это один из немногих видов, относимых к гиперарктам, т.е. обитателям самых высоких широт, с оптимумом ареала в зоне полярных пустынь.

В названии белой чайки (*pagorhila* — «любящая льды») отражена ее теснейшая привязанность ко льдам. Проводя среди них все гнездовое время, она и гнездится на побережьях только ледовитых участков моря, почти всегда по соседству с материковыми ледниками или обильными снежниками. Белой чайке, по-видимому, не страшны ни морозы и пурга, ни темнота полярной ночи. Во всяком случае, на острове Врангеля, при наличии разводий в проливе Лонга, птиц этих можно наблюдать вплоть до конца декабря (задерживаясь до этого темного времени года, они часто посещают поселок, где питаются на отбросах). Как это и должно быть свойственно обитателям столь экстремальных условий, белая чайка — типичнейший полифаг, т.е. употребляет в пищу «все что придется» — добывает рыбу, ракообразных, крылоногих моллюсков, питается трупами морских животных, отходами промысла морского зверя, остатками «трапезы» белых медведей и др., а кроме того, отбирает пищу у других птиц, ловит и добывает раненых.

Гнездовой ареал белой чайки тяготеет к приатлантическому сектору. Гнездятся белые чайки на востоке о-вов Королевы Елизаветы (северная часть Канадского Арктического архипелага), в Гренландии, на Шпицбергене, Земле Франца-Иосифа, северном о-ве Новой Земли, о-вах Северной Земли и на мелких островках северо-западного побережья Таймыра. Основные районы зимовок располагаются тут же — море Баффина и Дэвисов пролив, Гренландское, Норвежское и Баренцево моря. Однако некоторая часть популяции во второй половине лета откочевывает в восточном направлении, достигая в октябре-ноябре побережий Чукотки и Аляски и далее следуя через Берингов пролив в Берингово море, где они и проводят зиму. Очевидно, что это не только птицы из наиболее восточных участков ареала. Известен факт, когда белая чайка, окольцованная в гнездовой колонии на о. Грэм-Белл, на Земле Франца-Иосифа, следующей зимой была добыта в Анадырском заливе.

Общая численность белой чайки везде низка, и хотя в зимних скоплениях наблюдали по 30—35 тыс. особей, особо крупные гнездовые концентрации неизвестны. Обычные размеры колоний — первые десятки, редко более сотни гнезд. Вид несомненно редкий, особенно в России, заслуженно внесенный в Красную книгу.

На островах Врангеля и Геральд белая чайка в осеннее время отмечается почти ежегодно, но обычно бывает реже, чем розовая. В ледовые годы она появляется здесь при-

мерно в те же сроки и исчезает лишь с полным замерзанием акватории. В годы же «открытого моря» белые чайки либо вообще не отмечаются или регистрируются лишь единичные особи, либо же, что более типично, появляются гораздо позже розовых, с появлением дрейфующих льдов или (при отсутствии последних) с началом замерзания акватории — образования начальных ледовых форм. При всем разнообразии конкретных ситуаций, складывающихся в отдельные годы, наиболее характерной является как раз последняя ситуация — массовое появление белых чаек, оправдывающих этим свое латинское название, с появлением первого молодого льда.

От состояния акватории зависят не только сроки появления и пребывания чаек у островов, но и характер их обитания. При разреженном ледовом покрове или наличии разводий среди молодого льда чайки кормятся преимущественно в море, вместе с маевой и другими видами, часто скапливаясь на полузамерзших лагунах, во время заходов туда крупных косяков полярной тресочки — сайки. При этом чайки практически не залетают в поселок и на территорию полярной станции. Когда же разводья вблизи острова почти отсутствуют, чайки «переключаются» на морские выбросы и помойки поселка и полярной станции. Помимо этого, охотно кормятся они и на моржовых трупах в районах лежбищ, «жертв» иногда ради этого своей «пагофильностью». Лежбища с трупами и их остатками — фактически единственные места, где некоторое количество белых чаек может держаться в течение продолжительного времени, при полном отсутствии льдов поблизости.

У обоих видов чаек, при всех их различиях, помимо связи со льдами, есть и еще одна общая особенность. Как для розовых, так и для белых чаек, появляющихся осенью у берегов острова, характерна заметная изменчивость доли молодых птиц первого года жизни — от их полного или почти полного отсутствия до половины всех особей. Самое интересное, что эти изменения оказываются синхронными у обоих видов (при коэффициенте корреляции равном 0,9), так что максимумы и минимумы доли молодых розовых и белых чаек приходятся на одни и те же годы. Причины подобного, явно не случайного, совпадения установить непросто. Ввиду абсолютного несовпадения гнездовых ареалов, их трудно связать с изменчивостью успеха размножения, обусловленной различиями ситуаций в гнездовой области в разные годы. Частично совпадают у обоих видов области осенних кочевок и зимовок. Соответственно можно предполагать, что подобное сходство может быть вызвано такой же изменчивостью выживаемости птиц второго года жизни (которые должны приступать к размножению на следующий год) и сеголеток в зимний период. Специальный анализ на материале 70-х и 80-х годов был проведен В.И. Придатко, установившим прямую зависимость относительного обилия молодых розовых чаек от температуры поверхностных вод прибрежной акватории островов в предшествующий год. Согласуются с этим и более поздние данные — в 1991 г., следующим за «теплым» 1990, доля молодых птиц обоих видов была существенно выше, чем в 1990, предшествующий которому 1989 г. был «холодным». Но пока все это на уровне лишь предположений и догадок.

В отличие от ситуации с моржами, для розовой и белой чаек острова Врангеля и Геральда, очевидно, не являются «выдающейся» территорией. Появление здесь обоих видов носит достаточно случайный характер. Однако вполне возможно, если удастся выявить что-либо более конкретное о факторах изменчивости доли молодых птиц, регулярные наблюдения на островах могут стать важным звеном мониторинга за состоянием популяцией этих видов, учитывая, что в отдельные годы их посещает значительная, если не большая (у розовой чайки), часть популяции.

Погодные условия и состояние популяций

Как нам уже известно, характернейшей чертой арктической среды принято считать непостоянство погодных условий, выражающееся как в существенных различиях метеорологических обстановки в разные годы, так и в резких ее изменениях в пределах отдельных сезонов. Напомним, что дело здесь не столько в абсолютных различиях, сколько в их «удельной значимости» — незначительная для умеренных широт разница в температуре, в Арктике, например, может привести к значительным различиям сроков разрушения или установления снежного покрова.

Разумеется, что флуктуации погодных условий не могут не сказываться тем или иным образом на текущем состоянии популяций растений и животных острова. Поскольку последние достаточно адаптированы к подобной погодной изменчивости (коль продолжают существовать в таких же условиях), то те или иные, даже весьма существенные, отклонения от «нормальных» условий, как правило, не являются катастрофическими для популяций как таковых (хотя и могут быть губительными для многих их представителей), но обуславливают флуктуации численности, изменчивость продуктивности и успеха размножения, непостоянство пространственных структур. Это является типичной формой существования большинства арктических видов, поскольку само понятие «нормальные» условия мало применимо к погоде Арктики, которая в основном представляет собой череду крайностей. Нередко влияние погодных условий имеет преимущественно «корректирующее» значение, выступая в комплексе с другими факторами и усиливая или смягчая, возникающие по тем или иным причинам тенденции изменчивости состояния популяций, но во многих случаях именно с погодной обстановкой могут быть связаны текущие параметры популяции.

На большинстве популяций наиболее существенно сказывается погодная обстановка весеннего периода, как бы определяющего «стартовые условия» их развития в течение теплого периода года. Различаются весенние периоды в основном датами начала активного снеготаяния, динамикой и сроками разрушения снежного покрова, а также частотой и интенсивностью возврата холодов, пурги и снегопадов. То есть в конечном счете данные различия являются результатом зимних условий, определяющих скопившиеся запасы снега, и текущей циклонической активностью в районе острова.

В качестве одного из наиболее показательных примеров «чистой» зависимости состояния популяций от погодных условий можно назвать островную популяцию белого гуся. Как говорилось выше, в условиях короткого теплого периода сроки, требуемые гусям для успешного размножения, едва «влезают» между появлением свободных от снега участков и началом осенних заморозков, вынуждая их приступать к гнездованию буквально на первых же проталинах, что обычно происходит в последних числах мая. Соответственно, если снеготаяние ранее и быстрее, то в районе основной колонии в верховьях р. Тундровой к этому времени образуется достаточно свободных от снега участков, колония формируется цельной и плотной, а размножение гусей происходит относительно синхронно. Все это позволяет загнеститься всем прилетевшим на остров парам, а также гарантирует наименьший ущерб от хищников. Если же к моменту прилета гусей территория колонии преимущественно находится под снегом, то это вызывает следующие последствия: часть гусей не гнездится вообще, оставаясь некоторое время на колонии, а затем, покидая ее район, а то и остров; колония оказывается «рыхлой» и (или) состоящей из нескольких изолированных участков, что увеличивает урон от хищничества песцов; гнездование растягивается (пары приступают к гнездованию по мере освобождения территории от снега), и наиболее поздние гнезда остаются в

колонии, когда большинство птиц ее уже покинули, то есть при резко снизившейся плотности, что и приводит к их преимущественному истреблению песцами. В результате продуктивность популяции оказывается крайне низкой, а если к позднему снеготаянию добавляются еще и возвраты холодов со снегопадами и пургой, то и вовсе ничтожной. Случаются и особо катастрофические годы, как, например, 1983, когда затяжная холодная весна изобиловала пургой, продолжавшейся до 20-х чисел июня, и совпала с депрессией численности леммингов, при высокой (после удачного размножения в предыдущие годы) численности песцов. В этот год успех размножения белых гусей был нулевым, если не отрицательным.

Когда позднее освобождение территории колонии от снега приходится на годы с более или менее высокой численностью леммингов, гуси имеют запасные возможности гнездования у гнезд белых сов, образуя многочисленные мелкие колонии или гнездясь отдельными парами по долинам рек Гусиной, Мамонтовой, Неизвестной, Красный Флаг, в верховьях р. Хищников, а также по южным склонам гор, то есть практически по всему острову, за исключением лишь его северо-востока. При этом в долине р. Мамонтовой и в верховьях р. Неизвестной могут образовываться и не столь уж «малые» колонии, насчитывающие по несколько сот гнездящихся. Все это, однако, лишь частично смягчает, но не компенсирует потери из-за ситуации на основной колонии. Как мы знаем, малые колонии достаточно обычны и в годы, «хорошие во всех отношениях», с благоприятными погодными условиями и с обилием гнездящихся сов. Однако когда последние гнездятся в достаточном обилии, в условиях поздней и многоснежной весны, их формируется больше, они шире распространены по острову и во многих случаях достигают не свойственных им в «хорошие» годы размеров. Так, в 1998 г. в верховьях р. Неизвестной существовала колония, насчитывающая не менее 500 гнезд, чего в годы с ранней весной никогда не наблюдалось. Кроме того, в подобные «поздние» годы встречаются (хотя и весьма редко) отдельные «автономные» гнезда гусей, расположенные на изрядном удалении от гнезд белых сов, не попадая в защищаемую совами зону.

Насколько типичны подобные ситуации, говорит тот факт, что за 26 лет наблюдений 9 раз были явно неблагоприятные стартовые условия гнездования, связанные с поздним освобождением территории из-под снега, когда гусям не удалось сформировать нормальную колонию, причем в двух случаях, благодаря дополнительным эффектам (похолодания, сопровождающиеся пургой), это закончилось катастрофой для популяции.

Помимо общего числа и плотности гнезд, неблагоприятные условия гнездования сказываются и на иных параметрах размножения белых гусей. Хорошо известно, что у арктических гусей, в условиях холодной поздней весны и недостатка свободной территории, пригодной для гнездования, происходит сокращение величины кладки одной гусыни, а также наблюдается подкладывание яиц в чужие гнезда теми птицами, которым не досталось пригодной для гнездования территории (внутригнездовой паразитизм)²⁵. Не являются исключением и белые гуси о-ва Врангеля. При этом, по данным Е.В. Сыроечковского, К.Е. Литвина и В.В. Баранюка, во врангельской популяции белых гусей среднее число яиц, откладываемых одной гусыней, и среднее число яиц в гнездах может особо сильно различаться за счет гнездового паразитизма, уровень которого на основной колонии может достигать 80%, что является максимально известным показателем для открыто гнездящихся гусеобразных. В результате столь интенсивного подкладывания в годы с неблагоприятными весенними условиями среднее число яиц в гнездах не падает, а, наоборот, увеличивается. В оптимальных условиях этот показатель колеблется на уровне 3,7—4, но в годы с особо выраженным недостатком гнездовой территории достигает 6. Меняется и картина распределения кладок разной величины, за счет появления кладок из 12—17 яиц, притом, что в благоприятных условиях максимальные значения не превышают 7—8 (рис. 134). Ясно, что в условиях жестких временных

²⁵ Многие из них откладывают яйца прямо на землю, не пытаясь их насиживать и охранять. Это так называемый «брос», привлекающий на колонию песцов, бургомистров, а также поморников и даже вилхвостых чаек.

лимитов, увеличение размера кладки отнюдь не способствует успеху размножения, о чем мы уже говорили. То есть в данном случае мы наблюдаем как бы цепную реакцию — неблагоприятные воздействия приводят к явлениям их усугубляющим.

Во всех случаях, и в «хорошие» и в «плохие» годы, мода распределения кладок по размерам приходится на кладки из 4-х яиц, что, по мнению авторов, представляет собой оптимальную для о-ва Врангеля величину. В благоприятные годы доля таких кладок составляет 50—60% и постепенно уменьшается с ухудшением стартовых условий гнездования до 16—20% в наихудшие годы (рис. 134). Таким образом, доля кладок из 4-х яиц может использоваться в качестве индикатора благоприятности стартовых условий гнездования. При этом, если она максимальна, то это не означает вполне благополучное размножение, поскольку возможно отрицательное влияние иных факторов (хищничества, похолоданий, ранних заморозков и так далее). Однако если кладки из 4-х яиц составляют не более 30%, то можно вполне определенно говорить о низком успехе размножения.

Названными авторами были рассчитаны также показатели корреляции доли кладки из 4-х яиц с другими параметрами, характеризующими успешность их размножения. В частности выяснилось, что ее корреляция с успехом размножения в том же году (отношение числа половозрелых птиц к количеству гусят, благополучно покинувших остров) составляет 0,75. Это означает, что если рассматривать долю кладок из 4 яиц в качестве индекса благоприятности стартовых условий размножения, то в подавляющем большинстве случаев (хотя и не всегда) именно ими, в конечном счете, определяется успех размножения популяции.

Черная казарка, которой для успешного размножения требуется менее длительный период времени, чем белому гусю, не столь «зажата» сроками и «позволяет» себе приступить к гнездованию несколько позже, когда вероятность возникновения дефицита свободных от снега мест не столь велика. На о-ве Врангеля обязательным условием ее гнездования является наличие гнезда белой совы, без защиты которой казарки не «осмеливаются» приступить к гнездованию. Однако несомненно, что имеют значение и погодные условия весеннего периода, поскольку более или менее значительное число размножающихся пар отмечается лишь в годы, когда достаточно высокое обилие леммингов совпадает с относительно ранней и теплой весной, так что поодиночке эти условия не являются достаточными для более или менее активного размножения казарок, что хорошо видно на графиках рисунка 135.

Кулики, особенно эвартктические, подвержены неблагоприятным воздействиям холодных и затяжных весен в гораздо меньшей степени, чем гуси, поскольку обладают определенным запасом времени и, соответственно, большими возможностями варьирования

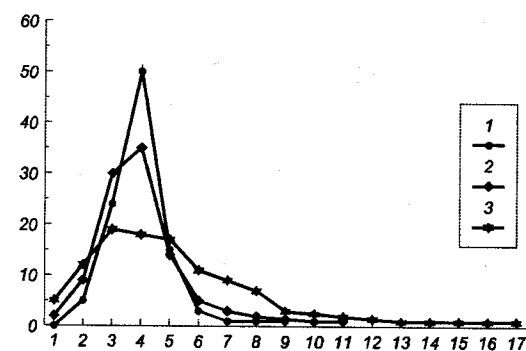


Рис. 134. Усредненное распределение кладок разной величины у белых гусей о-ва Врангеля: 1 — в благоприятных весенних условиях, 2 — в средних, 3 — в неблагоприятных (по: Сыроечковский и др., 1996). По оси ординат — доля кладок, %, по оси абсцисс — число яиц в кладке

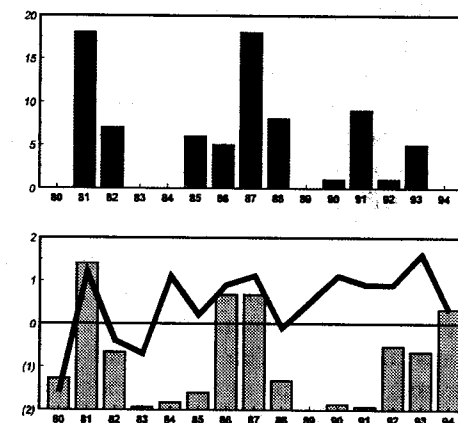


Рис. 135. Зависимость размножения черной казарки от обилия леммингов и погодных условий. Верхний график — количество гнезд и выводков черных казарок, отмеченных на о-ве Врангеля в 1980—94 гг. Нижний график — средняя температура июня (линия) и относительное обилие леммингов (столбики) в те же годы

ния сроков начала размножения. Так, в «холодном» 1985 г. на северном побережье острова первые полные кладки в гнездах тулесов были отмечены лишь 9—11 июня, а в самых поздних гнездах откладка яиц завершилась лишь 24—26 июня, когда в «теплые» годы уже начинается вылупление. У исландских песочников первые яйца в «нормальной» ситуации появляются в последние дни мая — первые числа июня, но в «холодные» годы яйцекладка может завершиться лишь к 20 июня. Гнезда желтозобиков с наклюнутыми яйцами находили на острове 25 июля в относительно «холодном» 1975 г. и 4 июля — в раннем и «теплом» 1981 г.

Однако, вне зависимости от сроков начала гнездования, весенние и раннелетние снегопады и пурга вызывают массовую гибель гнезд и (или) негнездование большей или меньшей части популяции каждого вида, в результате чего успех гнездования также может оказаться нулевым. Птицы при этом в течение достаточно долгого времени остаются в районах гнездования, придерживаясь свойственных им кормовых стадий, но раньше обычного начинают сбиваться в стайки.

Разные виды эвразийских куликов, очевидно, неодинаково реагируют на разные нюансы весенней обстановки. От трех фоновых видов (тулес, камнешарка и исландский песочник) гнездящихся или, по крайней мере, пытающихся гнездиться ежегодно в этом плане отличается желтозобик, которого не удастся наблюдать на острове в те годы, когда в первой декаде июня территория острова находится преимущественно под снегом. Очевидно, ему важно наличие более или менее обширных свободных от снега участков, в отсутствие которых он на острове не остается или просто до него не долетает, в отличие от трех названных выше видов, которые терпеливо дожидаются снеготаяния, довольствуясь иногда совсем крошечными редкими проталинами. Соответственно абсолютное большинство всех встреч этого сравнительно редкого вида, наблюдений его токов и находок гнезд приходится на относительно теплые годы с ранней весной.

Практически только в годы с более или менее ранней и теплой весной гнездятся на острове и гемиярктические бурокрылая ржанка и песочник-красношейка, которых в «холодные» годы просто не удастся встретить. С ранними и теплыми веснам связаны и все известные случаи гнездования особо «экзотических» для острова видов куликов, таких как турухтан и белохвостый песочник.

Все это примеры пульсации северной границы гнездового ареала тех видов птиц, для которых остров Врангеля попадает в зону нерегулярного или эпизодического гнездования, обусловленную изменчивостью погодных условий.

Аналогичные случаи имеются и среди морских птиц. В целом, в Арктическом бассейне, для них наиболее значимыми могут быть флуктуации весенней ледовой обстановки, которая в значительной степени определяется не только текущими условиями, но и ситуацией предшествующего года (сроками замерзания акватории, наличием-отсутствием многолетних льдов к периоду установления ледового покрова и так далее). Однако определенное значение, несомненно, имеет характер весны, определяющий скорость и сроки освобождения от снега мест гнездования. Особо важно это для скрытогнездящихся видов, использующих различные пустоты, трещины и расщелины, которые к моменту появления птиц у берегов острова бывают обычно плотно забиты снегом. На островах появления птиц у берегов острова бывают обычно плотно забиты снегом. На островах таковых видов три — арктический полярный чистик и арктобореальные ипатка и топорок. Чистик гнездится ежегодно, а численность его измеряется десятками тысяч особей. Ипатка отмечается на гнездовании не каждый год и гнездится в количестве до нескольких десятков особей на м. Уэринг и до 2—3 тысяч особей на о-ве Геральд. Гнездование топорков отмечается крайне редко — четырежды за тридцатилетний период наблюдений, а максимальное обилие гнездящихся пар не превышает одного-двух десятков. При этом от откладки яиц до слета птенцов у чистиков проходит от 57 до 69 дней, и в случае

позднего освобождения пригодных для гнездования мест он может подождать их оттайки. Причем время от первого появления птиц на скалах до начала гнездования может превысить два месяца. У ипатки подобный же цикл занимает от 76 до 85 дней, и в случае затяжной холодной весны она не гнездится, «предчувствуя» высокую вероятность не уложиться в сроки до начала осенних заморозков и замерзания моря. Еще более жестки временные лимиты у топорка, которому для высиживания яйца и выкармливания птенца требуется от 80 до 105 дней, из-за чего возможность гнездиться на островах он получает только в особо малоснежные годы с ранним и быстрым снеготаянием.

Возвращаясь к куликам, отметим любопытный эффект, возникающий в те годы, когда задержка снеготаяния наблюдается не на всей территории острова. В силу постоянных различий в сроках разрушения снежного покрова на северной и южной равнинах острова им свойственна разная плотность гнездования фоновых видов куликов, при сходных количественных соотношениях видов, что достаточно просто объясняется тем, что к началу периода размножения на юге острова, как правило, гораздо больше свободной от снега площади. Плотность куликов в «норме» здесь выше примерно в 1,5 раза. Однако в отдельные годы различия в сроках и темпах снеготаяния могут быть особо резки, как это случилось, например, в 1995 г., когда южная равнина была свободна от снега уже в начале июня, а северная освободилась только в третьей декаде месяца. В результате плотность гнездящихся тулесов, камнешарок и исландских песочников на юге острова оказалась в 2—3 раза выше «нормы» и превышала аналогичный показатель для северной равнины в несколько раз²⁶.

Подобное явление регулярно наблюдается и на западном побережье острова. Располагающаяся вдоль береговой линии узкая полоса предгорных холмов и равнин подвержена здесь воздействию очень сильных стоковых ветров, в результате чего снег интенсивно сдувается и к началу снеготаяния территория оказывается почти лишенной снега. Обычно куликов здесь не очень много (преобладают не самые оптимальные биотопы), но когда в целом на острове отмечается задержка разрушения снежного покрова, плотность их гнездового населения увеличивается также в несколько раз. Помимо того, это один из районов, где наиболее регулярно встречается бурокрылая ржанка, что, скорее всего, связано с теми же обстоятельствами.

Еще один вид, численность и пространственная структура популяции которого достаточно четко реагируют на различия весенних погодных условий, — вилохвостая чайка. К гнездованию этот вид приступает достаточно поздно, так как гнездится в заболоченных озерных котловинах, которые наиболее поздно освобождаются от снега. При этом еще необходимо некоторое время, чтобы появились достаточно просохшие участки, пригодные для устройства гнезд. Соответственно в годы с холодной затяжной весной может существовать дефицит подобных мест, сказывающийся и на общей численности гнездящихся птиц, которая может различаться в два-три раза. На рисунке 136 показано размещение гнездящихся

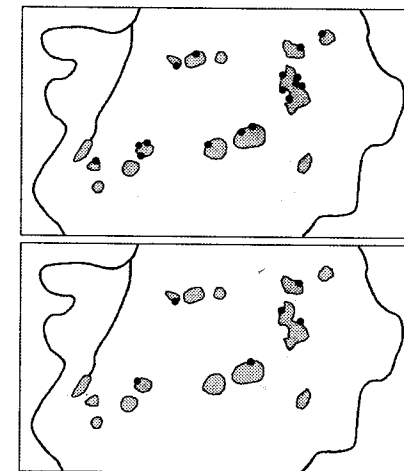


Рис. 136. Распределение гнездящихся пар вилохвостых чаек в междуречье рр. Озерная и Красный Флаг в 1993 (вверху) и 1994 (внизу) годах. Показан участок 4х7 км.

²⁶ Это, кстати, свидетельствует и о достаточной емкости местообитаний острова по отношению к куликам, которая не исчерпывается в «нормальные» годы, из чего следует и отсутствие конкуренции за территорию.

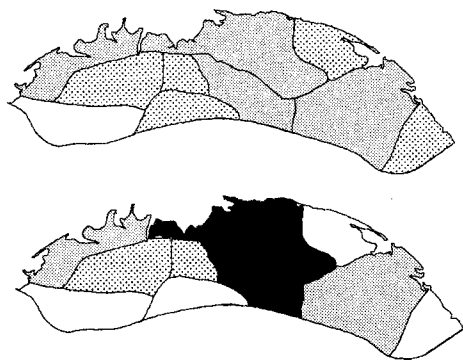


Рис. 137. Распределение гнездящихся вилохвостых чаек в Тундре Академии в 1992 (вверху) и 1993 (внизу) годах.

Число гнездящихся пар на 100 кв. км: белый фон — 0, точечный — менее 15, серый — 20—40, черный — 50—75

пар вилохвостых чаек на озерах междуречья рр. Красный Флаг и Озерная в 1993 году, отличавшемся особо теплой и сухой весной с быстрым и ранним разрушением снежного покрова, и в 1994 году, очень холодном, с медленным таянием снега и долгим стоянием воды в котловинах. В пользу того, что снижение обилия птиц связано именно с погодной обстановкой, точнее с обусловленным ею дефицитом мест гнездования, говорит факт произошедшего как бы равномерного «разреживания» данного поселения, изменения его структуры от полуколониального до совокупности отдельных гнездящихся пар. В случае первостепенного значения иных, скажем внутривидовых или внешних по отношению к острову, причин, мы были бы вправе ожидать и иной картины в распределении этого полуколониального вида — сохранения небольших скоплений на одних озерах, при исчезновении на других, то есть увеличения неравномерности распределения.

В масштабах всего острова подобные флуктуации проявляются еще более интересным образом. В 1992 и 1993 годах нами были проведены авиаучеты вилохвостых чаек в основном районе их гнездования на о-ве Врангеля — в Тундре Академии. В 1992 году весна была очень ранняя, но наступившее было тепло сменилось резким и продолжительным похолоданием в начале июня, существенно задержавшем таяние снега и оттаивание грунта. Численность гнездящихся птиц составила около 500 пар. Следующий, 1993 год был явно выдающимся по срокам и темпам необычайно раннего снеготаяния, равно как и по необычному весеннему и летнему теплу. В этот год в том же районе было насчитано около 850 пар чаек, то есть почти в два раза больше. При этом оказалось, что более неравномерно, причем не только за счет увеличения их обилия в предпочитаемых районах, но и вследствие исчезновения из некоторых, в целом далеко не оптимальных для них районов Тундры Академии, где они все-таки присутствовали в годы с гораздо более низкой численностью (рис. 137).

Этот кажущийся парадокс хорошо объясняется различиями погодных условий с учетом специфики данного вида, тяготеющего к колониальному и полуколониальному типу гнездования, который явно выгоден для него (при прочих равных условиях) в плане снижения пресса хищничества со стороны песца, поморников и бургомистра. В год с исключительно благоприятной погодой, обусловившей ранее освобождение территории от снега и ее раннее просыхание, отсутствовал дефицит мест для устройства гнезд, и чайки «сбились» в оптимальные для них районы Тундры Академии, с наибольшим обилием озер и наиболее обширными сырими западинами, где в максимальной степени реализовали стремление к колониальному и полуколониальному гнездованию. В год же, когда из-за более длительного стаивания снега и стояния воды в озерных котловинах существовал определенный дефицит мест гнездования, чайки расселились более разреженно, но сравнительно широко, используя даже те возможности, которыми они пренебрегли в более благоприятных условиях.

Это, кстати, дает повод задуматься о том, что лабильность вилохвостых чаек в отношении способа гнездования — от одиночного до чисто колониального — может быть адаптивной чертой,

позволяющей им существовать в условиях, подобных острову Врангеля, где они не всегда могли бы гнездиться, будучи облигатно колониальными, из-за отсутствия пригодных для формирования более или менее крупных колоний в годы с холодной весной. Имея же достаточный «опыт» одиночного и полуколониального гнездования, они вполне успешно выживают в ситуации, когда к началу периода размножения бывает не просто найти достаточно сухой участок для устройства гнезда в свойственных виду местообитаниях.

Все прочие виды птиц также, в той или иной степени, оказываются «задетыми» неблагоприятными погодными условиями весной. Так, например, рано приступающие к гнездованию белые совы тоже могут испытывать дефицит удобных для гнездования мест. Отрицательно влияют на них и холода, снегопады и пурга в период насиживания. При этом, если обстановка с кормом более или менее благополучна и можно добывать леммингов «не отходя» от гнезда, то насиживающие самки «держатся до последнего» и все-таки выводят потомство. Если же туго и с кормом, то многие гнезда оказываются брошенными или погибшими, поскольку оказывается невозможным прокормиться, не отлучаясь надолго от гнезда. А не имея защиты, подобной гусиному пуху, свиные яйца быстро переохлаждаются в условиях низких температур и сильного ветра.

Благоприятное для большинства видов птиц раннее и быстрое снеготаяние нередко оборачивается настоящей катастрофой для леммингов, которые оказываются лишены как защиты снежного покрова, так и подземных убежищ, которые либо еще не оттаяли, либо затоплены тальми водами. Зверьки при этом в массе тонут, гибнут от переохлаждения и, скапливаясь на немногих более или менее сухих участках, представляют собой легкую добычу для хищников. Это, разумеется, не проходит без влияния на общую картину их динамики. Подобные события, как мы уже говорили, способны воздействовать на ход популяционных циклов, замедляя или ускоряя наступление той или иной фазы. Аналогичное влияние оказывают и события, подобные описанному нами в разделе о лемминговых циклах гололеду.

Даже без катастрофы темпы и ход снеготаяния оказывают влияние на пространственную структуру летнего населения леммингов, что в свою очередь оказывает воздействие и на тесно связанных с популяциями грызунов миофагов. Так, если снежный покров не особо велик, равномерно распределен и стаивает примерно в одно и то же время, то и летние станции леммингов заселяются ими относительно равномерно. В случае же неравномерного залегания и стаивания снега, лемминги концентрируются на наиболее рано освобождающихся и просыхающих участках, которые могут занимать не более 10—15% общей площади. Если среднее обилие леммингов в целом невелико, то подобные ситуации оказываются принципиально различными для пернатых миофагов, подобных белым совам. В первом случае плотность зверьков повсеместно может оказаться столь низка, что совы вообще не будут гнездиться или же не смогут успешно вывести потомство. Во второй же ситуации они могут найти вполне подходящие участки, где в пределах их территорий леммингов будет вполне достаточно для собственного прокорма и для выращивания потомства.

Разумеется, весенние погодные условия существенным образом сказываются и на растительном населении острова, определяя сроки начала вегетации, цветения, что, в конечном счете, определяет возможность вызревания семян. В данном случае, однако, чрезвычайно важна и летняя погодная обстановка. Теплое и сухое лето способствует активной вегетации, массовому цветению и вызреванию семян, тогда как в холодное и дождливое многие растения не достигают своих максимальных размеров, цветут вяло и далеко не все. При этом особо благоприятным для цветковых растений является сочетание ранней весны и теплой сухой летней погоды с низкой численностью леммингов, способных в массе повреждать генеративные побеги. В подобные годы арктические тундры,

луговины, разнотравные группировки выглядят особенно красочно и весь остров представляет собой огромную клумбу.

Летней погодой во многом определяется состояние популяций насекомых, о чем мы уже довольно подробно говорили и что особо наглядно проявляется на примере двукрылых. В теплые годы массовый лет имаго продолжается довольно длительное время, в особо холодные — может быть практически не выражен. Все это приходится на период вылупления птенцов, для которых имаго двукрылые, в основном типулиды, представляют существенный компонент рациона, в том числе и у птенцов белых гусей. Соответственно, в зависимости от летней погоды, даже успешно вылупившись, они могут оказаться в совершенно разных условиях, благоприятствующих или же препятствующих их благополучному выживанию.

Особо же любопытна ситуация с кровососущими комарами *Anopheles*. От материковых тундр Чукотки о. Врангеля отличает практическое отсутствие этих не очень-то приятных для нас с вами созданий, отнюдь не украшающих пребывание в тундрах. Однако эпизодически случается, что где-то на острове кого-то укусит одиночный комар, а в особо теплые годы, как 1993, в отдельные особо теплые, влажные и тихие дни, в хорошо укрытых долинах или в ивняковых зарослях можно оказаться и изрядно покусанным. Это, конечно, несравнимо с тем, что приходится терпеть в «нормальных» тундрах или в тайге, но вполне сопоставимо с летними вечерами в умеренных широтах. То есть кровососущие комары умудряются существовать на острове, притом, что более или менее заметный лет имаго происходит в единичные дни далеко не каждого года. Можно прожить на о-ве Врангеля немало лет в полной уверенности, что кровососущие комары здесь отсутствуют.

Следующим, после весны, критическим периодом года для многих видов является осень, погодные условия которой также могут доставить много осложнений, усугубив «неприятности», причиненные неблагоприятной весной, или же сведя на нет результаты предшествующего успешного гнездования, цветения и так далее.

Ранние холода и снегопады, которые могут наступить уже в начале августа, существенно снижают выживаемость потомства всех видов птиц, но особо заметное влияние оказывают, опять-таки, на гусей. Так, например, в 1992 г. устойчивые морозы, наступившие за 2—3 дня до подъема гусят на крыло, обусловили их полную гибель, притом, что размножение происходило в средние для популяции сроки. Заметим, что столь же ранее похолодание в следующем году не имело столь тяжелых последствий, из-за особо раннего начала гнездования.

Очень интересна, в связи с осенними погодными условиями, и ситуация с вороном. По наблюдениям Л.А. Портенко, в конце 30-х годов этот вид был достаточно обычен на острове и встречался регулярно, преимущественно вдоль побережий, практически во все сезоны года. Зная это, я был несколько удивлен, обнаружив в 80-х годах, что ворон на острове Врангеля представляет собой изрядную редкость. Однако с 90-х годов ситуация изменилась — вороны стали встречаться гораздо чаще, особенно в осенний период, когда они постоянно наблюдались на побережье, в первую оче-

редь у поселка, в районе лежбищ моржей. В весеннее и летнее время они встречались чаще, преимущественно у поселка и в районе птичьих базаров. В 1992 г. было найдено два гнезда воронов (на о. Геральд и на м. Уэринг), и в последующие годы отдельные гнезда или явно гнездящиеся пары наблюдались практически каждый год. Анализ динамики встречаемости птиц (рис. 138) показал, что ее увеличение на рубеже 80-х и 90-х годов коррелирует с уже упоминавшимися нами погодными различиями этих двух периодов и в основном, очевидно, связано с потеплением осеннего периода (сентябрь-октябрь). Благодаря последнему обстоятельству и прямо связанной с ним пониженной ледовитостью моря, вороны получили возможность успешно кормиться на острове в течение всей осени (трупы моржей, выбросы моря и так далее), а, по-видимому, благодаря этому и успешно перезимовывать, став частично оседлым видом, начавшим размножаться и увеличивать свою численность. То, что именно осенние условия являются для воронов критическими, подтверждается «всплеском» встречаемости птиц в 1984 году, когда наблюдалась теплая осень на фоне серии «холодных» лет, а также тем, что аналогичная погодная обстановка была на острове и в годы наблюдений Л.А. Портенко. Характерно также, что, как видно из рисунка 138, «закрепившись» на острове, ворон становился все более и более обычным, уже вне прямой связи с погодными колебаниями. Скорее всего, в данном случае мы имеем дело с продолжительными циклами обилия вида, отражающими изменения области его регулярного размножения в связи с циклическими изменениями погодно-климатической обстановки. То есть следует ожидать, что ворон опять станет редким для острова видом тогда, когда последует серия лет с ранним похолоданием, заморзанием моря и установлением снежного покрова, что лишит птиц возможности полноценно кормиться уже в сентябре, сделав условия их обитания на острове слишком экстремальными.

Сроки установления снежного покрова определяют длительность пребывания на острове и других, преимущественно мигрирующих, видов, многие из которых, как, например, белые совы, могут задерживаться до поздней осени, если снега нет или его сравнительно немного. Этот же фактор определенным образом влияет и на сроки залегания медведей в берлоги, а соответственно и на сроки их весеннего выхода. Характером же распределения снега определяется пространственное размещение берлог — более или менее равномерное в годы с многоснежной осенью и с высокими концентрациями в особо благоприятных местах, когда снега мало или распределен он крайне неравномерно.

О роли изменчивости ледовой обстановки у берегов острова в осенний период нами уже сказано немало. Добавим лишь, что ледовые подвижки, приводящие к закрытию льдами прибрежной акватории, иногда обуславливают нулевой успех размножения у кайр. Когда в период слета птенцов под скалами стоят льды, практически все птенцы гибнут, разбиваясь или калечась об льдины, а те, кто выживают, немедленно подбираются бургомистрами. Такое случалось на м. Уэринг в конце 70-х годов и на западном побережье острова в 1998 г.

Наиболее спокойным периодом года, не грозящим особыми катастрофами и прочими неприятностями, для большинства видов является зима. Птицы в это время практически отсутствуют, растения и беспозвоночные животные неактивны, лемминги относительно надежно защищены толщей снега. Остаются фактически только копытные да песец, которым из-за погодных катаклизмов серьезно могут угрожать редкие, но все же случающиеся на острове оттепели с мокрыми осадками, за которыми следует гололед. Это лишает данных животных возможности полноценно кормиться, а кроме того, повышает возможность их гибели от переохлаждения вследствие намокания шерстного покрова, теряющего при этом свои теплозащитные свойства.

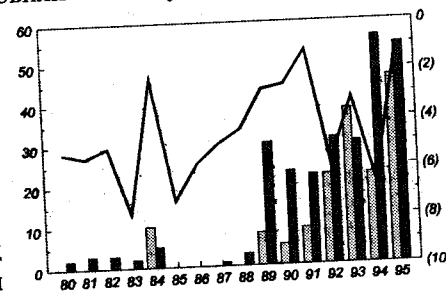


Рис. 138. Средняя температура сентября-октября (линия, правая шкала) и встречаемость ворона (столбики, левая шкала) на о-ве Врангеля.

Ось X — годы, ось Y (левая) — число отмеченных птиц, ось Y (правая) — средняя температура за два месяца (приведены модули отрицательных значений). Светлые столбики — число отмеченных птиц в сентябре-декабре текущего года, темные — в январе-августе последующего)

Неблагоприятные последствия могут вызываться и повышенной частотой сильных ветров в отсутствие регулярных снегопадов, в результате во многих местах снеговой покров изрядно истончается, а то и полностью сдувается. Это причиняет определенные неприятности леммингам и белым медведям, вынужденным в таких случаях менять место, а особо пагубно сказывается на растительном покрове, сильно деградирующем под действием снежной корразии. Одной зимы с особо маломощным снежным покровом бывает достаточно для заметного (на десятки сантиметров) снижения высоты ивняковых зарослей.

В общем, любой сезон на острове характеризуется достаточным разнообразием возможных погодных ситуаций, каждая из которых определенным образом сказывается на состоянии популяций большинства населяющих острова видов. За счет сравнительно свободных комбинаций разных сезонных обстановок (за «хорошей» весной почти равновесных комбинаций разных сезонных обстановок (за «хорошее», так и «плохое» лето) создается невероятно может последовать как столь же «хорошее», так и «плохое» лето) создается огромное разнообразие природных ситуаций, что и влечет за собой весьма сложную и далеко не всегда предсказуемую картину динамики состояния популяций арктических животных и растений.

Микропопуляции «осколочные» и «зародышевые»

Популяции тех видов растений и животных, которые вполне хорошо себя чувствуют в текущей обстановке и достаточно давно появились на данной территории, обычно обладают пространственной структурой преимущественно «согласной» структуре ландшафта. То есть их особи распределяются в пространстве в соответствии со своими биотопическими предпочтениями, что делает распределение каждого подобного вида, в пределах населенной им территории, достаточно предсказуемым, если известны его основные требования к среде. Соответственно конкретный характер пространственной структуры популяции подобных видов будет определяться потенциальным топическим диапазоном вида, его экологической толерантностью и теми возможностями, которые предоставляет ему населяемый ландшафт²⁷. Наиболее типичный вариант — мозаика «пятен», соответствующих определенным элементам (морфологическим частям) ландшафта, с разной плотностью населения вида, от свойственного ему в данных условиях максимума до нулевого уровня в неприемлемой обстановке²⁸.

Если элементы неподходящие для обитания данного вида, относительно редки (что может быть следствием как значительной эвритопности вида, так и однообразия ландшафта), то структура популяции может приобретать вид, близкий к сплошному, когда заселенными оказываются все или большая часть разновидностей ландшафтных подразделений, примеры чего на острове Врангеля нам уже известны. Вспомним хотя бы леммингов, некоторые виды мхов, комара *Tipula carinifrons* и др.

Если же, напротив, виды стенотопные, с узкой экологической амплитудой, оказываются связанными с редкими и небольшими по площади урочищами и фациями, то по-

²⁷ Помимо этого, теоретически возможно и влияние конкурентных отношений, но об их особенностях в Арктике мы поговорим попозже.

²⁸ Ясно, что для видов разных размеров и разной подвижности размерность этих структур будет различна. Если для растений и насекомых подобные более или менее однородные элементы примерно соответствуют рангу ландшафтных фаций, то для куликов, воробьиных, грызунов это будут ландшафтные урочища, а для более крупных видов, хищных птиц и млекопитающих, копытных, — местности и целые ландшафтные районы.

пуляция приобретает как бы «точечный» вид, то есть представлена отдельными изолированными населенными пятнами. Применительно к растениям их нередко называют микропопуляциями, из-за того, что их площадь может измеряться всего лишь сотнями и десятками квадратных метров, а иногда и отдельными метрами, притом, что расстояния между ними могут измеряться сотнями метров, километрами, а то и десятками километров. Нередко подобные виды имеют как бы двухуровневую популяционную структуру. В районах, где пригодные местообитания встречаются более регулярно, образуются как бы скопления («созвездия») микропопуляций, отделенные значительными расстояниями от других подобных скоплений или отдельных изолированных микропопуляций. Данные скопления могут быть названы локальными популяциями.

«Точечная» популяционная (микропопуляционная) структура характерна для многих растений острова, среди которых немало весьма стенотопных видов, связанных с довольно редкими стациями — солончаками, особо хорошо прогреваемыми бровками с определенным химизмом слагающих пород, примеров которых мы привели достаточно в очерке биотопического распределения видов. Можно еще раз вспомнить степную осочку *Carex obtusata*, распространенную небольшими (десятки и первые сотни квадратных метров) пятнами, нередко представляющими собой одни клон, по хорошо прогреваемым дренированным сланцевым бровкам надпойменных и нагорных террас в центральных и южных районах острова. Местами ее микропопуляции образуют как бы скопления («созвездия»), вытянутые цепочками вдоль широтных отрезков речных долин, или же сливаются в массивы протяженностью в сотни метров.

Еще более выразительный пример дает хвостник (*Hippurus*), гидрофильное и относительно теплолюбивое растение, ограниченный на острове только наиболее теплыми центральными и западными районами, где населяемые им мелководные озера сравнительно редки. В результате отдельные его микропопуляции оказываются в десятках километров друг от друга. Аналогичные структуры свойственны и целому ряду уже упоминавшихся нами выше беспозвоночных, а также птиц, хотя в последнем случае масштабы их «микропопуляций», разумеется, иные.

При всем этом разнообразии виды со сплошным или почти сплошным, «нормальным» и «точечным» распределением могут быть сходны в том, что последнее, в пределах острова, определяется только изменчивостью мезоклиматических и биотопических условий, то есть полностью соответствует экологическим особенностям видов, стремящихся заселить все подходящие местообитания. Это, разумеется, не значит, что мы обязательно обнаружим тот же хвостник на любом озере в центре острова (достаточно существенна бывает и роль случайностей), но вероятность того достаточно велика.

Вместе с тем в каждом ландшафте или географическом районе представлено большее или меньшее число видов, наблюдаемое распространение которых существенно уже, казалось бы, возможного, то есть ими населены далеко не все или же вообще лишь отдельные контура подходящих местообитаний, да и то не целиком, а лишь в какой-то, часто очень небольшой части. В подобных случаях очевидно, что в распределении вида основную роль играют какие-то иные факторы, помимо биотопических, и если нет оснований предполагать обостренных конкурентных отношений, которые могли бы препятствовать его расселению, то дело, видимо, за историческими причинами. Подобные виды могли сравнительно недавно проникнуть на данную территорию или «оформиться» в одном из ее пунктов в качестве самостоятельных видов («точечное» видообразование) и не иметь еще достаточно времени для расселения. Или же, наоборот, в связи с изменением каких-либо общих условий (потепление, похолодание, снижение числа осадков) вид постепенно вымирает и представлен реликтовыми микропопуляциями.

На самых ранних стадиях расселения новых для территории видов и поздних стадиях вымирания видов, распространенных ранее более широко, их популяционные структуры могут быть весьма сходны, представляя собой совокупность небольших микропопуляций. Разница может заключаться в том, что в первом случае микропопуляции могут быть как бы скученными в одном районе (где вид возник или проник на данную территорию) и не столь изолированными, а во втором можно ожидать и очень сильной разобщенности микропопуляций, представляющих собой «осколки» былой крупной популяции, при их равномерном или случайном распределении. Первые можно назвать «зародышевыми» микропопуляциями, так как из них со временем могут развиваться более обширные и сложные популяционные структуры, а вторые «осколочными». Конечно же, это деление весьма условно, поскольку, во-первых, не всегда возможно решить к какой именно категории относится тот или иной вид, а во-вторых, может произойти и как бы «переключение». «Осколочными» популяциями вида, вымирающего, например, в связи с похолоданием, с его прекращением и началом нового потепления, могут превратиться во «вторично-зародышевые». А виды, лишь начавшие осваивать территорию, могут превратиться в вымирающие, так и не добившись здесь успеха. Кроме того, процессы как вымирания, так и расселения могут тормозиться на разных стадиях, так что соответствующие популяционные структуры в течение долгого времени могут пребывать в более или менее стационарном состоянии.

На острове Врангеля, как мы уже знаем, достаточно много видов с «микропопуляционной» структурой, среди которых есть как «осколочные», так и «зародышевые». Представленные на острове популяции последнего типа можно отнести к трем основным категориям.

Во-первых, это популяции заносных видов, попавших на остров и распространяющихся по нему с человеком. Пример — полярная ромашка (*Tripleurospermum Hookeri*). Это низкоарктический литоральный вид, распространенный по песчано-галечным косам практически всего арктического побережья, за исключением его наиболее северных участков и большинства островов (есть лишь на Новой Земле и о. Вайгач). На острове Врангеля ромашка представлена несколькими крошечными популяциями на косах южного и западного побережья, причем только у охотничьих домиков, что дало основание судить о заносном характере этого вида.

Близкую категорию образуют виды также сравнительно недавно, но самостоятельно попавшие на остров. К ним, скорее всего, относится включенный в Красную книгу России сердечник пурпуровый (*Cardamine purpurea*), обычный в арктических и субарктических районах северо-запада Северной Америки, а в Азии произрастающий только на северо-востоке о-ва Врангеля. Всего на острове три района произрастания локальных популяций этого вида (рис. 139), каждая из которых включает до нескольких более или менее плотных микропопуляций, окруженных «шлейфом» разреженного произрастания одиночных особей (рис. 140). Микропопуляции приурочены к песчано-галечниковым поймам и сырым ложбинам стока на карбонатных породах. Кроме того, этот вид предпочитает подобно многим другим представителям рода условия проточного увлажнения, «охотно» селится и по колеям, оставленным гусеничным транспортом. Особенности распространения сердечника на острове могут быть объяснены

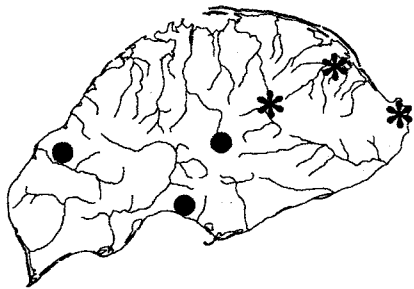


Рис. 139. Размещение локальных популяций осочки *Carex duriuscula* (кружки) и сердечника *Cardamine purpurea* (звездочки)

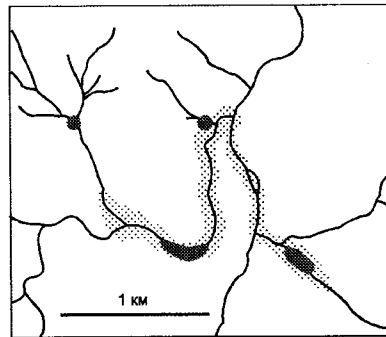


Рис. 140. Локальная популяция сердечника *Cardamine purpurea* в среднем течении р. Красный Флаг.

Серые пятна — плотные микропопуляции, точки — «шлейф» дисперсного произрастания одиночных особей

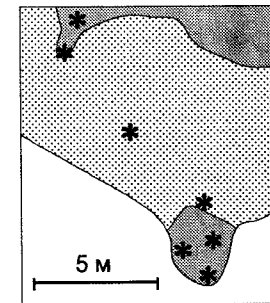


Рис. 141. Микропопуляция осочки *Carex duriuscula* в верховьях р. Неизвестной, на южном склоне сланцевой гряды.

Серый фон — сланцевые выходы с разреженной ксеропетрофильной растительностью, точечный фон — криофитностепная и луговая растительность, звездочки — клоны *C. duriuscula*

тем, что он находится в процессе расселения с восточной окраины острова, куда проник из Америки, либо по еще существовавшему сухопутному мосту, либо иным путем, после его затопления. Наличие на острове каких-либо серьезных для него экологических рубежей вызывает сомнения: вид произрастает в наиболее суровом его районе, а более теплый климат центральных районов не может быть препятствием, поскольку в Америке он произрастает и гораздо южнее. Исключается и конкуренция, поскольку на галечных поймах, с их крайне разреженной растительностью, места хватает для всех. Косвенным свидетельством «незавершенности» распространения сердечника является то, что это единственный на острове вид, представленный на востоке и отсутствующий в других районах, то есть подобный вид распространения совершенно не характерен для растений острова. Наконец, отметим, что вид этот вполне процветает в арктических условиях Америки и нет оснований предполагать его реликтовый статус на острове.

Третью категорию видов с «зародышевыми» популяциями составляют неозндемичные формы, в основном гибридного происхождения — «свежеиспеченные» формы, еще не успевшие освоить территорию острова. Крайний случай представляет лапчатка Ушакова (*Potentilla Uschakovii*), известная по единственно небольшой, но довольно плотной микропопуляции на участке «арктического такыра» в верховьях р. Сомнительной.

Наиболее же многочисленны, из видов с точечной структурой популяций, реликтовые формы, более широко распространенные на острове в предшествующие эпохи, либо в криоксеротические (тундростепные), либо в относительно теплые гипоарктические. Их популяции имеют, таким образом, «осколочный» характер. Показательна в этом отношении еще одна степная осочка (*Carex duriuscula*), представленная на острове тремя локальными популяциями (рис. 139), две из которых, в низовьях р. Гусиной и в окрестностях бух. Сомнительной, состоят всего из одного клона этого вида, а третья включает семь клонов, сосредоточенных на очень небольшом участке (рис. 141). Очевидно, что каждая из этих популяций заслуживает того, чтобы называться микропопуляцией. Отметим, однако, что, при своей крайней редкости, вид оказывается довольно равномерно размещен в пределах наиболее теплой континентальной центрально-западной части острова, где сосредоточены все степные, остепненные и тундростепные сообщества.

В качестве других примеров можно привести одуванчик Нанауна (*Taraxacum*

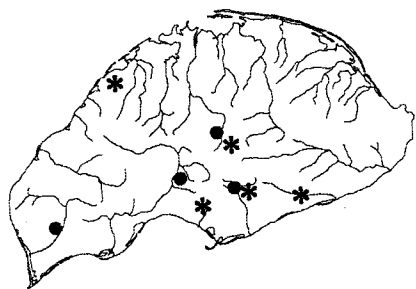


Рис. 142. Районы распространения (локальные популяции) багульника (точки) и брусники (звездочки)

популяций свойственно крупнейшему на острове рефугиуму реликтовых элементов флоры и растительности — верховьям р. Неизвестной, которым ограничено их распространение на острове. Это ветреница Ричардсона (несколько «пятен» площадью по несколько квадратных метров), горечавка (*Gentiana propinqua*) (три столь же мелких микропуляции по склонам южной экспозиции широтного отрезка долины р. Неизвестной), лапчатка (*Potentilla stipularis*) (две разреженные микропуляции) и другие виды, в том числе и три ограниченных этим районом эндемика острова — зубровка врангелевская, остролодочник одноцветковый и лапчатка Врангеля, о распространении которых на острове мы уже говорили.

Из трех последних видов наиболее ограниченное распространение имеет зубровка *Hierochloa wrangelica*, для которой в настоящее время известно 6 крохотных микропуляций (вся известная мировая популяция!) двух различных типов (рис. 143). Три из них приурочены к зоогенным луговинам, формирующимся вокруг мест гнездования белой совы, на вершинах небольших, сложенных известняками куполообразных бугров. Южные и юго-западные части этих луговин представляют собой почти чистый мономинеральный зубровкой луг, с разреженным травостоем по периферии и довольно густым — ближе к центру. Во всех трех случаях, по мнению Б.А. Юрцева, мы имеем дело с единственными клонами этого вида, площадь которых достигает 20 м². Остальные три микропуляции приурочены к небольшим сланцевым останцам и представлены каждая несколькими более или менее разобщенными клонами, разросшимися по трещинам сланцевых выходов или по скальным «полочкам». Общая площадь этих клонов измеряется метрами.

Вся мировая популяция остролодочника одноцветкового (*Oxytropis uniflora*) представлена двумя крупными пятнами на южных склонах так называемой Бобовой гряды (рис. 144), в каждом из которых насчитывается по 10—12 тысяч особей, и «россыпью» гораздо более мелких микропуляций по южному склону южного отрога г. Первой. Все стадии произрастания этого вида очень сходны. Это обращенные на юг щебнистые поверхности, почти лишенные снега перед началом вегетативного периода, что обеспечивает максимальный нагрев поверхности с самых первых дней весеннего тепла. Возможно, что южные склоны Бобовой гряды и г. Первой имеют совершенно особые микроклиматические условия, с которыми и связано распространение остролодочника, хотя «на глаз» кажется, что аналогичные местообитания достаточно регулярно встречаются как в центре, так и на западе острова.

nananini), для которого известны два местонахождения (микропуляции), на расстоянии 50 км друг от друга (оба на Южной равнине, где он, очевидно, был более широко распространен). В разных, достаточно разобщенных районах острова существуют микропуляции багульника и брусники, местами образующие «сгущения». При этом, как видно из схемы их распространения (рис. 142), они, как и степные виды, отсутствуют на востоке и северо-востоке острова, но довольно равномерно распределены по его центральной части.

Наибольшее же разнообразие «осколочных»

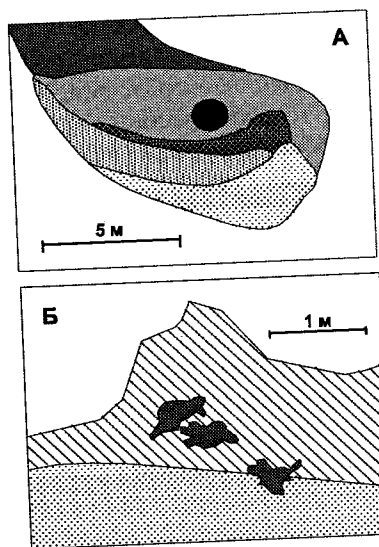


Рис. 143. Две микропуляции зубровки врангелевской.

А — зубровкой зоогенный луг: штриховкой обозначены зоны с разной плотностью травостоя, серый фон — иные растительные группировки, белый фон — щебнистая карбонатная поверхность, черный круг — гнездо белой совы.

Б — клоны зубровки (серый фон), на поверхности выхода трещиноватых сланцев (косая штриховка)

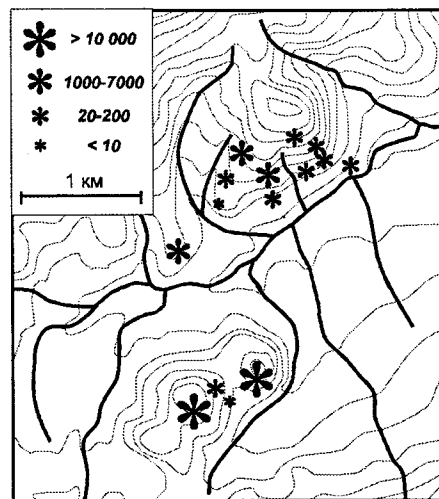


Рис. 144. Пространственная структура популяции остролодочника одноцветкового (размер звездочек соответствует численности микропуляций)

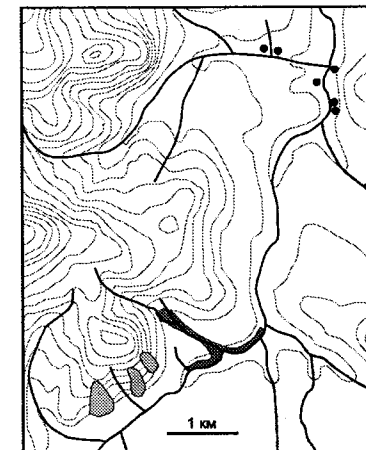


Рис. 145. Пространственная структура популяции лапчатки Врангеля.

Светло-серый фон — пятна равномерно-разреженного произрастания, темно-серый — «цепочки» плотных микропуляций, окруженные «шлейфом» дисперсных особей, черные точки — отдельные плотные микропуляции

Более сложна структура лапчатки Врангеля (*Potentilla Wrangelii*), также ограниченная этим районом и являющаяся одновременно локальной и мировой. Более или менее разреженно и равномерно она произрастает в кобрезиевых луговинах южного склона г. Первой, формируя три крупных расплывчатых пятна, протяженностью в сотни метров каждое. Вдоль широтного отрезка р. Неизвестной и ее притока с г. Первой существует зона дисперсного ее произрастания, с вытянутой вдоль обращенных на юг бровок «цепочкой» небольших, но плотных микропуляций, площадью от 2—3 до 20—30 м². Наконец, в нескольких километрах ниже по реке расположено несколько хорошо ограниченных плотных микропуляций, без окружающего их «шлейфа» дисперсного распределения (рис. 145). Создается впечатление, что подобная картина есть результат сравнительно недавнего распространения лапчатки из единственного рефугиума на южном склоне г. Первой, где ее микропуляции выглядят более древними (обширные и более или менее разреженные). Отсюда ее распространение могло идти вдоль реки, с образованием серии плотных пятен (за счет семенного возобновления отдельных особей), вокруг которых постепенно формировалась дисперсная зона. Наконец, несколько особей закрепилось в нескольких километрах ниже по течению, где также постепенно дали плотные скопления. Если это так, то в данном случае мы имеем дело с тем самым «переключением», когда вымирающая «осколочная» популяция переходит в состояние «зародышевой». Со временем, при сохранении предполагаемой тенденции, вдоль широтного отрезка р. Неизвестной, под горой Первой, произойдет постепенное выравнивание плотностей — плотные пятна «рассосутся» и образуются структуры, сходные с существующими на склонах г. Первой. В самом же удаленном районе постепенно будет формироваться дисперсная зона.

Подобные же структуры свойственны помимо растений и животным острова, хотя для беспозвоночных, например, пока еще в большинстве случаев трудно решить, с чем мы имеем дело — с расселением или вымиранием. Тем не менее вспомним «точечные» популяции таких субэндемиков острова, как цикадка *Athysanella profuga* (рис. 146), жук-малашка *Troglocollops arcticus*, пилюльщик *Morychus viridis* и других подобных видов, известных из единичных местообитаний.

Интересные примеры дают и некоторые кулики острова. Так, немногочисленные желтозобик, бэрдов песочник, бурокрылая ржанка и очень редкий галстучник из года в год гнездятся на острове в одних и тех же совер-

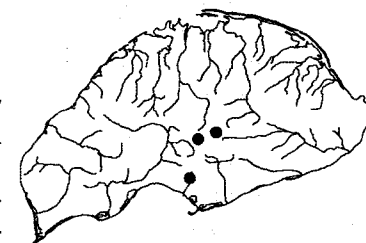


Рис. 146. Распространение эндемичной цикадки *Athysanella profuga*

шенно определенных районах (см. выше), которыми, однако, далеко не ограничиваются подходящие для них условия. В целом можно сказать, что их островные популяции состоят из нескольких «микрораспространений» и локальных популяций, аналогичных таковым у растений, хотя, конечно, здесь речь идет об иных пространственных масштабах.

Для желтозобика, учитывая его экологический характер и особенности современного распространения, можно предполагать «осколочный» характер популяции, хотя предполагаемое сокращение его обилия на острове может быть связано не только и не столько с изменением обстановки на самом острове, сколько с ситуацией в районе. Зимуют желтозобики на севере Аргентины, Уругвае, Парагвае и южной Бразилии, где площади их обитания все более и более сокращаются в результате сельскохозяйственного освоения. При общем сокращении численности вида ясно, что в первую очередь оно «ударит» по наиболее удаленным частям ареала, к которым относится о. Врангеля. Уже на Аляске, по моим наблюдениям, в местах своего обитания желтозобик имеет вполне «нормальную» пространственную структуру популяции, заселяя все пригодные местообитания, в том числе и те, в которых он никогда не встречается на о-ве Врангеля.

С бэрдовым песочником, бурокрылой ржанкой и галстучником ситуация более неопределенная. Нет никаких оснований предполагать их былое, более широкое распространение на острове, равно как и сравнительно недавнее отсутствие.

Спекуляции могут быть самыми разнообразными. Так, для бурокрылой ржанки, как гемиарктического вида, скорее следует предполагать более широкое распространение и более высокое обилие во время голоценового оптимума, а в настоящие дни, если не прогрессирующее постепенное исчезновение, то «балансирование на грани». Бэрдов песочник и галстучник, возможно, лишь недавно попали на территорию острова. Причем первый может быть и не первый раз — вполне возможно его обитание здесь до голоценового потепления и исчезновение в связи с последним. Галстучник же, расселявшийся по побережьям и островам Арктического бассейна в сторону Берингова пролива со стороны Гренландии, мог «проскочить» мимо острова и попасть сюда позднее, уже вполне освоив побережье Чукотки.

Самое интригующее, что связано с этими видами, это то, что гнездятся они регулярно, хотя и не ежегодно, в одних и тех же, достаточно удаленных друг от друга (рис. 112) районах, в каждом из которых их численность просто ничтожна и редко превышает десяток пар, а чаще составляет от 1—2 до 5—6. Совершенно непонятно, за счет чего поддерживается существование этих четко локализованных микрораспространений, то ли за счет выживания достаточного числа потомков, что свидетельствовало бы о регулярном, очень высоком успехе размножения, или же за счет особой привлекательности этих районов, которая вроде бы, на наш взгляд, ни в чем не проявляется. Это одна из тех загадок острова, которые еще предстоит разрешить.

В принципе явление неравномерного пятнистого размещения птиц, не находящего объяснения в одних биотопических условиях, в частности чередование плотно заселенных и «пустых» участков в пределах одного и того же местообитания, достаточно хорошо известно. Множество примеров подобного размещения тундровых птиц приводятся А.А. Кишинским (1988), который, вслед за В.Е. Флинтом и другими, связывает его с особенностями популяционной организации — тенденцией поддерживать эволюционно закрепленную оптимальную плотность населения и частоту контактов между особями. Подобная «ячеистая» пространственная структура считается нормальной при сравнительно низкой численности птиц, «недонаселенности». Это прекрасно объясняет сам характер распределения этих видов, но не постоянство расположения «пятен», которое для столь малых групп может быть результатом только высокой степени гнездового консерватизма в сочетании с высоким успехом размножения.

Залеты и заходы, временные и «эфмерные» популяции

До сих пор мы рассматривали различные ситуации, связанные преимущественно с постоянно или достаточно регулярно присутствующими на острове или в его прибрежных водах видами. Какие-то из них могут отсутствовать или просто не отмечаться в отдельные годы, как, например, галстучник и бурокрылая ржанка, серый кит и белуха. Однако значительную часть списка позвоночных животных острова составляют виды, известные для его территории или прибрежной акватории по нескольким или единичным наблюдениям. Большинство из них составляют случайные «визитеры», попадающие сюда, отклонившись с путей миграций, увлеченные сильными ветрами, дрейфующими льдами и по иным, далеко не всегда очевидным причинам. В основном это, конечно, птицы, каковых насчитывается несколько десятков видов, а также морские млекопитающие (кит-горбач, тюлень крылатка и другие), но есть и наземные млекопитающие — несколько раз на остров заходила обыкновенная лисица (!), преодолевая по льдам более полутора километра.

Нельзя не остановиться на залетающих на остров птицах, число видов которых в полтора раза превышает число гнездящихся и регулярно встречающихся у острова на кочевка. Помимо достаточно естественных залетов видов, которые гнездятся по близости, в материковых тундрах Чукотки и Аляски, на острове были и очень интересные встречи. Так, например, здесь наблюдались обычные для умеренных широт России, но совершенно «экзотические» для острова грач и кряква, границы ареалов которых лежат в тысячах километров. Попадают сюда и абсолютно лесные виды, такие как белокрылый клест, гаички и даже малый пестрый дятел. Из американских видов, гнездящихся в таежных и лесотундровых районах Аляски, остров регулярно навещают серый юнко (*Junco hyemalis*), миртовый певун (*Dendroica coronata*), остров регулярно навещают серый юнко (*Junco hyemalis*), миртовый певун (*Dendroica coronata*), разноголосый дрозд (*Icterus naevius*). Несколько наблюдений на острове последнего вида — единственные его встречи в Палеарктике. Новыми для фауны России и Палеарктики оказались также отмеченные здесь по одному разу такие североамериканские, преимущественно канадские, «таежники», как американский краснотелый королек (*Regulus calendula*) и канадский поползень (*Sitta canadensis*). Наконец, нельзя не упомянуть и вероятную встречу на острове колибри — имеется запись одного из посетителей острова о наблюдении птички размером с мизинец, окрашенной в яркие блестящие рыжие и зеленые цвета, что соответствует описанию охристого колибри (*Selasphorus rufus*), гнездящегося в южных районах Аляски и залетающего на острова Берингова пролива. На самом деле еще более «экзотична» встреча на острове плавунчика Вильсона (*Phalaropus tricolor*), третьего вида из рода *Phalaropus*, который, в отличие от них, населяет не тундры, а мелкие озера прерий Северной Америки.

Большинство из этих «гостей» либо сравнительно быстро покидают остров или его прибрежные воды, либо погибают (хотя некоторые залетные особи птиц регулярно наблюдаются в течение одного-двух месяцев, а одна лисица, попавшая на остров в зиму 1984—85 гг., отмечалась на южном побережье вблизи жилья и в течение следующей зимы). Для некоторых подобных, крайне редко отмечающихся видов известны и попытки размножения, в том числе и удачные, притом, что осуществляются они часто не отдельными парами, а целыми группами размножающихся особей.

Такие группы особей или отдельные размножающиеся особи и пары могут рассматриваться как временные популяции. Часть из них носит чисто случайный характер, и известны в основном по единичным случаям. Так, в 1984 г. на острове пыталась гнездиться пара малых лебедей (гнездо с кладкой было разорено оленями). В 1981 г. в среднем течении р. Неизвестной наблюдался ток турухтанов, на котором присутствовало два самца, и было найдено гнездо. В этом же году в разных частях Тундры Академии наблюдателями было встречено несколько пар сибирских гаг, часть из которых гнездилась. В 1988 г., в районе м. Уэринг, наблюдались две отводящие пары американского перепончатопалого галстучника (*Charadrius semipalmatus*), а около села Ушаковского,

в том же году, гнездилась пара американских ржанок (*Pluvialis dominica*)²⁹, которых ранее здесь же находил на гнездовании Л.А. Портенко, в 1939 г., тоже в количестве одной пары.

Есть, кстати, аналогичные примеры временных популяций и среди растений, как например, дикий ячмень (*Hordeum jubatum*), микропопуляция которого существовала в бух. Сомнительной, куда, по-видимому, человеком были занесены его семена с материка.

С человеком связано и периодическое обогащение синантропными видами фауны грызунов острова. С доставляемыми кораблями грузами на склады поселка Ушаковское и полярной станции раньше регулярно попадала домовая мышь. В благоприятные периоды, при относительно теплой осенней погоде и достаточно мягкой зиме, они умудрялись размножиться и распространиться чуть ли не по всем жилым и складским зданиям поселка, где имелись хоть какие-либо пищевые запасы. Подобные популяции могли существовать по 2-3 (может быть более) года, но рано или поздно вымирали, в более суровые зимы. Любопытно, что для так же неоднократно попадавшей на остров серой крысы не отмечено ни одного случая приживания. Они никогда не проникали далее своей первичной на острове «станции» — склада, судя по всему не размножались и исчезали в первую же зиму.

По-видимому, к этой же категории временных популяций «случайного происхождения» следует отнести и волка, заходы которого на остров известны с 1938 г. Считается, что с середины 70-х годов эти звери обитали на острове постоянно (в 1972 один зверь попал в капкан на южном побережье), сформировав к 1980—81 гг. небольшую размножающуюся популяцию. В 1981—82 гг. все они были отстреляны по распоряжению тогдашнего охотничьего ведомства, которому подчинялся заповедник. Причиной послужили опасения за судьбу недавно завезенных овцебыков. Всего было добыто 8 зверей, в том числе и беременная самка. Думается, что если бы не отстрел, то при изобилии на острове копытных, здесь вполне могла бы сформироваться постоянная, причем оседлая, популяция волков. С тех пор известен всего один случай захода на остров одного-двух волков зимой 1994—95 гг.: одного зверя видели летом 1995 г., тогда же отмечали и следы, которые и в дальнейшем встречались, наряду со следами охоты на оленей, до середины следующей зимы.

Населяющие тундровую зону Евразии волки выделяются в качестве особого подвида — *Canis lupus albus*, отличающегося крупными размерами (уступает только *C. l. occidentalis*, населяющего тундры Аляски и Северной Канады). В Арктике ареал волка охватывает практически все островные территории, населенные копытными, северным оленем и (или) овцебыком. Эти хищники постоянно обитают в Гренландии, на всем Канадском Арктическом архипелаге, Новосибирских о-вах, о-ве Вайгач и Южном острове Новой Земли. Из территорий, населенных копытными, их нет только на Шпицбергене. Причиной отсутствия оседлой популяции волка на о-ве Врангеля, несомненно, является отсутствие здесь на протяжении нескольких сотен или тысяч лет северных оленей. С интродукцией последних появилась возможность заселения острова, которая и была почти реализована в начале 80-х годов. Возможности проникновения на остров зверей достаточно ограничены из-за значительной ширины пролива Лонга и его довольно сильных течений, регулярно взламывающих льды. Этим ситуация принципиально отличается, например, от таковой в Канадском Арктическом архипелаге, где расселению зверей по островам благоприятствует преимущественная узость разделяющих их проливов, которые к тому же скованы мощными льдами на протяжении большей части года.

Все упомянутые случаи объединяются тем, что, как мы уже сказали, попадание названных видов на остров хотя и может быть довольно регулярным, но остается случайным. Но, помимо этого, среди птиц есть и случаи образования временных, как правило,

²⁹ До 90-х годов американская ржанка и перепончатопалый галстучник считались исключительно американскими видами, и сообщение о их гнездовании на о-ве Врангеля вызвало определенное недоверие. Однако в ходе наших экспедиций на северное побережье Чукотки в 1990—93 гг. мы установили, что американская ржанка гнездится здесь в небольшом количестве в районе м. Якан и в низовьях р. Эквиватап, а перепончатопалый галстучник встречается более или менее регулярно в окрестностях мыса Шмидта и в среднем течении р. Эквиватап, в 100 км от ее устья.

однолетних, популяций, которые можно считать регулярно-закономерными. Так, например, эпизодически, но не в любые, а только в относительно благоприятные (теплые) годы, на острове гнездятся такие не свойственные собственно Арктике виды, как болотные совы (как правило, в один сезон отмечается 2—3 пары, причем в разных районах острова), шилохвости (тоже либо их нет совсем, либо встречаются хотя и редко, но не одна и не две пары), таловки (небольшими скоплениями по зарослям кустарников), белохвостый песочник, топорки (по несколько пар на м. Уэринг или о. Геральд) и другие. Подобные популяции можно назвать «эфмерными», поскольку данные виды вроде бы являются достаточно постоянным компонентом биоты острова, но реально присутствуют на нем не каждый год³⁰.

Регулярность и закономерность их присутствия, очевидно, основана на том, что остров попадает в ту область их ареала, которую А.А. Кищинский называет *областью нерегулярного и спорадического гнездования*, выделяя ее у многих видов птиц тундровой зоны, наравне с *областью постоянного гнездования*. Как указывает этот автор, область спорадического гнездования, являющаяся периферийной зоной ареала, может быть достаточно постоянной в течение довольно длительного времени, но отличается от области постоянного гнездования своими «пульсациями» — периодическими сужением и расширением, связанными с погодными условиями и другими обстоятельствами. Это дает нам основание говорить о закономерном характере популяций, которые мы назвали «эфмерными». Наряду с этим случаются и особо дальние «выплески» за пределы как основной, так и периферийной зоны ареала, случающиеся не столь регулярно, редко приходящиеся на одно и то же место и часто имеющие случайные причины. С ними связаны те случаи гнездования, которые мы классифицируем как образование случайно-временных популяций.

Большинство временных популяций имеют принципиальную возможность закрепиться на острове и превратиться в постоянные, при благоприятном стечении обстоятельств или некоторых глобальных изменениях среды. Если бы не человек, то на острове сейчас наверняка существовала бы постоянная популяция волка (с другой стороны, не завези тот же человек копытных, не было бы у волков и причин здесь задерживаться), при некотором потеплении здесь могла бы сформироваться постоянная популяция топорков, регулярно гнездились бы шилохвости, белохвостый песочник и, возможно, целый ряд других видов, в том числе и известных по единичным случаям гнездования (как турухтан).

Вполне возможно, что что-то подобное и происходит на наших глазах. Так, песочник-красношейка, достаточно обычный в горных районах материковой Чукотки, несколько раз отмечался на острове в середине 70-х и начале 80-х годов. При этом один раз наблюдались молодые птицы, но было это в августе и не может быть свидетельством гнездования. В 1986 г., в одном из центральных районов острова, я наблюдал несколько токующих самцов этого вида. В 1992 г., в восточной части острова, был встречен выводок, а в 1993, вблизи этого же района, найдены гнездо и еще один выводок. Наконец, два выводка наблюдались в 1996 г. в районе бух. Сомнительной. Создается полное впечатление того, что за последние 20 лет этот вид из залетного или возможно иногда гнездящегося превратился в регулярно размножающийся на острове.

Вообще же, конечно, далеко не всегда можно быть уверенным в том, с чем именно мы имеем дело — случайным залетом или заходом, случайным гнездованием или же эпизодом регулярного, но редкого размножения. Так, из многих видов птиц, считающихся для острова залетными, некоторые наблюдаются весьма часто, чуть ли не ежегодно, при-

³⁰ Внешне под определение «эфмерных» популяций подходят и популяции, например, кровососущих комаров, обнаруживающих себя далеко не каждый год; отличаются они, однако, тем, что на той или иной стадии своего жизненного цикла они присутствуют на острове постоянно.

чем не по одному разу. Для таких регулярных «визитеров», как, например, ласточки³¹, совершенно очевидно, что остров Врангеля никак не подходит им в качестве района размножения и частое его посещение — следствие их исключительных летних способностей. Однако не менее часто здесь наблюдаются и такие представители американской фауны как саванная овсянка (*Ammodramus sandwichensis*) и беловенечная зонотрихия (*Zonotrichia leucophrys*), а также «наша» палеарктическая варакушка. Это все гипоарктические виды, гнездящиеся в тундрах вплоть до северного предела распространения кустарников, и нет никаких серьезных причин, которые могли бы препятствовать их хотя бы эпизодическому гнездованию в центральных районах острова. Тем более, что видят их на острове не только ранней весной и осенью, когда наблюдаются пики залетов, связанные с массовыми миграциями птиц, но и в период гнездования, в том числе и в подходящих для гнездования районах, причем иногда наблюдаются поющие самцы. Вспомним также короткоклювого пыжика, имеющего «официальный статус» вида, встречающегося у берегов острова на осенних кочевьях, но, по мнению многих орнитологов, почти наверняка гнездящегося в горах острова³².

В общем, все эти категории, залетные виды, эпизодически размножающиеся, регулярно размножающиеся, достаточно условны и часто отражают не столько реальную ситуацию, сколько степень нашего знания или незнания. Хотя, конечно, все эти ситуации имеют место, и есть немало достаточно бесспорных примеров случайных визитеров (ласточка, обыкновенная лисица), случайного размножения (малый лебедь) и регулярного, хотя и далеко не ежегодного гнездования (топорки и другие). Столь же трудно бывает определить, имеем ли мы дело со «стационарной» ситуацией или с постепенным освоением тем или иным видом острова, для чего обычно требуется достаточно длительный ряд наблюдений.

Особо проблематичными, пожалуй, можно считать ситуации с двумя видами. Во-первых, это канадский журавль — вполне обычный вид чукотского побережья. На острове практически каждую весну удается увидеть, если не стаи (иногда до 30—40 особей), то, по крайней мере, отдельные пары этого вида. Довольно регулярно встречается он и в летнее время, в основном в межгорных котловинах и часто парами. Однако ни гнезд, ни выводков ни разу не находили. Лишь в 1982 г. на южном побережье острова удалось увидеть пару взрослых журавлей с двумя молодыми, но уже летающими птицами. Встреча эта произошла в конце августа и никоим образом не доказывает их гнездование на острове, хотя в принципе таковое не исключается.

Другой проблемный вид — россомаха. Отмечается она на острове с 60-х годов и считалась случайно заходящим видом, подобным лисице. Однако с конца 70-х годов ее стали видеть довольно регулярно, причем в разных частях острова, а в конце 80-х и начале 90-х годов подобные встречи стали чуть ли не обычными. Прямыми наблюдениями и по следам было установлено, что на острове в этот период обитало несколько животных, в том числе и молодых, то есть звери здесь размножались. Логично предположить, что, проникнув на остров, россомахи могли здесь и закрепиться, подобно волкам, в связи с изобилием животной пищи, в том числе и северных оленей (о которых удалось как-то наблюдать с вертолета). Однако до сих пор окончательно не ясно, существует ли на острове их постоянная популяция или же мы имеем дело с регулярными заходящими зверей, «задерживающихся» иногда на несколько лет и исчезающих с острова.

Надо также упомянуть, что, по существующему мнению, в наиболее северных районах ареала поддержанию и росту численности россомахи благоприятствует присутствие волков, остатки трапез или «не утилизируемая» добыча которых могут быть существенным подспорьем в ее питании. Она нередко в зимнее время становится спутником волка, а соответственно может и расселяться вслед за ним. В связи с этим подчеркнем, что заметное увеличение частоты встречаемости

³¹ Наиболее часто, почти ежегодно, отмечаются залеты деревенской ласточки (*Hirundo rustica*) и американской речной ласточки (*Tachycineta bicolor*), реже, но также достаточно регулярно залетает американская белолобая ласточка (*Petrochelidon pyrrhonota*).

³² Короткоклювый пыжик гнездится отдельными изолированными парами в горных районах (на высотах до 700 и возможно более м), расположенных часто далеко от моря (до 30 км и более), с чем связаны трудности обнаружения его гнезд, которых всего было найдено около полутора десятков.

обоих зверей на острове пришлось на один и тот же период. С другой стороны, это может быть связано и с пришедшей на этот же период интенсификацией биологических исследований на острове, обусловившей рост числа наблюдателей.

Интродуценты: овцебык и северный олень

Мы уже отмечали, при всем сногшибательном богатстве биоты острова Врангеля его фауне свойственна и некоторая «некомплектность», выражающаяся в отсутствии целого ряда видов птиц и млекопитающих, достаточно широко распространенных в Арктике, в том числе и на островах Арктического бассейна. В числе таких видов могут быть названы куропатка, заяц, горностаи, северный олень и другие. Очевидно, в большинстве случаев их отсутствие в современной фауне острова объясняется фауно-географическими и историческими причинами, как-то: вымирание в особо неблагоприятный период и не восстановление вследствие островной изоляции.

Во второй половине XX столетия фауна млекопитающих острова, благодаря стараниям человека, обогатилась вследствие интродукции двух вполне арктических видов — северного оленя и овцебыка. Как мы уже знаем, оба эти вида в прошлом населяли территорию острова, причем северные олени, возможно, сравнительно совсем недавно. Поэтому для осуществленных мероприятий по восстановлению популяций этих животных на острове более подходит термин реинтродукция, которым принято обозначать искусственное расселение вида в пределах бывшего ареала.

«Внедрение» на остров и формирование современных островных популяций оленя и овцебыка — явления весьма различающиеся, поскольку в первом случае интродуцированы были домашние животные, отпущенные впоследствии на «вольный выпас» и постепенно одичавшие, тогда как в случае с овцебыком имел место «плановый эксперимент» по формированию дикой популяции, проводившийся практически одновременно на о-ве Врангеля и на п-ове Таймыр. Поэтому, несмотря на то что олени появились на острове раньше, начнем с рассказа о реинтродукции овцебыков.

В позднем плейстоцене овцебык, входящий в состав уже рассмотренного нами «мамонтового» комплекса млекопитающих, был широко распространен как в Евразии, так и в Северной Америке. Его циркумполярный ареал охватывал практически всю Европу, Северную Азию, а также Аляску и Канаду, доходя до штатов Небраска и Огайо. С начавшимся 12—10 тысяч лет назад разрушением мамонтового комплекса, происходило и сокращение ареала и численности овцебыка. В Евразии он почти повсеместно исчез 9—8 тысяч лет назад, дольше всего сохранившись на Таймыре, в районе м. Челюскин, где небольшая изолированная популяция просуществовала до начала первого тысячелетия до нашей эры. Примерно в это же время (около 3 тысяч лет назад) вымирает и изолированная популяция на Аляске. На о-ве Банкс и в материковой части Канады уцелели два подвида овцебыка, впоследствии заселившие почти всю арктическую зону Северной Америки. Полагают, что и в Гренландии овцебык не сохранился к началу голоцена, а заселение острова произошло с арктических островов Канады около 5—4 тысяч лет назад. В качестве причины вымирания вида на столь обширных пространствах наиболее убедительны описанные нами глобальные перестройки ландшафтов, произошедшие на рубеже плейстоцена и голоцена в связи с исчезновением криоаридной перигляциальной гиперзоны и формированием системы природной зональности современного типа. Среднеголоценовое потепление ухудшило обстановку для овцебыков, адаптированных к морозному и сухому климату, но плохо переносящих сырые погоды, вследствие развития бронхопневмонии и других заболеваний, и «добило» сохранившиеся изолированные популяции Таймыра, Аляски и, возможно, иных районов. Не исключено, что до середины голоцена овцебыки могли сохраниться и на о-ве Врангеля, где до этого времени жили мамонты, но прямых свидетельств этого не имеется.

В общем, коренные популяции овцебыков к настоящему времени сохранились лишь в Канаде и в Гренландии (наиболее арктических районах), где эти звери были достаточно широко распространены. Однако, с XIX века, с освоением Арктики начался активный массовый отстрел овцебыков на мясо и шкуры, приведший к резкому сокращению их численности и исчезновению целых популяций. К середине XX столетия в мире насчитывалось около 20 тысяч этих животных.

Благодаря принятым и в Канаде и в Гренландии мерам охраны, введенным в действие с 50-х годов, падение численности вида остановилось, сменившись ростом, сопровождающимся расселением овцебыков по тем территориям, где он ранее исчез. К середине 90-х годов фактически восстановился свойственный виду пару столетий назад ареал, а общая их численность в аборигенных популяциях к концу двадцатого столетия составила около 160 тысяч особей.

Искусственное расселение овцебыков человеком фактически началось с самых первых лет XX столетия, когда небольшие группы животных завозились из Восточной Гренландии в Швецию и Исландию, но где быстро погибли из-за неподходящего, слишком влажного климата. Успешным был опыт акклиматизации овцебыков в Норвегии, где существует их небольшая популяция, старт которой был положен еще в 20-х годах (в начале 70-х годов небольшая группа самостоятельно «эмигрировала» в соседнюю Швецию, где успешно прижилась). Поначалу успешной была и интродукция овцебыков на Шпицберген, куда они также были завезены в 20-х годах, но к настоящему времени исчезли (в 60-х годах здесь обитало не менее 50 зверей).

Наибольших же успехов в восстановлении популяций овцебыков добились на Аляске и в Гренландии. На Аляске, начиная с 1930 г., было создано 5 популяций — две островных (о-ва Нунивак и Нельсон) и три материковых (п-ов Сьюарт, район м. Томпсон и северо-восток штата), общая численность которых к настоящему времени превысила 2000 особей. Также за 2000 перевалила и численность популяции вида, созданной, начиная с 60-х годов, в Западной Гренландии (где он отсутствовал, населяя север и северо-восток острова). Наконец, и канадцы «нашли» не занятое еще место и в начале 70-х годов выпустили овцебыков на п-ове Лабрадор, где их сейчас более тысячи.

Разговоры об акклиматизации овцебыков в российской Арктике начались еще в 20-х годах XX столетия, но до дела дошло лишь через 50 лет после этого. К этому времени в мире уже имелся немалый опыт подобных интродукций, причем преимущественно успешных, что давало основания рассчитывать на благополучный исход мероприятий. В 1974 г. первая партия овцебыков с канадского о-ва Банкс была доставлена на Таймыр, а на следующий год по 20 зверей с американского о-ва Нунивак доставили на Таймыр и на о. Врангеля.

Партия овцебыков с о-ва Нунивак прибыла на остров Врангеля 17 апреля 1975 г. Всего было доставлено 20 животных, в том числе 6 годовалых самцов, 12 годовалых самок, а также самец и самка двухлетнего возраста. Для новопоселенцев был подготовлен загон в среднем течении р. Мамонтова, в котором они провели ровно 20 дней и были выпущены на свободу 7 мая. Сразу же после выпуска звери мгновенно разбегались на 3 группы (3, 6 и 11 особей) и «разбрелись» в разные стороны. Вероятно, причиной подобного разделения послужили их различные родственные связи (на Нунивике отлов производился в разных группировках). В течение всего первого года три группы вели независимое существование, активно перемещаясь практически по всей территории острова — общая протяженность маршрутов отдельных стад составляла 150—200 км.

Весной следующего, 1976 года была установлена гибель 4-х зверей, а позже погибли еще двое. Причина — бронхопневмония, развитие которой у интродуцированных зверей Г. Д. Якушкин связывает с существенно более суровым климатом о-ва Врангеля, по сравнению с субарктическим о. Нунивак. Всего за первые три года акклиматизации из 20 завезенных зверей погибло 11.

Тем не менее через три года после завоза в этой «микрораспространении» началось размножение — в 1978 г. появилось два теленка. Весной 1979 года был проведен авиаучет, в ходе которого было обнаружено всего 11 зверей — два названных теленка 1978 г. рождения и 9 выживших взрослых зверей. С этого времени телята появлялись у «поселенцев» ежегодно, но продолжалась и гибель самих интродуцентов. В 1982 г. на острове обитало 21 овцебык, в том числе 4 сеголетки, 4 годовика, трое двухлеток, 2 самки и самец в возрасте 3 лет и семь более старших зверей, из которых лишь пятеро прибыли с Нунивика. То есть к 1982 году в живых осталось лишь четверть «первопоселенцев», но уже было не менее 16 зверей, рожденных на острове.

В период с 1980 по 1984 год овцебыки держались на острове единым стадом, придерживаясь определенного района — Тундры Академии, где они проводили летний период, кочуя с запада на восток и обратно и зимую на прибрежных участках, с минимальным снегонакоплением. Кроме того, по острову «шталось» от 2 до 4 одиночных быков, то соединяющихся в пары, то присоединяющихся к основному стаду, а то и прибывающих к оленьим стадам (один из первопоселенцев, «убежденный» одиночка по кличке Яша, как-то держался в стаде северных оленей практически целую зиму).

Овцебыкам, как и многим другим видам копытных, присуща стадная организация. Стадам присуща определенная социальная структура, претерпевающая у овцебыков постоянные изменения на протяжении года и в процессе развития популяции. Социальная структура овцебыков тесно связана, взаимообусловлена, поэтому по отношению к данному виду удобнее говорить о социально-демографической структуре его популяций (Ковалев, 1990, Якушкин, 1998), под которой понимается половозрастной состав, сочетание животных разных генераций, стадная организация и так далее.

В качестве основных элементов социальной и пространственной организации популяций вида выступают стада, смешанные по полу и возрасту, и самцовые группировки, состоящие из особей одного пола и более однородные в отношении возрастного состава. Размеры и состав как тех, так и других непостоянны и изменяются на протяжении года. Наиболее смешанными и крупными являются зимние стада, в которых помимо разновозрастных самок и молодняка, присутствует немало разновозрастных самцов. Значительная же часть последних в зимний период держится отдельно от стад — поодиночке, парами или небольшими группами, в которых насчитывается иногда до 10—12 животных, но чаще их число не превышает 5—7. К моменту и во время отела (на о-ве Врангеля происходящего в апреле-мае) значительная часть самцов (а иногда и все) покидают стада, переходя к одиночному существованию или жизни в составе небольших самцовых группировок. Сами же стада после отела нередко дробятся, или же от них «откальваются» группы самок с новорожденными телятами и годовиками, которые Д. Н. Ковалев называет репродуктивными группировками, а Г. Д. Якушкин — «косяками самок». В результате в начале летнего периода может образоваться довольно много бессамцовых стадных группировок. С середины лета начинают формироваться так называемые гаремные стада, существующие и на протяжении всего периода гона, в которых обычно присутствует лишь один взрослый самец-доминант. Формируются подобные стада двумя прямо противоположными способами. Во-первых, может иметь место вытеснение самцом-доминантом более слабых потенциальных конкурентов, которые вынуждены покидать стада. Молодые самцы, не представляя собой «угрозы», нередко остаются в составе гаремных стад. Во-вторых, одиночные самцы, как из числа зимовавших в самцовых группах, так и вытесненных из других стад, разыскивают группировки самок и «внедряются» в них, приобретая гарем. В осенний период, по окончании гона, обычно происходит некоторое укрупнение стад за счет слияния более мелких группировок и присоединения одиночных самцов, уже не испытывающих противодействия со стороны более сильных членов стада.

Добавим также, что наиболее крупные самцовые группировки к лету обычно распадаются и самцы широко рассеиваются по территории, снова группируясь лишь к зиме (или же присоединяясь к стадам). Размеры стад овцебыков не беспредельны и редко превышают несколько десятков особей, что позволяет им более рационально и эффективно использовать кормовую базу, достаточно скудную в зимний период.

С 1985 г. в жизни островной популяции, по мнению Д. Н. Ковалева, начался новый период, главным содержанием которого стало образование новых стад и расширение ареала их регулярного обитания, проявившиеся на фоне все более прогрессирующего роста численности (рис. 147).

Численность животных с 1985 по 1990 г. увеличилась с 35 до 99, то есть почти в три раза. Зимой 1985 г. все еще существовало одно стадо, продолжающее оставаться в Тундре Академии и три самцовые группировки, объединяющие по несколько животных. Летом же, после

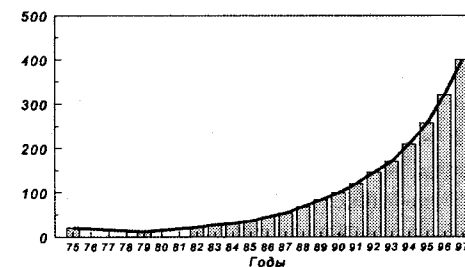


Рис. 147. Изменения численности овцебыков на о-ве Врангеля с момента интродукции до 1997 года.

Приведено число зверей на начало года, до отела. Пропуски — отсутствие точных данных

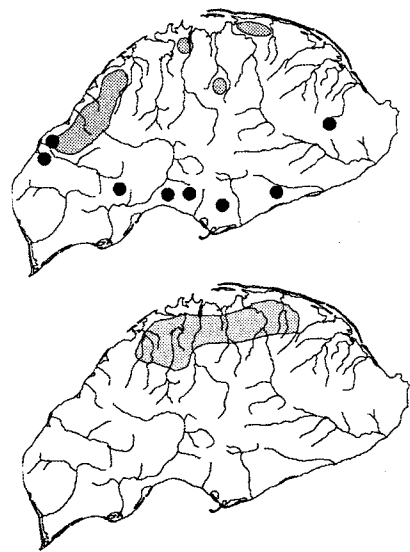


Рис. 148. Районы обитания овцебыков на о-ве Врангеля в первой половине 80-х годов.

Вверху — районы обитания стад (штриховка) и самцовых группировок (точки) в зимний период. Внизу — летний ареал стад (самцы из зимних группировок рассеиваются по всему острову)

в Тундре Академии (рис. 148), а самцы рассеивались поодиночке по всей территории острова. Характерной особенностью описываемого периода оставалось то, что при увеличении в три раза общей численности популяции и числа наиболее постоянных смешанных по полу и возрасту образований — зимующих стад, все они (стада) на протяжении всего года оставались в пределах северной, главным образом северо-западной, части острова таким образом, что ни одна самка за весь этот период (как, впрочем, и в предшествующие 5—6 лет) не наблюдалась южнее линии р. Гусиная — южные подножья Северных гор — м. Уэринг.

Заметим также, что показанные на рисунке 148 районы зимовок стад овцебыков были «облюбованы» ими отнюдь не случайно. Как северные прибрежные участки Тундры Академии, так и северо-западные склоны Безымянных гор, с прилегающей к их подножьям узкой полосой наклонных прибрежных равнин, относятся к наиболее малоснежным в зимний период районам. Особо отличается вторая область, где характерны очень сильные стоковые ветра, благодаря чему обращенные к морю склоны и их подножья нередко вообще оказываются полностью лишенными снега на протяжении большей части зимы. Другая подобная область на острове — это южные склоны гор Южных, Евстифеева, Сомнительных и Минеева, с прилегающими наклонными, равнинными поверхностями, тоже подверженные активному выносу снега стоковыми ветрами. Здесь, как видно на том же рисунке, на зиму обосновываются самцовые группировки. То есть зимнее распределение зверей полностью связано с распределением снежного покрова, являющегося следствием характерного для острова ветрового режима — преобладание северных и северо-восточных ветров обуславливает вынос снега из прибрежной зоны северной равнины, а также обуславливает возникновение сильных стоковых ветров, при переваливании воздушных масс через горные сооружения южного и западного побережий, оказываю-

отела, стадо разделилось на два, соединившихся лишь после гона к следующей зиме в районе Безымянных гор. Летом 1986 г. это единое зимующее стадо разделилось уже на 4 группы, в том числе 2 гаремных стада (включающих взрослых самцов) и 2 группы, состоящие из самок и молодых животных, называемых Д.Н. Ковалевым репродуктивными группировками. В следующую зиму, 1986—87 гг., впервые овцебыки зимовали уже в двух стадах (в горах Дрем-Хед и на севере Тундры Академии). Дальше — больше. Весной 1989 г. зимовка происходила уже в 3 стадах, не считая 4 группировок самцов и группы из 2 самок с двумя годовиками.

Для всего этого периода была свойственна относительно стабильная пространственная структура популяции (рис. 148). Зимой существовало от 1 до 3 зимующих стад и по несколько самцовых группировок. Первые придерживались преимущественно районов Безымянных гор и массива Дрем-Хед, а также северных прибрежных районов Тундры Академии (реже массива г. Кит). Вторые обычно рассредоточивались вдоль цепи Южных, Сомнительных гор и гор Минеева. В летний период стада и репродуктивные группировки кочевали преимущественно

щих аналогичный эффект на склоны и предгорные равнины южных и западных экспозиций.

Следующий «прорыв» в освоении острова овцебыки сделали в начале 90-х годов, когда их численность приблизилась к двум сотням особей. Продолжился процесс увеличения числа стад, а в летний период гаремные стада и репродуктивные группировки из самок и молодых зверей в ходе весенне-летних кочевок начали проникать в центральные и южные районы острова. Часть из них начала оставаться на зимовку на южных склонах и предгорных равнинах юга острова. В результате пространственная структура популяции к середине 90-х годов приобрела несколько иной облик. В летний период для нее стало характерно более или менее равномерное распределение стад по всему острову (за исключением разве что юго-востока) и повсеместное дисперсное распределение преимущественно одиночных самцов, а также их групп из 2 и 3 особей. При этом число летних стад (включая гаремные стада и репродуктивные группировки) колеблется от 10 до 20. В зимний период овцебыки концентрируются на северо-западе и юге острова (на наиболее малоснежных склонах и предгорных равнинах) в 5—8 стадах и 15—20 самцовых группировках, насчитывающих до 10—12 зверей (рис. 149).

В общем, за 20 с небольшим лет, прошедших со времени выпуска животных на острове, их популяция в своем развитии прошла следующие фазы:

1. Первая стадия первичной акклиматизации, пришедшая на 1975—79 годы, характеризовалась широкими перемещениями по острову, отсутствием более-менее постоянного района обитания и стабильной социальной организации. Представлены были преимущественно завезенные на остров особи, рожденные на о. Нунивак, которым была свойственна высокая смертность в процессе адаптации к относительно суровым условиям о-ва Врангеля.

2. Вторая стадия (1980—84 гг.) выразилась в формировании, в связи с началом устойчивого размножения, типичной для овцебыков социальной и стабильной пространственной структуры, но ограниченной в пространстве. Существовало единое стадо (в летний период иногда временно разделяющееся на 2—3 группы) с постоянными районами зимнего и летнего обитания и более или менее постоянными путями перемещений и кочевок, ограниченными северными и северо-западными районами острова. Плюс к этому самостоятельно существовали несколько одиночных быков, иногда объединяющихся в группы и широко перемещающихся по всему острову.

3. Третья стадия (1985—95 гг.) — это увеличение числа стад и постепенное освоение популяцией территории острова на фоне экспоненциального роста численности. К концу стадии, то есть к середине 90-х годов, овцебыки освоили практически весь остров,

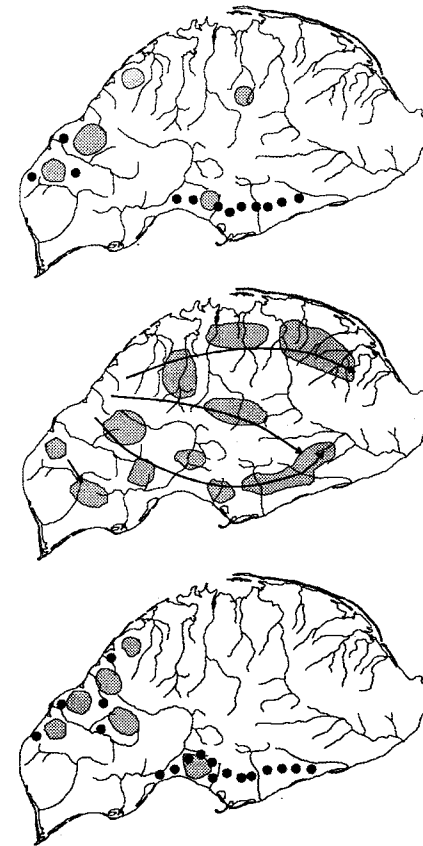


Рис. 149. Районы обитания овцебыков на о-ве Врангеля зимой 1993—94 гг. (верх), летом 1994 г. (середина) и зимой 1994—95 гг. (низ).

Стрелки — направления весенне-раннелетних перемещений стад. Остальные обозначения как на рис. 148

сформировав единую пространственную структуру с четко локализованными районами зимнего пребывания в масштабах всего острова.

Таким образом, за 20 лет в подходящей для вида ландшафтно-климатической обстановке, в отсутствие естественных врагов³³ и условиях заповедного режима от 20 интродуцированных (а фактически от 10—11 выживших и приступивших к размножению) зверей сформировалась вполне жизнеспособная, относительно устойчивая популяция, обладающая типичной для вида социально-демографической структурой и освоившая всю территорию острова.

Что же дальше? Ясно, что демонстрируемое овцебыками размножение в геометрической прогрессии не может продолжаться бесконечно долго. Первый сигнал снижения темпов размножения (точнее, снижения темпов роста его интенсивности) был отмечен как раз в середине 90-х годов и выразился в повышении среднего возраста приступающих к размножению самок. В норме, самки этого вида начинают участвовать в размножении с возраста 2—3 лет, однако в 80-х годах обычным для острова Врангеля явлением было размножение самок в возрасте 15—16 месяцев. В 90-х же годах подобные случаи практически прекратились, и самки стали размножаться в «нормальном» возрасте 2—3 лет. Следующий «звонок» прозвучал в 1997—98 гг., когда резко повысилась обнаруживаемость трупов взрослых животных. Что это было на самом деле, может быть, покажет будущее. Но вообще-то подобное повышение смертности вполне можно отнести на счет того, что значительное число животных, родившихся в 80-х годах, достигло предельного возраста (15—18 лет)³⁴. В этом случае повышение смертности вполне естественно и явно должно сказаться на темпах увеличения численности популяции.

С другой стороны, современная плотность островной популяции, составляющая порядка 0,5—0,6 особей на 10 км², сравнительно низка, по сравнению с большинством как аборигенных, так и интродуцированных популяций. Так, на близком по условиям к о-ву Врангеля канадском о-ве Банкс плотность овцебыков составляет от 2 особей на 10 км² в центральных и южных районах до 1,5— в северных³⁵. Так что остров несомненно обладает еще значительным потенциалом для роста популяции овцебыков. Лимитирующими факторами может быть ограниченность оптимальных районов зимовки, занимающих не более 1/5 территории острова, в которых плотность овцебыков в зимний период составляет соответственно порядка 2,5—3 особей на 10 км².

На о-ве Нунивак, расположенном в более благоприятных климатических условиях, деградация зимних пастбищ и связанное с этим повышение смертности животных началось при достижении численности популяции в 750 голов, что примерно соответствовало средней для острова плотности около 3 ос./10 км², после чего было признано целесообразным поддерживать ее на уровне, не превышающем 2 особей на 10 км², то есть около 500 голов. Регуляция производится путем отлова и вывоза животных в другие районы, а также путем отстрела.

³³ На рубеже 70-х и 80-х годов на острове закрепились волки, которые в принципе могли бы явиться потенциальными природными врагами овцебыков, хотя, как правило, особого урона в естественных популяциях им не наносят. Тем более, этого вряд ли можно было ожидать при значительной численности северного оленя — более легкой и более привычной для чукотских волков добычи. Однако из опасений «эксперимента» по акклиматизации овцебыков по указанию «сверху» волки на острове были отстреляны, что вызывает некоторое сожаление, поскольку они могли бы стать столь необходимым мощным фактором регуляции численности копытных.

³⁴ Предельная продолжительность жизни овцебыков равняется 22—24 годам, но реально мало кто из них живет дольше 12—14 лет.

³⁵ Максимальная плотность населения вида свойственна интродуцированной популяции Западной Гренландии, где насчитывается около одной особи на 1 квадратный километр. При этом, однако, по благоприятности климатических и кормовых условий данный район существенно опережает все остальные места обитания вида.

Кроме того, возможна и конкуренция со стороны нескольких тысяч обитающих на острове северных оленей, хотя существующие мнения о возможности напряженных конкурентных отношений между этими двумя видами арктических копытных довольно неопределенны и отчасти противоречивы.

Большинство исследователей полагает, что подобная конкуренция проявляется лишь частично и временно и серьезной проблемы для обоих видов не представляет. В большинстве случаев отмечается территориальное разграничение пастбищ. При этом на о-ве Банкс, например, овцебыки в летнее время предпочитают более увлажненные места, с избытком злаков, осок и пушиц, тогда как олени пасутся на более возвышенных и сухих местах. Регулярно и повсеместно имеет место частичное совпадение пастбищ, притом, что, как показывают многочисленные исследования, эти два вида могут очень слабо конкурировать по кормам. На Таймыре, по мнению Г.Д. Якушкина, олени не представляют собой проблемы для овцебыков, поскольку в летнее время распределены очень широко, а в зимнее — вообще покидают тундровую зону. Во-вторых, конкуренцией со стороны хорошо адаптированного местного подвида северного оленя в последнее время склонны объяснять вымирание вроде бы прижившейся (максимальная численность — 50—100 особей) интродуцированной популяции овцебыков на Шпицбергене. Несколько более подробно мы остановимся на этой проблеме при рассмотрении различных биоценологических взаимодействий.

При всех этих все еще не достаточно изученных обстоятельствах, ясно одно — если не грянет разразиться сильной эпизоотии или какого-либо природного катаклизма, то численность овцебыков будет продолжать расти, причем, очевидно, способна будет увеличиться не менее чем в 3—4 раза. И тут стоит задуматься о последствиях этого для уникального природного комплекса острова. Пока совершенно не ясно, каково возможное влияние сильно расплодившихся овцебыков (в совокупности с тысячами оленей) на растительность острова и в какой мере они угрожают существованию реликтовых видов растений и растительных сообществ (в настоящее время очевиден урон, наносимый овцебыками кустарниковым зарослям, ограниченно распространенным в центре острова — животные поедают ветки, уничтожая целые кусты и их куртины, образуют прогалы в сплошных зарослях)³⁶.

Очевидно, что остров не то место, где можно позволить копытным дойти до предела, съев все, что можно, и начать саморегулироваться после необратимых повреждений растительного покрова. Вполне вероятно, что в ближайшем будущем актуальной станет проблема регулирования численности овцебыков, аналогичная существующей в настоящее время по отношению к северному оленю, о чем мы еще расскажем. При этом предполагаемое расселение врангелевских быков по материковой Чукотке, планы которого разрабатываются с начала 90-х годов, не сможет ее разрешить, поскольку очевидно, что за один раз вряд ли удастся вывезти с острова более 20—30 животных, а последствия подобного изъятия, при современном уровне численности, будут незаметны уже через пару лет, а то и раньше. Очевидно, что со временем будет неизбежна организация отстрела овцебыков на острове, как это практикуется на Нуниваке.

Практически в то же время, что на о. Врангеля, овцебыки были завезены и на Таймыр — 10 особей с о-ва Банкс в 1974 г. и 20 — с о-ва Нунивак в 1975. К концу 90-х годов животные образовали на полуострове 3 разобщенных субпопуляций (самцы освоили практически весь полуостров, появляясь в самых дальних его точках), а общая численность зверей перевалила за 1200 (Якушкин, 1998). То есть результаты акклиматизации на Таймыре вроде бы более впечатляющи. На это есть совершенно определенные причины. Помимо большего числа завезенных животных (30 против 20), в течение первых четырех лет овцебыки содержались на Таймыре в обширных загонах и регулярно подкармливались в зимнее время. Сделано это было из тех соображений, что поскольку в местах отлова звери брались из разных групп, то велика была вероятность того, что они разойдут-

³⁶ Помимо прямого влияния на растительность, при высокой плотности животных, существенным угнетающим ее фактором может явиться пух овцебыков, опадающий с них во время летней линьки и местами покрывающий все «ровным слоем». По словам некоторых очевидцев, с этой проблемой уже столкнулись на о-ве Нунивак.

ся поодиночке и небольшими группами и погибнут на обширной территории. Собственно именно это (разбивка на независимые группы) и произошло на острове Врангеля после выпуска животных на волю, через 20 дней вольерного содержания.

В результате удалось существенно снизить смертность на первых стадиях акклиматизации — отход за первые три года составил 33%, против 55% на о-ве Врангеля. Выпущены на волю таймырские звери были только в 1979 году, когда вследствие хорошего приплода восстановилась их изначальная численность (на острове Врангеля в это время осталась лишь половина зверей). В 1984 году, с которого в обеих популяциях начинается особо интенсивный рост численности, на Таймыре обитало 83 овцебыка, а на о-ве Врангеля — 27, что практически ровно в три раза меньше. Любопытно, однако, что на протяжении 1985—90 гг. рост численности более интенсивным был на о-ве Врангеля — в работе Г.Д. Якушкина (1990) для этого периода приходится кривая роста численности, близкая к линейной зависимости, тогда как на о-ве Врангеля процесс был явно экспоненциальным (рис. 147). В целом же загонное содержание с подкормкой на первой стадии интродукции выглядит более оптимальным способом акклиматизации, если не учитывать материальные затраты на строительство и поддержание загонов, корма. Весьма любопытно и дальнейшее сравнение развития одновозрастных врангелевской и таймырской популяций, поскольку первая развивается в условиях заповедного режима и отсутствия хищников, но на ограниченной территории, а вторая на обширных, практически неограниченных пространствах, где, однако, имеет место ограниченный пресс хищничества (волк) и не исключено браконьерство.

В общем, если подходить к реинтродукции овцебыков на остров Врангеля как к эксперименту³⁷ по созданию устойчивой популяции, то его, как и таймырский, следует признать успешным, хотя дальнейшие его последствия могут быть не особо благоприятными для остальных природных компонентов острова. Надежду вселяет лишь то, что на протяжении плейстоцена та самая растительность, сохранность которой должна нас наиболее тревожить, а также богатая фауна травоядных млекопитающих, включающая овцебыков, по-видимому, успешно сосуществовали. Бесспорно и то, что даже с чисто эстетических позиций, присутствие на острове этих животных еще более усиливает его арктические и плейстоценовые черты, придавая островной биоте дополнительный «шарм» и дела ее более «укомплектованной».

Северный олень, как и овцебык, также входит в состав «мамонтового комплекса» млекопитающих и, несомненно, населял территорию острова ранее. К моменту появления на острове людей оленей здесь не было. Однако в 30-х годах были сделаны находки рогов довольно «свежего» вида, что, возможно, указывает на сравнительно недавнее его вымирание. Очевидно, что это был последний крупный вид плейстоценовых млекопитающих, дольше всех «задержавшийся» на острове и исчезнувший, по, в общем-то, неясным причинам в историческое время.

В 30-х годах, на основании своих ботанических исследований, Б.Н. Городков сделал заключение о пригодности территории острова для оленеводства, при круглогодичном выпасе 1—1,5 тысяч голов этих животных. Этим фактически был инспирирован завоз на остров домашнего северного оленя и создание здесь отделения оленеводческого совхоза. Первые животные были привезены с Чукотки в 1947—48 годах. Затем добавочный завоз производился в 1952 г. В общей сложности в эти годы на остров было доставлено 150 животных. В дальнейшем еще несколько десятков самцов-производителей из тех же чукотских стад было дополнительно завезено на остров в начале 70-х годов.

Вследствие весьма благоприятных условий — достаточной кормовой базы, отсутствия гнуса и хищников, крайней редкости зимних оттепелей, сопровождающихся обледенением, — численность животных росла довольно быстро. Уже в 1955 г. на острове

³⁷ У нас принято говорить об этих мероприятиях как об экспериментах, притом, что это были отнюдь не первые попытки интродукции данного вида и вовсе не первые успешные. Эксперимент для нашей страны, в мировом масштабе, выглядит уже в общем-то достаточно рутинным расселением вида.

насчитывалось около 600 животных, и на следующий год был произведен первый забой 130 оленей. За последующие 10 лет с учетом производимых забоев средний прирост численности составлял около 13% и в 1969 г. на острове было уже 3600 животных, а в 1975 г. — 5000. При этом оленеемкость пастбищ острова была переопределена А.А. Кищинским, оценившим ее примерно в 3—4 тысячи голов, что и служило отправной точкой для действующего совхоза.

Пастьба оленей на острове носила довольно условный характер. Пастухи были, но отсутствовала четкая система перегона стад с одних пастбищ на другие, то есть фактически олени содержались на вольном выпасе. Очень невелик был и объем биотехнических мероприятий (кастрация и другое), хотя изредка и в небольшом масштабе они проводились. Забои были ежегодными, но неселективными, то есть в кораль загонялось смешанное по полу и возрасту стадо и забивались все животные, без попыток регулирования половозрастной структуры. В общем, островные олени вели достаточно «дикий» образ жизни, что и сказалось на самых разных характеристиках их популяции, от телосложения и окраски отдельных особей до поведения. Как диких, врангелевских оленей А.А. Кищинский охарактеризовал по наблюдениям еще в 1968—70 гг.

В 1976 г. при создании на острове заповедника и, соответственно, ликвидации отделения совхоза было принято решение сократить численность оленей до полутора тысяч голов и в дальнейшем поддерживать ее на этом уровне. Этой цифры удалось достичь, забив к 1980 г. более 9 тысяч животных. Естественно, были прекращены все биотехнические мероприятия, кроме ежегодных забоев. То есть все взаимодействие человека и оленя заключалось в том, что раз в год в кораль загонялось одно или несколько стад, которые и забивались почти полностью. Фактически олени окончательно были «отпущены на волю», что способствовало дальнейшему их одичанию.

На протяжении 80-х годов с большим или меньшим успехом удавалось поддерживать численность оленей на близком к «заданному» уровне, в пределах 1,2 — 2 тысяч голов. Однако в дальнейшем контроль численности стал утрачиваться вследствие прогрессирующего процесса одичания животных и резкого сокращения материально-технических возможностей заповедника по организации крупных забоев. В начале 90-х годов численность восстановилась до 3—3,5 тысяч животных, а в конце 90-х годов ее можно было оценить как минимум тысяч в пять. При этом, однако, точные данные отсутствуют с середины 90-х годов в связи с прекращением ежегодных авиаучетов. Регулирование численности в эти годы свелось к более или менее удачным отстрелам оленей, проводимым небольшими бригадами по всей территории острова. В принципе, при благоприятной обстановке, таким образом удастся отстрелять 2—3 сотни голов за год, но ясно, что это не дает особого эффекта при общей численности в несколько тысяч и сохраняющихся достаточно высоких темпах размножения.

Основная причина потери контроля над популяцией северного оленя на острове это то, что она во многом аналогична дикой популяции, что, как мы уже говорили, отмечалось уже в конце 60-х годов. Действительно, вольный выпас в сочетании с весьма благоприятными условиями и, в частности, отсутствием хищников способствовал постепенному изменению различных, как индивидуальных, так и общепопуляционных, параметров. Так, уже в 60—70-х годах врангелевские олени существенно выделялись по своей конституции. Если самки домашних оленей как Чукотки, так и Таймыра имеют высоту в холке порядка 95—98 см, то врангелевские — более 108 см, что превышает аналогичный показатель, в целом, для более крупных диких оленей (на Таймыре — 107,6). Живая средняя масса оленей острова Врангеля в начале 80-х годов в 1,5 раза превышала аналогичный показатель для домашних оленей Чукотки, а толщина слоя рубашечного

жира (до 6 см) вообще не имела себе равных. Достаточно наглядным было и постепенное изменение окраски островных оленей. Еще в начале 80-х годов стада выглядели вполне домашними, изобилуя животными с пегой, коричневой, чисто белой и прочей подобной, несвойственной дикой форме, окраской шерсти. Однако через 15—20 лет подобные особи стали достаточно редки, и большинство групп и стад животных имеют достаточно однотонную окраску, близкую, если не аналогичную, дикой.

На возможности проведения биотехнических мероприятий сказалось, конечно, не это, а существенная перестройка поведения. В 70-х годах Л. М. Баскин определил врангелевскую популяцию как переходную между дикой и домашней по степени возбудимости. Наиболее наглядно процесс одичания в данном аспекте выражается в том, что свойственная домашним оленям, при приближении к стаду человека, реакция «поддержания дистанции», когда стадо не убегает, но поддерживает расстояние порядка 300—500 м, все более сменяется реакцией «убегания за пределы видимости». Ясно, что это существенным образом затрудняет как загон, так и отстрел животных. Загон к концу 90-х годов стал практически вообще неосуществим, так как требует слишком много участников и техники. Еще в 80-х годах с большим стадом вполне справлялось 3—4 человека на снегоходах, то сейчас они ничего не могут сделать — при преследовании стада «рассыпаются» на мелкие группы, уходящие за пределы видимости в разные стороны.

Еще одной характеристикой «дикости» является степень стадности, то есть средние размеры образуемых животными групп и стад в разные периоды года, которые обычно существенно крупнее у домашних оленей. В 80-х годах стада островных оленей были в 3—3,5 раза крупнее стад диких оленей Чукотки и Таймыра, то есть по этому параметру они еще оставались домашними. В дальнейшем наметилась некоторая тенденция к снижению стадности, то есть уменьшению среднего размера групп животных при увеличении их числа. Но к концу 90-х годов эта тенденция, по-видимому, сошла на нет, за счет существенно увеличившейся численности, способствующей росту размера стад на ограниченной территории острова.

Появление на острове северного оленя, при быстром увеличении его численности, конечно же, существенно изменило экологическую обстановку, существовавшую здесь в период отсутствия данного вида. Существенно увеличилась нагрузка на растительный покров. В отсутствие оленей основными потребителями фитомассы на острове были лемминги, воздействие которых сильно варьировало по годам, давая растительности «отдыхать» в годы с низкой численностью грызунов. Сейчас же низкая численность леммингов компенсируется присутствием оленей, а в годы пика леммингов нагрузка на растительный покров вообще оказывается непомерной. Подобно овцебыкам, наиболее заметный урон олени наносят кустарниковым зарослям, которых «курочат» всяческим образом, в том числе и буквально выкорчевывая кусты рогами. Кроме того, вполне возможно, что за полвека их присутствия на острове уже произошли серьезные изменения растительности. Во всяком случае, старожилы рассказывают о существовавших в некоторых горных районах мощных ягельниках, исчезнувших к настоящему времени. В связи с фактической потерей контроля над ростом численности оленей возникают и естественные опасения за судьбу реликтовых растительных сообществ, которые могут быть ими уничтожены.

Высокая численность оленей опасна и для птичьего населения, поскольку они имеют обыкновение с удовольствием поедать яйца, равно как и птенцов, наземно гнездящихся видов. Особую угрозу эти копытные представляют для колоний белых гусей — зашедшее на территорию колонии даже небольшое стадо способно нанести огромный урон, а если через колонию в период гнездования пройдет стадо в несколько сотен осо-

бей (каковые сейчас не редкость на острове), то это приведет к катастрофе. Еще один отрицательный эффект проявляется в районах линьки гусей и казарок, где стада оленей могут распугивать линные стаи, делая гусей, особенно молодых, легкой добычей для пса.

В общем, достаточно очевидно, что олени — это сейчас наиболее серьезная проблема для заповедника. Предполагается, что рано или поздно, даже в отсутствие крупных хищников, численность должна стабилизироваться. В середине 90-х годов даже создано некоторое впечатление того, что это уже происходит — вроде бы несколько снизился ежегодный прирост. Однако последние годы показали, что потенциал у оленей еще достаточно высок. Если исходить из общеэкологических закономерностей, то стабилизация, скорее всего, действительно должна произойти. Вопрос лишь в том, не будет ли это слишком поздно для уникальной флоры и растительности, а также целого ряда вида птиц, подверженных влиянию копытных. Наихудший вариант — это когда численность оленей сократится в связи с необратимой деградацией растительности.

Выше, говоря об овцебыках, мы уже высказывали и некоторые надежды, связанные с тем, что в свое время копытные более или менее благополучно сосуществовали с островной растительностью и всем прочим. Однако думается, что в те времена на территории острова обитало и достаточное число крупных хищников, да и остров-то островом не был. Изолированная территория без хищников это совсем иное дело.

Ясно, что необходимо каким-то образом восстановить регулирование численности оленей, причем методами искусственными (биотехническими), то есть забоями и отстрелами. Было предложение интродуцировать на остров и волка, что со временем ввело бы в действие естественные механизмы регуляции. Однако и в этом случае быстрого эффекта мы не получим, а, кроме того, последствия такой интродукции достаточно непредсказуемы и могут быть сами по себе не менее губительными. В начале 80-х годов, когда на острове обитало несколько волков, были известны случаи истребления ими целых стай линных гусей, причем просто так, ради «баловства». Гуси были просто задушены и оставлены на месте. И это при минимальной численности хищников и изобилии оленей. А что будет при возросшей численности волков и снизившейся численности оленей?

Самое же печальное, что если и удастся «справиться» с оленем, то в очень недалеком будущем аналогичная проблема встанет и по отношению к овцебыкам. В общем, как и в бесчисленных прочих случаях, мало какая интродукция, пусть и являющаяся по сути реинтродукцией, обходится без проблем, проявляющихся если и не сразу, то со временем. Занимаясь восстановлением ранее существовавших популяций, следует учитывать, что со времени их исчезновения в районах их бывшего обитания произошли те или иные, большие или меньшие изменения, а, соответственно, относительную гарантию «беспроблемной» реинтродукции мы можем получить только восстановив все прежние условия, что в большинстве случаев совершенно невозможно как по «техническим» причинам, так и ввиду лишь довольно приблизительного знания о прошлом.

В заключение разговора об интродуцентах напомним, что их появление нередко приводит к проникновению иных сопутствующих видов, которых никто специально интродуцировать не собирался. Собственно благодаря оленям на острове «закрепилось» россомаха и задержались волки, которые, вполне возможно, сформировали бы местную популяцию, если бы их не отстреляли. С последней партией оленей в 70-х годах на остров попал овод, которого раньше здесь не было. Наконец отметим, что присутствие на острове копытных открыло более широкие возможности для зимовки псов, популяция которых, таким образом, стала как бы более оседлой.

Разнообразие популяционных структур и их пространственно-временной организации

Познакомившись с представленными на острове вариантами пространственно-временной организации различных видов, попытаемся как-то систематизировать и обобщить все их разнообразие.

Каждый вид, занимая определенный ареал, представлен в его пределах совокупностью или, точнее, системой популяций, характер которой (относительные размеры отдельных популяций, степень их изолированности и разнокачественности и многое другое) определяет его так называемую *популяционную структуру*.

В соответствии с *ландшафтно-биотопическим подходом* к выделению популяционных единиц, начало которому было положено Н.П. Наумовым, вид рассматривается как иерархическая система популяций различных рангов. Наиболее крупные территориальные группировки вида — подвиды или географические расы. В пределах ареала подвидов, на территориях с однородными географическими условиями, выделяются *географические популяции*, отличающиеся общностью приспособлений к климату и ландшафту. Они, в свою очередь, состоят из более мелких популяционных образований, называемых местными, локальными, биотопическими, элементарными и так далее. Совокупность особей одного вида в пределах одного, более или однородного сообщества принято называть *ценопопуляцией*.

Несколько иные позиции по вопросу популяционной структуры вида занимают последователи академика С.С. Шварца, развивавшего *историко-генетический подход* к выделению природных популяций, в соответствии с которым популяции представляют собой генетическое единство и могут выделяться только у видов с половым размножением и перекрестным оплодотворением. Обязательным признаком популяции считается ее способность к самостоятельному существованию на занимаемой территории в течение неопределенно-долгого времени, без притока особей извне, то есть за счет размножения. Временные поселения считаются внутривидовыми подразделениями. С этих позиций вид представлен системой соседствующих популяций одного ранга, но различающихся размерами, степенью связей и изоляцией.

Более «глубоко» подходит к проблеме выделения популяций В.Н. Беклемишев, по мнению которого популяционная структура характерна для всех видов, но классифицировать популяции следует по разным признакам, дабы отразить разные стороны их взаимодействия со средой. Так, по способу размножения и генетической целостности выделяются популяции *панмиктические* (с перекрестным оплодотворением), *клональные* (размножающиеся вегетативно) и *клонально-панмиктические*. По способности к самопроизведению различаются популяции *постоянные* и *временные*. Последние могут существовать только за счет притока извне.

Все виды растений и животных, встречающиеся на территории острова Врангеля и в его прибрежной акватории, могут быть, прежде всего, разделены на две крупные группы: (1) виды, представленные постоянно живущими или, по крайней мере, размножающимися на острове или в его прибрежных водах особями, и (2) виды, посещающие остров и его прибрежную акваторию лишь в период нагула, линьки, миграций. В первую группу входят все без исключения растения и беспозвоночные животные, а также часть позвоночных. Во вторую — только последние.

В числе представителей второй группы большинство свойственных прибрежным водам острова видов морских млекопитающих (киты, морж, лахтак), а также птицы, регулярно появляющиеся во время осенних кочевков и миграций (розовые и белые чайки, конюга-крошка, тонкоклювый буревестник и другие). Все они размножаются в других районах и могут представлять как одну, так и несколько популяций как в географиче-

ском, так и в генетическом смысле. К этой же категории следует отнести и всех «визитеров», для которых остров Врангеля попадает в зону отклонения от миграционных путей или случайных залетов и заходов. Обилие и характер распределения и состояние этих видов в районе островов Врангеля и Геральд наиболее изменчивы и подвержены воздействию наибольшего числа разнообразных факторов, определяющих их флуктуации, которые нередко выглядят случайными. Игрет роль успех размножения соответствующих популяций и ситуация в районах их пребывания, обстановка на путях миграций к островам и в пределах самих островов, а также в возможных альтернативных районах их подобного пребывания. Такие зависимости были проиллюстрированы выше на примере морских млекопитающих и мигрирующих чаек.

Отметим также, что иногда вид одновременно может входить в обе группы. Как мы уже говорили, черная казарка, морянка и плосконосый плавунчик, представлены на острове небольшим числом гнездящихся особей и массовыми скоплениями летующих и линных птиц, в том числе и гнездившихся или пытавшихся гнездиться в других районах. Об их популяционном статусе мы поговорим чуть ниже.

Обратившись к первой группе видов, то есть постоянным обитателям острова или его прибрежных вод и тем, кто их покидает на определенные периоды, но связан с ними размножением, сразу же выделим среди них те (1) виды, совокупности особей которых на острове и в его прибрежных водах представляют собой *самостоятельные популяции или совокупность нескольких или многих популяций* в смысле С.С. Шварца, и (2) виды, для которых остров с окружающей его акваторией представляет лишь часть географического пространства, занимаемого их цельными (также в смысле С.С. Шварца) региональными (географическими) популяциями.

Ко второй категории относятся, прежде всего, так называемые *номадные* виды, которым свойственны широкие перемещения в пределах обширных ареалов. Они бросаются в глаза тем, что в отдельных частях общего ареала им свойственны очень резкие колебания численности, которые нередко могут быть связаны с местными колебаниями погодных и кормовых условий, но не менее часто остаются совершенно не ясными и кажутся не связанными с местной обстановкой. Предположив, что основную роль в подобных локальных колебаниях могут играть не столько реальные изменения общей численности, сколько ее перераспределения, А.А. Кишинский высказал гипотезу, что для ряда тундровых птиц правилом является не существование небольших и постоянных локальных популяций, а ежегодное «перемешивание» значительной части населения, в масштабах крупных географических (региональных) популяций, при полном или почти полном отсутствии гнездового консерватизма. Подобный тип популяционной организации предполагается А.А. Кишинским для поморников, ряда сов, некоторых видов чаек и песочников. На острове Врангеля наиболее типичными представителями данной категории видов являются пернатые хищники-миофаги — белая сова, средний и, в меньшей степени, длиннохвостый поморник. Из куликов, как мы уже знаем, подобная организация свойственна дутьшу и, возможно, в какой-то степени плосконосому плавунчику и американскому бекасовидному веретеннику. В значительной степени номадным видом является и чечетка.

В соответствии с представлениями С.С. Шварца, к этой же категории популяций, не с локальными островными, а с более широкими региональными связями, должны быть отнесены и все временные, как эпизодические случайные, так и регулярно возникающие, «эфмерные» популяции.

Разумеется, сюда же относится и детально рассмотренная выше популяция черной казарки, а также сходные с ней организации популяций плосконосого плавунчика и мо-

рянки. Если бы этим видам был свойствен достаточно жесткий гнездовой консерватизм, и совокупности их гнездящихся на острове особей представляли бы собой локальные популяции в генетическом понимании, то мы могли бы говорить о том, что каждый из этих видов представлен здесь особями нескольких (как минимум двух) популяций — местной и гнездящейся в других районах. Однако поскольку для казарки установлено, а для плавунчика предполагается широкое перемещение гнездящихся птиц в пределах ареала, а морянка гнездится, скорее всего, не каждый год, то следует считать, что все особи этих видов на острове принадлежат к единым популяциям регионального масштаба, у которых на острове Врангеля пересекаются области регулярного или эпизодического гнездования и области негнездовых концентраций.

Помимо птиц, к особям таких популяций, для которых характерно перемешивание в широких региональных масштабах, относятся белый медведь и пелагические рыбы, вроде сайки. Что касается белого медведя, то, как уже установлено, многие самки, рожавшие на острове Врангеля, возвращаются сюда снова, но в целом это также кочевнический вид, особи которого, посещающие остров Врангеля, широко перемещаются по акватории Чукотского и Берингова морей, где на льдах и происходит их спаривание.

Очевидно, что для всех этих видов их численность на острове и ее динамика определяется комплексом местных, действующих на самом острове, и внешних, сказывающихся в других частях ареала их региональных популяций, факторов. Особо следует подчеркнуть, что их кажущееся благополучие на острове, выражающееся, например, в повышенной численности, как мы показали на примере белого медведя и черной казарки, может быть следствием общего неблагополучия популяции и наоборот.

Особа ситуация с белым гусем, специфики популяционной структуры которого на острове, где он представлен двумя генетически изолированными популяциями, мы уже достаточно подробно касались. Этому виду свойственен хорошо развитый гнездовой консерватизм (за счет филопатрии самок), притом, что пары образуются у него в районах зимовок. Как мы уже знаем, в Калифорнии совместно зимуют гуси, гнездящиеся на о-ве Врангеля и на севере Канады, а соответственно имеет место и образование «смешанных» врангелевско-канадских пар. То есть, по С.С. Шварцу, гуси о-ва Врангеля и Канады, совместно зимующие в Калифорнии, являются единой популяцией, изолированной от другой их популяции, представленной гусями о-ва Врангеля, зимующими в Британской Колумбии и штате Вашингтон.

Все оставшиеся виды, обитающие на островах Врангеля и Геральд и в их прибрежных водах постоянно или постоянно здесь размножающиеся, без значительного перемешивания с особями из других районов, представлены в соответствии с научными разработками историко-генетического направления С.С. Шварца, самостоятельными популяциями или совокупностями таковых. Это все растения, микроорганизмы, беспозвоночные животные, оседлые млекопитающие, включая и кольчатую нерпу, прибрежные виды рыб, а также все перелетные птицы с развитым гнездовым консерватизмом, за исключением белого гуся (см. выше).

Как мы уже знаем, несколько десятков видов растений и беспозвоночных, а также один вид зверей — лемминг Виноградова — представлены здесь своими мировыми, то есть полными видовыми популяциями, и примерно такое же количество (включая один вид леммингов) выделяется на уровне подвидов. Во всех остальных случаях речь должна идти о местных, очевидно географических, по «шкале» Н.С. Наумова, популяциях.

Есть, конечно, промежуточные и не совсем ясные случаи. Так, пока еще непонятно, к какой категории популяционных структур и видов относится таковая желтозобика, для которой, с одной стороны, известны резкие изменения локальной численности, внешне свойственные характерным

для номадных видов, а с другой — регулярное гнездование в одних и тех же местах говорит в пользу наличия определенной степени гнездового консерватизма.

Другой пример — песец, способный к очень широким перемещениям как по ледовой акватории, так и на материковом побережье, которые он, как мы упоминали, совершает в действительности и вроде бы имеет шанс оказаться «региональным» видом. Однако приведенные выше данные о достоверном отличии ряда морфометрических параметров заставляют все-таки признать песцов острова местной самостоятельной популяцией.

Специальных исследований генетической однородности и популяционной организации каких-либо видов в пределах самого острова в общем-то никто не проводил (исключение — белый гусь). Тем не менее кое-что здесь достаточно очевидно. Так, ясно, что островные популяции копытных обладают достаточным единством и должны рассматриваться в качестве цельных единиц, далее не подразделяющихся. Правда, в какой-то период, в конце 80-х — начале 90-х годов, говорили о двух группировках северного оленя — западной и восточной, более или менее строго придерживающихся соответствующих частей острова и различающихся некоторыми демографическими показателями. Последнее было связано преимущественно с тем, что добыча оленя производилась почти исключительно из восточной, ближайшей к поселку группировки. В последние же годы картина подобного пространственного разобщения «смазалась».

Другой крайностью являются значительно разобщенные участки обитания одного вида, с чем мы знакомы в разделе о «микрораспространении». Совокупности особей населяющих подобные участки, должны, по С.С. Шварцу, рассматриваться в качестве самостоятельных популяций. Это бесспорно по отношению к растениям и беспозвоночным, между пространственно ограниченными популяциями которых несомненно генетическая изоляция, но весьма дискусионно для куликов с подобной пространственной структурой населения (бэрдов песочник, желтозобик и другие).

Также неоднородно в популяционном отношении и население морских птиц острова, для которых, по крайней мере для кайр, в других районах доказан очень сильный гнездовой консерватизм, выражающийся не только в возвращении в ту же колонию, но и в ее определенную часть. В соответствии с ландшафтно-биотопическим подходом к популяционной структуре вида, на островах могут быть выделены три крупные популяции морских птиц (о-ва Геральд, западного и восточного побережий о-ва Врангеля), делящиеся на популяции отдельных колоний и так далее. Какой уровень наиболее соответствуют «шварцевским» популяциям, утверждать затруднительно, но очевидно, речь должна идти не об одной, а как минимум о трех популяциях.

Для видов, имеющих на острове более или менее сплошное распространение, можно говорить о локальных, биотопических и прочих популяциях, в смысле трактовки Н.С. Наумова. При этом для леммингов, например, есть все основания полагать, что их локальные популяции, соответствующие определенным районам острова, являются самостоятельными «шварцевскими» популяциями, о чем свидетельствуют уже описанные нами различия в динамике их численности. Неясно, правда, как это отражается в генотипе.

Растениям острова более свойственно образование так называемых экологических рас (экоотипов), так что их экологические популяции или ценопопуляции могут иметь определенные морфологические различия при генетическом единстве. Вместе с тем есть и примеры географического расообразования, позволяющие предполагать генетическую самостоятельность их локальных популяций. Примером этого может служить эндемичный для острова одуванчик Ушакова (*Taraxacum Uschakovii*), представленный в районе бух. Сомнительной своей номинативной расой (var. *Uschakovii*), в верховьях р. Неизвестной разновидностью var. *pseudowrangelianum*, а в верховьях р. Мамонтовой и

ряде других пунктов западной части острова другой разновидностью, описанной как var. *Pavlovii*, которые различаются по целому ряду деталей окраски цветков.

Что касается состояния местных, то есть самостоятельных островных популяций, их численности, то ясно, что для видов мигрирующих оно также может определяться как местными, так и внешними по отношению к острову обстоятельствами — ситуацией в районе зимовок, кочевок, на путях миграций. Выше я уже постарался показать, насколько значимыми могут быть местные факторы, как-то: погодные условия, состояние снежного покрова и другие, которые явно выглядят определяющими по отношению к большинству видов птиц, динамика численности которых идеально с ними коррелирует. В то же время, например для желтозобика, есть основания полагать высокую значимость ситуации в районах его зимнего обитания. В целом же, что касается птиц, данные виды, то есть представленные здесь местными популяциями, отличаются более стабильной численностью (по крайней мере, весной, до начала гнездования) и не склонны к столь значимым флуктуациям обилия, как виды номадные. Исключение составляют, пожалуй, лишь морские птицы, но для них определяется только численность гнездящихся особей, которая, как мы знаем, может широко варьировать на фоне одинаковой общей численности популяций.

Все факторы, влияющие на численность и прочие характеристики состояния популяций, принято делить на *не зависящие от плотности самих популяций* (в основном, абиотические условия, в том числе и погодные) и *зависящие от этой плотности*, к которым относится обилие пищи, хищничество, конкурентные воздействия и многое другое, то есть те факторы, значимость и интенсивность которых изменяется с изменением численности данных популяций. Их также далеко не всегда можно четко разграничить в реальной обстановке. Так, например, избыток пищи для травоядных зависит как от их численности, так и от погодных условий. Несколько с иных позиций все воздействующие на популяцию факторы могут быть разделены на *внешние* (влияния среды и других популяций) и *внутренние* (связанные с внутривидовыми процессами и отношениями).

На острове Врангеля единственным (из более или менее изученных случаев) примером значительной роли зависящих от плотности факторов, в том числе внутривидовых, на численность и иные параметры популяций являются лемминги. Очевидно, это же можно предполагать и для копытных. В остальных же ситуациях достаточно очевидно на первостепенная роль внешних, не зависящих от плотности популяций, факторов, преимущественно погодно-климатических и непосредственно с ними связанных. То есть давление абиотической среды в Арктике столь велико, что подавляет значимость биоценологических и популяционных процессов и явлений. Как мы знаем, погодные условия оказывают очень существенное влияние и на относительно «независимые» популяции тех же леммингов.

Говоря только о позвоночных животных острова, можно наметить основные типы их популяций, по свойственным им в 70-х — 90-х годах закономерностям динамики численности, выделив пять основных их типов:

1. *Стабильные популяции*, с относительно постоянной из года в год численностью. К этой группе относится большинство эвразийских видов птиц (пуночка, лапландский подорожник, тулес, камнешарка, исландский песочник), у которых, в зависимости от погодных условий, могут варьировать особенности распределения и доля размножающихся особей, но которые ежегодно прибывают на остров в примерно одинаковом обилии. Сюда же относится гемиарктический желтозобик, возможно — кольчатая нерпа.

2. *«Пульсирующие» популяции* видов, которые ежегодно представлены на острове, но при существенно различающемся обилии. Сюда относятся: а) лемминги, с внутрипопуляционными механизмами регуляции численности; б) хищники-миофаги, численность которых определяется обилием леммингов; в) другие номадные виды, которым свойственны широкие перемещения в ареале (дутьш, чечетка); г) виды, обилие которых коррелирует с текущими погодными и (или) ледовыми условиями в районе острова (вилохвостая чайка, «нагульные» виды, осенние мигранты); д) виды, наблюдаемые флуктуации численности которых являются результатом изменчивости как местной обстановки, так и ситуации в районах кочевок, зимовок (морские птицы, белый медведь, возможно, желтозобик).

3. *Растущие (или сокращающиеся) популяции*, имеющие выраженный направленный тренд изменения численности. Это, прежде всего, популяции интродуцированных копытных, численность которых из года в год увеличивается. Возможно, что к этой же категории относятся песочник-красношейка, росомаха и другие виды, также мог бы относиться и волк. Единственным примером деградирующих, сокращающихся популяций среди позвоночных животных острова можно считать лишь черную казарку (сравнительно недавно к этой же категории относился белый гусь и, по-видимому, белый медведь), которой на фоне снижения обилия, одновременно свойственны и пульсации ежегодной численности как гнездящихся, так и линных птиц. Примеры сокращающихся популяций, несомненно, можно обнаружить среди растений и беспозвоночных животных, но пока еще мы не располагаем достаточно длинными рядами наблюдений для соответствующих заключений.

4. *«Эфемерные» популяции*, существующие лишь в отдельные годы, но более или менее регулярно, преимущественно в годы с особо благоприятной погодной обстановкой.

5. *Случайные временные популяции*, отличающиеся от предыдущих нерегулярностью и преимущественно случайными причинами возникновения, часто связанными с заносом или завозом человеком.

Ясно, что все названные категории имеют смысл только применительно к определенному отрезку времени, и с течением времени популяции одних и тех же видов могут переходить из одной в другую, как это было с белым гусем и волком.

В общем, как я постарался показать, несмотря на сравнительно низкое видовое богатство и разнообразие, свойственные арктическим широтам, среди видов, населяющих остров Врангеля и Геральд, достаточно велико разнообразие их популяционных структур и свойственных им закономерностей пространственно-временной организации популяций, выражающихся, в частности, в особенностях их динамики, степени стабильности и относительной значимости местных или внешних, по отношению к району островов, факторов. Не утверждая, что здесь представлены все возможные варианты популяционной организации, можно смело говорить о наличии всех основных ее типов. При этом вряд ли можно утверждать о каких-либо специфичных для Арктики ее разновидностях. Все описанные варианты популяционных структур и динамики популяций представлены и в других широтах. Специфика может проявиться, очевидно, лишь в соотношении видов с той или иной популяционной организацией и (или) тем или иным типом динамики. В настоящее время данных явно недостаточно для обоснованного сравнительного анализа подобных отношений. Однако, очевидно, для высоких широт следует ожидать повышенного относительного числа видов с «пульсирующей» численностью» и тех, для которых наиболее значимы внешние абиотические, а не внутривидовые или ценологические факторы.

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

Биоценотическими мы здесь называем взаимодействия, складывающиеся между популяциями совместно обитающих видов самых разных групп организмов, образующими сообщества (биоценозы). Разнообразие подобных связей чрезвычайно велико, и различаются они не только по тому, какие именно виды их составляют, но и по тому, какое значение они имеют для взаимодействующих популяций и в какой форме они проявляются.

Ситуации, при которых совместное обитание популяций двух видов никак не сказывается ни на одной из них, называют *нейтрализмом*. При *хищничестве* и *паразитизме* одна популяция неблагоприятно воздействует на другую, нападая непосредственно на нее, но, тем не менее, сама зависит от объекта своего нападения. Упомянутая неблагоприятность весьма относительна, так как хищники и паразиты часто полезны для популяций, не способных к саморегуляции и могущих погибнуть от перенаселения. Чисто отрицательными типами взаимодействия являются *аменсализм*, при котором популяция одного вида подавляет популяцию другого, не испытывая при этом отрицательного влияния, и *конкуренция*, когда обе популяции испытывают отрицательные воздействия, активно подавляя друг друга, или оказывая друг на друга косвенное отрицательное влияние, соперничая за один ресурс. Опять-таки, ограничения роста популяций в результате конкуренции не обязательно вредны с точки зрения эволюции популяций и их выживания на протяжении длительного времени. Наконец, среди чисто положительных взаимодействий принято различать *комменсализм*, при котором одна популяция извлекает пользу из взаимодействия, а для другой это безразлично, *кооперацию* (сотрудничество), когда выгоду получают популяции обоих видов, но эти отношения не обязательны, и *мутуализм* (облигатный симбиоз), при котором связь двух популяций благоприятна для обеих популяций, причем ни одна из них, в естественных условиях, не может существовать без другой.

По форме своего проявления биоценотические взаимодействия могут быть *прямыми*, когда популяции двух видов непосредственно взаимодействуют друг с другом, и *косвенными* (опосредованными), когда они оказывают друг на друга соответствующие влияния, не вступая в непосредственный контакт. Хищничество и паразитизм представляют типы взаимодействий, которые по определению могут быть только прямыми. Остальные же названные типы могут проявляться как в той, так и в другой форме. Так, конкуренция может выражаться как в активном прямом подавлении двумя видами друг друга, так и в косвенном взаимном отрицательном влиянии, в борьбе за дефицитный ресурс. Другие, как позитивные, так и негативные, взаимодействия, могут выражаться, например, в изменениях одним видом среды обитания другого, что также является формой косвенных связей.

На острове Врангеля мы находим биоценотические взаимодействия практически всех основных типов, причем некоторые из них довольно специфичны для Арктики или же проявляются специфичным для Арктики образом. Наряду с этим немало здесь и достаточно уникальных ситуаций, представляющих большой общебиологический интерес. Наиболее важными, конечно же, являются трофические связи (вся совокупность которых в приведенной выше классификации относится к категориям хищничества и паразитизма), определяющие функциональную и энергетическую структуру сообществ. Им-то мы и посвятим основное внимание. Кроме того, мы рассмотрим и наиболее интересные случаи взаимодействий других типов. В эту же главу мы включили и очерк о средообра-

зующей деятельности животных, поскольку ее результатом нередко является изменение условий существования для других организмов, и следовательно она может быть отнесена к косвенным биоценотическим взаимодействиям.

Фитофаги, зоофаги и другие (обзор трофических связей в наземных сообществах)

Еще из школьного курса биологии каждому известно, что по типу питания все населяющие землю организмы делятся на две большие группы — *автотрофов*, производящих органические вещества, потребляя воду и минеральные вещества и используя солнечную энергию или энергию химических реакций, и *гетеротрофов* — потребляющих производимую автотрофами органику. Среди гетеротрофов различаются *сапрофиты* (грибы и бактерии), использующие продукты разложения сложных органических веществ, и *голозойные организмы*, потребляющие сложные органические вещества, преобразуя их в пищу для сапрофитов. В свою очередь, разнообразный комплекс голозоев подразделяется на группы *сапрофагов* (потребителей отмерших частей растений), *фитофагов* и *микофагов* (питающихся живыми растениями и грибами соответственно), *зоофагов* (потребляющих животных организмы)¹, *некрофагов* (питающихся трупами животных) и другие. Все эти группы достаточно полно должны быть представлены в каждой развитой экосистеме, хотя в различной природной обстановке, в том числе и разных природных зонах, их соотношение, внутреннее разнообразие, степень специализации отдельных видов и другие характеристики существенно варьируют. Наиболее изменчивым предстает комплекс голозойных организмов, имеющий весьма специфические особенности в каждой природной зоне и подзоне, в том числе и в рассматриваемых нами арктических тундрах.

Замечательный очерк трофических связей тундровых организмов дал Ю.И. Чернов (1980 и др.), много лет специально изучавший их в тундрах п-ова Таймыр. Особо интересующимся данной темой мы советуем обратиться к его как общим, так и более специальным работам, на которых преимущественно и основан следующий ниже обзор трофических связей основных групп животных арктических тундр.

Беспозвоночные животные. Исследованиями Ю.И. Чернова и других специалистов было установлено, что для комплекса беспозвоночных животных арктических тундр характерно преобладание *сапрофагов* (дождевые черви, энхитреиды, клещи, нематоды), питающихся микроскопическими водорослями и бактериями *микрорфитофагов* (клещи, нематоды, личинки двукрылых) и потребляющих микроскопические грибы *микрорфитофагов* (многие коллемболы). Как мы уже говорили, все эти группы организмов на острове Врангеля изучены крайне слабо или совсем не изучены, но следует думать, что их преобладание выражено здесь столь же хорошо, как и на всем остальном протяжении подзоны арктических тундр.

Группы животных, большей частью относящиеся к названным выше трофическим комплексам, то есть являющиеся преимущественно сапрофагическими и микрорфитофагическими, нередко также достаточно разнообразны как по широте, так и по характеру пищевых связей, что оказывается тесно связанным с характером их распространения. Один из наиболее показательных в этом отношении примеров дают личинки типулоидных двукрылых — типулид и трихоцерид, питание которых

¹ В качестве синонима понятий «зоофаг» и «зоофагия» могут использоваться понятия «хищник» и «хищничество», в широком смысле обозначающие одно и то же — питание животными организмами. Однако на практике хищниками обычно называют животных, кормящихся видами того же или более высокого таксономического уровня (птицы, потребляющие других птиц или млекопитающих), тогда как тех, кто кормится относительно низшими животными принято называть зоофагами или более конкретно — энтомофагами.

в тундрах изучалось Черновым и Ланцовым (1987). Среди форм, представленных на о-ве Врангеля, комары-долгоножки *Tipula carinifrons* и *T. lionota* характеризуются наиболее широким распространением и наиболее тесными связями с широким кругом зональных биотопов — преимущественно сухих и умеренно увлажненных водораздельных пространств. Этим двум видам (речь идет о личинках!) свойственна политрофность — фитосапрофагия и сапрофитофагия, то есть потребление как живых растительных тканей, так и их отмерших остатков. Более специализированные *T. glaucocinerea* и *Prionocera lapponica* (фитофаги), а также *T. salicetorum* (хищник, потребляющий личинки хирономид) связаны с хорошо увлажненными биотопами и (или) водоемами и, соответственно, распространение их более ограничено. Наконец, микробофагийные и микофагийные *Trichocera borealis* распространены локально, в соответствии с характерным для арктических тундр распределением бактерий и микроскопических грибов, образующих локализованные скопления в местах концентрации органики животного происхождения.

Из других трофических групп особю хорошо представленными в арктических тундрах считаются хищные беспозвоночные, среди которых на острове Врангеля насчитывается около 30 видов пауков, 15 видов жужелиц, 12—15 видов стафилинов, 2 вида клопов-прибрежников, а также еще неизвестное количество видов хищных клещей.

Что же касается собственно фитофагов (трофически связанных с высшими растениями), то их комплекс в арктических тундрах, как правило, обеднен, как в количественном (по числу видов), так и в качественном отношении (по числу групп разной специализации). Среди фитофагов арктических тундр обычно единичны (если вообще есть) представители *анто-карпофагов*, специализированных на питании цветками и плодами растений, отсутствуют специализированные *ризофаги*, кормящиеся корневыми тканями (попутно их поедают личинки типулид), а также сосущие фитофаги², питающиеся соком зеленых тканей растений. Характерно также абсолютное преобладание политрофных форм, при крайней редкости или отсутствии узко специализированных видов, трофически связанных с одним видом или одной группой растений.

Однако комплекс фитофагов острова Врангеля обедненным можно назвать только с некоторой натяжкой, так как он существенно богаче большинства подобных комплексов других районов арктических тундр и по ряду черт сближается с типичнотундровым. Из островных насекомых к фитофагам относится не менее 50 видов бабочек, жуков-листоедов и долгоносиков, пилильщиков и др., что превышает число видов насекомых зоофагов (в целом, зоофаги преобладают над фитофагами только за счет пауков).

Большинство растительноядных насекомых острова относится к филлофагам — питающимся зелеными частями растений. Это жуки-листоеды, личинки бабочек и пилильщиков. Наряду с преобладающими грызущими формами среди филлофагов представлены и сосущие, нехарактерные для арктических тундр — тли *Aphididae*, клопы-слепняки, цикадки и даже листоблошки (*Aphalaridae*) и свинушки (*Delphacidae*). Фактически, из характерных для типичных тундр сосущих филлофагов на острове не обнаружены только червецы. Все названные сосущие филлофаги, за исключением, пожалуй, лишь цикадки *Hardya youngi*, встречаются очень локально, и общая численность их совсем невелика, но само их присутствие в подобном разнообразии говорит об отнюдь не случайном, а закономерном отличии о-ва Врангеля от прочих арктических тундр.

Из других нехарактерных для арктических тундр групп фитофагов на острове представлен комплекс анто-карпофагов (долгоносики *Mesotrachelus wrangelianum*, *Hypera ornata*, *Dorythomus rufulus*, листоед *Hydrothyrassa hannoverana*), а также преимущественно отсутствующие в других районах подзоны специализированные ризофаги (личинки долгоносиков *Lepyryrus canadensis* и *Sitona borealis*, щелкунов, пилильщиков). Богаче, чем в

² Сосущие фитофаги редки или отсутствуют в высоких широтах не из-за своего способа питания, а потому, что все они относятся к насекомым с неполным превращением, которые теряют здесь свои позиции по уже рассмотренным нами причинам.

других районах арктических тундр, представлены на острове нектарофаги — шмели, мухи-журчалки.

Далее, наряду с преобладанием политрофных фитофагов, к которым относятся наиболее обычные и многочисленные виды (листоеды *Chrysolina wollosowiczii* и *Ch. subsulcata*, большинство бабочек), на острове весьма разнообразны *олиготрофные* виды, связанные с одной определенной группой растений. Так, только на злаках питаются цикадки и свинушки, с полынями связаны степные по происхождению листоеды *Chrysolina arctica* и *Ch. brunnicornis*, на крестоцветных кормятся долгоносики *Ceuthorynchus barkalovii*, а листоед *Hydrothyrassa hannoverana* — только на лютиковых и на нарциссии. Наконец, с различными видами ив связаны питанием листоед *Chrysomela blaisdellii wrangeliana*, долгоносики *Dorythomus rufulus* и *Lepyryrus canadensis*, пилильщики *Potantia*, а с разными видами бобовых — целый ряд видов долгоносиков (два вида *Hypera*, *Coniocleonus astragalli*, *Sitona borealis*), тли семейства *Aphididae*. Кроме того, имеются и отдельные случаи *монофагии*, когда вид связан лишь с одним видом кормового растения. Таков на острове эндемичный долгоносик *Mesotrachelus wrangelianum*, питающийся исключительно на остролодочнике чукотском (*Oxytropis czucotica*).

Совокупности видов животных, трофически связанных с одним определенным кормовым объектом (животным или растением) или их группой, называют консортивной группировкой или *консорцией*. Как видим, на о-ве Врангеля существуют консортивные группировки фитофагов, связанные почти со всеми наиболее значимыми группами растений. Наиболее разнообразны из них консорции ив и бобовых, а само описанное выше разнообразие этих групп растений является предпосылкой разнообразия питающихся ими насекомых.

Консортивные связи часто являются результатом достаточно длительной сопряженной эволюции кормового растения и использующего его насекомого-фитофага, в результате чего они становятся определяющими для последнего. Примером этого могут служить особенности распространения связанных с бобовыми долгоносиков *Hypera*, которые встречаются везде, где произрастают их кормовые растения, невзирая на прочие условия (в том числе один из них найден и на острове Геральд, на высоте около 200 м). Д.И. Берман (1984) охарактеризовал подобное явление (вовсе не обязательное для других олиго- и монофагов) как «возникновение независимости от абиотических факторов в пределах экологической ниши кормового растения».

В общем, разнообразие трофических групп беспозвоночных животных, как по кормовой специализации, так и по ее степени, явно выходит за рамки типичности для арктических тундр, хотя и не достигает значений, свойственных более южным тундровым подзонам. Основной вклад в подобное разнообразие вносят фитофаги, что позволяет связать его с характерным для острова аномально высоким флористическим богатством.

Птицы. Птицы тундровой зоны, в том числе и подзоны арктических тундр, по своей трофической специализации также достаточно разнообразны. В качестве общих черт, присущих тундровой авифауне, можно назвать, пожалуй, лишь полное отсутствие чисто или преимущественно семенной, зерновой и плодовой форм, а также проявляющуюся буквально в каждой группе тенденцию к полифагии. Питанию тундровых птиц и их трофическим связям посвящено множество исследований, главные результаты которых были также обобщены Ю.И. Черновым (1967). Впоследствии появились и работы, содержащие некоторые принципиально новые сведения (Чернов, Хлебосолов, 1989 и др.).

То или иное своеобразие набора и соотношения трофических групп, свойственное наиболее высоким широтам, мы находим во всех господствующих в фауне арктических тундр, в том числе и на острове Врангеля, крупных таксонах птиц.

Из гусеобразных для рассматриваемой подзоны характерны зеленоядные гуси (филлофаги), представленные на острове белым гусем и черной казаркой, а из собственно водных видов в арктических тундрах обычны лишь животнойдные утки (на острове — гага и морянка), кормящиеся в море моллюсками и червями и (или) в тундровых во-

доемах, собирая со дна личинок комаров-звонцов (хириноmid). Подобная ситуация прямо связана с климатическими условиями высоких широт, где водоемы очень холодны и поздно оттаивают, вследствие чего водная растительность в них практически не развивается, а соответственно отсутствуют здесь и преимущественно растительные речные утки, достаточно обильные и разнообразные еще в южной половине тундровой зоны (на о-ве Врангеля речные утки представлены только одним крайне малочисленным здесь видом — шилохвостью, которая уже на другой стороне пролива становится вполне обычной и многочисленной).

Все гусеобразные арктических тундр в той или иной степени используют в качестве корма и комаров-долгоножек (*Tipulidae*). Для тундровых уток, таких как гага-гребенушка, личинки типулид играют важную роль в питании в весенний период, когда дно водоемов еще не оттаяло и их основной корм — личинки хирономид остаются недоступными. У преимущественно зеленоядных гусей, потребляющих в основном сочные прикорневые части стеблей осок и злаков (особенно *Arctophila*), имаго типулид активно поедаются только что вылупившимися птенцами.

По наблюдениям В.В. Баранюка, на колонии белых гусей имаго типулид являются не просто случайным дополнительным кормом для их птенцов. Период вылупления последних, как правило, совпадает с массовым летом имаго типулид, и птенцы в первые дни своей жизни питаются почти исключительно ими. Если же лет запаздывает или численность типулид низка из-за неблагоприятных погодных условий, то птенцы покидают колонию ослабленными, и выживаемость их существенно снижается.

Все кулики — преимущественные зоофаги, и питаются, главным образом, различными почвенными, дернинными и поверхностными беспозвоночными, хотя нередко, особенно в весеннее время, в их желудках встречаются и растительные остатки (в том числе и семена), что особо характерно для таких эварктических сухолюбивых форм как тулес, исландский песочник и других.

Большинство тундровых куликов мало специализированы в отношении кормовых объектов, потребляя очень широкий их набор и свободно переключаясь с одного корма на другой, в зависимости от его обилия и доступности, в том числе и обусловленными сезонными различиями. Пищевые спектры большинства видов существенно перекрываются, а проявляющиеся различия сопряжены в основном с разницей предпочитаемых биотопов и преобладающих способов кормления (Чернов, Хлебосолов, 1989; Андреева, Томкович, 1989 и др.).

Гидрофильные плавунчики собирают любые подходящие им по размерам животные корма с поверхности водоемов, куда множество беспозвоночных сносится ветром с берегов. В частности, они являются одними из немногих постоянных потребителей колембол, которые слишком мелки для большинства других видов. Кроме того, они добывают личинок хирономид, обитающих в слое донного грунта на мелководье и в мелких лужах, а также личинок гидрофильных типулид *Prionocera* в толще залитой водой дернины.

Влаголюбивые кулики (чернозобик, дутьш и другие) собирают корм в толще дернины и грунта, где в массе добывают личинок и куколок типулид и других беспозвоночных. Как показали последние исследования (Хлебосолов, 1983), существенную роль в их питании могут играть почвенные олигохеты (энхитреиды), которые ранее не фиксировались в желудках птиц в значительном обилии из-за крайне быстрой перевариваемости. Кроме того, большинство влаголюбивых куликов охотно склевывает самых разных беспозвоночных как с поверхности дернины, так и с растений.

Особо разнообразен набор кормовых объектов у сухолюбивых и мезофильных куликов (тулес, исландский песочник, хрустан, ржанки), собирающих корм на поверхности

и в самых верхних слоях дернины и грунта. Основу их рациона составляют личинки типулид, пауки, разнообразные жуки и клопы.

В качестве серьезных адаптаций к окружающей среде следует рассматривать сезонные и возрастные различия в питании куликов. Во-первых, после периода гнездования большинство куликов, населявших относительно сухие водораздельные пространства, перемещается в более увлажненные и прибрежные биотопы, соответственно переходя на преимущественное питание гигрофильными, околводными и водными беспозвоночными. Лишь единичным видам арктических тундр (бэрдов песочник, желтозобик) подобные перемещения не свойственны. Это имеет глубокий экологический смысл, так как ко второй половине лета активность беспозвоночных на водоразделах и в прочих подобных местообитаниях падает, животные уходят в глубь моховой дернины. В сырых же биотопах, болотах, заболоченных тундрах, а также в водоемах, которые гораздо позже оттаивают и прогреваются, на это время приходится самый «расцвет» жизни, что и используют кулики в своем жизненном цикле. Кроме того, в период массового вылета имаго типулид, также являющегося относительно фиксированным сезонным явлением, большинство куликов с самыми разными биотопическими и трофическими привязанностями в значительной степени переключаются на питание ими.

Любопытно, что у некоторых относительно сухолюбивых гипоарктических куликов (золотистая ржанка, таитянский кроншнеп) сезонная смена кормов выражена в переходе, во второй половине лета, на питание не гигро- и гидрофильными беспозвоночными, а преимущественно ягодами. По мнению Т.Р. Андреевой (1989), это способствует поддержанию их относительно постоянной численности, на фоне изменения обилия беспозвоночных, но ограничивает возможности их распространения на север. Все эти виды ограничены преимущественно южными тундрами и не заходят севернее границы распространения таких ягодников, как вороника (*Empetrum*) и арктоус (*Arctous*).

Было также установлено (Чернов, Хлебосолов, 1989), что питание птенцов куликов может существенно отличаться от рациона взрослых птиц. Так, оказалось, что основным кормом птенцов дутьша являются имаго комаров-звонцов — хирономид, мелководных для взрослых особей, предпочитающих более крупных типулид на разной стадии их развития. Для птенцов же личинки и куколки типулид имеют слишком низкую плотность и энергетические затраты на их поиски не покрывались бы подобной добычей. Хирономиды же образуют очень плотные концентрации, с падением плотности которых выводки перемещаются в другое место.

Среди населяющих тундровую зону воробьиных отсутствуют полностью семяноядные и зерноядные формы. Виды же чисто насекомоядные достаточно разнообразны и обильны в южных тундрах (дроздовые, лесные певуны в Америке) и могут быть достаточно обычными в тундрах типичных (коньки, трясогузки). В подзоне же арктических тундр они существенно сдают свои позиции, что хорошо проявляется на острове Врангеля, где все гнездящиеся и предположительно гнездящиеся чисто насекомоядные формы (каменка, белая и желтая трясогузки, таловка) крайне редки.

По мнению Ю.И. Чернова (1980 и др.), резкое сокращение разнообразия и обилия насекомоядных птиц в высокой Арктике, по сравнению с более южными широтами, связано отнюдь не с сокращением запасов беспозвоночных, которые обеспечивают существование разнообразных и многочисленных куликов. Дело здесь в том, что воробьиные способны добывать насекомых лишь с открытой поверхности и (или) в полете, а это крайне невыигрышно в условиях арктических тундр, где хорошая погода, при которой открыто живущие насекомые покидают свои укрытия, представляет сравнительную редкость.

Господствуют же в арктических тундрах смешанноядные воробьиные, потребляющие как семена, так и различных беспозвоночных. На острове Врангеля они представлены такими типичнейшими для всей тундровой зоны видами, как пуночка, лапландский

подорожник и несколько более семяноядная, по сравнению с ними, пепельная чечетка. В весеннее время они потребляют преимущественно растительную пищу (семена), а летом — как семена, так и беспозвоночных, легко переключаясь на наиболее доступные и обильные в тот или иной период корма. Период выкармливания птенцов у большинства воробьиных совпадает с периодом обилия имаго типулид, которые интенсивно ими используются, как и другими птицами.

Как видим, самые массовые виды птиц острова, из числа куликов и воробьиных, являются преимущественно или в значительной степени животнойными (главным образом насекомоядными). Выше, в разделе о популяциях миофагов, мы говорили о том, что их численность и пространственное распределение теснейшим образом связаны с обилием и распределением леммингов. Соответственно возникает вопрос о существовании подобных же связей между потребляющими беспозвоночных птицами и их кормовыми объектами. Для его выяснения в нескольких районах острова были проведены параллельные учеты куликов и воробьиных и разных групп беспозвоночных животных в разных местообитаниях (Стинцов, Хрулева, 1989). В результате оказалось, что обилие птиц распределяется в полном соответствии с их биотопическими предпочтениями, описанными выше, но при этом не коррелирует с распределением их потенциального корма. Нам не удалось выявить ни одной достоверной зависимости обилия какой-либо группы птиц от обилия какой-либо группы беспозвоночных. Установлены были лишь крайне слабые тенденции связи численности влаголюбивых куликов с численностью энхитреид (совпадают максимумы) и обилия сухолюбивых куликов с таковым жуков и пауков, которые местами (например, на поймах) серьезно нарушаются. Вместе с тем выявлено явное несоответствие между исключительно высокой плотностью беспозвоночных на поймах и бедностью их птичьего населения, резкие различия характеристик населения склонов северной и южной экспозиции, при полном сходстве количественных характеристик населения птиц.

Аналогичные данные были получены и в других районах тундровой зоны (Рябцев, 1993), что говорит об отсутствии жесткой зависимости пространственной организации населения птиц от пространственной неоднородности населения беспозвоночных животных. В качестве причины подобного явления может выступать характерная для тундр в целом и для арктических тундр в особенности специфика пространственной дифференциации группировок беспозвоночных, заключающейся прежде всего, в «перетасовке» одних и тех же элементов (Чернов, 1978 и др.). Качественные же изменения чаще всего заключаются в замещении одних видов достаточно близкими к ним формами, отличающимися биотопическими предпочтениями и (или) трофическими связями, но идентичными в качестве объектов питания для птиц (разные виды типулид, листоедов, пауков). То есть распределение кормовых ресурсов фоновых видов птиц может быть не столь неоднородным, как условия их кормления, передвижения и гнездования, в соответствии с которыми они и распределяются в тундровых ландшафтах.

Комплекс хищных птиц острова представляется несколько обедненным, по сравнению с другими тундровыми территориями, хотя и не сильно отличается от других районов подзоны арктических тундр. Двумя обычными видами представлены облигатные миофаги (белая сова, средний поморник), помимо которых изредка гнездится и болотная сова. В значительной степени миофагом является и длиннохвостый поморник. Отсутствует на острове зимняк, очень обычный в более южных подзонах и в некоторых районах арктических тундр. По мнению некоторых исследователей, зимняк более специализирован на питании не леммингами, а отсутствующими на острове полевками.

Крайне редки на острове птицы-орнитофаги, представленные лишь изредка и в очень небольшом числе (отдельные пары) гнездящимися кречетом и сапсаном. Их малочисленность, очевидно, связана с отсутствием на острове куропаток и мелких уток (морянки обильны только на обширных лагунах) — их излюбленной пищи в местах высокого обилия. Характерно, что во всех известных случаях эти соколы гнездились вблизи птичьих базаров, где активно охотились на чистиков. Малочисленность или отсутствие специализированных орнитофагов, охотящихся преимущественно на мелких птиц, очевидно, можно считать одной из характерных черт тундровой авифауны, связанной с относительно невысокой плотностью населения их потенциальных жертв.

В основном с птичьими базарами связаны и типичные для Арктики хищники-поли-

фаги — бургомистр и ворон, потребляющие чрезвычайно широкий круг кормов животного происхождения, включая падаль.

Подводя итог сказанному о разнообразии трофических связей птиц, следует отметить, что, при наличии у большинства из них довольно широких пищевых спектров и способности переключаться с одного корма на другой, для многих групп птиц существуют ключевые кормовые объекты, на которых базируется их питание и при малочисленности или отсутствии которых эти виды не способны к процветанию, несмотря на все свои способности по использованию максимального набора кормовых объектов. Так, реальную основу питания взрослых гусей составляют всего лишь несколько видов осок, пушиц и злаков. Водные виды теснейшим образом связаны с комарами-звонцами, «сухопутные» кулики и воробьиные — с типулидами, а хищники — с леммингами (рис. 150).

Совершенно особое место в питании птиц принадлежит типулидам, с которыми связан наибольший круг птиц, использующий их на всех стадиях развития, от яйца до имаго. Для куликов, воробьиных и других групп птиц типулиды играют роль, близкую к роли леммингов для миофагов, выгодно отличаясь при этом отсутствием столь же существенных колебаний численности.

К особенностям арктических типулид, обуславливающих их столь высокую трофическую значимость для тундровых птиц, относят их крупные размеры, высокую плотность, доступность, обусловленную малой летной активностью, заселение широкого спектра биотопов, а также высокие «гастрономические» качества — отсутствие деталей строения, осложняющих поедание (Ланцов, Чернов, 1987). В результате абсолютное большинство групп тундровых птиц в той или иной степени связаны с этой группой насекомых: плавунчики в течение всего лета поедают личинок и куколок гидрофильных *Prionocera*, которые весной являются их основным кормом; для влаголюбивых куликов типулиды — основной корм в течение всего гнездового периода (в первую очередь личинки и куколки); у сухолюбивых куликов их роль в питании существенно варьирует по сезонам, но они всегда присутствуют в рационе в период вылета имаго; для уток типулиды имеют исключительно важное значение в весенний период, пока недоступен их основной корм (донные личинки хирономид); чайки и поморники активно поедают имаго в период массового вылета, особенно в годы отсутствия или малой численности леммингов; воробьиные хотя и предпочитают более мелкие объекты, но потребляют имаго, а иногда и личинок, особенно в период выкармливания птенцов. Наконец, как мы упоминали, вполне возможно, что немаловажную роль имаго типулид играют и в питании птенцов гусей.

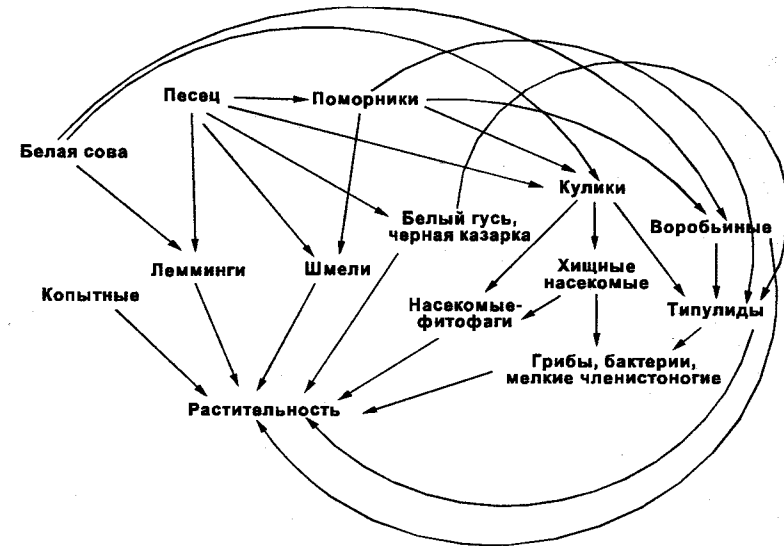


Рис. 150. Фрагмент трофической сети наземной экосистемы острова Врангеля, включающий основные блоки

В целом получается, что типулиды являются основным кормом для многих тундровых куликов, важным весенним кормом для плавунчиков и уток, существенным дополнительным и (или) замещающим кормом для ряда куликов, чаек и поморников, важным элементом питания птенцов гусей и воробьиных.

Как уже ясно, переключение на кормление имаго типулид в период их массового выплода представляет одну из типичнейших особенностей трофики многих тундровых птиц. При этом замечено, что переключение это тем интенсивнее, чем менее данный вид птиц специализирован в отношении энтомофагии (Ланцов, Чернов, 1987). Если для куликов и воробьиных имаго типулид в названный период составляют лишь существенную добавку к рациону, то, например, вилохвостая чайка, а также птенцы гусей нередко питаются в это время только ими.

Млекопитающие. Среди населяющих тундры млекопитающих более разнообразными оказываются хищники, что было принято рассматривать в качестве характерной особенности тундровой териофауны. Однако, как указывает Ю.И. Чернов (1980 и др.), на самом деле большинство представленных в тундрах хищных млекопитающих (волк, россомаха, горноста́й) арктическими не являются, все это вселенцы из более южных, преимущественно лесных областей. Единственный собственно арктический наземный хищник (не считая белого медведя, которого следует относить к морским видам) — песец. В качестве особенности островной териофауны, в рассматриваемом контексте, как раз и можно предьявить слабую представленность наземных хищников, не являющихся, собственно, арктическими видами (крайне малочисленна россомаха, иногда заходит волк и еще реже обыкновенная лисица). В то же время как раз среди фитофагов мы находим специализированные арктические формы, обладающие глубокими адаптациями к жизни в Арктике. Это прежде всего, конечно, лемминги, представленные на острове двумя видами, а также арктические копытные — северный олень и овцебык, интродуцированные на остров.

Достаточно интересен и еще во многом неясен вопрос о кормовой специализации тундровых зеленоядных фитофагов, в частности млекопитающих — грызунов и копытных, и круге их кормовых объектов. Достаточно хорошо известно, что зеленоядные птицы потребляют только цветковые растения, а мхи и лишайники, если и обнаруживаются у них в желудках, то в качестве лишь случайных примесей. Практически не используются мхи и лишайники и растительноядными беспозвоночными (Чернов, 1980): известен лишь один вид мухи, личинки которой развиваются на слоевищах печеночных мхов (там же). Что же касается млекопитающих, то широко известно поедание лишайников северным оленем, который может в течение длительного времени существовать, питаясь лишь ягелем — кустистыми лишайниками из рода *Cladonia*. В то же время оленя нельзя считать специализированным «лихенофагом», так как он прекрасно может обходиться и без лишайников, что и делает при изобилии и доступности иного корма. В желудках северных оленей обнаруживаются и остатки мхов, но какую ценность они для него представляют, и поедают ли олени их целенаправленно, так до конца и не ясно.

Достаточно много споров возникало по поводу использования мхов в качестве пищи леммингами. Многие исследователи (Дунаева, 1948; Шварц, 1963 и др.) полагали, что лемминги поедают мхи в достаточно большом количестве и что они им необходимы для нормальной жизни. В качестве доказательства значительного потребления этими грызунами мхов обычно упоминают обширные «плешины», на которых зверьки за зимний период полностью выстригают моховой покров. Ю.И. Чернов (1980) полагал, что «плешины» свидетельствуют как раз об обратном, поскольку огромная масса состриженных мхов остается неиспользованной и срезаются они «под корень», включая грубую и частично омертвевшую нижнюю часть. В случае же действительного использования мхов лемминги поедали бы лишь живые зеленые верхушки растений, которые также остаются в массе нетронутыми. Названный автор утверждает, что мхи выгрызаются леммингами в таком количестве по той причине, что подобным способом зверьки добиваются до корневищ злаков и осок, которыми и питаются в зимний период.

Однако проведенные на о-ве Врангеля исследования (Чернявский, Ткачев, 1982) показали, что мхи все-таки поедаются этими грызунами, но используют их только сибирские лемминги. В

летний период доля мхов в их рационе не очень существенна (не более 10—15% фитомассы), но в зимний период повышается до 50% всего съеденного корма и более. При этом обнаружилось также, что если в летнее время леммингов этого вида кормить одними мхами, то зверьки довольно быстро погибают от истощения.

Таким образом, и у мхов все-таки нашелся свой потребитель, причем из числа наиболее типичных и массовых видов. В целом же ситуация выглядит несколько парадоксально — в «царстве мхов и лишайников» практически никто их в пищу не употребляет. Как видим, травоядные млекопитающие несколько «нормализуют» ситуацию, имея в своем составе активных потребителей как лишайников, так и мхов.

В связи с растительноядными млекопитающими необходимо сказать и о различиях в кормовой специализации двух обитающих на острове видов леммингов, определяющих целый ряд их иных отношений, которые мы собираемся рассмотреть в последующих разделах. В ходе уже упоминавшихся исследований (Чернявский, Ткачев, 1982) было также установлено, что, несмотря на совместное обитание, рационы сибирского лемминга и лемминга Виноградова резко различны. Оба вида в небольшом количестве поедают одни и те же виды злаков и разнотравья, но основу питания сибирского лемминга составляют осоки (летом) и мхи (зимой), а лемминги Виноградова питаются преимущественно разными видами ив и дриад. При этом последние почти не едят осоку и тем более мхи, а первые никогда не употребляют кустарников и кустарничков.

Говоря о трофических связях тундровых животных, нельзя обойти вопрос о соотношении и относительной значимости в тундровых экосистемах зоо- и фитофагов. В свое время Ю.И. Черновым (1980) было отмечено, что в фауне высоких широт растет доля плотоядных в широком смысле (собственно хищников, энтомофагов, потребляющих различных беспозвоночных, паразитов) видов. Это, как и близкие наблюдения других исследователей, касающиеся отдельных групп, позволило говорить о преобладании среди тундровых животных зоофагов над фитофагами, что принималось за основную специфику трофической структуры животного населения Арктики.

Приведенное выше утверждение отчасти, для некоторых групп животных, абсолютно справедливо, но в целом, как указывает сам Ю.И. Чернов (1980 и др.), его следует принимать с очень большими оговорками. В пользу подобной осторожности, в частности, говорит простейший вывод о том, что при высоком разнообразии хищников не меньшим должно быть и разнообразие их жертв. Кроме того, для многих видов беспозвоночных их реальные трофические связи известны крайне слабо, или же их в принципе нельзя отнести ни к той, ни к другой группе. Поэтому сразу же отпадает вопрос об общих соотношениях зоо- и фитофагов в тундровых экосистемах, особенно в том, что касается соотношения их продуктивности, биомассы, для решения которого наука просто не располагает достаточным количеством данных.

Вместе с тем во многих группах животных, в составе которых есть как более или менее определенные плотоядные, так и растительноядные формы, прослеживается отчетливая тенденция к увеличению относительного разнообразия именно плотоядных форм к северу, достигающая максимальной выраженности в подзоне арктических тундр и полярных пустынях.

Обратившись к материалам по острову Врангеля, легко убедиться, что это хорошо выражено, например, в целом для класса птиц, а в частности в семействе утиных, представленном здесь преимущественно зоофагами. Среди воробьиных, на фоне преобладания смешанноядных видов, более хорошо представлены насекомоядные дроздовые и трясогузковые, нежели тяготеющие к семяноядности вьюрковые и овсянковые, что прослеживается и в других районах тундровой зоны. Среди жуков к хищным формам относится более половины найденных на острове видов, в том числе более 2/3 наиболее обычных и массовых. При этом значительная часть хищных насекомых и животоядных птиц (кулики, гаги и другие) представляют собой специфические арктические формы, имеющие глубокие адаптации к жизни в тундровых ландшафтах.

Вместе с тем, конечно же, неверным будет утверждение о том, что зоофаги более свойственны Арктике, чем фитофаги. Как мы видели, среди беспозвоночных арктических тундр острова, в трофических связях которых еще очень много неясного, фитофаги отнюдь не столь малочисленны. Самое же главное, что и среди фитофагов есть виды и целые группы, давно и глубоко адаптированные к арктическим условиям и представляющие собой типичнейшие компоненты населения рассматриваемой подзоны и тундровой зоны в целом. Таковы, например, гуси, лемминги и другие виды.

Вернувшись позже к затронутому нами вопросу, Ю.И. Чернов (1992) пришел к выводу, что описанная отчетливая тенденция является не столько собственной чертой арктической фауны, сколько проявлением единой глобальной закономерности — снижения разнообразия, видового богатства, числа таксонов, адаптивных групп и форм специализации фитофагов от тропиков к полюсам. Это и приводит к тому, что относительное разнообразие плотоядных форм в фауне высоких широт увеличивается и во многих группах превышает показатели разнообразия фитофагов.

В связи с этим Ю.И. Чернов (1992) отмечает еще одну существенную особенность состава тундровой биоты, связанную с неравномерностью снижения разнообразия разных групп организмов. В южных биомах, в том числе и в бореальных лесах, число видов растительноядных животных значительно превышает флористическое богатство. В тундрах же число видов сосудистых растений имеет обычно тот же порядок или превышает число видов типичных фитофагов (без сапрофитов). Особо сильна подобная диспропорция в арктических тундрах, где число видов фитофагов всегда ниже числа видов сосудистых растений, причем в зональных сообществах флористическое богатство может быть в несколько раз выше видового богатства фитофагов. Это обстоятельство, по мнению того же автора, не могло не повлиять на характер адаптаций и взаимоотношений в системе растения — животные.

Более важная, в плане адаптаций к арктическим условиям, специфика трофических связей арктической фауны проявляется не в характере преобладающей пищевой специализации, а в ее степени. На представленном выше материале мы могли убедиться, что практически все рассмотренные нами группы представленных в арктических тундрах животных демонстрируют в той или иной степени выраженную тенденцию к политрофности (рис. 150). При этом особо свойственна она типично арктическим видам, наиболее широко распространенным и наиболее обильным в рассматриваемых ландшафтах. Так, политрофными являются наиболее многочисленными виды типулид, смешанным питанием характеризуются типичные арктические виды воробьиных. Большинство наиболее типичных для острова зоофагов и фитофагов, как среди беспозвоночных, так и среди птиц, используют очень широкий круг кормовых объектов (самые массовые виды листоедов и бабочек, эвартктические мезофильные кулики). Даже столь характерные фитофаги как гуси оказываются отнюдь не чисто зеленоядными. Следует упомянуть также и шмелей, из которых *Bombus glacialis* использует в качестве кормовых не менее 70 видов растений.

Следствием политрофности является столь ценная в очень изменчивых условиях высокой Арктики способность многих арктических видов с легкостью переключаться на наиболее доступные и обильные в то или иное время корма, что мы и видели на примере куликов, поморников, вилхвостой чайки и других видов. Нередко также бывает, что истинная политрофность остается долгое время невыясненной, так как если определенный излюбленный корм в течение долгого времени находится в избытке, то потребляющий его вид вполне может производить впечатление узко специализированного или ограниченного определенным кругом кормов.

Вот эти-то свойства — политрофность и следующие из нее способности к переключению на наиболее «удобные» корма, и представляют собой еще одну важнейшую адаптацию общего характера (свойственную многим группам), направленную на выживание и процветание в условиях характеризующейся крайне интенсивной как межгодовой, так и внутрисезонной изменчивостью трофической ситуации.

На острове Врангеля эти свойства присущи всем наиболее обычным и массовым видам. Виды же, относительно специализированные, как правило, существенно более ограничены как в численности, так и в своем распространении.

Вместе с тем для острова Врангеля характерно не свойственное другим районам арктических тундр разнообразие трофических групп, а также относительное обилие более

или менее специализированных форм, некоторые из которых входят в число достаточно обычных на острове видов. Это особенно хорошо выражено среди насекомых острова, но проявляется также и у птиц (наличие энтомофагов, растительноядных речных уток). Как и во многих других случаях, подобные особенности ставят остров особняком, сближая его с более южными районами тундровой зоны.

Ключевые кормовые объекты, консорции позвоночных и концентрации хищников

Наряду с такими особенностями трофических отношений в Арктике, как повсеместное проявление тенденции к политрофности и способности к переключению на наиболее обильные и доступные корма, нельзя, конечно, не обратить внимание и на то, что, при всей лабильности (гибкости) этих связей, существуют объекты, имеющие исключительное значение в качестве кормовых ресурсов для целых групп видов животных. В отсутствие или при экстремально низкой численности подобных объектов, которые могут быть названы ключевыми, не спасает никакая политрофность и никакая лабильность пищевых связей, так они составляют основу питания, если и не всегда, то на протяжении определенных периодов жизненного цикла их потребителей.

В наземных экосистемах такими ключевыми объектами прежде всего являются лемминги и типулиды, с которыми теснейшим образом связаны многие виды позвоночных, образуя тем самым консортивные группировки, подобные образующимся у насекомых в связи с определенными группами кормовых растений (рис. 151). Так, членами консорции типулид являются почти все птицы острова Врангеля (см. предыдущий раздел). Интересна консортивная группировка леммингов, к которой, помимо облигатных миофагов и близких к ним видов (белые и болотные совы, средний и длиннохвостый поморники, песец), следует также отнести короткохвостого поморника, бургомистра, ворона, а также северного оленя (охотно поедающего леммингов в годы их высокого обилия), редкую на острове росомуху, эпизодически появляющихся волка и лисицу.

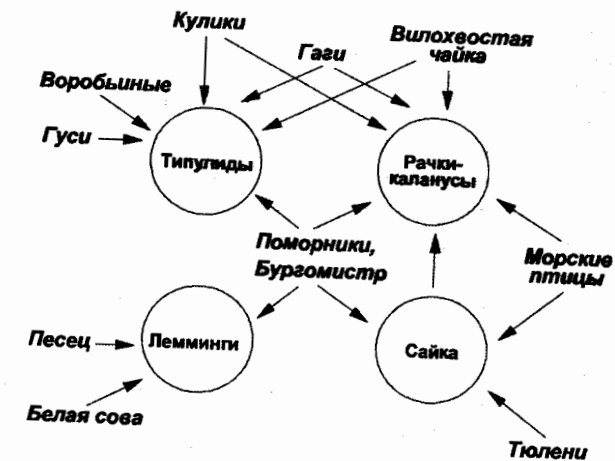


Рис. 151. Консортивные связи основных групп животных о-ва Врангеля и его прибрежной акватории с наиболее важными кормовыми объектами — консортами (в кружках). Помимо чисто наземных и чисто морских, отчетливо выделяется комплекс видов, участвующих как в наземных, так и в морских консорциях, обеспечивая тесные связи морских и наземных экосистем

Аналогичную ситуацию, то есть формирование консорциев позвоночных в связи с ключевыми кормовыми объектами, мы находим и в морских экосистемах. В роли как бы аналога наземных типулид здесь выступают рачки *Calanus* и некоторые другие, а роль лемминга выполняет полярная тресочка — сайка. Рачки являются основой питания или существенной добавкой к нему для многих постоянно или в определенные периоды кормящихся в море птиц, как гнездящихся на острове (моевка, вилохвостая чайка), так и кочующих у его берегов (например, розовая чайка), и, конечно же, для пелагических видов рыб, в том числе для сайки. Консорция же сайки, помимо колониальных морских птиц (кайры, чистики), включает также и млекопитающих — тюленей. Весьма характерно, что целый ряд видов птиц (поморники, бургомистр, серебристая чайка) одновременно являются участниками как наземных, так и морских консортивных группировок, связанных с ключевыми кормовыми объектами, особо наглядно демонстрируя политрофность и способность переключаться на принципиально разные виды корма.

Названные выше ключевые кормовые объекты распределены в пространстве относительно равномерно, что, в частности, и предопределяет их важнейшее значение для многих широко распространенных массовых видов. Наряду с этим, видам, являющимся объектами питания для того или иного хищника, нередко бывает свойственно весьма неравномерное распределение, что в первую очередь относится к видам колониальным, а также образующим крупные скопления в определенных местах, в тот или иной определенный период.

В местах подобных концентраций, являющихся как бы «кормушками» для определенных хищников, как правило, наблюдается и концентрация последних, демонстрирующих различную тесноту связи с тем или иным объектом и разную степень приспособленности к его использованию. Подобные системы, сильно различающиеся по регулярности и длительности существования, составу участвующих видов, тесноте связей хищника с жертвой и другим параметрам, в Арктике обычно связаны со скоплениями преимущественно морских видов, в период их относительно кратковременного использования суши («птичьи базары», лежбища ластоногих и других). На о-ве Врангеля, как и в некоторых других районах, к ним также добавляются колонии гусей и их послегнездовые скопления в районах линьки.

Примером наиболее устойчивой связи подобного характера, на островах Врангеля и Геральда, может служить связь гнездящихся крупных всеядных чаек бургомистров с колониями морских птиц. Гнездятся бургомистры отнюдь не только на «птичьих базарах». В южных, преимущественно материковых районах тундр их колонии можно встретить на тундровых озерах и реках, довольно далеко от морского побережья. В более же высоких широтах они оказываются значительно связанными с последним, где находят условия для кормления более благоприятные. На острове Врангеля существуют довольно постоянные, преимущественно небольшие, по несколько гнезд, колонии этого вида на песчано-галечных косах и барах крупных лагун. А также, как минимум, одна довольно крупная колония подобного типа (на м. Ушакова), в которой насчитывается до 100 и более пар. Кроме того, известно одно (!) гнездо, в котором по-видимому, одна и та же пара чаек размножалась в течение 5—6 лет, расположенное почти в центре острова, в 40 км от ближайшего побережья. Тем не менее абсолютно большая часть размножающихся птиц этого вида придерживается «птичьих базаров», где основой их питания являются яйца и птенцы морских птиц, а также их трупы, а иногда и сами взрослые птицы, ослабленные или потерявшие способность к полету.

Репродуктивный цикл бургомистров идеально «подогнан» к таковому морских птиц. Начало гнездования приходится у них на тот период, когда морские птицы только начи-

нают появляться на скалах, иногда исчезая на кормежку на несколько дней и возвращаясь вновь. В это время бургомистры «пробавляются» тем, что им удается добыть в море, трупами морских птиц, а также насекомыми и леммингами, добываемыми в тундре, в окрестностях колонии. Зато ко времени вылупления птенцов бургомистров большинство кайр и моевок уже имеют кладки, и птенцы оказываются обеспеченными пищей (сначала яйцами, а потом и птенцами) на весь период своего взросления.

Результатом тесной связи бургомистров, в период выкармливания птенцов в колониальных поселениях морских птиц, численность их гнезд, как правило, возрастает с увеличением размера колоний кайр и (или) моевок. Однако обилие открыто гнездящихся морских птиц не единственный фактор, определяющий условия кормодобывания. Как моевки, так и кайры достаточно активно защищают свои гнезда, кладки и выводки, поэтому для бургомистра весьма непросто добыть что-нибудь в центре плотной гнездовой группировки этих птиц, и они предпочитают «охотиться» по периферии крупных плотных гнездовых скоплений или же среди мелких разобренных групп гнездящихся кайр и моевок. При одинаковой численности гнездящихся морских птиц, более оптимальны для бургомистров те участки берегов, для которых характерны не сплошные, а пятнистые поселения кайр и моевок, в которых больше протяженность периферийных зон. На таких участках наблюдаются наибольшие скопления самих бургомистров, и для их окрестностей характерны максимальные плотности их гнезд.

Тесная связь с «птичьими базарами» характерна не только для бургомистра. Они также являются основным источником пищи для редко гнездящихся на островах ворона и соколов (кречета и сапсана). Ворон ведет себя в колониях морских птиц подобно бургомистру, «собирая» яйца и птенцов кайр и моевок, и все его известные гнезда располагаются непосредственно на «птичьих базарах». К районам крупнейших колоний морских птиц относится и абсолютное большинство встреч кречетов, которых здесь нередко можно видеть охотящимися на чистиков. Единственное известное гнездо этого вида на о-ве Врангеля также располагалось вблизи «птичьего базара». По-видимому, кречеты гнездятся на островах достаточно регулярно, но располагают гнезда не прямо в колониях морских птиц, как бургомистр и ворон, а в стороне, на расстоянии до 10 км, что затрудняет их обнаружение. Очевидно, что как ворон, так и кречет не способны к успешному гнездованию на островах без такого источника пищи, каковым являются «птичьи базары». Во всяком случае за весь период существования заповедника не было ни одного наблюдения гнездящихся или предположительно гнездящихся птиц этих видов вдали от колоний морских птиц.

Кроме птиц, регулярно охотятся на «птичьих базарах» и песцы, достаточно ловко перемещающиеся по не слишком отвесным скальным поверхностям. В целом для островной популяции песца морские птицы не являются, конечно, основным источником пищи, но отдельные песцовые семьи как бы специализируются именно на «птичьих базарах». Вблизи каждой крупной колонии кайр и моевок на острове Врангеля располагается песцовая нора, на которой, даже в годы обилия леммингов, обнаруживаются преимущественно останки морских птиц, скорлупа их яиц. Несомненно, что подобная относительная специализация обеспечивает более стабильные кормовые условия — возможность переключения с одного вида корма (морские птицы) на другой (лемминги), в зависимости от их обилия.

Другой вид регулярной, то есть достаточно предсказуемой, концентрации потенциальной пищи представляют собой колонии белого гуся. В данном случае нет таких хищников, которые были бы столь тесно связаны с ними, как бургомистры с «птичьими базарами». Наиболее регулярными «потребителями» являются песцы, для которых это серьезное подспорье, особенно в годы невысокой численности леммингов. Как и на «птичьих базарах», на основной колонии белого гуся есть «свои» резидентные песцы, норы которых расположены тут же и которые в основном и пользуются «благами» гусяиной колонии.

Наличие на гнездовые белых гусей резидентных территориальных пар песцов имеет и свои положительные стороны. Нанося определенный урон белым гусям, они препятствуют проникновению туда не размножающихся одиночных зверей, обилие которых могло бы привести к существенному увеличению общего пресса хищничества на колонию. То есть здесь создается обстановка

классического рэкета. Взяв определенную дань, песцы-резиденты предохраняют колонию от более существенного ущерба из-за деятельности мигрантов-«гастролеров».

Кладки белых гусей и сами гуси не являются, конечно, основным кормом песцов, в том числе и обитающих прямо в колонии или в непосредственной близости от нее, но временами могут иметь весьма существенное значение. Во всяком случае в годы низкой численности леммингов, если песцы где и размножаются, то это в первую очередь в районе гусиных колоний. Неспроста и плотность расположения нор в этих районах заметно выше, чем там, где гуси в заметном обилии не гнездятся.

С окончанием периода гнездования гусей они не лишаются своей роли «концентрированного запаса корма». Меняется лишь место действия — на смену районам гнездования приходят районы линьки, главным образом Тундра Академии. Ежегодные концентрации на этой равнине линных гусей, являющихся относительно стабильным источником корма, очевидно, обусловили необычно высокую для равнин плотность песцовых нор, располагающихся преимущественно по бровкам речных долин и прочим подобным местам. Особо выделяется район нижнего течения р. Тундровой, по долине которой все гнездившиеся гуси следуют с выводками, с основной колонии в районы линьки. Концентрация жилых нор песцов в этом районе в некоторые годы не имеет себе равных.

Помимо песцов колонии белых гусей и их концентрации в районах линьки привлекают и других хищников. Наиболее обычными «спутниками» являются поморники и бургомистры, которые самостоятельно добывают гусиные яйца или же пользуются остатками трапез песцов и их запасами. Бургомистры, кроме того, самостоятельно добывают и птенцов белых гусей. В целом обилие подбных второстепенных «пользователей» вблизи колонии и линных стай невелико, но их крупные концентрации формируются в непродолжительный срок миграций выводков белых гусей с колонии в места линьки, когда они наиболее уязвимы. Помимо этого крупные скопления «потребителей» на колонии образуются в годы неудачного гнездования. Особенно показателен в этом плане был 1983 г., когда в результате крайне затяжной весны с многочисленными пургами и снегопадами, территория колонии изобилвала бросовыми яйцами³ и брошенными кладками, что привлекло десятки песцов и бургомистров, сотни поморников, а также иные виды, для которых потребление гусиных яиц никак нельзя считать характерным (например, вилохвостая чайка).

Стоит также упомянуть, что именно на основном гнездовье белых гусей и в его окрестностях наиболее часто видят россомаху или ее следы. Фактически к данному району приурочены все летние встречи этого вида на острове. То есть для россомахи, которая также разоряет гусиные гнезда, колония белых гусей, очевидно, тоже имеет существенное значение в качестве источника пищи, и если россомаха все же размножается на острове, то нахождение ее логова наиболее вероятно именно в районе колонии.

К рассматриваемому типу отношений относится и крайне интересная, в известной мере уникальная, система моржи-белые медведи, возникающая в районах береговых лежбищ моржей, в период их существования. Как мы уже говорили, береговые лежбища моржей формируются на острове только в годы «открытого моря», когда плавучие льды уходят далеко на север. В подобные годы белые медведи, оказавшиеся к этому времени на острове, испытывают особые трудности в добыче корма, поскольку отсутствует возможность охоты на нерпу во льдах. В результате белые медведи скапливаются у способных обеспечить их пищей лежбищ моржей, где образуют концентрации до нескольких десятков, а иногда и более сотни особей, среди которых представлены как самцы разных возрастов и самки с разновозрастными выводками, так и беременные самки, прибывшие на остров для устройства родовой берлоги.

На лежбища медведей в первую очередь привлекает наличие здесь трупов моржей, гибнущих в большем или меньшем количестве из-за давки, возникающей при внезапном

³ При невозможности гнездования, например, из-за отсутствия свободных от снега участков, гусыни подкладывают свои яйца в чужие гнезда или же просто откладывают их на землю, где они и становятся добычей песцов, бургомистров и других.

сходе лежбища в море. Однако, помимо кормления на трупах, белые медведи достаточно активно охотятся на живых моржей, что уж совсем мало характерно для этого зверя, для которого моржи отнюдь не входят в типичный рацион питания. Конечно, взрослый морж, даже находясь на суше, как правило, не по плечу и самому крупному на Земле хищнику — белому медведю. Тем не менее медведи регулярно добывают молодых, относительно мелких и беззащитных животных, преимущественно сеголеток и двухлеток, хотя нападают и на взрослых животных, заставляя их уходить в воду. Вполне возможно, что охотничья активность медведей на лежбищах имеет целью не столько добыть взрослого моржа или моржонка, сколько вызвать среди моржей панику и заставить их покинуть лежбище, в результате чего на берегу всегда остаются свежие трупы и медведи оказываются обеспеченными пищей на достаточно длительный срок (по наблюдениям сотрудников заповедника, при внезапном сходе лежбища численностью порядка 20 тысяч особей на берегу остается до 50 и более трупов).

В 80-е годы, в связи с изобилием льдов в прибрежной акватории острова, береговые лежбища моржей, как правило, не формировались или же существовали крайне непродолжительные сроки. Впервые (более ранние документированные случаи неизвестны) данная система проявила себя в 1990 г. и с тех пор почти ежегодно формировалась в осеннее время до конца десятилетия. Изучавший ее на протяжении всех этих лет А.А. Кочнев полагает, что в течение нескольких лет регулярного формирования береговых лежбищ моржей и концентраций белых медведей в поведении последних произошли заметные изменения. В первый год была очевидна новизна ситуации для самих медведей, которые вполне вероятно на протяжении своей жизни с подобным не сталкивались и не имели достаточного опыта по «использованию» подобного рода «пищевых запасов». Звери пытались различным образом охотиться на взрослых моржей, и большинство их попыток оказывалось безрезультатными. Однако со временем успешность их действий существенно повысилась за счет избирательной охоты на сеголеток и годовалых животных, которые им оказались вполне «по зубам». Далее, белые медведи «усвоили», что после панического схода моржей в воду, на берегу всегда остаются трупы и умирающие животные, и как считает А.А. Кочнев, постепенно научились целенаправленно разгонять лежбища, что оказалось более эффективным путем добычи пищи.

Отмечена и постепенная перестройка социального поведения кормящихся у моржовых лежбищ медведей. Эти преимущественно одиночные звери имеют на лежбище многочисленные контакты с себе подобными, в их концентрациях устанавливаются разнообразная связь между индивидами и их группами. Так, «разгоном» моржей занимаются не все, а лишь отдельные звери, после чего весь их «коллектив» «пирует» на трупах.

В результате медведи могут наносить существенный урон стадам моржей. Специальными исследованиями установлено, что преобладающей причиной гибели моржей из-за давки является не удушение, а различные повреждения внутренних органов. Это означает, что общая смертность не ограничивается животными, оставшимися на берегу; значительное их число, получив серьезные повреждения, гибнет уже в воде. Помимо этого, присутствие на лежбище большого числа медведей, кормящихся на трупах, в том числе и прошлогодних, может препятствовать выходу моржей на сушу, заставляя их держаться в прибойной полосе или уходить в другой район. Подобное явление, подтвержденное конкретными наблюдениями, может быть основной причиной наблюдаемых, как межгодовых, так и внутрисезонных перемещений основных концентраций моржей между двумя главными районами — из района м. Блоссом в район косы Сомнительной и обратно.

Разумеется, белые медведи не единственные, кто в осеннее время кормится на моржовых лежбищах. При наличии трупов моржей, здесь формируются крупные (по несколько сотен птиц) концентрации бургомистров, держится немало песцов. К ним может присоединяться до нескольких десятков белых чаек и воронов, которые, как и бургомистры, используют не только собственно моржатины, но и моржовые и медвежьи экскременты. Самое же интересное, что на лежбищах регулярно удается видеть даже кормящихся на моржовых трупах белых сов (!), которые в осеннее время у м. Блоссом образуют крупные предлетные концентрации (до двух сотен птиц). В подобных многовидовых скоплениях белые медведи выступают в роли «благодетелей» по отношению к

остальным видам, разрывая прочную шкуру на моржовых трупах, которая более никому не «по зубам», позволяя им добраться до мяса и внутренностей.

В отличие от рассмотренных случаев с «птичьими базарами» и колониями белых гусей, моржовые лежбища обеспечивают связанные с ними виды пищей не только в период своего существования. Остающиеся здесь трупы и их останки используются названными выше видами и после ухода моржей, а также в последующие годы.

Помимо описанных более или менее регулярно возникающих и определенных во времени концентраций видов у источников пищи можно наблюдать и более кратковременные скопления. Так, в осеннее время, при заходе в лагуны крупных косяков полярной трески — сайки, здесь резко повышается численность бургомистров и моевок, а также тюленей — кольчатых нерп и лахтак. При отсутствии сплоченных льдов к ним нередко присоединяются стада белух (которые, однако, избегают заходить в мелководные лагуны, «подкарауливая» рыбу у их устьев и протоков), а если это происходит, когда лагуны уже преимущественно покрыты льдом, то здесь же наблюдаются и скопления белых чаек. Другой причиной образования многовидовых скоплений, подобных формирующимся на лежбищах моржей, могут быть выброшенные на берег трупы китов, что иногда случается на мелководном северном побережье. Поздней осенью 1985 г. у трупа серого кита на берегу лагуны Песцовой было отмечено около 80 белых медведей. Подобные концентрации медведей у трупов китов достаточно регулярно отмечаются и на северном побережье Чукотки.

И в заключение стоит упомянуть еще об одном виде трофически обусловленных концентраций организмов. Все, кто когда-либо посещал районы с более или менее широким распространением в теплое время года снежников, наверняка обращал внимание, что многие кулики, да и воробьиные, предпочитают кормиться по их кромке, образуя своего рода многовидовые скопления в узкой полосе, хорошо увлажненной талыми водами. Дело здесь, очевидно, не только в повышенном увлажнении, с которым в арктических тундрах обычно связана повышенная продуктивность, но и в уже упоминавшихся нами свойствах талой воды, способствующей особо активному развитию микрофлоры и микрофауны, а соответственно, и разнообразных питающихся ею мезоформ, образующих здесь повышенные концентрации, которые и являются причиной скопления кормящихся птиц. По причинам образования подобные скопления оказываются таким образом сходными с «концентрациями жизни» у кромок льдов, также в значительной степени обусловленными поступлением талой, частично структурированной воды.

Хищники и жертвы

Система «хищник-жертва» в самых разных ее проявлениях, в силу своего основополагающего для существования экосистем характера, является популярнейшим объектом экологических исследований, что вполне адекватно роли взаимодействий данного типа в природе. Сразу же подчеркнем, что в данном разделе под хищничеством, как это принято в экологической теории, мы понимаем все случаи поедания одними организмами других, независимо от того, являются ли они растениями или животными. В таком понимании в роли хищников выступают и растительноядные животные, по отношению к их кормовым растениям, и насекомоядные растения, по отношению к насекомым, хотя и сами они могут быть жертвами для представителей других видов. Неоднозначность отношений типа «хищник-жертва» (как и паразитизма) определяется тем, что деятельность хищника вроде бы направлена на снижение численности жертвы, в то время как он отнюдь не заинтересован в ее существенном снижении и тем более в полном истреблении жертвы. Особый интерес вызывает функционирование данной системы в условиях экстремальной среды, где многим видам, выступающим как в роли жертв, так и в роли хищников, свойственны существенные межгодовые и внутрисезонные изменения обилия.

Типичнейшим для Арктики воплощением системы «хищник-жертва» являются взаимоотношения леммингов и хищников-миофагов, ставшие почти традиционной моделью

для изучения подобных отношений в условиях значительных флуктуаций численности обоих компонентов. Частично эти отношения уже были нами рассмотрены, когда мы говорили о популяциях миофагов, выяснив, что их численность и успех размножения прямо следуют за обилием леммингов и что связь эта тем более сильна, чем более хищник специализирован в отношении именно леммингов. Теперь зададимся другим вопросом — какое влияние сами миофаги оказывают на состояние популяций леммингов?

Как мы уже упоминали, несмотря на длительное изучение роли хищников-миофагов в динамике лемминговых популяций, среди исследователей нет никакого единства во мнении, причем точки зрения колеблются от принятия хищничества в качестве основного фактора, определяющего лемминговые циклы до полного отрицания какой-либо роли миофагов в динамике их численности. Большинство произведенных на эту тему исследований, однако, по мнению Ф.Б. Чернявского (1982), грешит одним общим недостатком — отсутствием надежных количественных данных о численности леммингов в природе.

В 70-х и 80-х годах на острове Врангеля проводились детальнейшие исследования экологии, динамики численности и биоценологических связей обоих видов леммингов. Особое внимание было уделено и исследованиям роли хищников-миофагов, результаты которых опубликованы в многочисленных работах (Чернявский, Дорогой, 1981; Чернявский, Ткачев, 1982; Дорогой, 1987 и др.). Что особо важно, авторы исследований рассматривали и сопоставляли воздействие миофагов на популяции леммингов в разные стадии их популяционного цикла. На основании анализа всех полученных данных ими были сделаны следующие выводы.

Выяснилось, что в годы особо высокой численности леммингов (как в 1981 г.) «совместными усилиями» всем хищникам-миофагам удалось изъять всего около 6% популяции сибирского и чуть более 10% популяции копытного лемминга, что, по мнению названных авторов, представляет весьма незначительную величину, которая никоим образом не могла повлиять на уровень численности этих популяций в целом (что и подтвердилось высокой численностью леммингов в следующем 1982 году). В годы средней численности зверьков, приходящиеся на стадию роста популяций, урон, наносимый им миофагами, еще менее значителен: изымается всего лишь 0,8—1,5% численности сибирского лемминга и 0,8—6,5% — копытного. Причиной этого служит гораздо более низкая, по сравнению с «пиковыми» годами, численность самих миофагов, особенно средних поморников. Наконец, когда популяции леммингов находятся в стадии депрессии и численность крайне низка, миофаги оказывают на них минимальное воздействие, так как численность их самих предельно низка, некоторые из них (средний поморник) вообще отсутствуют на протяжении почти всего бесснежного периода, и практически никто из них не размножается. Таким образом, оказывается, что максимальное изъятие зверьков пернатыми хищниками и песцом приходится на годы их максимальной численности, когда плотность миофагов также максимально высока, и все они активно размножаются. Но и оно достаточно мало существенно для общего уровня численности лемминговых популяций и вряд ли может рассматриваться в качестве фактора, определяющего резкие спады численности зверьков после пика.

На подобной картине функционирования системы лемминги-миофаги настаивают Ф.Б. Чернявский и И.В. Дорогой, категорически отвергая возможную роль миофагов в регуляции лемминговых циклов. В принципе об этом в свое время говорил и Дэвид Лэк, отмечавший, что хищники вряд ли могут быть основной причиной рассматриваемых циклов, поскольку во время пика их слишком мало, для оказания серьезного воздействия (численность миофагов млекопитающих существенно вырастает на следующий год, когда численность грызунов уже снизилась). К этому, однако, следует сделать некоторые оговорки.

1,7 раза больше, чем у той же осоки на контрольной площадке, огражденной от воздействия леммингов в предшествующий год. К следующему же году, под гораздо меньшим воздействием леммингов, растительная масса осоки блестящей снизилась на 20%.

Таким образом, интенсивное повреждение растений грызунами приводит к увеличению их первичной продукции на следующий год, чем компенсируются понесенные растительностью потери. Механизмы восстановительных процессов поврежденных растений до конца не ясны. Их связывают с поеданием грызунами, прежде всего, генеративных почек, что, как известно, стимулирует вегетативный рост, либо с тем, что, обкусывая растения, грызуны предотвращают засорение многолетников сухими побегами, что ускоряет рост, либо же с тем, что многочисленные «огрызки» побегов, остающиеся после трапезы леммингов, улучшают теплоизоляцию почек, повышая их выживаемость в зимний период. Какой бы ни был конкретный механизм подобного восстановления, ясно, что данной системе («осока-лемминги») присущ определенный гомеостаз, и лемминги, очевидно, не рискуют полностью подорвать свою кормовую базу, благодаря ее высоким восстановительным способностям и тому, что особо высокое обилие леммингов наблюдается отнюдь не каждый год.

Помимо рассмотренных вариантов системы «хищник-жертва», характеризующих отношения грызунов и миофагов и растительного покрова и фитофагов, в тундрах особая роль принадлежит трофическим взаимосвязям птиц и насекомых. Однако в настоящее время мы не можем дать никакого ответа на вопрос о том, оказывает ли хоть сколь-нибудь серьезное и значимое влияние на популяции беспозвоночных хищническая деятельность насекомоядных птиц. Для куликов, например, особенно для их птенцов, часто имеет значение не просто наличие корма и его общее обилие, а определенная его концентрация (плотность кормовых объектов в местах кормления), причем требуемый уровень плотности зависит от размера объекта, так как редкие и мелкие объекты не компенсируют энергетических затрат птенцов на их поиск (Чернов, Хлебосолов, 1989). Мы также уже упоминали, что кормящиеся кулики способны существенно снизить плотность некоторых кормовых объектов, что бесспорно имеет значение для них самих и их «коллег». Насколько же при этом страдают и страдают ли вообще популяции насекомых, неизвестно, хотя сам собой и напрашивается ответ, что если какое-либо заметное воздействие и имеет место, то, скорее всего, оно минимально и не отражается на состоянии кормовой базы насекомоядных птиц в целом.

Все сказанное выше относится к системам, включающим хищника и его основную (предпочитаемую) жертву. Вместе с тем мы уже знаем, что многие хищники имеют дополнительные и замещающие корма, то есть дополнительные и замещающие жертвы, для которых воздействие хищничества также может быть достаточно значимым.

На острове Врангеля характерным дополнительным летним пищевым ресурсом песца являются белые гуси, которые в той или иной степени используются песцом всегда, вне зависимости от обилия его основного корма — леммингов. В любой сезон песцами уничтожается от 40 до 80% всей продукции (яиц и птенцов) основной колонии белого гуся на острове, однако полное ее истребление представляет собой исключение и за весь почти тридцатилетний ряд наблюдений отмечено лишь однажды (Сыроечковский и др., 1996).

В период гнездования белых гусей песцы потребляют почти исключительно их яйца, единственным крупным источником которых является колония в верховьях р. Тундровой. Это самый излюбленный корм песцов, и они стараются добывать их в любой ситуации, даже в условиях очень высокой численности леммингов. Страдают от песцов преимущественно гнезда, расположенные в разреженных частях колонии, где плотности

гусей не хватает для их эффективной защиты (см. очерк о колониях). Соответственно и любые факторы, приводящие к разреживанию колонии (позднее снеготаяние, летние снегопады и пурги), приводят к увеличению урона от песцов. С увеличением же обилия леммингов колония страдает от песцов меньше, но дело тут вовсе не в том, что песцы предпочитают леммингов. В годы высокой численности грызунов песцы активно размножаются, и каждая пара имеет охраняемую кормовую территорию. Гнездовые гусей оказывается, таким образом, поделенным на «сферы влияния» нескольких пар, которые не пускают на свою территорию ни других размножающихся зверей, ни одиночных «бродячих» особей. Если же большая часть песцов не размножается из-за недостатка леммингов, то подобной территориальной структуры не образуется, и в целом на колонии концентрируется гораздо больше зверей, совместно «эксплуатирующих» птиц. Катастрофа для колонии наступает тогда, когда после удачного размножения в предшествующем году множество песцов оказывается в условиях дефицита основного корма, и это совпадает с неблагоприятными для гусей метеорологическими условиями. Массовая гибель гнезд из-за внезапных похолоданий, сопровождающихся метелями, приводит к разреживанию колонии, и песцы получают возможность свободно перемещаться по ее территории, «добывая» оставшиеся гнезда. Наблюдались также случаи (Сыроечковский, Кречмар, 1981), когда после внезапного снегопада насидывающие гусыни оказывались замурованными в снегу, из которого торчали только их головы, и песцы давили их, просто подходя вплотную и перегрызая шею.

В послегнездовой период выводки гусей оказываются существенным подспорьем для песцов в районах линьки и на пути к ним. Особо высока их роль в те годы, когда весенняя численность леммингов существенно снижается к середине лета, и песцы сталкиваются с проблемой выкармливания потомства.

В целом же, как на колонии, так и в районах линьки, от песцов страдает лишь гусиное потомство. Взрослые птицы сравнительно редко становятся их добычей, а так как гуси живут достаточно долго, то какой бы урон их ежегодной продукции они ни наносили, численность гусей достаточно быстро компенсируется. Конечно, ежегодно истребляя большую часть потомства, эти хищники смогли бы свести на нет всю островную популяцию гусей, но способствующие этому условия возникают отнюдь не каждый год, и в целом для численности гусей более значимыми являются иные факторы, нежели хищничество песца.

По мнению Е.В. Сыроечковского, в послевоенные годы, когда на остров были завезены северные олени, и выросло его население, пресс-песцов на популяцию гусей существенно увеличился. Автор полагает, что из-за зимнего дефицита корма значительная часть молодых песцов раньше мигрировала с острова, но олени стада с регулярным падежом, и поселки со свалками отходов обеспечили условия для их перезимовки, в результате повысилась оседлость популяции песца и в среднем возросла весенняя численность зверей.

Разумеется, что от песцов и других миофагов страдают не только гуси, но и другие птицы, в том числе и массовые на острове кулики. Пресс хищников на популяции последних обратно пропорционален обилию леммингов. Как и в случае с гусями, наиболее «страшными» годами для куликов оказываются те, в которые размножившиеся в предшествующий год миофаги оказываются в условиях крайне низкой численности леммингов и полностью переключаются на питание своими замещающими кормами. В такие сезоны вполне возможна полная гибель всех гнезд и выводков куликов. Страдают и воробьиные птицы, на выводки которых пернатые миофаги устраивают целенаправленные охоты, постоянно придерживаясь места обитания выводка. Интересно, что отдельные пары, не только достаточно политрофных длиннохвостых поморников, но более специализированных сов, умудряются в подобной ситуации не только вывести птенцов,

но и прокормить небольшие выводки, снабжая их исключительно добытыми птицами — молодыми куликами и слетками воробьиных.

В заключение этого краткого очерка нельзя не упомянуть еще об одной интересной ситуации, связанной с хищничеством песка. Хорошо известно, что в годы дефицита корма звери поедают все, что только можно, включая и достаточно крупных насекомых, в том числе и шмелей, даже пытаясь поймать их в воздухе. По-видимому, достаточно новым обстоятельством явилось установленное на острове М. В. Березиным регулярное систематическое истребление песцами шмелиных гнезд, носящее не случайный, а вполне целенаправленный характер.

В 1989 году, характеризуя крайне низкой численностью леммингов, в окрестностях бух. Сомнительной наблюдался целенаправленный поиск и поедание песцами расположенных в старых лемминговых норах шмелиных гнезд, о неслучайном характере которого говорит тот факт, что во всех разрытых песцами норах содержались остатки гнезд шмелей.

При поиске шмелиных гнезд песцы, скорее всего, опираются на свой слух. Известно, что в развитых шмелиных семьях рабочие периодически вентилируют гнездо, создавая ток воздуха вибрацией крыльев, которая распространяется через грунт и может улавливаться песцами на близком расстоянии. Не случайно подавляющее число гнезд было разрушено в период после выхода из коконов первого поколения рабочих особей. М. В. Березин отмечает поразительную точность, с которой песцы определяют конкретное место расположения гнезда в норе. Пробные поковки отмечены лишь в отдельных случаях, а, как правило, песцы прокапывают прямой ход к гнезду по кратчайшему расстоянию.

Всего песцами было уничтожено около 80% всех известных в районе гнезд шмелей разных видов. С учетом доли этих гнезд, располагающихся в лемминговых норах, получается, что песцы разорили каждое второе гнездо.

Анализ остатков гнезд в разрытых норах и экскрементов песцов показал, что звери поедают расплодные и медовые соты, а также часть находящихся в гнезде особей. Соотношение видов шмелей и их половозрастных групп среди съеденных особей практически совпадает с их природным соотношением, что свидетельствует о тотальном воздействии песцов на шмелиное население. Часть особей, находящихся в гнезде во время его разорения, и фуражирующие в это время шмели выживают, но гнездо они уже не способны восстановить, из-за необратимого нарушения его теплоизоляционных и гидротермических свойств и отсутствия основного стимула, каковым является поедаемый песцом расплодный сот. В результате даже при сохранении самки-основательницы целостность семьи не восстанавливается. Также выяснилось, что практически все гнезда были разорены до выхода нового поколения самок, то есть занимающие их семьи шмелей в конечном счете погибли, не оставив потомства.

Описанная ситуация требует, конечно, дополнительных исследований. Ясно, что достаточно калорийные гнезда шмелей, включающие расплод, запасы и часть взрослых особей, могут быть для песка существенным подспорьем в питании. Также понятно, что ущерб, наносимый песцами популяциям шмелей, может быть вполне ощутимым, хотя пока неясно, какие последствия это имеет и сказывается ли каким-либо образом на общей схеме динамики численности шмелиных популяций. Вполне вероятно, что последняя может также оказаться связанной с лемминговыми циклами, как это свойственно многим видам позвоночных животных острова. Помимо песка, активно поедают шмелей также поморники, особенно длиннохвостый, в рационе которого, в годы низкой численности грызунов, доля этих насекомых может превышать 50% (Дорогой, 1981). Это заставляет задуматься о том, что роль лемминговых циклов в жизни сообществ острова, да и других арктических районов, может распространяться гораздо дальше, чем обычно представляется, за рамки привычной триады «растительность — лемминги — миофаги».

В целом наиболее общей чертой отношений «хищник-жертва» в высоких широтах являются весьма значительные, часто циклические, флуктуации обилия жертв или изменения их доступности для хищников, что вынуждает рассматриваемые системы быть достаточно гибкими. Ситуация для хищников, от года к году, меняется от изобилия их основного корма до его серьезного дефицита, что вынуждает их соответствующим образом «подстраивать» свой популяционный цикл и (или) иметь достаточно широкий набор замещающих кормов, в качестве которых иногда выступают довольно неожиданные объекты (как шмелиные гнезда для песцов). Ясно, что в отдельные годы хищники могут наносить ощутимый урон популяциям своих жертв, который, однако, достаточно быстро компенсируется, так что пресс хищничества, по-видимому, является лишь корректирующим или усугубляющим существующие по иным причинам тенденции фактором, не определяющим свойственные популяциям жертв собственные флуктуации. Последние связаны, в большей степени, с абиотической обстановкой или являются отражением внутривидовых процессов. На этом, наиболее типичном фоне есть, однако, и примеры хорошо выраженных обратных связей, как, например, в ситуации с леммингами и оской блестящей.

Тем не менее в отношениях между животными, при особо неблагоприятных стечениях обстоятельств, хищничество может оказаться «последним ударом», вызывающим катастрофу в популяции жертвы, которая при меньшем прессе или его отсутствии могла бы быть менее страшна. Это относится и к гусям, в годы с особо неблагоприятной весенней погодой, и к леммингам, при их массовой гибели от затопления нор, при бурном снеготаянии, а, возможно, к иным видам — шмелям. Все это, однако, в полной мере относится лишь к «настоящим», плотоядным хищникам, а что касается взаимоотношений растительноядных животных и растительности, то тут еще достаточно много неясного.

Паразитизм или «нахлебничество»

Если конкуренция отрицательно сказывается на обоих взаимодействующих видах, то паразитизм (или, как его еще называют, нахлебничество) означает положительный эффект для популяции одного вида (паразита), за счет определенного ущерба популяции другого («хозяину»), чем сходен с хищничеством, сближаясь с последним также и тем, что чаще всего (хотя и далеко не всегда) в его основе лежат трофические связи.

Явления паразитизма весьма разнообразны и различаются по характеру связи паразита и хозяина (трофические и другие), ее степени, постоянству (факультативный и облигатный паразитизм), наконец, по «вредности» для хозяина. Нередки и промежуточные ситуации, которые могут быть отнесены как к паразитизму, так и к хищничеству, разница между которыми довольно условна. В тундровой зоне известны, пожалуй, все основные типы паразитизма, а распространен он, если и не так широко, как в более южных широтах, то вполне достаточно для того, чтобы и здесь считаться повсеместным явлением.

Мы не будем подробно рассматривать все известные для Арктики и, в частности, для о-ва Врангеля случаи паразитизма, в подавляющем большинстве своем широко распространенные и не являющиеся специфически «арктическими»⁴. Тем более что соот-

⁴ Распространение паразитических организмов, особенно внутренних (эндопаразитов), в наименьшей степени зависит от внешних условий среды, в том числе от ее зональных различий, практически полностью определяясь распространением «хозяев». Это можно рассматривать в качестве одного из проявлений «правила выравнивания Среды», при котором в качестве «биотопа», сглаживающего природные различия, выступает организм хозяина.

ветствующие материалы, относящиеся к острову Врангеля, носят в основном предварительный характер.

Практически все обследованные виды птиц и млекопитающих острова имеют тот или иной набор эктопаразитов (обитающих на поверхности животных). В ходе специальных исследований несколько видов пухоедов (*Mallophaga*) из трех родов были обнаружены на короткохвостых и средних поморниках, серебристых и вилхвостых чайках, бургомистре, плавунчиках, тулесах, камневых шарке, белой сове. На леммингах обильными оказались несколько видов гамазовых клещей, в том числе и специфический для копытного лемминга *Laelaps semitectus*, а в малом обилии встречаются также блохи и вши (Беляев, Шамурин, 1967). Для северного оленя характерна зараженность личинками овода, который практически не отмечался на острове до начала 80-х годов прошлого столетия, начиная с которых, численность его стала быстро расти.

Все подвергавшиеся вскрытию птицы и млекопитающие, включая гусей, куликов, чаек, морских птиц, леммингов, северного оленя, обладают и определенным эндопаразитическим комплексом, представленным различными гельминтами (круглыми и плоскими червями). Обнаружены внутренние паразиты и у насекомых. Так, для шмелей характерна зараженность нематодой *Sphaerularia* (круглые черви), охватывающая иногда до 50% популяции, что, по мнению М.В. Березина, служит причиной снижения ее численности в подобные годы, поскольку высокая степень зараженности (у одной самки шмеля обнаруживалось от 1 до 60 самок нематод) препятствует нормальному размножению шмелей из-за постепенного разрушения яичника.

В гнездах шмелей обнаружен также довольно разнообразный комплекс свободноживущих клещей, включающий не менее пяти видов, большинство из которых достаточно безвредны для своих хозяев. Однако представители рода *Pneumolaelaps* наряду с прочим поедают также шмелиные яйца и личинки младших возрастов, нанося тем самым определенный урон популяции шмелей (Березин, 1995).

Среди насекомых, помимо паразитов птиц и млекопитающих, на острове весьма богата фауна наездников-ихневмонид (*Ichneumonidae*) из отряда перепончатокрылых, включающая не менее 40—50 видов, относящихся к 7 подсемействам. Наездники откладывают яйца в личинки других насекомых (бабочек, пилильщиков), которые в результате превращаются в своего рода «живые консервы», за счет которых развиваются собственные личинки наездников.

Другие насекомые, как, например, также достаточно разнообразные (более 10 видов), пилильщики подсемейства *Nematinae*, аналогичным образом паразитируют на растениях, преимущественно ивах. Их личинки развиваются в образующихся на листьях ив мясистых наростах красноватой окраски, которые в некоторых зарослях ив бывают очень многочисленны.

Следует упомянуть и о растениях-полупаразитах, представленных в высоких широтах, в том числе и на острове Врангеля, несколькими видами мытников (*Pedicularis*), паразитирующих на некоторых видах ив. Разные виды этого рода в той или иной степени способны к самостоятельному существованию, так как не утратили способности к фотосинтезу, но предпочитают «подключаться» своими корнями к корневой системе ив. В центральных и южных районах острова весьма характерны растительные сообщества, имеющие очень своеобразный вид — густой ярус низких стелющихся ив, над которым возвышаются многочисленные яркие «свечки» соцветий мытников.

Наиболее же интересными нам представляются случаи, как правило, факультативного (не обязательного) паразитизма, относимые к категориям поведенческого (этологического), социального, проявляющиеся не в непосредственном питании одного вида «частями» другого, а в более сложных поведенческих взаимодействиях, хотя и также связанных с питанием.

Широко известно явление, получившее название *клептопаразитизма*, заключающееся в том, что одни виды пользуются «результатами труда» других, отбирая добытую ими «в поте лица» пищу. Хрестоматийным примером клептопаразитизма у птиц является ситуация с короткохвостым поморником и морскими колониальными птицами, многократно описанная для приатлантических районов. Гнездящиеся поблизости добычей своих гнездовых моевок, поморники особо не утруждают себя самостоятельной добычей пропитания, предпочитая подкарауливать моевок, возвращающихся к гнездам «с улопом». Завидев такую моевку, поморник атакует ее и подхватывает в воздухе ее добычу, роняемую в ходе короткой стычки. Подвергаются нападению поморников и другие виды птиц. На о-вах Врангеля и Геральд короткохвостый поморник редок и не гнездится вблизи «птичьих базаров», но подобную же тактику часто используют средний и длиннохвостый поморники во второй половине лета, когда они кормятся в море вместе с многочисленными морскими птицами, продолжающими выкармливать птенцов. То есть и это, весьма характерное для высоких широт, явление имеет место на островах.

Гораздо интереснее, однако, то, что типичный клептопаразитизм был описан в 1940 году на канадском о-ве Банкс Вильямуром Стефансоном (Marsden, 1964) во взаимоотношениях совершенно иных, причем, существенно разных видов — песка и белой совы. На о-ве Врангеля это явление было исследовано Н.Г. Овсяниковым и И.Е. Менюшиной (1986). Авторы неверно назвали его конкуренцией, хотя по своей сути оно полностью аналогично взаимодействиям поморников с морскими птицами.

Хорошо известно, что в годы достаточного обилия леммингов белые совы могут оставаться в районах гнездования и перезимовывать до следующей весны. Неоднократно это наблюдалось и на о-ве Врангеля, хотя случается это далеко не всегда, и численность зимующих сов не бывает особенно высокой. Между тем практически ничего не было известно о том, как собственно совы питаются в зимний период, когда лемминги ведут преимущественно подснежную жизнь, крайне редко выходя на поверхность, да и то в основном уже в весенний период (апрель-май). Так вот выяснилось, что зимующие совы просто-напросто отбирают добычу у песцов, для которого добыть лемминга из-под снега особого труда не представляет. Причем совы делают это не от случая к случаю, а регулярно и целенаправленно. Сова, как правило, усаживается недалеко от «мышкующего» песка и ждет результатов его охоты. Если песец перебегает на другое место, то она перелетает вслед за ним. Как только сова замечает, что песец поймал лемминга, она немедленно взлетает и атакует, резко и неожиданно пикируя на него. Как правило, в результате возникающей короткой стычки песец роняет свою добычу (если еще не успел ее съесть), а сова подбирает ее и отлетает метров за 200, для того чтобы ее съесть. При невысокой численности леммингов и (или) их малой надснежной активности совы постоянно «охотятся» подобным образом, но как только лемминги начинают активно выходить на поверхность, они «оставляют песцов в покое». Авторы цитированной выше работы полагают, что только благодаря описанному клептопаразитизму на песках белые совы получают возможность оставаться на зимовку в высоких широтах, при отсутствии способностей добывать грызунов из-под плотного снега. Разумеется, в годы малого обилия леммингов и низкой численности песцов подобная возможность отсутствует, и все совы вынуждены покидать свой летний ареал.

Другое весьма интересное и довольно хорошо изученное явление — гнездовой паразитизм, то есть вынужденное выкармливание потомства одного вида особями другого вида, в ущерб своему собственному потомству. Наиболее известен он для птиц (обыкновенная кукушка), среди которых наиболее распространен в тропиках. Кроме того, аналогичное явление известно и для насекомых, в частности для шмелей. Существует целый род шмелей-кукушек (*Psithyrus*) — гнездовых паразитов, самки которых «узурпируют» гнезда иных видов и живут «за чужой счет». В тех районах тундровой зоны, где шмели-кукушки отсутствуют, их нишу занимает *Bombus hyperboreus*, также являющийся факультативным гнездовым паразитом. Этот вид обитает и на о-ве Врангеля, где занимает второе место по численности, из трех известных для острова видов шмелей. Здесь М.В. Березин для него был установлен паразитизм на гнездах относительно малочисленного *Bombus polaris* (найжены гнезда, содержащие рабочих особей последнего вида и самок *B. hyperboreus*), что известно и для других районов тундровой зоны. Кроме того, существуют косвенные свидетельства аналогичных отношений между *B. hyperboreus* и наиболее многочисленным на острове *Bombus glacialis*, который раньше не значился в числе хозяев предыдущего вида.

Положительные взаимодействия: комменсализм, кооперация и симбиоз

Биоценотические взаимодействия, идущие во благо одному из их участников или обоим партнерам, достаточно широко распространены в природе и, по мнению ряда авторов (Одум, 1986 и др.), наиболее присущи хорошо развитым, сбалансированным сообществам, прошедшим длительный эволюционный путь. Тундры, бесспорно, являются исторически относительно молодым биомом, из чего последовало мнение о его «функциональной молодости» (Шварц, Данилов, 1972; Чернов, 1985 и др.), выражающейся в несбалансированности сообществ, их способности существовать в неполночленном виде. Тем не менее и в тундровой зоне и в подзоне арктических тундр существует масса примеров позитивных биоценотических взаимодействий, свидетельствующих о достаточно высокой «притертости» друг к другу компонентов тундровых сообществ.

В данном разделе мы рассмотрим наиболее интересные и типичные для о-ва Врангеля случаи положительных взаимодействий, которые могут быть названы прямыми или близки к ним, а ниже, в специальном очерке о средообразующей деятельности животных, поговорим и об опосредованных связях того же характера.

Одним из наиболее заметных проявлений комменсалистических или кооперативных отношений в тундровой зоне является *протекционизм* — защита особей одного вида или их потомства особями другого вида, самый наглядный пример которого, на острове Врангеля, представляют колонии гусеобразных вокруг гнезд белых сов, на территории, охраняемой совами от песцов.

Вообще, гнездование гусеобразных под защитой хищников представляет собой одну из характернейших особенностей жизни тундровых птиц. Вполне хрестоматийным стал пример с гнездованием краснозобой казарки вокруг гнезд сапсанов, в местах своего обитания на Ямале, Гыдане и Таймыре. Причем этот вид считается практически не способным к самостоятельному гнездованию без какого-либо покровителя (не обязательно сапсана — это может быть зимняк и другие виды). В разных районах Арктики, вокруг гнезд хищных птиц (сов, зимняка, сапсана), гнездятся также черная и белолобая казарки, пискулька, белолобые гуси, гуменники, обыкновенные гаги. Помимо хищников, гусеобразные устраиваются и под защитой крупных чаек, также активно защищающих свои гнездовья от наземных хищников. Известны подобные примеры для той же краснозобой казарки. На острове Айон, вблизи берегов Западной Чукотки, мы сами наблюдали смешанные колонии бургомистров и серебристых чаек, в которых гнездились изрядное число черных казарок, располагающих свои гнезда иногда практически вплотную к гнездам чаек. Известно, что подобное гнездование не гарантирует полной безопасности, тем более что гуси иногда подвергаются и нападениям самих своих покровителей. Тем не менее распространение подобных межвидовых ассоциаций говорит в пользу их несомненной выигрешности. В частности это обеспечивает и возможности более широкого распространения для тех видов, которые слишком заметны или слабы, чтобы выжить без какой-либо защиты и без покровителей вынуждены были бы «кютиться» на изолированных островках, неприступных скалах.

Специфичность подобного способа гнездования гусеобразных для высоких широт Е. В. Сыроечковский объясняет тем, что лишь в условиях полярного дня подобная защита может быть эффективной, так как при нормальном чередовании дня и ночи ни один из возможных покровителей не сможет обеспечить защиты как от дневных, так и от ночных хищников.

На о-ве Врангеля единственным возможным «покровителем» является белая сова, в образующихся вокруг которой колониях может гнездиться от одного до трех видов гусеобразных (белый гусь, черная казарка, обыкновенная гага), суммарная численность которых может достигать 1000 пар. В многовидовых колониях, примеры которых представлены на рис. 152, возможна конкуренция между видами и особями одного вида за

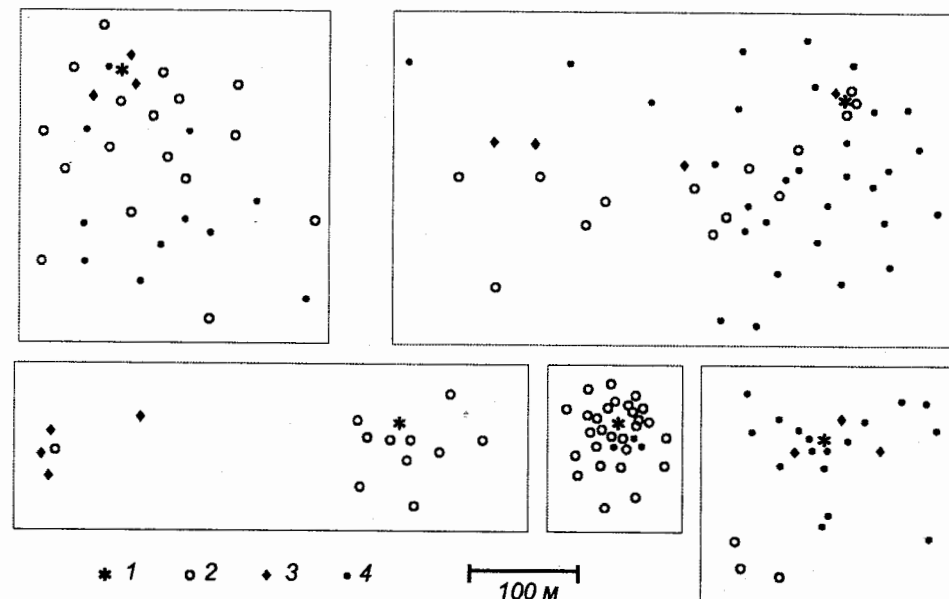


Рис. 152. Примеры многовидовых колоний гусеобразных вокруг гнезд белых сов на острове Врангеля. Гнезда: 1 — белой совы; 2 — белого гуся; 3 — черной казарки; 4 — обыкновенной гаги

место поближе к сове, так как радиус охраняемой совой площади ограничен и обычно находится в пределах 200—300 м.

Наиболее типично следующее размещение видов в рассматриваемых колониях. Ближе к гнезду белой совы располагаются гнезда казарок (на расстоянии от 1 до 15 м), далее следуют белые гуси, а гнезда обыкновенных гаг располагаются преимущественно по периферии. Подобная структура образуется в результате того, что совы, как правило, не подпускают к своему гнезду белых гусей ближе, чем на 15 м, «болезненно» реагируя на крупных белых птиц, а черные казарки изгоняют гаг из наиболее «престижных» мест вблизи совиного гнезда. В зависимости от рельефа и распределения снега в начальной стадии гнездования структуры конкретных колоний могут сколь угодно сильно отличаться от этой «идеальной» схемы (рис. 152). Наличие неровностей рельефа вблизи совиного гнезда позволяет гусям также гнездиться почти вплотную к сове, так как скрытые от совы птицы не вызывают ее «раздражения». Соответственно в таких условиях гуси вытесняют казарок из центра колонии.

Для трех видов гусеобразных описываемый способ гнездования имеет достаточно разное значение. Обыкновенные гаги обладают наибольшей независимостью от «покровителей», но явно тяготеют к ним, имея «под совой» максимальные плотность гнездования и выживаемость птенцов. Для белых гусей это единственная возможность гнездования за пределами крупных «самозащищающихся» колоний, в случае их переполненности или недостатка свободного от снега пространства в начале гнездования. Кроме того, это, по-видимому, необходимая стадия на пути к формированию новых постоянных крупных колоний. Эффективность размножения белых гусей в «совиных» колониях всегда выше, чем в крупных самостоятельных, из-за лучшей защищенности от хищников. Но общие их потенциальные возможности сравнительно невелики, из-за ограниченной емкости (численность нескольких сотен пар встречается достаточно редко, в большинстве

случаев вокруг совиного гнезда располагается от нескольких единиц до десятков гнездящихся пар гусей).

Для черных же казарок данный способ гнездования единственно возможный в условиях острова Врангеля, где нет ни пригодных для этого островков на озерах и в дельтах рек, ни подходящих «плоскостных» колоний крупных чаек, в которых они гнездятся в других районах. В результате «плоскостных» колоний крупных чаек, в которых они гнездятся в других районах. В результате «плоскостных» колоний крупных чаек, в которых они гнездятся в других районах. В результате «плоскостных» колоний крупных чаек, в которых они гнездятся в других районах.

Ясно, что возникновение описываемых колоний — явление отнюдь не ежегодное и находится в прямой связи с обилием леммингов, определяющим наличие и численность размножающихся сов. Это отличает «совиные» колонии от свойственных другим районам Арктики «соколиных», образующимся более регулярно, причем нередко из года в год в одном и том же месте. В зависимости от весеннего обилия леммингов и дальнейшей динамики их численности меняется и эффективность гнездования гусеобразных под защитой сов. В особо хорошие годы совы защищают свою территорию очень активно, и для загнездившихся около них гусеобразных условия просто идеальны. Когда же численность леммингов оказывается невелика и постепенно сокращается, а шансы сов на благополучное выкармливание потомства все уменьшаются, активность их резко падает, и иногда они совсем прекращают охрану территории, позволяя песцам разорять даже их собственные гнезда. В такие годы, кстати, достаточно крупные и плотные колонии белых гусей сами могут оказаться защитой для совиного гнезда, в результате чего подзащитный и защитник как бы меняются местами. Наконец, в «плохие» годы совы, обычно не трогающие своих «подопечных», могут нападать на них. Так, достаточно регулярно, в период выкармливания птенцов, когда численность леммингов падает или оказывается не столь высокой, совы постепенно «выедают» гнездящихся вокруг их гнезда гаг, употребляя, при случае, только что вылупившихся птенцов, а иногда и расклеывая (крайне неумело) яйца. Гнездящиеся гаги выступают, таким образом, в качестве «живых конуров».

Интересно также, что иногда гусеобразные обманываются и пытаются гнездиться не у гнезд, а у присад белых сов, на которых они проводят много времени, поджидая добычу. В этом случае колония оказывается незащищенной и, как правило, не выживает. Любопытен и наблюдавшийся А.И. Пуляевым случай формирования небольшой колонии обыкновенных гаг у пустыющей прошлогодней гнездовой лунки белой совы, что можно понимать как определенную привязанность к месту предшествующего удачного гнездования.

В общем, колонии гусеобразных около белых сов предстают как довольно непростое явление, в котором можно различить элементы достаточно разных типов биоценологических взаимодействий. Доминируют, бесспорно, комменсалистические черты, так как весьма сомнительно, что совы получают много пользы от подобного соседства. Скорее наоборот, гнездящиеся птицы, особенно белые гуси, способны привлекать внимание хищников к себе, а соответственно и к гнезду белой совы. Иногда они могут это компенсировать тем, что сами становятся достаточной преградой для песца и тогда уже возникает ситуация, близкая к кооперации этих двух видов.

В качестве иных, представленных на острове вариантов протекционизма, можно упомянуть и концентрации гнезд обыкновенных гаг вокруг гнезд полярных крачек, достаточно характерные для песчано-галечных кос, окаймляющих северное побережье острова (рис. 153). Полярная крачка на острове немногочисленна, колоний, как в других

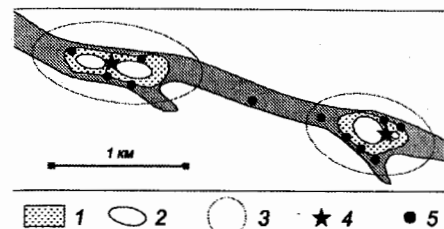


Рис. 153. Расположение гнезд обыкновенной гаги на участке косы Муштакова в 1985 г.

1 — задернованные участки косы; 2 — пресноводные озера; 3 — участки, охраняемые полярными крачками; 4 — гнезда крачек; 5 — гнезда обыкновенной гаги

поморников и о привязанности желтозобиков к гнездам тулесов, которые активно преследуют воздушных хищников (там же).

Наконец, близкое явление было установлено В.И. Придатко для взаимоотношений толстоклювых кайр и моевок в колониях морских птиц о-ва Врангеля. Ущерб от хищничества бургомистров потомству кайр оказался в два раза выше в чисто кайровых группировках, по сравнению со смешанными поселениями кайр и моевок. Очевидно, что, обладая в отличие от кайр способностью к достаточно маневренному полету, моевки способны обеспечить лучшую защиту гнездовой от бургомистров. В то же время населяющие кайры способны эффективнее моевок обороняться от проникающих на заселенные птицами скалы хищников, используя свой мощный и острый клюв как копые. Так что смешанные поселения этих двух видов могут иметь черты кооперации, хотя так и неясна степень их взаимного тяготения и то, какие именно взаимодействия преобладают в их отношениях (см. раздел о конкуренции).

Другой комплекс явлений, которые можно причислить к комменсализму, представляет собой многочисленные случаи обеспечения «жилем» одних видов другими, которые иногда могут иметь достаточно далеко идущие последствия. Основными «поставщиками квартир» служат активно роющие животные, в первую очередь лемминги. С отношениями двух, населяющих остров, видов леммингов и связан наиболее показательный пример.

Экологически эти два вида, относящиеся к тому же к разным родам, достаточно хорошо обособлены. Как показывает вся практика их изучения, сибирский лемминг — это обитатель, прежде всего, более или менее увлажненных местообитаний с податливым грунтом и преимущественно травяной и моховой растительностью, где он устраивает очень простые выводковые (гнездовые) норы, имеющие, как правило, одно выходное отверстие и длину не более 40—50 см. Копытные же лемминги, в нашем случае лемминг Виноградова, предпочитают относительно дренированные и сухие, в том числе более или менее щебнистые, биотопы, где, будучи настоящими землероями, сооружают весьма капитальные сложные выводковые норы, использующиеся ими по многу лет. Соответствующим образом различается и характер питания обоих видов. Если в рационе сибирского лемминга преобладают осоки, злаки, а также разнотравье и мхи, то существенную долю такого копытного лемминга составляют кустарнички — ивка, дриада и другие, практически не используемые сибирским леммингом.

Мест, подходящих для сибирского лемминга и совершенно непригодных для копытного, на острове Врангеля не так уж и много. Это сравнительно небольшие участки сырых кочкарников по долинам рек и подножьям склонов, а также заболоченные озерные

котловины. В то же время здесь очень широко распространены местообитания вроде бы непригодные для сибирских леммингов, хотя бы потому, что им явно не под силу одолеть твердые грунты, изобилующие дресвой и щебнем. Однако на деле оказывается, что если копытный лемминг действительно избегает особо увлажненных биотопов, которые оказываются населены только одним видом, то мест, где обитали бы исключительно копытные лемминги, крайне мало. Фактически это только весьма каменистые склоны и платообразные вершины с отдельными редкими мелкими лемминговинами, населяемые данным видом не каждый год, а только при их максимальном обилии.

Дело в том, что ввиду обилия выводковых и более простых защитных нор копытных леммингов, достаточно долго сохраняющихся в относительно твердых и малоподвижных грунтах, сибирскому незачем строить свои — он просто занимает норы, «подготовленные» другим видом. Более того, в местообитаниях с преимущественно кустарничковидной растительностью, где подходящего корма для сибирских леммингов не так уж и много, копытные лемминги «обеспечивают» его и кормом. В подобных местах злаки и разнотравье активно произрастают на лемминговинах, общая площадь которых может быть достаточно значительной, а также на тех участках, где копытные лемминги заготавливают дрияду и прочие кустарнички (запасая их в своих норах на осенний период), изничтожая растительный покров на заметных площадях. В результате практически повсеместно мы находим оба вида леммингов, причем нередко сибирские лемминги оказываются более многочисленными в местах, которые принято считать типичными для копытных.

В описанной ситуации можно на самом деле ожидать и некоторой обратной связи — конкуренции за норы, вытеснение копытного лемминга более агрессивным сибирским, так что данные отношения могут оказаться более близки к паразитизму. Однако пока мы не имеем никаких фактов, свидетельствующих о «вредоносности» этих взаимоотношений для популяций копытных леммингов.

Похожие отношения складываются с леммингами у пуночки на равнинах острова, где она, в условиях преобладающего распространения суглинистых водоразделов, не имеет достаточного числа укрытий для устройства гнезда. Помимо крупных морозобойных трещин, пуночка в подобных условиях охотно и регулярно устраивает гнезда в полуразрушенных норах как леммингов, так и песцов, что позволяет ей более активно освоить равнины острова, отнюдь не принадлежащие к числу типичных для нее ландшафтов.

Лемминговые норы активно используются и различными насекомыми. Весьма типичным для Арктики подобным примером являются в этом отношении зимние комары — трихоцериды, практически весь жизненный цикл которых происходит в одной «отдельно взятой» норе лемминга. Яйца наиболее характерного вида *Trichocera borealis* откладываются в скопления экскрементов зверьков и прочей органики, накапливающейся у входа в нору, а обильные бактерии и актиномицеты становятся пищей для личинок. Подросшие личинки перемещаются в стенки норы, где окукливаются. Лет имаго и спаривание происходят у входа в нору, и все начинается снова. По мнению Ланцова и Чернова (1987), подобные связи трихоцерид и, как следствие, их дисперсное распространение обусловлены микрофагией и микрофагией их личинок, притом, что как бактерии, так и грибы распространены в тундрах локально, и их скопления в основном связаны с концентрациями зооанной органики.

Еще одной группой насекомых, активно использующих лемминговые норы под «жилей», являются шмели. М.В. Березиным было установлено, что в норах этих грызунов располагается 85% гнезд *Bombus glacialis* и около 60% гнезд *Bombus polaris*. При-

чем, если оставшиеся гнезда последнего вида располагаются на поверхности почвы, то у *B. glacialis* они приурочены к постройкам человека, а соответственно «оккупация» лемминговых нор — это основной способ решения «квартирного вопроса» для данного вида на острове Врангеля.

Не вполне ясно, насколько использование лемминговых нор шмелями в целом типично для Арктики. Известно лишь, что на более северном о-ве Элсмир подобным образом располагается менее 1% гнезд *B. polaris* (Richards, 1973), при отсутствии здесь *B. glacialis*. Основная масса гнезд располагается здесь на поверхности почвы, под прикрытием осоково-моховых кочек. Фактическое отсутствие шмелиных гнезд в норах лемминга на о-ве Элсмир названный автор связывает с близким залеганием мерзлоты, слабым прогревом почвы и, как следствие, длительным оттаиванием и просыханием нор после схода снега, что не дает возможности самкам шмелей заселить их, а в основанных семьях существенно затрудняет терморегуляцию (там же). На о-ве Врангеля большинство найденных гнезд шмелей приурочены к наиболее хорошо прогреваемым элементам микро-рельефа — микросклонам южной экспозиции, которые рано освобождаются от снега. Среднеиюльская температура почвы на глубине 20 см. составляет в подобных микробитопах более 8°, что на 2—3° превышает аналогичный показатель для соседних участков, где шмели не поселились (Березин, 1989). В связи с этим достаточно интересен вопрос о том, в какой степени распространение *B. glacialis*, самого многочисленного вида шмелей на о-ве Врангеля, отсутствующего на о-ве Элсмир, может оказаться связанным с возможностью гнездования в норах леммингов.

Шмели достаточно «привередливы» при выборе норы для устройства своего гнезда. Вылетающие после зимовки самки-основательницы занимают пустующие выводковые норы преимущественно сибирского лемминга, имеющие всего одну гнездовую камеру и 1—2 входных отверстия. Расплодные и медовые ячейки строятся в верхней части старого гнезда леммингов, состоящего в основном из злаковой ветоши, в котором самки образуют полость небольшого размера. Камеры с гнездами шмелей располагаются на глубине 20—40 см, при длине хода от 30 до 120 см. Любопытно, что более сложные выводковые норы, имеющие множество выходов и (или) несколько гнездовых камер, заселяются гораздо реже, а защитные норы, не имеющие гнездовой камеры, не используются шмелями вообще. Любопытно также, что для половины найденных гнезд было установлено, что в занимаемой ими норе шмели гнездятся уже не первый год.

Гнезда же шмелей, в свою очередь, населяет целый комплекс мелких беспозвоночных, в числе которых есть и «унаследованные» от леммингов гематрофные (кровососущие) клещи. Но наиболее многочисленны достаточно специализированные комменсалы (реже паразиты) шмелиных гнезд, представленные несколькими видами гамазовых клещей из родов *Parasitus*, *Kuzinia* и др. Любопытно, что среди них отсутствуют, столь типичные для гнезд шмелей в бореальных широтах, паразиты и комменсалы из числа насекомых — двукрылых, перепончатокрылых и т.д.

Некий аналог описанным только что отношениям у животных мы находим и у растений, среди которых в качестве «хозяина» выступают образующие плотную дернину мхи. Притом, что мхи оказывают достаточно негативное воздействие на многие органофобные виды цветковых, закисляя почвенную среду, задерживая прогревание и просыхание поверхности, для других они служат «средой обитания». В толще моховой дернины располагаются корневища и стебли многих видов растений, что предохраняет их как от летнего иссушения, так и от зимних промерзаний и снежно-ветровой корразии. В роли типичнейшего подобного бриофильного растения выступает, например, полярная ивка (*Salix polaris*) — миниатюрное растение, корни и стебель которого полностью погружены в моховую дернину, над поверхностью выступают только пары листочков и цветки.

Нельзя не упомянуть в подобной связи и столь характерные для Арктики, как впрочем и для других экстремальных условий, корочки водорослей, образующихся на поверхности голых грунтов и имеющих важное значение в сукцессионных процессах заселения растениями первично голых поверхностей. Специальными исследованиями (Штина, Голлербах, 1979 и др.) установлено, что подобные корочки — хорошо сформированные устойчивые сообщества, в которых виды сине-зеле-

ных водорослей (*Nostoc* и некоторые другие), имеющие приспособления к защите от высыхания и инсоляции и способные удерживать воду в своих слизистых чехлах (особенно *Nostoc commune*), создают благоприятную среду для требовательных к влаге и незащищенных от высыхания диатомовых водорослей, помимо которых, теми же «благами» пользуются и некоторые зеленые водоросли. Основной сутью этих ценотических отношений является создание одними видами среды обитания (богатой водой слизи) для других, хотя этим и не ограничиваются взаимодействия членов подобных сообществ.

Еще одну категорию комменсализма составляют форические связи, когда один способствует распространению другого, невольно перенося с одного места на другое его взрослых особей, личинок, яйца, семена, споры. На примере острова Врангеля нам сказать по этому поводу практически нечего, так как подобные явления здесь совсем не изучены. Известна правда широкая форезия гамазовых клещей, населяющих шмелиные гнезда, на самих шмелях. Последние переносят их на цветки, а там они подхватываются другими шмелями, перемещаясь, таким образом, из гнезда в гнездо.

Б.А. Юрцев предполагает, что путем форезии происходит расселение такого исключительно редкого островного эндемика как зубровка врангельская (*Hierochloa wrangelica*). Дело в том, что все известные пять микропопуляций этого вида приурочены к вершинкам небольших возвышенностей, использующихся белыми совами для устройства гнезд или в качестве присад. Это и позволило предположить, что подобная картина сформировалась в результате переноса семян этого вида белыми совами. Очевидная же малая эффективность расселения может быть связана с подчиненным значением семенного размножения у зубровки и нерегулярным плодоношением.

Комменсалистические отношения выражаются нередко и в том, что одни виды своей деятельностью существенно улучшают для других условия кормодобывания или кормления. В этом отношении особо интересны связи куликов с белыми гусями. Весной, когда появляются первые более или менее крупные хорошо увлажненные проталины на местах с относительно хорошо развитым растительным покровом, на них концентрируются только что прибывшие на остров стаи белых гусей и куликов. В случае холодной затяжной весны, когда снеговой покров сохраняется в течение длительного времени, подобные концентрации могут существовать в течение двух-трех, а то и более недель. При этом на тех проталинах, где белых гусей нет или число их незначительно, как правило, нет и куликов или же они единичны. Зато там, где кормятся крупные гусиные стаи, образуются и большие скопления кормящихся куликов, всех фоновых для острова видов. Если гусиная стая покидает данную проталину, то численность куликов постепенно снижается, и через 2—3 дня они также исчезают. Во второй половине лета совершенно аналогичная ситуация складывается в заболоченных озерных котловинах Тундры Академии, где концентрируются линные гуси и куда устремляются отгнездившиеся кулики большинства видов. Здесь также мы обнаруживаем крупные скопления кормящихся куликов, вместе с крупными стаями гусей, и их отсутствие или редкость, в отсутствие последних. Подобная сопряженность, подтверждаемая, кстати, статистическими методами, базируется на том, что стаи гусей, кормящиеся на достаточно увлажненных местах, существенным образом нарушают целостность растительной дернины. Вплоть до того, что на мелких проталинах аккуратный лужок, после подобного посещения, иногда превращается в однородное бурое месиво из грунта и растительных остатков. Это облегчает кормодобывание для большинства видов куликов, причем как влаголюбивых, в той или иной степени зондирующих, так и относительно мезофильных. В присутствии гусей кулики кормятся буквально у них между ног, напоминая поведение грачей и прочих врановых, следующих за плугом. Когда гуси покидают данное место, некоторое количество куликов все еще пользуется преимуществами недавно нарушенного растительного покрова, а затем тоже перемещается поближе к очередной гусиной стае.

По наблюдениям Е.В. Сыроечковского, сами гуси в весенний период нередко подобным же образом используют стада оленей, нарушающих все еще сохраняющийся снеговой покров на местах своей кормежки, делая доступной для гусей скрывающуюся под ним растительность.

Надо также упомянуть и о довольно многочисленных нахлебниках белого медведя, пользующихся его способностью «разделять» туши погибших моржей. Моржовая шкура «не по зубам» большинству прочих видов, которые не прочь полакомиться тем, что скрывается под ней, и любое произведенное медведем «вскрытие» моржа привлекает, как правило, множество чаек, песцов, а иногда и белых сов. Хрестоматийным стал уже пример о «привязанности» песцов к бродящим во льдах белым медведям и пользующихся остатками их трапез из недоступных песцу иными способами морских млекопитающих. К этой же категории явлений, очевидно, следует отнести и «фуражирование» песцов под птичьими базарами по сохраняющемуся до середины лета льду, на котором они подбирают «опад» из довольно многочисленных трупов морских птиц, конкурируя при этом с бургомистром. Иногда к ним присоединяется и белый медведь, и уж совсем полной неожиданностью было сделанное у острова Геральд наблюдение в подобной роли канадского журавля, которому больше некуда было деваться в обстановке почти полной заснеженности и все еще мерзлого грунта.

В Арктике, в том числе и на о-ве Врангеля, по-видимому, нет каких-либо специфических взаимодействий мутуалистического (симбиотического) типа, но достаточно широко распространенные случаи мутуализма или симбиоза здесь столь же характерны.

Помимо совсем уж «далеко зашедшего» и известного буквально всем со школьной скамьи симбиоза грибов и водорослей с образованием лишайников, в числе широко распространенных случаев симбиоза, имеющих место и в Арктике, в том числе и на о-ве Врангеля, следует конечно же назвать симбиоз цветковых растений и азотфиксирующих, так называемых клубеньковых, бактерий, результатом которого является образование специфических клубеньков на корнях растений. «Хозяин» бактерий получает от них столь дефицитный азот, снабжая бактерии сахарами. Среди тундровых растений (да и вообще, как это хорошо известно) наличие клубеньков наиболее характерно для бобовых, что и обеспечивает их процветание даже в достаточно северных районах. В последнее время наличие подобных клубеньков было установлено и для видов столь важного в Арктике рода *Dryas*, что и рассматривается в качестве одной из причин столь высокой активности и процветания дриад в высоких широтах.

Наиболее же ярким (во всех отношениях) примером подобных взаимодействий могут служить широко распространенные и хорошо известные связи между цветковыми растениями и насекомыми-опылителями, относимые к числу древнейших симбиотических взаимодействий и имеющие важное значение и достаточное разнообразие на о-ве Врангеля вследствие богатства его флоры и энтомофауны.

Основу антофильного⁵ комплекса насекомых тундровой зоны составляют двукрылые и перепончатокрылые. Резко падает здесь достаточно значительная в более южных широтах роль чешуекрылых (бабочек) и жесткокрылых (жуки) в качестве опылителей (Шамурин, Тихменев, 1974). Наиболее многочисленными по числу как видов, так и особей в тундрах являются, как правило, мусциды — двукрылые из семейства *Muscidae* (Чернов, 1966). Менее многочисленны, но также достаточно важны другие двукрылые — мухи-журчалки (*Syrphidae*), которые нередко берут на себя функции таких специализированных опылителей, какими являются пчелиные, посещая также специализированные «шмелиные» цветки. Наиболее же эффективные опылители цветков арктических растений — перепончатокрылые, в лице таких своих представителей, как шмели, играющие исключительную роль в опылении целого ряда видов растений тундровой зоны.

Во всех арктических флорах доля, в той или иной степени, *энтомофильных* (т.е. нуждающихся в опылении насекомыми) растений составляет порядка 70% (притом, однако, что их ценотическая роль на протяжении тундровой зоны не столь велика, как у господствующих здесь *анемофильных*, ветроопыляемых осок, злаков и т.д.). Энтомофильные растения различаются как по степени облигатности своей связи с насекомыми опылителями, обладая различной способностью к автогамии (самостоятельному опылению, без помощи насекомых), так и по степени

⁵ Антофилами, в отличие от антофагов, называют насекомых, посещающих цветки из-за нектара и пыльцы и участвующих в перекрестном опылении растений путем переноса пыльцы с одного цветка на другой.

специализации к опылителям. По второму признаку различаются группа узкоспециализированных растений (рис. 154), приспособленных к опылению определенной группой насекомых (астргалы, остролодочники, мытники, облигатно связанные со шмелями), и растения, которые могут опыляться широким кругом опылителей, включая самых различных двукрылых и жесткокрылых⁶. Ко второй группе относятся многие очень распространенные в тундрах растения, в том числе и доминанты тундровых сообществ из семейства розоцветных (дриады, лапчатки), гвоздичных (минуарции, ясколки, звездчатки), сложноцветных (крестовник, нарциссия и др.). Характерное для всех без исключения тундровых районов преобладание растений последней группы над узко специализированными энтомофилами хорошо укладывается в общую систему представлений о более широких экологических связях, свойственных северным организмам, и сравнительной редкости среди них узких специалистов.

Отметим также, что в высоких широтах достаточно распространена и полная, и частичная автогамия, т.е. самоопыление, переход к которой части арктических растений рассматривается как результат малого разнообразия и обилия антофильных насекомых, а также условиями в целом не благоприятствующими насекомому опылению. Подобным растениям свойственна и постепенная потеря энтомофильного облика цветка — уменьшение размеров и яркости, т.е. заметности и привлекательности. Правда, здесь есть и исключения. Так, некоторые полностью или частично автогамные мытники (*Pedicularis*) сохранили яркие цветки, собранные в крупные хорошо заметные соцветия.

В арктических тундрах, и особенно на о-ве Врангеля с его флористическими и ландшафтными особенностями, энтомофильные растения играют более существенную роль в сложении растительного покрова, нежели в более южных подзонах, соответственно большую значимость приобретают здесь и их связи с антофильными насекомыми.

По данным В.Ф. Шамурина и Е.А.Тихменева (1974 и др.), на острове Врангеля на цветках наиболее распространенных фоновых видов растений ни разу не удавалось наблюдать бабочек и жуков, т.е. антофильный комплекс насекомых составляют, по их мнению, почти исключительно представители двукрылых и перепончатокрылых.

Это очевидно справедливо для районов их работ (южное побережье острова), равно как и для многих других районов острова. Однако в его наиболее теплых центральных районах разнообразие и обилие дневных бабочек достаточно высоко и на не редких здесь, очень красочных разнотравных участках, в хорошую погоду удается увидеть немало представителей белянок, перламутровок и голубянок, активно посещающих разнообразные цветки, довершая тем самым картину лугового сообщества. Роль чешуекрылых в опылении островных растений требует конечно специального изучения, но вполне вероятно, что она составляет еще одно специфическое отличие о-ва Врангеля от большинства районов подзоны арктических тундр.

Особое значение в качестве опылителей имеют, конечно же, шмели, обеспечивающие существующее на острове обилие растений из семейства бобовых (астргалы, остролодочники), для которых они являются единственными опылителями, притом, что названные группы растений не обладают способностями к автогамии и полностью зависят от шмелей, отсутствуя в тех районах, где их нет (как, например, бобовые на Новосибирских островах).

Несколько по-иному обстоит дело с мытниками (*Pedicularis*) из семейства норичниковых, которые также нередко причисляют к растениям, полностью зависящим от антофильных насекомых, главным образом, от шмелей. Притом, что мытники бывают достаточно обычны и там, где шмели малочисленны, и там, где их нет совсем (например, на Шпицбергене).

⁶ Различия эти определяются особенностями строения цветка, который может быть либо доступен для любых насекомых, либо только для достаточно тяжелых шмелей, имеющих особо длинный хоботок, бабочек и др.

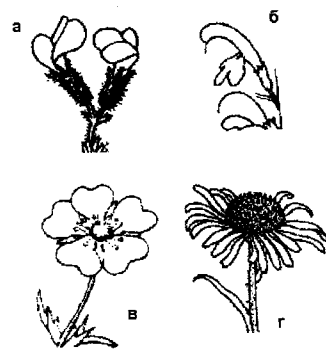


Рис. 154. Типичные цветки энтомофильных растений, специализированные на опылении шмелями (а — остролодочник, б — мытник) и неспециализированные по отношению к опылителям (в — лапчатка, г — крестовник)

На самом же деле этот род характерных для Арктики растений демонстрирует довольно широкую гамму отношений с антофильными насекомыми. Так, из произрастающих на острове видов, *Pedicularis hirsuta* несомненно относится к автогамам (самоопыляющимся), что подтверждается одинаковой завязываемостью плодов у специально изолированных от насекомых и «свободных» растений.

Большинству прочих видов свойственна все-таки энтомофилия, но они сохраняют и некоторую способность к автогамии, поскольку в опытах по изоляции дают небольшое число плодов, хотя и меньших размеров, чем «на свободе», и не совсем доброкачественных. По мнению Ю.И. Чернова (1980), ограниченные способности к автогамии могут иметь значение для сохранения семенной продукции в годы, неблагоприятные для насекомомышения.

Наконец, некоторые виды (*P. capitata* и др.), для которых опыление насекомыми имеет определенное значение, демонстрируют такие детали строения цветка, которые могут быть интерпретированы только как приспособление к ветроопылению — анемофилии (Чернов, 1980). Подобная возможность подтверждается и данными Шамурина и Тихменева (1971), обнаружившими, что у некоторых мытников острова (*P. langsdorffii*) пыльца, липкая и вязкая в начале жизни цветка, постепенно становится сыпучей и вылетает из цветка в виде облачка, при его сотрясении ветром, что, в принципе, создает возможность для перекрестного опыления без участия насекомых. Как полагают авторы, это позволяет объяснить частичную независимость распространения мытников от такового шмелей и других антофильных насекомых.

Шмели являются и наиболее хорошо изученной группой насекомых-опылителей на острове, исследовавшейся В.Ф. Шамуриным и Е.А. Тихменевым (1971, 1973, 1974 и др.) и М.В. Березиным (1989, 1990). В ходе их исследований, в частности, было выяснено, что три обитающие на острове вида шмелей характеризуются существенно разным по ширине спектром используемых цветков. Наиболее политрофным оказался *Bombus glacialis*, посещающий не менее 70 видов растений, тогда как для остальных этот набор не превышает 20 видов. При этом у *B. polaris* почти 80% фуражирующих особей отмечалось на норичниковых, главным образом на мытниках, а на долю бобовых пришлось всего 5%. *B. hyperboreus* в одинаковой степени склонен к посещению бобовых и норичниковых (в основном мытников), но практически не отмечается на других растениях. У *B. glacialis* доля бобовых составила чуть менее 50%, на норичниковых отмечено чуть более 10% кормящихся особей, а остальные встречи пришлось на прочее разнотравье, из которого наиболее важными оказались синюхи, камнеломки, сложноцветные и лилейные (лук).

Весьма симптоматично, что наиболее многочисленный вид шмелей (самки *B. glacialis* составляют более 90% от общего числа фуражирующих самок всех трех видов) является и наиболее политрофным. Это еще раз подтверждает то, что в высокоширотных условиях залогом процветания той или иной группы является ее пластичность, способность к использованию как можно более широкого круга потенциальных ресурсов. Особый смысл политрофизма шмелей в высоких широтах заключается и в том, что позволяет им переключаться с одних видов растений на другие, при их кратковременном цветении в условиях арктического лета.

В.Ф. Шамурин и Е.А. Тихменев выделяют на острове 6 сезонных аспектов цветения, в соответствии с которыми происходит смена наиболее часто посещаемых шмелями растений. Сезонный ряд начинается с камнеломки супротивнолистной, далее «включаются» остролодочники Городкова и чукотский, затем ивы, остролодочник врангелевский, копеечник и, наконец, астргалы, мытники и прочее разнотравье.

С учетом названного выше числа опыляемых шмелями видов растений, получается, что в их лице опылителями может быть обеспечено около трети энтомофильных растений острова, включая и столь важные их группы как ивы и дриады. Соответственно встает вопрос о соответствии численности шмелей существующим потребностям. Исследованиями М.В. Березина установлено, что средняя плотность фуражирующих шмелей в сообществах с обилием бобовых и других энтомофильных растений в 10—15 раз меньше их плотности на бобовых культурах в средней полосе. Так как растительность

арктических тундр существенно более разрежена, то обеспеченность островных бобовых опылителями, в пересчете на 1 соцветие, оказывается даже более высоким, чем в Подмоскowie. Результатом является высокая завязываемость плодов у наиболее распространенных на острове бобовых, составляющая от 50 до 80% (на плотно изолированных растениях плоды вообще не образуются). Близкие результаты были получены Е.А. Тихменевым (1973) для ив острова, основными опылителями которых, по данным автора, также являются шмели, а завязываемость плодов составляет от 37 до 86%.

Рассмотренными примерами мы ограничим обсуждение положительных биоэкологических взаимодействий, отметив, в качестве некоего резюме, то, что при всем их разнообразии, мы не находим избытка примеров строго облигатной зависимости одних видов от других. За некоторым исключением (типа ситуаций с гнездованием черной казарки «под совой» и связей бобовых с практически одним видом шмелей), рассмотренные связи либо необязательны для выживания, хотя и способствуют процветанию (примеры с сибирским леммингом, обыкновенной гагой, опылением мытников), либо же не замкнуты на строго определенных «партнерах», а могут образовываться в разных комбинациях (многие энтомофильные растения). Как мы постоянно повторяем, это отражение общей стратегии выживания в экстремальных условиях, с резкими и не всегда предсказуемыми изменениями обстановки, в которых подобная пластичность оказывается оптимальной.

Конкурентные отношения и аменсализм

Проблема конкурентных отношений конкретно на о-ве Врангеля специально практически не изучалась ни на одной из групп организмов. Нельзя также сказать и о какой-либо ясности в этом вопросе применительно к другим тундровым районам. Соответственно о месте и роли конкурентных отношений в сообществах арктических тундр мы можем говорить лишь с большой осторожностью.

Из общих теоретических представлений экологии хорошо известно, что наличие конкурентных отношений тем более вероятно, чем более сходны экологические требования видов. Как мы уже знаем, целые группы видов, населяющие арктические тундры и о. Врангеля в частности, имеют очень сходные, сильно перекрывающиеся пищевые спектры. Это и совместно обитающие хищные жуки, разнообразные кулики, использующие одни и те же корма смешанноядные воробьиные, несколько видов шмелей, кормящихся на одних и тех же растениях. Казалось бы, есть все основания ожидать широкого пространства явления межвидовой конкуренции за пищевые ресурсы. Проблема в том, что в подавляющем большинстве случаев эта конкуренция должна иметь непрямой (косвенный) характер, то есть выражаться не в прямых взаимодействиях между потенциальными конкурентами, а в их различном характере и интенсивности воздействия на совместно используемый ресурс. В подобных ситуациях доказать наличие и значимость конкурентных отношений далеко не всегда просто. То, что виды, использующие сходные пищевые ресурсы, в той или иной степени «объедают» друг друга, не подлежит сомнению, но какое это имеет для них значение, в большинстве случаев остается неясным.

Для птиц, населяющих тундровую зону, существует просто избыток фактов, не соответствующих, по крайней мере, на первый взгляд, широко известному «принципу Гаузе» или «принципу конкурентного исключения», согласно которому виды с одинаковыми или очень близкими требованиями к среде и ресурсам должны быть пространственно разобщены.

Достаточно часто подобные несоответствия (совместное обитание видов со сходными рационами), например у куликов, объясняют за счет биотопических и микробиотопических отличий в местах сбора корма (Андреева, Томкович, 1989; Чернов, Хлебосолов, 1989 и др.) и в его способах. Существует также и мнение о постоянном (на протяжении репродуктивного периода куликов) избытке корма в тундрах, хотя целый ряд исследователей (Хлебосолов, 1983 и др.) придерживается мнения о существовании довольно напряженных трофических отношений, особенно в период после выплывания птенцов.

По представлениям Е.В. Хлебосолова (1983 и др.), напряженные трофические отношения могут возникать между выводками разных видов куликов, за счет снижения ими плотности доступных кормовых объектов ниже уровня, при котором их поиск и добыча остаются энергетически выгодными. То есть реальный дефицит корма для птенцов куликов может существовать на фоне его достаточного абсолютного количества.

Наконец, высказывались и соображения о том, что отсутствие проявления конкурентных отношений между видами арктических птиц может быть следствием постоянно низкой плотности их популяций, не достигающей предела «емкости» среды, как это имеет место у некоторых близких видов, совместно обитающих в американских прериях (см.: Рябицев, 1993). По сути, это практически то же самое, что и постоянное избытие корма.

Данные наших исследований на острове Врангеля (Стишов, 1985, 1991 и др.) свидетельствуют о том, что все фоновые виды куликов и воробьиных острова распределяются в его ландшафтах в соответствии со своими биотопическими предпочтениями, и там, где обстановка подходит для нескольких или всех этих видов, мы обнаруживаем их совместное обитание. То есть наши материалы не дают никаких дополнительных оснований для суждения о том, что конкурентные отношения играют какую-либо роль в распределении птиц. При этом, что касается куликов, на острове Врангеля речь идет максимум о 8—9 совместно обитающих видах. На материковом же побережье Чукотки, в районе м. Якан, в экстраординарных местообитаниях, представляющих собой как бы анклав арктических тундр, мы обнаружили 14 (!) видов совместно обитающих куликов, видовое богатство которых в данном районе обусловлено смешением здесь эвразийского и гемиарктического комплексов. Важно, что в обоих случаях, и на о-ве Врангеля и в районе м. Якан, общая плотность населения куликов увеличивалась сопряженно с повышением их видового богатства, что является косвенным свидетельством их независимого друг от друга распределения.

Нельзя также не сказать и о возможности напряженных, в рассматриваемом плане, отношений между столь далекими видами, как лемминги и шмели и другие облигатно анемофильные (трофически связанные с цветками) насекомые. Дело в том, что в годы особо высокой численности леммингов они уничтожают и повреждают массу не только вегетативных частей растений, но и генеративных побегов, несущих цветки. Это, по мнению М.В. Березина, может существенно подорвать кормовую базу шмелей. На это же указывает и В.Ф. Шамурин для Якутии. Вряд ли эту ситуацию можно рассматривать в качестве примера конкурентных отношений. Скорее она представляет типичный случай аменсализма, когда лемминги «вредят» популяции шмелей, не испытывая сами отрицательных воздействий.

Существование конкурентных отношений в связи с использованием сходных кормовых ресурсов может выражаться и в прямых взаимодействиях между видами. При этом непосредственное «вырывание» добычи друг у друга встречается достаточно редко и чаще относится уже к другой группе явлений (см. ниже), хотя нередко наблюдается у песцов и бургомистров, которые постоянно «сталкиваются» на своих дополнительных кормах, собирая трупы морских птиц под колониями, кормясь на останках морских млекопитающих.

Наиболее же часто, по крайней мере, у позвоночных животных, мы сталкиваемся с проявлением подобных конкурентных отношений в межвидовой территориальности, то есть защите кормовых территорий от особей других, как правило, близких, видов.

Как показал в своем обзоре В.К. Рябицев (1993), в большинстве случаев, в тундрах, не удается наблюдать или доказать наличие межвидовой территориальной агрессивности в большинстве групп близких видов птиц. Даже у экологически очень близких коньков территории разных видов свободно перекрываются. Аналогичная ситуация свойственна куликам и воробьиным острова Врангеля, которые гнездятся сколь угодно близко друг от друга и не дают примеров защиты своей территории от особей других видов, что касается и таких близких видов, как, например, тулес и бурокрылая ржанка. Наоборот, чаще удается наблюдать подобие межвидовых агрегаций, когда в непосредственной близости друг от друга гнездятся тулесы, камнешарки и исландские песочники, что, возможно, дает им преимущества в защите гнезд от хищников. Еще одним ярким свидетельством отсутствия межвидовой территориальности представляется и описанная нами выше ситуация резкого увеличения плотности гнездящихся куликов на свободных от снега территориях в годы неравномерного снеготаяния.

Среди распространенных тундровых птиц взаимоисключение территорий достаточно часто в разных районах Арктики наблюдалось лишь для поморников (Рябицев, 1993). В годы обилия леммингов и активного гнездования средних поморников последние постоянно конфликтуют за территорию с длиннохвостыми поморниками, использующими тот же пищевой ресурс. По мнению И.В. Дорогого (1981 и др.), на острове Врангеля средние и длиннохвостые поморники различаются биотопическим преферентумом, что избавляет их от прямой конкуренции. В то же время на Ямале В.К. Рябицевым (1993) были проведены специальные исследования территориальных отношений этих двух видов поморников и других пернатых хищников-миофагов, которые показали, что поморники крайне агрессивно реагируют на своих пищевых конкурентов других видов, причем не только на другие виды поморников, но и на белых сов. Как более крупный и сильный вид, средний поморник вытесняет более мелкого длиннохвостого поморника в менее оптимальные биотопы, где он никогда не гнездится при отсутствии размножающихся средних поморников. То есть наблюдаемая на о-ве Врангеля картина биотопической сегрегации этих двух видов могла бы интерпретироваться и как результат подобных территориальных взаимодействий. Однако, в отличие от равнинного Ямала, где разнообразие местообитаний не столь велико, как на о-ве Врангеля, длиннохвостые поморники в годы малой численности средних практически не гнездятся в населенных ими равнинных и долинных участках, продолжая придерживаться более дренированных, часто щебнистых склонов и вершин (Дорогой, 1987). То есть мы имеем основания полагать, что в условиях повышенного биотопического разнообразия, имеющего место на острове Врангеля, прямые конкурентные отношения устраняются и в этой, наиболее «обещающей» группе видов.

Помимо конкурентных отношений, связанных с использованием одних и тех же пищевых ресурсов, может иметь место и конкуренция за «жизненное пространство» — за места произрастания, места гнездования, различные укрытия и убежища. Классическим примером в этом отношении являются отношения мхов и органофобных цветковых растений в тундровой зоне в целом. Заселив какую-либо поверхность и образовав плотную дернину, тундровые мхи исключают произрастание на ней большинства видов цветковых (хотя для некоторых из них наличие мхов представляет собой положительное и даже необходимое условие обитания) как чисто механически, так и за счет существенного увеличения кислотности субстрата и задерживания его прогревания и просыхания. Со временем это приводит к образованию обширных моховых пространств с крайне бедным набором и невысоким обилием цветковых растений, что наиболее характерно для южных и центральных районов тундровой зоны. В арктических же тундрах напряженность

этих отношений существенно ослаблена за счет интенсивных криогенных процессов и снежно-ветровой корразии, постоянно нарушающих сомкнутость моховой дернины, что дает возможность для поселения растений, избегающих задернованных субстратов. Это и является причиной относительно большего богатства и разнообразия цветковых растений в зональных местообитаниях арктических тундр, по сравнению с более южными подзонами. Очевидно подобные же взаимоотношения могут существовать и между самими цветковыми растениями, в первую очередь между склонными к образованию обширных дернин.

Что же касается животных, многим из которых, в частности птицам, бывают свойственны конкурентные отношения за места размножения, то и тут характерная для острова ситуация выглядит относительно «спокойно».

Потенциальными конкурентами среди птиц прежде всего могут быть виды, использующие различные укрытия, которые представлены на острове воробьиными и чистиковыми. Из подобных воробьиных трясогузка и каменка достаточно слишком редки, чтобы имело смысл говорить о серьезной роли конкуренции за места гнездования в их отношении с другими видами. Предполагать наличие подобной конкуренции можно только для пуночки и чечетки на острове Геральд, где последняя в отдельные годы гнездится в значительном обилии, используя те же укрытия для гнезд, что и повсеместно многочисленная пуночка. Аналогична ситуация и со скрыто гнездящимися чистиковыми. В большинстве поселений морских птиц они представлены только или преимущественно полярным чистиком, но, опять же, на о-ве Геральд бывает достаточно многочисленна и ипатка, с которой у чистика может возникнуть конкуренция за пригодные для гнездования пустоты, расщелины.

Кроме того, конкурентных отношений рассматриваемого типа можно ожидать у смешанных многовидовых колониальных птиц. Подобные случаи описаны для некоторых «птичьих базаров», где, при дефиците пригодных к гнездованию мест, могут возникнуть напряженные отношения между кайрами и моевками, вплоть до того, что кайры сбрасывают гнезда моевок, расчищая поверхности карнизов и уступов, для того чтобы отложить свое яйцо (Белопольский, 1957). С этим могут быть связаны некоторые особенности структуры и соотношения видов в подобных колониях островов Врангеля и Геральд, как, например, предпочтение моевками мест, непригодных для гнездования кайр, и, как результат, существенное преобладание кайр над моевками на о-ве Геральд, где подобные места (скульптурные формы поверхности клифов, на которых моевки способны «пристроить» свое гнездо, но кайры не могут отложить яйца) достаточно редки (см. раздел о поселениях морских птиц).

Наконец, конкуренция установлена между видами гусеобразных, образующих смешанные колонии вокруг гнезд белых сов. При этом, по данным Е.К. Литвина, черные казарки, стремящиеся загнеститься поближе к совиному гнезду, «гоняют» обыкновенных гаг из центра колонии, но в свою очередь «поджимаются» белыми гусями, образующими внешнее кольцо колонии, от которых их спасает только то, что совы «разрешают» казаркам гнездиться гораздо ближе к их гнезду, чем белым гусям. Для гаг это может не иметь существенного значения, так как подобный способ гнездования для них факультативен. Однако потенциальная численность черной казарки, для которой это единственная возможность гнездования на острове, может существенно ограничиваться подобными взаимодействиями.

Следует упомянуть также и о близких к конкурентным отношениях между леммингами и шмелями, о которых сообщает М.В. Березин. Поселившиеся в лемминговой норе шмели могут заставить лемминга, избегающего подобного соседства, покинуть ее, и в целом ситуация оказывается более сходна с паразитизмом (кстати, известны аналогичные случаи, когда шмели строили гнездо

в гнезде пуночки, и хозяйка бросала его). При совместной же жизни в одной сложной норе, имеющей несколько камер и множество выходов, шмелиные гнезда часто непреднамеренно разрушаются леммингами в ходе расчистки ходов. В этом случае лемминги выступают по отношению к шмелям в качестве аменсалов.

В целом же возникает впечатление, что конкурентные отношения и аменсализм вообще не характерны для сообществ острова Врангеля и арктических тундр в целом или, во всяком случае, имеют место гораздо реже, чем позитивные межвидовые взаимодействия. Специальный «поиск» ни тех, ни других на острове не проводился, но по числу случаев, «лежащих на поверхности», баланс складывается явно в пользу кооперации и «взаимовыгодного сотрудничества».

Кроме того, анализ имеющейся литературы показывает, что число даже потенциальных ситуаций, в которых можно было бы ожидать конкурентных отношений, в арктических тундрах существенно ниже такового в более южных областях. В значительной степени это связано с тем, что многие экологические группы и *гильдии*⁷ представлены здесь всего одним видом или же всего одним достаточно многочисленным видом, чья лучшая приспособленность к столь суровым природным условиям позволяет ему заселить данную подзону, где он избавлен от конкуренции со своими «коллегами». Вполне вероятно также, что особо высокое разнообразие как природных условий острова, так и его флоры и фауны позволяет избегать конкуренции тем видам, которым подобные отношения могут быть свойственны в более однородных и биотически бедных условиях.

В общем же при оценке разнообразия проявляющихся на острове конкурентных отношений, в сравнении с комменсалистическими и мутуалистическими, вспоминаются слова известного ботаника-тундроведа Б.К. Городкова (сказанные им о растениях, но применимые и к другим группам организмов) о том, что в столь суровых климатических условиях на смену конкуренции приходит «взаимное благоприятствование» видов.

Средообразующая деятельность позвоночных животных

Воздействуя в процессе жизнедеятельности на окружающую их среду, не только растения, микроорганизмы, но и позвоночные животные нередко способны привносить в нее существенные изменения, преобразуя те или иные параметры или даже полностью изменяя облик тех или иных ландшафтных подразделений. Наиболее заметны и, очевидно, наиболее значимы результаты подобной деятельности там, где ослаблена средообразующая роль растительного покрова, то есть в экстремальных районах, к которым, наряду с аридными и высокогорными областями, относится и Арктика. При свойственной этим районам крайне упрощенной структуре и малой мощности растительного покрова, а также его относительном однообразии, существенную роль в определении условий обитания животных здесь начинают играть абиогенные факторы, а на этом фоне многие изменения, вносимые воздействием животных на растительность и почвенно-грунтовый покров, становятся особо заметными и имеют относительно большую значимость.

К основным видам воздействий позвоночных животных на среду, приводящим к ее физиономическим изменениям, следует отнести изъятие определенной части фитомассы фитофагами, нарушения почвенно-растительного покрова в процессе и вслед-

⁷ Гильдиями называют группы видов одного сообщества, обладающих сходными функциями, требованиями к условиям обитания и одинаковыми размерами экологических ниш (Одум, 1986 и др.).

ствие роющей деятельности, а также изменение химизма почво-грунтов путем локального повышения содержания азота, за счет продолжительного поступления экскрементов, погадок, трупов, поедой, то есть всего того, что иногда называют *зоогенным опадом*. Эти три вида воздействий могут проявляться как по отдельности (поступление азотсодержащих соединений в районах птичьих базаров), так и все вместе, одновременно, будучи связанными с жизнедеятельностью одного вида (лемминги).

Названные виды воздействий оказывают многообразное влияние на другие организмы, подавляя развитие одних и способствуя процветанию других или же создавая необходимые на них условия существования. Фактически мы уже сталкивались с примерами подобных воздействий, говоря о «квартирантах» роющих животных и об улучшении одними видами условий кормодобывания для других, сутью которых и является изменение среды обитания. В самом общем виде, подобные воздействия сводятся к тому, что оказывается прямое механическое или химическое воздействие на растительный и (или) почвенный покров, трансформации которых могут приводить к существенным изменениям состояния популяций населения других видов и групп животных, в том числе и других позвоночных, которые при этом могут и не вступать в прямой контакт с «виновниками» данных изменений, которые могут иметь совершенно разный характер, от крайне отрицательного до исключительно позитивного.

Во всех названных экстремальных областях наиболее мощное воздействие на растительный покров, путем изъятия растительной массы в процессе питания, производят копытные и грызуны. Степень подобного воздействия зависит от обилия последних, и в случае их высокой плотности в течение достаточно длительного времени растительный покров может видоизмениться до неузнаваемости. Более того, уже фактически общепризнано, что некоторые типы местообитаний и даже ландшафтов, как, например, степи, существуют только при постоянном воздействии копытных и грызунов и деградируют в случае их исчезновения⁸. Более или менее близкие примеры такого рода воздействий есть и в тундровой зоне, хотя в целом принято считать, что воздействие тундровых копытных здесь неизмеримо мало по сравнению с аналогичной деятельностью грызунов. Так, лемминги в течение суток потребляют растительную массу, в два раза превышающую их вес, то есть порядка 30 кг в год. Если местами, в годы их высокой численности, плотность населения зверьков может достигать сотен особей на гектар, то понятна вся возможная сила подобного воздействия. После «пиковых» лет некоторые участки оказываются почти лишенными растительного покрова, причем уничтожаются даже стелющиеся кустарники, с которых начисто объедается кора.

Как отметил Уолтер Марсден, помимо прямого воздействия на растительность, периодические ее повреждения подобного характера должны оказывать и существенный эффект на тепловой режим поверхности. Удаление теплоизолирующего растительного покрова и обнажение темного органического материала влечет за собой увеличение теплоадсорбционных возможностей, т.е. количества поглощаемой поверхностью солнечной энергии, со всеми вытекающими отсюда последствиями — увеличение мощности сезонноталого слоя.

Спецификой тундровой зоны является, очевидно, и то, что наряду с копытными и грызунами, то есть млекопитающими, не меньшее значение в обсуждаемом контексте в определенных районах могут иметь гуси. Подобная ситуация как раз свойственна острову Врангеля, где наряду с достаточно высокой численностью северных оленей, овцебыков и двух видов леммингов, высока плотность белых гусей, концентрирующихся в гнездовой период на весьма ограниченной площади колоний и более широко распространенных по равнинам острова во время линьки и в предотлетный период.

⁸ В случае со степью играет роль конечно не только поедание растительной массы, но и вытаптывание растительности копытными и роющая деятельность грызунов.

Влияние белых гусей на биоценозы острова просто нельзя не заметить. Мы уже говорили о том, что в местах их весенней кормежки растительный покров может быть нарушен весьма существенным образом. Столь же впечатляющи и последствия пребывания гусей в районах линьки, где обширные территории приозерных котловин оказываются сплошь усеяны гусиным пометом, выпавшими в ходе линьки перьями и остатками гусиной трапезы — листьями и стеблями осок и злаков, которые гуси состригают, добываясь до излюбленных, наиболее сочных прикорневых частей растений. Замечено, что приозерные растительные группировки острова отличаются крайне слабым участием такого типичного для них злака как *Arctophila*, что некоторые геоботаники связывают как раз с регулярным выеданием ее белыми гусями (в разделе о взаимодействиях «хищник-жертва» мы не упомянули эту ситуацию из-за ее практической неизученности, тогда как вполне возможно, что в ней-то и обнаружится пример контроля «хищником» численности «жертвы»). В местах концентрации гусей перед окончательных отлетом с острова, на его южном побережье, где они интенсивно кормятся в течение нескольких дней перед, после отлета, иногда на огромных площадях не удается найти ни одной целой метелки злаков, «поспевающих» к этому времени. Все они оказываются объединенными гусями, и многие злаковые группировки напоминают аккуратно подстриженный газон.

Конечно же, существенно изменена среда и на основной колонии белого гуся, где их воздействие наиболее концентрировано. По данным С.С. Холода, растительный покров колонии отличается от такового аналогичных экотопов вне гусиной колонии слабым развитием и крайней разреженностью злакового яруса, а также отсутствием сплошной «корочки» мхов, обычно развивающейся в типичных для колонии разреженных ивняках. Наоборот, некоторые растения, под действием регулярной и обильной подкормки азотом, развиваются здесь исключительно хорошо. Так, территория гнездовья славится своим луком, образующим здесь густые заросли и достигающим солидных, более нигде на острове невиданных размеров.

О том, как велико может быть влияние гусей на состав растительности, наглядно свидетельствуют эксперименты по огораживанию участков в местах их регулярного кормления, которые начали ставить в Канаде, а затем и на острове Врангеля. Канадские исследователи выяснили, что на огороженном от гусей участке, в первые же годы флористическое разнообразие увеличилось в несколько раз. На острове Врангеля несколько таких площадок было заложено на террасе р. Тундровой, где гуси регулярно кормились в послегнездовой период. Уже через пару лет огороженные сеткой площадки превратились в яркие клумбы на фоне ровного «газона».

С учетом того, что еще в начале века общая численность гусей на острове была существенно выше, возможно на порядок, следует думать, что их присутствие серьезным образом сказалось на современном облике, по крайней мере некоторых элементов ландшафта острова. К сожалению, знаем мы об этом все еще слишком мало, для того чтобы оценить реальный вклад этого вида и последствия сокращения его численности.

Воздействие гусей на почвенно-растительный покров в местах их концентрации всегда комплексно, поскольку они и изымают определенную часть фитомассы, и снабжают почву азотом, и просто нарушают целостность растительного покрова чисто механически. В более чистом виде последствия изменения химизма субстрата за счет избыточного поступления азота можно наблюдать в районах колоний морских птиц и в местах регулярного гнездования или регулярного нахождения пернатых хищников.

Так, густыми куртинами злаков обычно маркируются гнездовые лунки и кормовые столики белой совы, где приток азота создается за счет постоянного поступления помета этих птиц, погадок и остатков их трапезы. Злаки здесь существенно выше и образуют

более густую поросль, нежели в «естественных» условиях. Притом, что образуется она в тех местах, которым такие лугоподобные образования совсем не свойственны — на щебнистых склонах, вершинках останцовых бугров и т.д. С этими куртинами костра (*Bromus*), мятликов (*Poa*) и других злаков связаны и определенные группировки насекомых, в частности, очень высокая плотность связанной со злаками цикадки *Hardya youngi*, относительно широкое распространение которой в ландшафтах острова в значительной степени обусловлено обилием подобных зоогенных растительных группировок. К этим же зоогенным луговинам приурочены три (причем самые крупные) из шести известных микропопуляций редчайшего эндемика острова — зубровки врангельской (*Hierochloa wrangelica*), образующей по их периферии почти чистый травостой (зубровковый луг). То есть вполне вероятно, что белые совы играют немаловажную роль в распространении и состоянии популяций этого редчайшего вида.

Наиболее же сильно эффект постоянного удобрения проявляется в местах гнездования морских колониальных птиц, для которых хорошо известны существенные отличия растительного покрова от такового окружающих территорий. На островах Врангеля и Геральда хорошо развитые зоогенные группировки со значительным участием нитрофильных растений (ложечная трава, некоторые полыни и т.д.) формируются практически везде, где этому не препятствуют другие факторы — крутизна и (или) «сыпучесть» склонов, открытость наиболее сильным северо-восточным ветрам, обуславливающая интенсивную снежную корразию в зимнее время. В особо же благоприятных для развития растительности условиях эффект привнесения морскими птицами азота проявляется особо сильно и иногда имеет довольно далеко идущие последствия. Наиболее впечатляющим примером этого служит ситуация на о-ве Геральд, где наличие крупных поселений морских птиц, главным образом чистика, создает условия для формирования не только чрезвычайно богатой растительности, но и необычайно разнообразного населения воробьиных.

Остров Геральд представляет собой фактически скальный останец, с выраженными поверхностями выравнивания на высотах около 200 и около 300 метров над уровнем моря. Мелкие размеры и значительные абсолютные высоты обуславливают то, что растительный покров его вершинных поверхностей, террас и немногочисленных корытообразных долин близок по своему составу и структуре к полярнопустынному, что предполагает крайнюю скудность населения воробьиных птиц, представленного во всех подобных случаях, как правило, лишь пучочкой. Однако, наравне с этим, здесь существуют и совершенно иные условия.

Сложенные разнообразными гранитоидными породами берега этого острова характеризуются тем, что над отвесными или даже имеющими отрицательный уклон клифами здесь развиваются достаточно протяженные, до 100 и более метров, надклифовые склоны, изобилующие отдельными кеккурами, вытянутыми вдоль склона скальными грядами, а также глыбовыми россыпями. Обилие разнообразных трещин, расщелин и пустот создает хорошие условия для гнездования чистика, который здесь и гнездится в исключительном обилии — до нескольких тысяч особей на 1 км протяженности берега, то есть до нескольких сотен птиц на 1 га надклифовых склонов. Помимо этого, на этих же склонах, преимущественно вдоль их бровки непосредственно над клифом, сосредоточены гнезда бургомистров, численность которых достигает нескольких десятков на один километр. Подобное изобилие птиц естественно не может не влиять на растительный покров подобных склонов, которые к тому же, вследствие особенностей текстуры пород, не столь «подвижны», как, например, подобные склоны сланцевых берегов. Совершенно особые условия создаются на подобных склонах южного и юго-западного берегов ост-

рова, которые, помимо всего, укрыты от наиболее сильных и холодных северных и северо-восточных ветров, хорошо прогреваются и раньше всех прочих освобождаются от снежного покрова. Здесь, на высотах превышающих 100 м, формируется совершенно необычный для подобных условий растительный покров явно зоогенного происхождения. Очень велика степень растительного покрытия, которая от 40—50% в самых верхних частях склона уже к его середине достигает 100%. Мощность растительной дернины местами достигает 20—25%. Достаточно разнообразен состав цветковых растений, среди которых, помимо явно нитрофильных, хорошо представлены и другие виды. При этом многие особи обычных и для острова Врангеля видов, например лапчатки гипоарктической, достигают здесь невиданных на о-ве Врангеля (в, казалось бы, лучших условиях) размеров. Вслед за растительностью, также сравнительно богатым и разнообразным оказывается и население наземных беспозвоночных, очень велико, например, обилие пауков, а среди жуков, помимо хищных форм, представлены и растительноядные виды, такие как листоеды и долгоносики, причем среди последних нами был найден *Coniucleonus astragalli*, распространенный на о-ве Врангеля отнюдь не в самых суровых условиях.

Совокупность описанных условий, защищенность от неблагоприятных погодных воздействий, богатая растительность и энтомофауна, создает условия для формирования совершенно необычного для мелких арктических островов птичьего населения. Помимо повсеместно обычной, но также особо многочисленной на описанных склонах пучочки, в мало уступающем обилии здесь гнездится пепельная чечетка, устраивающая гнезда в расщелинах скал и пустотах между камнями. По участкам с наиболее богатой травяной растительностью, которые смотрятся на этих склонах как ярко-зеленые лужайки, гнездятся лапландские подорожники. Кроме того, здесь постоянно встречаются белая и желтая трясогузка, каменка и американский конек, а также здесь неоднократно удавалось увидеть поющих варакушку и беловенечную зонотрихию. Характер пребывания всех этих видов так и не удалось точно установить из-за очевидных трудностей передвижения по крутым скалистым склонам, но для большинства из них вполне можно также предположить гнездование. Имея надежный «тыл» в виде описанных склонов, являющихся своего рода «оазисами», все названные виды птиц посещают с целью кормежки и другие биотопы острова, которые, сами по себе, вряд ли смогли бы обеспечить их существование. Так, лапландских подорожников и чечеток, в период активного снеготаяния, часто можно видеть кормящимися на расположенных выше надклифовых склонах террас со скудной, преимущественно моховой растительностью, где к ним иногда присоединяются трясогузки и коньки. Трясогузки и каменки часто посещают долины ручьев или же кормятся прямо на клифах, на небольших пятнах растительности, формирующихся иногда вдоль карнизов.

В целом наземное население птиц острова приобретает вид совершенно не свойственный островной территории подобного типа и размера, расположенной в подобных широтах. При этом совершенно ясно, что хотя этому способствовали и особо благоприятные условия — определенное строение и определенная микроклиматическая обстановка описанных склонов, но основную роль сыграло именно изобилие гнездящихся чистиков, не будь которых, или будь их значительно меньше, не было бы столь развитой растительности, а, соответственно, и столь богатого населения воробьиных. Это прямо подтверждается тем, что на том же о-ве Геральд, на склонах тех же самых экспозиций, но гораздо менее пригодных для гнездования чистиков, мы не встречаем ничего подобного. В общем, описанная ситуация — хороший пример того, как морские птицы могут определять состояние, казалось бы, совершенно от них независимого компонента и существенным образом влиять на облик наземных экосистем.

Наконец, следует остановиться на средообразующей деятельности роющих млекопитающих, представленных на острове песком и леммингом, имеющей комплексный характер, заключающийся как в механическом воздействии на почво-грунты, так и в регулярном локализованном поступлении азота в виде экскрементов, пищевых запасов, остатков пищи, трупов животных и т.д. Результаты подобной деятельности упомянутых животных отлично видны на острове невооруженным взглядом, постоянно «натякающимся» на яркие клумбы, густые куртины высоких злаков или поляны, резко выделяющиеся на однородном фоне сравнительно бедных растительных сообществ.

Наиболее хорошо влияние роющей деятельности изучено на примере копытного лемминга (лемминга Виноградова), который, собственно, и вносит основной вклад в подобное «преобразование» среды на острове. Как мы уже знаем, для этого вида характерно строительство сложных и обширных многолетних нор, имеющих иногда несколько разновозрастных гнездовых камер, множество ходов. «Строительство» и поддержание подобного сооружения существенно влияют на аэрацию и влажность почвы, глубину сезонного протаивания и т.д., а результатом жизнедеятельности грызунов является изменение содержания в почве гумуса. Все эти параметры изменяются в зависимости от возраста колонии. С.П. Кирюченко (1978 и др.) выделяет 4 стадии развития норы (рис. 155), каждой из которых соответствует определенная разновидность производных зоогенных сообществ.

На первой, преимущественно равнотравно-ивнячковой, стадии растительность норы слабо отличается от фоновых первичных сообществ. Выброшенная при рытье нор земля формирует невысокий плосковершинный холмик, высотой до 5 см. Степень растительного покрытия, как правило, не превышает 20%. Доминируют в основном те же виды, что и в фоновых сообществах, но в 5—7 раз увеличивается обилие разнотравья, главным образом за счет польни северной — *Artemisia borealis*.

На второй стадии (рис. 156), названной разнотравной, рылые выбросы расплываются, а число свежих уменьшается, и уровень поверхности норы становится почти неотличимым от ненарушенных первичных участков. Растительное покрытие увеличивается до 35%, при абсолютном преобладании разнотравья. Наиболее обильны, как правило, полярная арктическая (*Artemisia arctica*), валериана (*Valeriana capitata*), синюха (*Polemonium acutiflorum*), родиола северная (*Rhodiola borealis*), на которые приходится около 80% площади дернины и 90% биомассы. Обилие именно этих видов объясняется богатством почвы элементами минерального питания зоогенного происхождения. Из других видов наиболее часто встречаются мятлики арктический, лисохвост альпийский, полярная северная, паррия, лапчатки, незабудка, мытник Лангсдорфа.

В начале третьей, злаковой, стадии часть выбросов проседает над обвалившимися ходами и камерами, и разнотравье постепенно сменяется злаково-разнотравными сообществами. Степень растительного покрытия увеличивается до 70% при преобладании злаковых группировок. Из-за проседания поверхности увеличивается ее задернованность, повышается влаж-

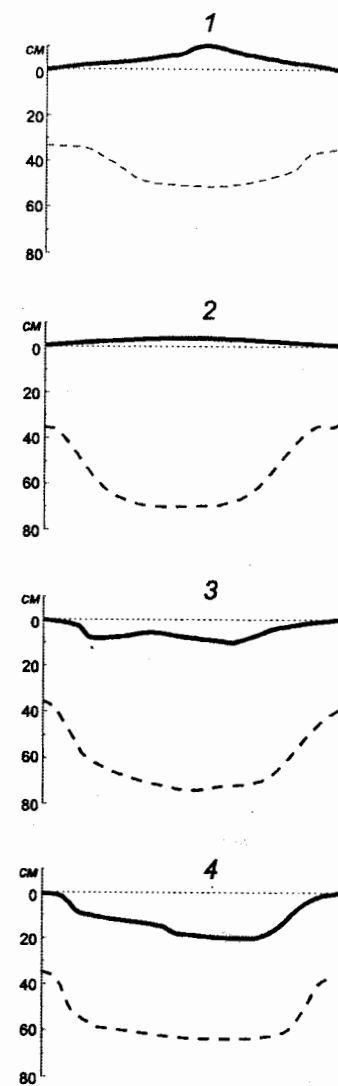


Рис. 155. Микрорельеф поверхности норы копытного лемминга (жирная сплошная линия) и глубина сезонного протаивания грунта на разных стадиях развития «лемминговинья».

Стадии: 1 — равнотравно-ивнячковая, 2 — разнотравная, 3 — злаковая, 4 — злаково-моховая

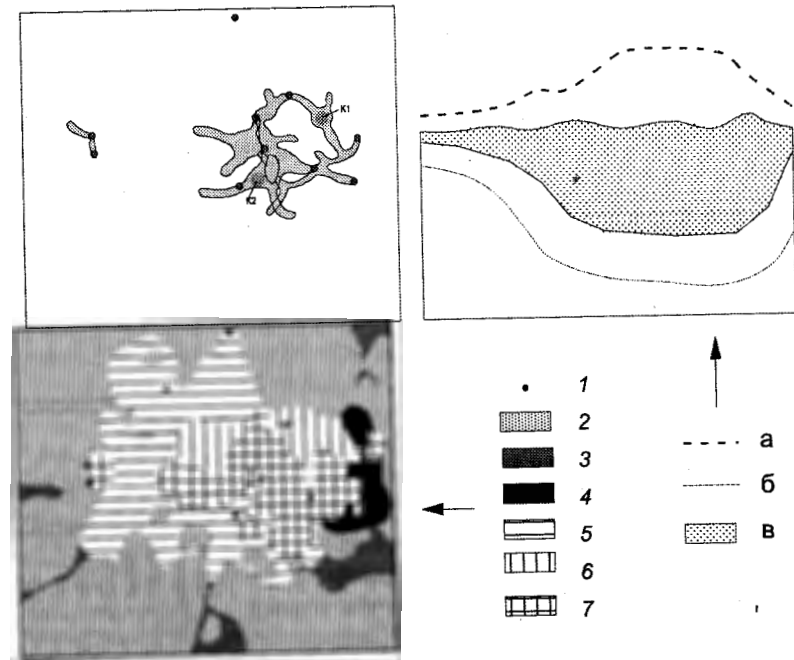


Рис. 156. Нора копытного лемминга на «разнотравной» стадии своего развития. Показаны зоогенные растительные группировки (слева внизу), схема ходов и гнездовых камер (слева вверху) и профиль норы (справа вверху).

1 — норовые отверстия, 2 — фоновые дриадовые группировки, 3 — моховые ложбины, 4 — свежие незадернованные выбросы, 5 — ожиково-злаково-разнотравные группировки, 6 — злаково-разнотравные и разнотравно-злаковые группировки, 7 — разнотравные (незабудка, родиола, валериана, полынь) группировки, а — верхняя граница травяного яруса, б — граница сезонного оттаивания грунта, в — гумусовый горизонт. K1 и K2 — гнездовые камеры

ность почвы, начинает развиваться моховой покров. Разнотравье вытесняется на периферию и на его долю на этой стадии приходится не более 10% надземной фитомассы.

На последней, моховой, стадии, характеризующейся проваливанием ходов и камер, на их месте формируется преимущественно моховой покров с разреженными и угнетенными злаками. Степень растительного покрытия может достигать 100%, притом, что 80% фитомассы приходится на мхи. На периферию норы начинает распространяться ива ползучая.

В целом роющая деятельность копытного лемминга и связанные с ней процессы (накопление экскрементов, запасание корма в норе и т.д.) обуславливают ускорение почвообразующих процессов (не заходящих столь далеко без подобного влияния), выражающееся в формировании хорошо выраженного гумусового горизонта, мощностью до 60 см и концентраций грубого гумуса в виде линз, возникающих в местах расположения гнездовых камер и «уборных». Существенным образом изменяется аэрация и гидротермический режим почво-грунта, увеличивается глубина протаивания.

Как видим, благодаря всем этим процессам, на площади норы, на «пике» ее развития (вторая и третья стадии) формируются растительные сообщества, которые могут резко отличаться от окружающих фоновых высоким видовым богатством, фитомассой, высотой травяного яруса, а также более мощным развитием отдельных особей растений, по сравнению с произрастающими в окрестностях норы. В некоторых растительных сообществах (разнотравных луговинах) различия эти могут быть не очень заметны, но

в большинстве типичных для острова фитоценозов, таких как пятнистые кустарничковые тундры, обилие нор копытного лемминга существенно меняет ряд общих характеристик растительного покрова. Из-за незначительной, как правило, общей площади так называемых «лемминговин», суммарная фитомасса меняется не очень существенно, но значительно обогащается видовой состав, в том числе и за счет многих видов разнотравья, для которых произрастание в подобных «чистых» сообществах нехарактерно. Наличие плотных куртин высоких злаков и (или) разнотравья качественно меняет характер многих относительно бедных биотопов, делая их более привлекательными для тех животных, которые так или иначе связаны с произрастающими на «лемминговинах» растениями.

Мы уже обсуждали вопрос о многочисленных «постояльцах» нор копытного лемминга, в числе которых могут быть и сибирские лемминги, и пуночки, и шмели, и комары-трихоцериды, не говоря уже о других членистоногих — комменсалах и паразитах самих «хозяев». Других же животных привлекают не сами норы, а то, что на них вырастает. Места с обилием «лемминговин» охотнее посещаются копытными, которым здесь в принципе больше и есть-то нечего. Характерные для второй стадии развития нор «клубы» привлекают шмелей и других антофильных насекомых, существенно расширяя их экологический ареал. Ну и так далее.

Иными словами, на площади лемминговых нор формируются своеобразные не только растительные сообщества, но и сообщества животных, часто гораздо более богатые и разнообразные, по сравнению с окружающими.

Высказывались также соображения (Е. Слинченкова, личн. сообщ.), что «лемминговины», как, впрочем, и более крупные песчовые норы, которым свойственны примерно те же особенности и процессы, при большей их мощности, могли служить своего рода микрорефугиумами для мезо- и ксерофитных, в том числе луго-степных и степных растений в периоды относительной гумидизации климата. В настоящее время какой-либо особенной привязанности подобных видов к «лемминговинам» и «песчовинам» не наблюдается, но в принципе это вполне реально. Аналогичного явления можно ожидать и для энтомофауны.

Тихомиров (1959) указал еще на один эффект, оказываемый леммингами на растительный покров и микрорельеф поверхности. Во время массовых весенних перемещений зверьки, в целях безопасности, движутся, преимущественно, по различным линейным понижениям, в т.ч. и морозобойным трещинам, образуя достаточно густую сеть хорошо утопанных троп. Из-за уплотнения утоптанного мха здесь скапливается и задерживается вода, что замедляет процессы оттаивания грунта, интенсифицируя процессы развития мозаичности нанорельефа, а, соответственно, и растительного покрова.

* * *

Подводя краткий итог сказанному о разнообразии биоценологических взаимодействий, проявляющихся в сообществах островов Врангеля и Геральд, хотелось бы отметить следующее. Юджин Одум (1986 и др.) приводит три принципа, касающиеся соотношения в сообществах взаимодействий между видами, выделенных в начале данной главы типов:

- 1) негативные взаимодействия проявляются на начальных стадиях развития сообщества или в нарушенных природных условиях;
- 2) в процессе эволюции и развития экосистем обнаруживается тенденция к уменьше-

нию роли отрицательных взаимодействий за счет положительных, повышающих выживание взаимодействующих особей;

3) вероятность возникновения сильных отрицательных взаимодействий больше в недавно сформировавшихся и новых ассоциациях видов, нежели в старых.

Представленный в предыдущих разделах материал свидетельствует о том, что, по крайней мере, среди взаимодействий «лежащих на поверхности», положительные (комменсализм, кооперация и мутуализм) гораздо более разнообразны, встречаются чаще и имеют большее значение, нежели отрицательные (конкуренция, аменсализм). То есть структура биоценологических отношений в сообществах острова, по крайней мере, на первый взгляд, свидетельствует о достаточной эволюционной продвинутой островных экосистем. Об этом же говорит и рассмотренная выше специфика весьма лабильных трофических отношений. По мнению В.К. Рябицева (1993), названные нами ранее такие признаки тундровых сообществ как их неполная сбалансированность, способность к существованию в неполноценном виде могут быть не свидетельством несовершенства экосистем, а выработанным ими способом существования в нестабильной и непредсказуемой среде.

С другой стороны, как мы уже упоминали, относительная редкость отрицательных взаимодействий может быть и свойством экосистем экстремальных условий, в которых пресс неблагоприятных абиотических факторов столь велик, что для многих видов кооперация и прочие положительные ассоциации с другими видами являются единственными надежными способами выживания и им в подобных условиях не до «разборок» между собой.

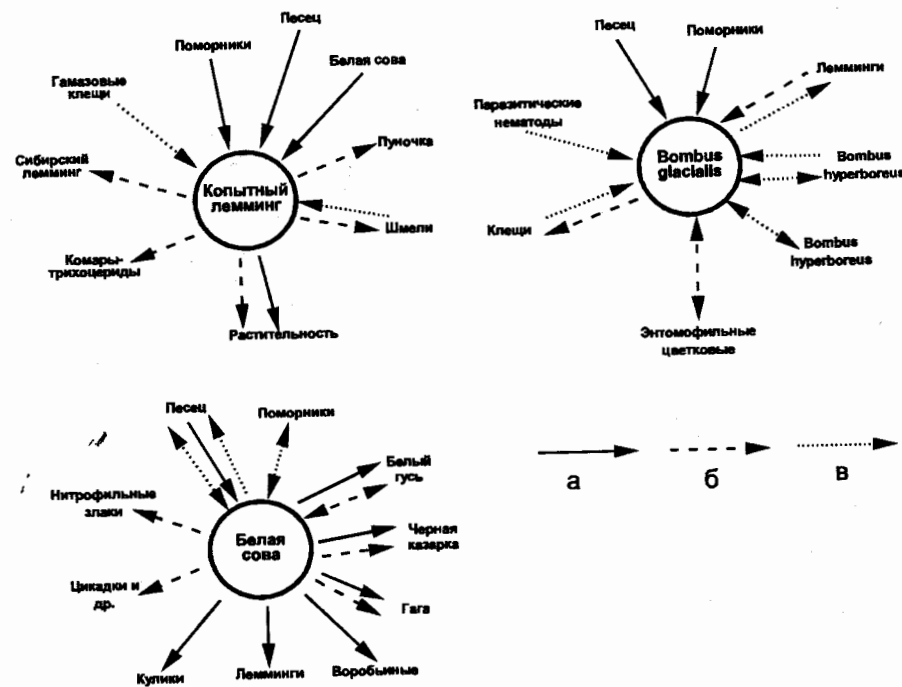


Рис. 157. Основные биоценологические связи копытного лемминга, белой совы и ледового шмеля (*Bombus glacialis*). Типы связей: а — трофические, б — положительные (комменсализм, кооперация, мутуализм), в — отрицательные (паразитизм, конкуренция и т.д.)

Не боясь показаться слишком надоедливым, подчеркну еще раз, что в самых разных типах взаимодействий, будь то отношения «хищник-жертва» или комменсализм, в рассматриваемых нами высоких широтах преобладают не узкие облигатные зависимости, а достаточно широкие и пластичные связи, за счет чего и обеспечивается существование сообществ в среде, характеризующейся нестабильностью и непредсказуемостью.

В данной главе мы рассматривали взаимодействия между организмами по их типам. Это обусловило то, что некоторые группы и виды, обладающие наиболее разнообразными связями в сообществах, занимающие в них важные позиции и наиболее хорошо изученные, упоминались нами неоднократно, в связи с разными типами взаимоотношений. Небезынтересно, однако, попытаться представить весь круг наиболее значимых связей подобных «выдающихся» видов, что мы и делаем на примере трех достаточно хорошо изученных представителей млекопитающих, птиц и насекомых острова (рис. 157).



ЛИТЕРАТУРА¹

- Агаджанян А.К.* История становления копытных леммингов в плейстоцене. // Берингия в кайнозое.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976.— С. 289—295.
- Александрова В.Д.* О подземной структуре некоторых растительных сообществ арктической тундры на о. Б. Ляховском. // Проблемы ботаники. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1962.— С. 148—160.
- Александрова В.Д.* Опыт анализа структуры растительного покрова на границе фитоценозов пятнистой и бугорковатой тундры в Западном Таймыре. // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность.— Л.: Наука, 1971.— С. 185—197.
- Александрова В.Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики.— Л.: Наука, 1977.
- Александрова В.Д.* Растительность полярных пустынь СССР.— Л.: Наука, 1983.
- Алисов А.П.* Климат СССР.— М., 1956.— С. 1—342.
- Ананьева С.И., Криволицкий Д.А., Чернов Ю.И.* Панцирные клещи (*Oribatei*) в подзоне арктических тундр на северо-востоке Таймыра. // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра.— Л.: Наука, 1979.— С. 144—147.
- Ананьева С.И., Чернов Ю.И.* Ногохвостки (*Collembola*) в подзоне арктических тундр на северо-востоке Таймыра. // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра.— Л.: Наука, 1979.— С. 148—153.
- Андреева Т.Р., Томкович П.С.* Значение выбора корма в разделении пищевых ресурсов птенцов тундровых куликов. // Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах.— Сыктывкар, 1989.— С. 84—85.
- Белопольский Л.О.* Экология морских колониальных птиц Баренцева моря.— М.-Л., 1957.— С. 1—460.
- Бискэ С.П., Баранова Ю.П.* Основные черты палеогеографии Берингии в дочетвертичном кайнозое. // Берингия в кайнозое.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976.— С. 121—128.
- Боркин И.В., Пономаренко В.П., Третьяк В.Л., Шлейник В.Н.* Сайка (*Boreogadus saida*, (Lepeschin) — рыба полярных морей (запасы и использование). // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики.— М.: Наука, 1987.— С. 183—206.
- Брызгин Н.Н., Воскресенский А.И.* Мониторинг атмосферных осадков и продолжительности залегания снежного покрова в Арктике. // Мониторинг климата в Арктике.— Л.: Гидрометеиздат, 1988.— С. 96—105.
- Величко А.А.* Природный процесс в плейстоцене.— М.: Наука, 1973.
- Верховская Н.В.* Плейстоцен Чукотки.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986.
- Вехов Н.В.* Эколого-фаунистическая характеристика населения гидробионтов водоемов арктических пустынь и островных участков арктических тундр Европы. // При-

¹ В список не включены использованные публикации, посвященные непосредственно островам Врангеля и Геральда или написанные на основе собранных на них материалов, полный перечень которых приведен в приложении 2.

- родные комплексы Арктики и вопросы их охраны.— Л.: Гидрометеиздат, 1986.— С. 76—107.
- Волковинцер В.И.* Степные криоаридные почвы.— Новосибирск: Наука, 1978.— С. 1—208.
- Воробьев К.А.* Птицы Якутии.— М.: Изд. АН СССР, 1963.
- Гилева Е.А., Кузнецова И. А., Чепраков М. И.* Хромосомные наборы и таксономия настоящих леммингов рода *Lemmus*. // Зоол. журн., 1984; 63(2): 105—114.
- Глазовская М.А.* Общее почвоведение и география почв.— М.: Изд. МГУ, 1981.— С. 1—259.
- Голиков А.Н., Люлеев В.И., Новиков О.К., Потин В.В., Сиренко Б.И., Шереметевский А.М.* К познанию экосистем пролива Де-Лонга. // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики.— М.: Наука, 1987.— С. 122—132.
- Гросвальд М.Г.* Покровные ледники континентальных шельфов.— М.: Наука, 1983.
- Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша.— М.: Мир, 1988.
- Дунаева Т.Н.* Сравнительный обзор экологии тундровых полевков полуострова Ямал. Труды Ин-та географии АН СССР. Изд-во АН СССР, 1948.— С. 78—144.
- Зайцев И.И.* Биология песцов Чукотского полуострова и особенности их миграции. Автореф. канд. диссертации.— М., 1972.
- Зубакин В.А., Кицинский А. А., Флинт В. Е., Авданин В. О.* Розовая чайка. // Птицы СССР. Чайковые.— М.: Наука, 1988.— С. 244—258.
- Зубакин В.А., Роцевский Ю. К., Ходков Г. И.* Об унификации терминов и основных направлениях дальнейшего изучения колониальности у птиц. // Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. — Куйбышев, 1983.— С. 4—7.
- Иванова Е.Н.* Некоторые закономерности строения почвенного покрова в тундрах и лесотундрах побережья Обской губы. // О почвах Урала, Западной и Центральной Сибири.— М.: Изд. АН СССР, 1962.— С. 49—116.
- Игнатенко И.В.* Классификация, систематика и номенклатура почв Крайнего Северо-Востока СССР. // География и генезис почв Магаданской области.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980.— С. 55—92.
- Игнатенко И.В., Норин Б. Н.* Динамика пятнистых тундр восточноевропейского Севера. // Проблемы ботаники.— Л., 1969.— С. 72—90.
- Каревская И.А.* Особенности позднеплейстоценовых ландшафтов северного побережья Охотского моря по палинологическим данным. // Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое: Тез. докл. Всесоюз. симпоз.— Хабаровск, 1973.— С. 107—108.
- Катенин А.Е.* Принципы классификации растительных сообществ лесотундрового стационара. // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры.— Л.: Наука, 1972.— С. 118—259.
- Киселев С.В.* Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири.— М.: Наука, 1981.
- Кицинский А.А.* Принципы реконструкции истории авифауны биогеографическим методом. // Адаптивные особенности и эволюция птиц.— М.: Наука, 1977.— С. 33—39.
- Кицинский А.А.* Животный мир. // Советская Арктика.— М.: Наука, 1970.— С. 242—256.
- Кицинский А.А.* Орнитофауна северо-востока Азии.— М.: Наука, 1988.
- Кожевников Ю.П.* География растительности Чукотки.— Л.: Наука, 1989.
- Кожевников Ю.П., Железнов-Чукотский Н. К.* Берингия: история и эволюция.— М.: Наука, 1995.

- Кондратьев А.Я. Биология куликов в тундрах северо-востока Азии.— М.: Наука, 1982.
- Кондратьев А.Я. Колонии морских птиц на арктическом побережье Крайнего Северо-Востока СССР. // Морские птицы Дальнего Востока.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986.— С. 37—48.
- Короткевич Е.С. Полярные пустыни.— Л.: Гидрометеоиздат, 1970.
- Коучмен Л.К., Огород К., Трипп Р. Б. Берингов пролив — региональная физическая океанография.— Л.: Гидрометеиздат, 1979.
- Кривошеев В.Г., Уманцева Н.Д. Эколого-физиологические исследования сибирского и копытного леммингов (*Lemmus sibiricus* Kerr, *Dicrostonyx torquatus* Pall., *Rodentia*, *Cricetidae*). // Экология полевков и землероек на Северо-Востоке Сибири.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979.— С. 50—69.
- Ланцов В.И., Чернов Ю.И. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне.— М.: Наука, 1987.
- Лесков А.И. Арктическая тундровая область; Б. Европейско-Сибирская кустарниковая (лесотундровая) область; В. Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область. // Геоботаническое районирование СССР.— М.-Л.: Изд. АН СССР.— С. 18—24.
- Литвинов Д.И. Геоботанические заметки о флоре Европейской России.— М., 1981.
- Любарский А.Н. Колебания ледовитости северных морей и их возможные физические причины. Труды ГГО, 1977(386):111—121.
- Матвеева Н.В. Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра.— Л.: Наука, 1979.— С. 78—109.
- Матвеева Н.В. Принципы классификации растительности тундровой зоны (на примере Таймыра). // Сообщества Крайнего Севера и человек.— М.: Наука, 1985.— С. 56—89.
- Медведев Л.Н., Коротяев Б. А. Очерки по фауне листоедов (*Coleoptera*, *Chrysomelidae*) Арктической Азии и Камчатки. // Исследования энтомофауны Северо-Востока СССР.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980.— С. 77—95.
- Мельников И.А. Экосистемы арктического дрейфующего льда. // Биология Центрального Арктического бассейна.— М.: Наука, 1980.— С. 61—97.
- Мельников И.А., Куликов А.С. Криопелагическая фауна Центрального Арктического бассейна. // Биология Центрального Арктического бассейна.— М.: Наука, 1980.— С. 97—110.
- Мильков Ф.Н. Природные зоны СССР.— М.: Мысль, 1964.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерения.— М.: Мир, 1992.
- Науменко Н.И., Джангильдин Ч.А. Распространение планктона и некоторых видов рыб в южной части Чукотского моря. // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики.— М.: Наука, 1987.— С. 224—238.
- Одум Ю. Экология, т. 1—2.— М.: Мир, 1986.
- Озернюк Н.Д. Механизмы адаптации.— М.: Наука, 1992.
- Павитикс Е.А. О количестве зоопланктона в высоких широтах Северного Ледовитого океана и его роль в жизненном цикле рыб. // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики.— М.: Наука, 1987.— С. 60—89.
- Панов Д.Г. Палеогеография Советской Арктики в четвертичное время. // Проблемы палеогеографии четвертичного периода.— М.-Л.: Изд. АН СССР, 1946.— С. 60—96.
- Панов Е.Н. Колониальное гнездование у птиц, общий обзор. // Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция.— Куйбышев, 1983.

- Паринкина О.М. К характеристике микрофлоры почв арктических тундр северо-восточной части Таймыра. // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра.— Л.: Наука, 1979.— С. 110—117.
- Пармузин Ю.П. Тундролесье СССР.— М.: Мысль, 1979.— С. 1—294.
- Покровский А.В., Кузнецова И. А., Чепраков М. И. Гибридологическое изучение репродуктивной изоляции палеарктических видов *Lemmus (Rodentia, Cricetidae)*. // Зоол. журн. 1994, 63(9): 904—911.
- Полозова Т.Г. Широтные изменения соотношений жизненных форм сосудистых растений на Таймыре. // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра.— Л.: Наука, 1979.— С. 154—159.
- Попов М.Г. Основы флорогенетики.— М.: Изд. АН СССР, 1963.
- Прокаев В.И. Физико-географическое районирование.— М.: Просвещение, 1983.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов.— М.: Наука, 1981.
- Разумовский С.М. Избранные труды.— М.: КМК Scientific Press, 1999.
- Рябищев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике.— Екатеринбург: Наука, 1993.
- Савченко Е.Н. Фауна СССР: Насекомые двукрылые. Комары-долгоножки семейства Tipulidae: Общая часть и начало систематической части.— Л.: Наука, 1983.
- Самбук Ф.Б. О классификации растительности тундровой зоны. // Советская Ботаника. 1937(2):34—51.
- Сергин С.Я., Щеглова М.С. Климат Берингии в ледниковые эпохи как следствие влияния местных и глобальных факторов. // Берингия в кайнозой.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976.— С. 171—175.
- Степанян Л.С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР.— М.: Наука, 1993.
- Стишов М.С. Пространственное распределение и структура сообществ куликов на острове Врангеля. // Кулики в СССР: распространение, биология и охрана.— М.: Наука, 1988.— С. 134—141.
- Стишов М.С. Вероятный путь становления, функции и следствия колониальности у чистиковых птиц. // Современные проблемы изучения колониальности у птиц.— Симферополь-Мелитополь: Сонат, 1990.— С. 45—48.
- Стишов М.С. Дифференциальный ландшафтно-зональный подход в изучении пространственных связей фаун и животного населения. // Успехи Соврем. Биол. 1994, 114(5):539—557.
- Стишов М.С., Чернов Ю.И., Вронский Н. В. Фауна и население птиц подзоны арктических тундр. // Птицы в сообществах тундровой зоны.— М.: Наука, 1989.— С. 5—39.
- Сыроечковский Е.В. Пути адаптаций гусеобразных, трибы *Anserini*, к обитанию в Арктике. Диссер. в виде научного доклада на соиск. уч. ст. доктора биол. наук.— М., 1998.— С. 1—68.
- Сыроечковский Е.Е. Статус белого гуся (*Anser caerulescens caerulescens*) в материковых тундрах Азии. // Казарка. Бюллетень рабочей группы по гусям и лебедям Восточной Европы и Северной Азии.— М., 1997.— С. 222—251.
- Танфильев Г.И. Главнейшие черты растительности России. Распределение растений.— СПб., 1902.
- Таргульян В.О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях.— М.: Наука, 1971.— С. 1—267.
- Тимофеев Д.А. Поверхности выравнивания суши.— М.: Наука, 1979.
- Тихомиров Б.А. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры.— М.-Л.: Изд. АН СССР, 1959.

- Томкович П. С. Адаптивные черты социальной организации тундровых птиц на примере куликов. // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Тез. докл. Всесоюз. совещания.— Таллин, 1984.— С. 173—177.
- Томкович П. С. Социально-пространственная организация песочников в репродуктивный период. Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций.— Пушино, 1984.— С. 197—205.
- Томкович П. С. Закономерности зонального распространения песочников (р. *Calidris*) на гнездовании в Евразии. // Тезисы докл. IX Всесоюз. орнитол. конференции.— Л., 1986.— С. 285—287.
- Томкович П. С. Анализ географической изменчивости исландского песочника *Calidris canutus* (L.). // Бюлл. МОИП, Отд. Биол. 1990; 95(5): 59—72.
- Томкович П. С. История формирования и основы сохранения видового многообразия песочников (*Calidridinae*, *Charadriiformes*, *Aves*). Диссертация в виде научного доклада на соискание ученой степени доктора биологических наук.— М., 1997.
- Уошборн А. Л. Классификация структурных грунтов и обзор теорий их происхождения. // Мерзлые горные породы Аляски и Канады.— М.: Наука, 1958.
- Уошборн А. Л. Мир холода.— М.: Мир, 1988.
- Успенский С. М. Белый медведь.— М.: Агропромиздат, 1989.
- Ушаков С. А., Ясаманов Н. А. Дрейф материков и климаты Земли.— М.: Мысль, 1984.
- Хлебосолов Е. И. О трофической избирательности у некоторых тундровых куликов. // Зоол. журн. 1983; 62(6): 963—965.
- Хопкинс Д. М. История уровня моря в Берингии за последние 25000 лет. // Берингия в кайнозой.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976.— С. 9—27.
- Чернов Ю. И. Комплекс антофильных насекомых в тундровой зоне. // Вопросы географии.— М.: Наука, 1966.
- Чернов Ю. И. Трофические связи птиц с насекомыми в тундровой зоне. // Орнитология.— М.: Изд. МГУ, 1967.
- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши.— М.: Мысль, 1975.
- Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики.— М.: Наука, 1978.
- Чернов Ю. И. Жизнь тундры.— М.: Мысль, 1980.
- Чернов Ю. И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов. // Фауногенез и филоценогенез.— М.: Наука, 1984.— С. 154—174.
- Чернов Ю. И. Флора и фауна, растительность и животное население. Журн. общ. биол. 1984; 45(6): 732—748.
- Чернов Ю. И. Среда и сообщества тундровой зоны. Сообщества Крайнего Севера и человек.— М.: Наука, 1985.— С. 8—22.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра.— Л.: Наука, 1979.— С. 166—200.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Южные тундры в системе зонального деления. // Южные тундры Таймыра.— Л.: Наука, 1986.— С. 194—204.
- Чернов Ю. И., Хлебосолов Е. И. Трофические связи и видовая структура населения тундровых насекомоядных птиц. // Птицы в сообществах тундровой зоны.— М.: Наука, 1989.— С. 39—50.
- Чернявский Ф. Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири.— М.: Наука, 1984.

- Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты.— М.: Наука, 1982.
- Шамурин В. Ф., Тихменев Е. А. Взаимосвязи между энтомофильными растениями и антофильными насекомыми в биогеоценозах Арктики. // Журн. общ. биол. 1974; 35(2) 243—250.
- Шарова И. Х. Эволюция жизненных форм имаго жуликов (*Coleoptera*, *Carabidae*). // Зоол. журн. 1975; 54(1): 49—66.
- Шарова И. Х. Жизненные формы личинок жуликов (*Coleoptera*, *Carabidae*) и их эволюционные взаимоотношения. // Эволюционная морфология личинок насекомых.— М.: Наука, 1976.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т. 1.— Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1963.
- Шварц С. С., Данилов Н. Н. Биогеоценозы лесотундры и южной тундры. // Журн. общ. биол. 1972; 33(6): 23—41.
- Шер А. В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки.— М.: Наука, 1971.
- Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей.— М.: Наука, 1976.
- Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры (Комаров. чтения; вып. 19) — М.-Л.: Наука, 1966.
- Юрцев Б. А. Проблемы выделения тундрового типа растительности. // Бот. журн. 1991; 76(1): 30—41.
- Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики. // Арктическая флористическая область.— Л.: Наука, 1978.— С. 9—104.
- Якушкин Г. Д. Овцебыки на Таймыре.— Новосибирск: Наука, 1998.
- Carter R. V., Lyon B. E. The mating system of the Buff-breasted Sandpiper: lekking and resource defense polygyny. // *Ornis Scand.* 1988(19): 74—76.
- Flint V. E., Kondratiev A. J. Materialien zur Biologie des Kiebitzregenpfeifers (*Pluvialis squatarola* L.). // *Beitrag Zur Vogelkunde.* 1977(1704): 1—19.
- Hopkins D. M. The paleogeography and climatic history of Beringia during Late Cenozoic time. // *Inter-Nord.* 1972(12): 121—150.
- Jarrell G. H., Fredga K. How many kinds of lemmings? A taxonomic overview. // *The Biology of Lemmings.* London: The Linnean Society of London; 1993; с. 45—57.
- Kanwisher J. Freezing in intertidal animals. // *Biol. Bull.* 1955; 109: 56—63.
- Lack D. Ecological adaptations for breeding in birds. London: Methuen and Co; 1968.
- Lanctot R. B., Laredo C. D. Buff-breasted sandpiper. *The birds of North America.* 1994.
- Macpherson A. N. The dynamics of Canadian arctic fox population. // *Can. Wildlife Serv., Rept. ser.* 1969(8): p. 52.
- Marsden W. *The lemming Year.* London: Chato and Windus; 1964.
- Pitelka F. A., Holmes R. T., MacLean S. F. Ecology and Evolution of Social Organization in Arctic Sandpipers. // *Amer. Zool.* 1974; 14(1): 185—204.
- Pruett-Jones S. G. Lekking versus solitary display: temporal variations in dispersion in the Buff-breasted Sandpiper. // *Anim. Behav.* 1988(36): 1740—17—52.
- Rausch R. L., Rausch V. R. Observations on chromosomes of *Dicrostonyx torquatus stevensoni* Nelson and chromosomal diversity in varying lemming. // *Zrschr. Saugetierk.* 1972; 36(6): 372—384.
- Richards K. W. Biology of *Bombus polaris* Curt. and *B. hyperboreus* Schonh. at Lake Hazen, Northwest Territories. // *Quaest. Entom.* 1973(9): 115—157.
- Vurtsev B. A. Floristic division of the Arctic. // *J. Veg. Sci.* 1994; 5(6): 765—776.

ПРИЛОЖЕНИЕ I

Флора и фауна островов Врангеля и Геральд

В настоящем приложении представлены списки видов относительно полно изученных групп растений и животных. Для каждой группы указываются авторы и год составления приводимого списка. Звездочкой обозначены эндемичные для островов формы; крестиком – таксоны, включенные в Красную книгу России; знаком вопроса — формы, таксономическое положение которых или нахождение на островах требуют уточнения.

Лишайники — *Lichenophyta*
(А.А. Добрыш, 1999)

Arthoniales

Chrysothricaceae

1. *Chrysotrix chlorina* (Ach.) J.P.Laundon на почве, редко

Caliciales

Sphaerophoraceae

2. *Sphaerophorus fragilis* (L.) Pers. на камнях и почве, повсеместно
3. *Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vain. на почве, повсеместно

Graphidales

Thelotremales

4. *Diploschistes scruposus* (Schreb.) Norman на камнях, редко
5. *Diploschistes muscorum* (Scop.) R.Sant на мхах, редко

Gyalectales

Gyalectaceae

6. *Gyalecta foveolaris* (Ach.) Schaer на почве, часто

Lecanorales

Acarosporaceae

7. *Acarospora fuscata* (Schraer) Th. Fr. на камнях, редко
8. *Acarospora macrospora* (Hepp) Bagl. на камнях, редко
9. *Acarospora schleicheri* (Ach.) A. Massal. на камнях, редко
10. *Acarospora scyphulifera* Vain. на камнях, редко
11. *Pleopsidium chlorophanum* (Wahlenb.) Zopf на камнях, редко
12. *Polysporina simplex* (Davies)Vozda на камнях, редко
13. *Sarcogina privigna* (Ach.) A. Massal. на камнях, редко
14. *Sporastataia polyspora* (Nyl.) Grummann на камнях, редко
15. *Sporastataia testudinea* (Ach.) A. Massal. на камнях, повсеместно

Allectoriaceae

16. *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl. на почве, часто
17. *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) A. Massal. на почве, часто

Arctoniaceae

18. *Arctomia delicatula* Th. Fr. на растительных остатках, редко

Bacidiaceae

19. *Aedolecia pilati* (Hepp.) Hertel et Hafellner на камнях, редко
20. *Bacidia bagliettoana* (A. Massal. et De Not.) Jatta на растительных остатках, редко
21. *Bacidia rivulicola* (Vain.) Zahlbr. на камнях, редко
22. *Bacidia trachona* (Ach.) Lettau на камнях, редко
23. *Biatora sphaeroides* (Dicks) Korb. на растительных остатках, редко
24. *Biatora vernalis* (L.) Fr. на растительных остатках, редко
25. *Lecania erysibe* (Ach.) Mudd. на камнях, редко
26. *Toninia sedifolia* (Scop.) Timdal на почве, редко

Brigantiaceae

27. *Brigantiaea fuscolutea* (Dicks.) R.Sant. на растительных остатках, повсеместно

Candelariaceae

28. *Candelariella aurella* (Hoffm) Zahlbr. на камнях, часто
29. *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Mull.Arg. на камнях и растительных остатках

Cladoniaceae

30. *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot на почве, повсеместно
31. *Cladonia arbuscula ssp. mitis* (Sandst.) Byrgas на почве, редко
32. *Cladonia acuminata* (Ach.) Norrl. на почве, редко
33. *Cladonia alaskana* Evans на почве, местами
34. *Cladonia amaurocraea* (Florke.) Schaer. на почве, повсеместно
35. *Cladonia bellidiflora* (Ach.) Schaer. на почве, местами
36. *Cladonia cervicornis ssp. verticillata* (Hoffm.) Ahti на почве, редко
37. *Cladonia chlorophaea* (Floke.) Spreng. на почве, местами
38. *Cladonia coccifera* (L.) Willd. на почве, повсеместно
39. *Cladonia cornuta* (L.) Hoffm. на почве, местами
40. *Cladonia crispata* (Ach.) Flot. на почве, местами
41. *Cladonia cyanipes* (Sommerf.) Nyl. на почве, редко
42. *Cladonia digitata* (L.) Hoffm. на почве, местами
43. *Cladonia ecmocyna* (Ach.) Leigh. на почве, местами
44. *Cladonia fimbriata* (L.) Fr. на почве, редко
45. *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad на почве, редко
46. *Cladonia gracilis* (L.) Willd. на почве, часто
47. *Cladonia macroceras* (Delise) Hav. на почве, повсеместно
48. *Cladonia macrophylla* (Schaer.) Stenh. на почве, местами
49. *Cladonia phyllophora* Hoffm. на почве, часто
50. *Cladonia pleurota* (Floke.) Schaer. на почве, повсеместно
51. *Cladonia pocillum* (Ach.) Grognot на почве, повсеместно
52. *Cladonia portentosa* (Dufour) Coem. на почве, повсеместно
53. *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm. на почве, повсеместно
54. *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F.H.Wigg. на почве, повсеместно
55. *Cladonia subcervicornis* (Vain.) Kernst. на почве, повсеместно
56. *Cladonia subfurcata* (Nyl.) Arn. на почве, местами
57. *Cladonia squamosa* Hoffm. на почве, местами

58. *Cladonia stricta* (Nyl.) Nyl.
 59. *Cladonia stygia* (Fr.) Ruoss
 60. *Cladonia subulata* (L.) F.H. Wigg.
 61. *Cladonia thomsonii* Ahti
 62. *Cladonia uncialis* (L.) F.H. Wigg.

Collemaaceae

63. *Collema ceraniscum* Nyl.
 64. *Collema fuscovirens* (With.) J.R. Laundon
 65. *Collema tenax* (Sw.) Ach. emend Degel.
 66. *Collema undulatum* Laurer ex Flot.
 67. *Leciophysma finmarkicum* Th. Fr.
 68. *Leptogium gelatinosum* (With.) J.R. Laundon
 69. *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl.
 70. *Leptogium tenuissimum* (Dicks.) Korb.

Ectolechiaceae

71. *Lopadium coraloideum* (Nyl.) Lynge
 72. *Lopadium pezizoideum* (Ach.) Korb

Hymeneliaceae

73. *Aspicilia calcarea* (L.) Mudd.
 74. *Aspicilia candida* (Anzi) Hue
 75. *Aspicilia cinerea* (L.) Korb
 76. *Aspicilia heteroplaca* (Zahlbr.) Oxner
 77. *Aspicilia mastrucata* (Wahlenb.) Th. Fr.
 78. *Aspicilia perradiata* (Nyl.) Hue.
 79. *Aspicilia plicigera* (Zahlbr.) Rosonen.
 80. *Hymenelia epulotica* (Ach.) Lutzoni
 81. *Tremolecia atrata* (Ach.) Hertel

Lecanoraceae

82. *Bryonora castanea* (Hepp) Poelt
 83. *Lecanora atrosulphurea* (Wahlenb.) Ach.
 84. *Lecanora bicincta* Ramond.
 85. *Lecanora crenulata* Hook.
 86. *Lecanora epibryon* (Ach.) Ach.
 87. *Lecanora frustulosa* (Dicks.) Ach.
 88. *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach.
 89. *Lecanora intricata* (Ach.) Ach.
 90. *Lecanora leptacina* Sommerf.
 91. *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh.
 92. *Lecanora polytropa* (Hoffm.) Rabenh.
 93. *Lecanora rupicola* (L.) Zahlbr.
 94. *Lecidella stigmatea* (Ach.) Hertel et Leuckert
 95. *Lecidella wulfenii* (Hepp) Korb.
 96. *Miriquidica leucophaea* (Florke. ex Rabenh.)
 97. *Protoparmelia badia* (Hoffm.) Hafellner
 98. *Rhizoplaca chrysoleuca* (Sm.) Zopf
 99. *Rhizoplaca melanophthalma*
 (DC) Leuckert et Poelt

на почве, часто
 на почве, редко

на почве, редко
 на почве, повсеместно

на почве, местами
 на камнях, редко
 на почве, редко
 на почве, местами
 на растительных остатках, часто
 на почве, редко
 на почве, редко
 на почве, редко

на растительных остатках, редко
 на растительных остатках, местами

на камнях, местами
 на камнях, местами
 на камнях, редко
 на камнях, редко
 на камнях, местами
 на камнях, редко
 на камнях, местами
 на камнях, часто
 на камнях, часто

на растительных остатках, часто
 на камнях, повсеместно
 на камнях, местами
 на камнях, местами
 на растительных остатках,
 повсеместно
 на камнях, местами
 на камнях, редко
 на камнях, часто
 на растительных остатках
 на камнях, редко
 на камнях, повсеместно
 на камнях, часто
 на камнях, часто
 на почве, редко
 на камнях, местами
 на камнях, редко
 на камнях, редко
 на камнях, редко

100. *Tephromela aglaea*
 (Sommerf.) Hertel et Rambold
 101. *Tephromela armeniaca* (DC) Hertel et Rambold
 102. *Tephromela atra* (Huds.) Hafellner in Kalb.

Leideaceae

103. *Lecidea auriculata* Th. Fr.
 104. *Lecidea confluens* (Weber) Ach.
 105. *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach.
 106. *Lecidea limosa* Ach.
 107. *Lecidea praenubila* Nyl.
 108. *Lecidea picea* Lynge
 109. *Lecidea plana* (Lahm) Nyl.
 110. *Lecidea promiscens* Nyl.
 111. *Lecidea ramulosa* Th. Fr.

112. *Lecidea tessellata* Florke

Micareaceae

113. *Micarea assimilata* (Nyl.) Copdins

114. *Micarea lignaria* (Ach.) Hedl.

Mycobilimbiaceae

115. *Mycobilimbia hypnorum*
 (Lib.) Kalb et Hafellner
 116. *Mycobilimbia lobulata* (Sommerf.) Hafellner

Mycoblastaceae

117. *Japewia tornonsis* (Nyl) Tonsberg
 118. *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norman

Orphioparmaceae

119. *Ophioparma ventosa* (L.) Norman

Pannariaceae

120. *Fuscopannaria praetermissa* (Nyl.) P.M. Jorg.
 121. *Pannaria hookeri* (Borr. ex Sm.) Nyl.
 122. *Pannaria pezizoides* (Web.) Trev.

123. *Psoroma hypnorum* (Vahl) Gray

Parmeliaceae

124. *Allantoparmelia almquistii* (Vain.) Essl.
 125. *Allantoparmelia alpicola* (Th. Fr.) Essl.
 126. *Allantoparmelia sibirica* (Zahlbr.) Essl.
 127. *Arctocetraria andrejevii* (Oxner) Kornef. et Thell
 128. *Arctocetraria nigricascens* (Nyl.) Kornef. et Thell
 129. *Arctoparmelia centrifuga* (L.) Hale
 130. *Arctoparmelia separata* (Th. Fr.) Hale
 131. *Arctoparmelia incurva* (Pers.) Hale
 132. *Asachinea chrysantha*
 (Tuck.) C.F. Culb. et W.L. Culb.

Stereocaulaceae

213. *Pilophorus robustus* Th. Fr.
 214. *Stereocaulon alpinum* Laur. ex Funck.
 215. *Stereocaulon arenarium* (Savicz) I.M. Lamb
 216. *Stereocaulon botryosum* Ach.
 217. *Stereocaulon glareosum* (Savicz) H. Magn.
 218. *Stereocaulon groenlandicum* (Dahl.) I.M. Lamb
 219. *Stereocaulon leprocephalum* Vain.
 220. *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm.
 221. *Stereocaulon rivulorum* H. Magn.

Trapeliaceae

222. *Placopsis gelida* (L.) Linds.
 223. *Placynthiella uliginosa*

(Schrad.) Coppins et P. James

Umblicariaceae

224. *Umblicaria arctica* (Ach.) Nyl.
 225. *Umblicaria cylindrica* (L.) Del. ex Duby
 226. *Umblicaria decussata* (Vill.) Zahlbr.
 227. *Umblicaria deusta* (L.) Baumg
 228. *Umblicaria proboscidea* (L.) Schrad
 229. *Umblicaria rigida* (Du Reitz) Frey
 230. *Umblicaria torrefacta* (Leightf.) Scrad
 231. *Umblicaria virginis* Schaer.

No family

232. *Lepraria neglecta* (Nyl.) Lett.
 233. *Siphula ceratites* (Wahlenb.) Fr.
 234. *Siphula dactyliza* Nyl.
 235. *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer.

Leotiales**Baeomycetaceae**

236. *Baeomyces carneus* Florke
 237. *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebert.

Icmadophilaceae

238. *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr.

Lichinales**Lichinaceae**

239. *Euopsis pulvinata* (Schaer.) Vain.

Patellariales**Arthrographidaceae**

240. *Arthrographis citrinella* (Ach.) Poelt
 241. *Arthrographis vacillans* Th. Fr.

Peltigerales**Lobariaceae**

242. *Lobaria linita* (Ach.) Rabenh.
 243. *Sticta arctica* Degel.

Nephomataceae

244. *Nephroma arcticum* (L.) Torss.
 245. *Nephroma expallidum* (Nyl.) Nyl.

на камнях, местами
 на почве, повсеместно
 на камнях, часто
 на камнях, повсеместно
 на почве, редко
 на почве, местами
 на почве, редко
 на почве, редко
 на камнях и почве, повсеместно

на камнях, часто

на почве, редко

на камнях, редко
 на камнях, часто
 на камнях, повсеместно
 на камнях, редко
 на камнях, повсеместно
 на камнях, местами
 на камнях, повсеместно

на камнях и лишайниках, редко
 на почве, часто

свободноживущий, повсеместно

на почве, редко
 на почве, редко

на растительных остатках, редко

на почве, редко

на почве, местами

на почве, часто
 на почве, местами

на почве, редко
 на почве, повсеместно

Peltigeraceae

246. *Peltigera aphthosa* (L.) Willd.
 247. *Peltigera canina* (L.) Willd.
 248. *Peltigera didactyla* (With.) J.R. Laundon
 249. *Peltigera lepidophora* (Nyl. ex Vain) Bitter
 250. *Peltigera leucophlebia* (Nyl.) Gyeln.
 251. *Peltigera polydactylon* (Neck.) Hoffm.
 252. *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf
 253. *Peltigera rufescens* (Weis) Humb.
 254. *Peltigera scabrosa* Th. Fr.
 255. *Peltigera venosa* (L.) Hoffm.
 256. *Solorina bispora* Nyl.
 257. *Solorina crocea* (L.) Ach.
 258. *Solorina octospora* (Arnold) Arnold
 259. *Solorina saccata* (L.) Ach.
 260. *Solorina spongiosa* (Ach.) Ach.

Placynthiaceae

261. *Placynthium asperellum* (Ach.) Trevis.
 262. *Placynthium nigrum* (Huds.) Gray
 263. *Polychidium muscicola* (Sw.) Gray

Pertusariales**Megasporaceae**

264. *Megaspora verrucosa*
 (Ach) Hafellner et V. Wirth

Perusariaceae

265. *Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Arnold
 266. *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lyngé
 267. *Ochrolechia grimmiae* Lyngé
 268. *Ochrolechia inaequatula* (L.) Zahlbr.

269. *Ochrolechia subplicans*
 ssp. *hultenii* (Erichsen) Brodo
 270. *Ochrolechia upsaliensis* (L.) A. Massal.
 271. *Perusaria bryontha* (Ach.) Nyl.
 272. *Perusaria coriaceae* (Th. Fr.) Th. Fr.
 273. *Perusaria Dactylina* (Ach.) Nyl.
 274. *Perusaria geminipara* (Th. Fr.) Knight ex Brodo
 275. *Perusaria glomerata* (Ach.) Schaer.
 276. *Perusaria oculata* (Dicks.) Th. Fr.
 277. *Perusaria panyrga* (Ach.) A. Massal.

Teloschistiales**Fuscideaceae**

278. *Fuscidea mollis* (Wahlenb.) Wirth et Vozda

на почве, повсеместно
 на почве, местами
 на почве, часто
 на почве, часто
 на почве, часто
 на почве, редко
 на почве, редко
 на почве, повсеместно
 на почве, местами
 на почве, редко
 на почве, редко
 на почве, повсеместно
 на почве, редко
 на почве, редко
 на почве, редко
 на камнях, редко
 на камнях, часто
 на почве, редко
 на растительных остатках,
 повсеместно
 на растительных остатках, редко
 на камнях и почве, повсеместно
 на мхах, местами
 на растительных остатках,
 повсеместно
 на камнях, редко
 на растительных остатках,
 повсеместно
 на растительных остатках, местами
 на растительных остатках,
 повсеместно
 на почве, повсеместно
 на растительных остатках,
 повсеместно
 на почве и растительных остатках,
 часто
 на почве, местами
 на почве, редко
 на камнях, редко

Teloschistaceae

279. *Caloplaca approximata* (Lyng.) H. Magn.
 280. *Caloplaca caesirufella* (Nyl.) Zahlbr.
 281. *Caloplaca cerina* (Hedw.) Th. Fr.
 282. *Caloplaca cinnamomea* (Th. Fr.) Oliv.
 283. *Caloplaca jungermanniae* (Vahl) Th. Fr.
 284. *Caloplaca scotoplaca* (Nyl.) H. Magn.
 285. *Caloplaca sinapisperma*
 (Lam. et DC.) Maheu et Gillet
 286. *Caloplaca tetraspora* (Nyl.) Oliv.
 287. *Caloplaca tetrasporella* (Nyl.) Oliv.
 288. *Caloplaca tirolensis* Zahlbr.
 289. *Caloplaca viridirufa* (Ach.) Zahlbr.
 290. *Fulgensia bracteata* (Hoffm.) Ras.
 291. *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr.

292. *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr.
 293. *Xanthoria sorediata* (Vain.) Poelt

Verrucariales**Verrucariaceae**

294. *Catapyrenium cinereum* (Pers.) Korb
 295. *Polyblastia fuscoargillaceae* Anzi
 296. *Polyblastia gelatinosa* (Ach.) Th. Fr.
 297. *Polyblastia muralis* (Hepp) Oxner
 298. *Polyblastia terrestris* Th. Fr.
 299. *Polyblastia theleodes* (Sommerf.) Th. Fr.
 300. *Staurothele fissata* (Taylor) Zwackh
 301. *Staurothele hymenogonica* (Nyl.) Th. Fr.
 302. *Thelidium decipiens* (Nyl.) Kremp.
 303. *Verrucaria arctica* Lyng.
 304. *Verrucaria ceuthocarpa* Wahlenb.
 305. *Verrucaria margacea* (Wahlenb.) Wahlenb.
 306. *Verrucaria maura* Wahlenb.
 307. *Verrucaria mauroides* Vain.
 308. *Verrucaria muralis* Ach.

Order Uncertain**Protothelenellaceae**

309. *Protothelenella sphinctrinoides*
 (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt

Thelenelliaceae

310. *Chromodochloromyces myscorum*
 (Fr.) H. Mayrhofer

**Печеночные мхи — Hepaticales
(О.М. Афонина, 1999)****Aytoniaceae — Аитониевые**

1. *Asterella gracilis* (F. Web.) Und
 2. *Mannia sibirica* (K. Muell.) Frye et Clark

на камнях, редко
 на растительных остатках, местами
 на растительных остатках, редко
 на растительных остатках, редко
 на растительных остатках, редко
 на камнях, местами

на растительных остатках, редко
 на растительных остатках, часто
 на растительных остатках, редко
 на растительных остатках, редко
 на камнях, местами
 на почве, часто
 на камнях, почве, раст. остатках,
 часто
 на камнях, на почве, часто
 на камнях, часто

на почве, местами
 на камнях, редко
 на растительных остатках, местами
 на камнях, местами
 на камнях, часто
 на камнях, повсеместно
 на камнях, редко
 на камнях, часто
 на камнях, редко
 на камнях, редко
 на камнях, редко
 на камнях, повсеместно
 на камнях

на растительных остатках, редко

на растительных остатках, редко

редко
 редко

3. *Mannia triandra* (Scop.) Grolle
Cleveaceae — Клевеевые
 4. *Sauteria alpina* (Nees) Nees
Marchantiaceae — Маршанциевые
 5. *Marchantia alpestris* (Nees) Burgeff
 6. *Bucegia romanica* Radian
 7. *Preissia quadrata* (Scop.) Nees
 8. *Marchantia polymorpha* L.
Metzgeriaceae — Метигериевые
 9. *Apometzgeria pubescens* (Schrank.) Kuwah
Aneuraceae — Аневровые
 10. *Aneura pinguis* (L.) Dum
Pelliaceae — Паллавитиниевые
 11. *Calicularia laxa* Lindb. et H. Arnell
Lophoziaaceae — Лофозиевые
 12. *Orthocaulis binsteadii* (Kaal.) Buch
 13. *Lophozia sudetica* (Nees ex Hueb.) Grolle
 14. *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dum.
 15. *Leiocolea rutheana* (Limpr.) K. Muell
 16. *Orthocaulis quadrilobus* (Lindb.) Buch
 17. *Orthocaulis kunzeanus* (Hueb.) Buch
 18. *Lophozia excisa* (Dicks.) Dum.
 19. *Leiocolea alpestris* (F. Web.) Isov.
 20. *Leiocolea heterocolpos* (Thed. ex Hartm.) Buch
 21. *Lophozia pellucida* Schust
 22. *Lophozia longidens* (Lindb.) Macoun
 23. *Lophozia jurensis* Meyl.
 24. *Tetralophozia setiformis* (Ehrh.) Schljakov
 25. *Sphenolobus minutus* (Schreb.) Berggr.
 26. *Barbilophozia hatcheri* (Evans) Loeske
 27. *Tritomaria scitula* (Tayl.) Joerg
 28. *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) Buch
 29. *Tritomaria heterophylla* Schust.
 30. *Schistochilopsis hyperarctica* (Schust.) Konst.
 31. *Lophozia wenzelii* (Nees) Steph.
 32. *Lophozia ventricosa* (Dicks.) Dum.
 33. *Schistochilopsis opacifolia*.
 (Culm. ex Meyl.) Konst.
 34. *Schistochilopsis grandiretis*
 (Lindb. ex Kaal.) Konst.
 35. *Schistochilopsis incisa* (Schrad.) Konst.
Jungermanniaceae — Юнгерманиевые
 36. *Crossogyna undulifolia* (Nees) Schljakov
 37. *Cryptocolea imbricata* Schust.
 38. *Solenostoma confertissimum* (Nees) Schljakov
 39. *Solenostoma sphaerocarpum* (Hook.) Steph.
 40. *Nardia geoscyphus* (De Not.) Lindb.
 41. *Jungermannia polaris* Lindb.

единичные находки

единичные находки

редко

редко

довольно часто

часто

единичные находки

часто

редко

довольно часто

часто

редко

единичные находки

часто

часто

довольно часто

довольно часто

часто

единичные находки

единичные находки

единичные находки

часто

единичные находки

довольно часто

часто

довольно часто

единичные находки

редко

довольно часто

довольно часто

единичные находки

часто

единичные находки

редко

единичные находки

редко

редко

редко

42. *Jungermannia pumila* With. единичные находки
 43. *Jungermannia borealis* Damsh. et Vana единичные находки
Mesoptychiaceae — Мезоптихиевые
 44. *Mesoptychia sahlbergii* (Lindb. et H. Arnell) Evans довольно часто
Gymnomitriaceae — Гимномитриевые
 45. *Marsupella boeckii* (Aust.) Kaal. единичные находки
 46. *Marsupella condensata* (Aongstr. et C. Hartm.) Lindb. ex Kaal. единичные находки
 47. *Marsupella emarginata* (Ehrh.) Dum. единичные находки
 48. *Gymnomitrium corallioides* Nees довольно часто
 49. *Gymnomitrium concinnum* (Lightf.) Corda довольно часто
 50. *Marsupella arctica* (Berggr.) Bryhn ex Kaal. часто
Arnelliaceae — Арнеллиевые
 51. *Arnellia fennica* (Gott.) Lindb. довольно часто
Plagiochilaceae — Плагиохиловые
 52. *Plagiochila arctica* Bryhn et Kaal. довольно часто
Geocalycaceae — Геокаликсовые
 53. *Chiloscyphus pallescens* (Ehrh. ex Hoffm.) Dum. довольно часто
 54. *Chiloscyphus polyanthos* (L.) Corda редко
Scapaniaceae — Скапаниевые
 55. *Scapania hyperborea* Joerg редко
 56. *Scapania gymnostomophila* Kaal. редко
 57. *Scapania curta* (Mart.) Dum. довольно часто
 58. *Scapania cuspiduligera* (Ness) K. Muell. редко
 59. *Scapania degenii* Schiff. ex K. Muell. довольно часто
 60. *Scapania scandica* (H. Arnell et Buch) Macv. редко
 61. *Scapania undulata* (L.) Dum. единичные находки
 62. *Scapania zemliae* S. Arnell единичные находки
 63. *Scapania irrigua* (Nees) Nees часто
 64. *Scapania obcordata* (Berggr.) S. Arnell редко
 65. *Scapania paludicola* Loeske ex K. Muell. довольно часто
 66. *Diplophyllum taxifolium* (Wahlenb.) Dum. часто
 67. *Scapania brevicaulis* Tayl. единичные находки
Cephaloziellaceae — Цепhalозиелловые
 68. *Cephaloziella hampeana* (Nees) Schiffn. редко
 69. *Cephaloziella subdentata* Warnst. редко
 70. *Odontoschisma elongatum* (Lindb.) Evans единичные находки
 71. *Cephaloziella arctica* Bryhn ex Douin довольно часто
 72. *Cephaloziella divaricata* (Sm.) Schiffn. довольно часто
 73. *Cephaloziella grimsulana* (Jack ex Gott. et Rabenh.) Lacout редко
 74. *Odontoschisma macounii* (Aust.) Und единичные находки
Cephalozieae — Цепhalозиевые
 75. *Pleurocladula albescens* (Hook.) Grolle редко
 76. *Cephalozia ambigua* Mass. довольно часто
 77. *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dum. довольно часто
 78. *Cephalozia pleniceps* (Aust.) Lindb. довольно часто

Antheliaceae — Антелиевые

79. *Anthelia julacea* (L.) Dum. редко
 80. *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trev часто
Calypogeiaaceae — Калипогеевые
 81. *Eucalypogeia schusteriana* (Hatt. et Mizut.) Schust. единичные находки
Pseudolepicoleaceae — Псевдолепиколеевые
 82. *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum. очень часто
 83. *Pseudolepicolea Fryei* (H. Perss.) Grolle et Ando довольно часто
Ptilidiaceae — Птилидиевые
 84. *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe очень часто
 85. *Herbertus sakurarii* (Warnst.) Hatt. единичные находки
Radulaceae — Радуловые
 86. *Radula prolifera* H. Arnell редко
Jubulaceae — Юбуловые
 87. *Frullania nisquallensis* Sull. единичные находки

Листостебельные мхи — Musci (О.М. Афонина, 1999)**Sphagnaceae — Сфагновые**

1. *Sphagnum squarrosum* Crome часто
 2. *Sphagnum russowii* Warnst. единичные находки
 3. *Sphagnum platyphyllum* L. Savicz единичные находки
 4. *Sphagnum subsecundum* Nees
 5. *Sphagnum rubellum* Wilson довольно часто
 6. *Sphagnum warnstorffii* Russow часто
 7. *Sphagnum teres* (Schimp.) Aongstr. довольно часто
 8. *Sphagnum orientale* L. Savicz редко
 9. *Sphagnum balticum* (Russow) C. Jens. довольно часто
 10. *Sphagnum arcticum* Flatberg et Frisvoll редко
 11. *Sphagnum aongstroemii* C. Hartm. довольно часто
 12. *Sphagnum contortum* K. F. Schultz часто
 13. *Sphagnum lenense* H. Lindb. ex Pohle редко
 14. *Sphagnum girgensohnii* Russow часто
 15. *Sphagnum fimbriatum* Wilson довольно часто
Andreaeaceae — Андреэевые
 16. *Andreaea rupestris* Hedw. довольно часто
 17. *Andreaea blyttii* Schimp единичные находки
Polytrichaceae — Политриховые
 18. *Polytrichum jensenii* I. Hag. часто
 19. *Polytrichum juniperinum* Hedw. часто
 20. *Polytrichum piliferum* Hedw. часто
 21. *Lyellia aspera* (Hag. et C. Jens.) Frye единичные находки
 22. *Polytrichastrum fragile* (Bryhn) Schljakov довольно часто
 23. *Polytrichastrum sexangulare* (Floerke ex Brid.) G.L. Sm. единичные находки
 24. *Polytrichum hyperboreum* R. Br. довольно часто

104. *Dicranum acutifolium* (Lindb. et H. Arnell) C. Jens ex Weinm
 105. *Dicranella grevilleana* (Brid.) Schimp.
 106. *Dicranum congestum* Brid.
 107. *Dicranum bonjeanii* De Not.
 108. *Dicranella crispa* (Hedw.) Schimp.
 109. *Dicranum elongatum* Schwaegr.
 110. *Dicranella subulata* (Hedw.) Schimp.
 111. *Cnestrum alpestre* (Wahlenb.) Nyholm ex Mogensen
 112. *Dicranella schreberiana* (Hedw.) Hilp. ex Crum et Anderson
 113. *Aongsroemia longipes* (Somm.) B.S.G.
 114. *Dicranoweisia crispula* (Hedw.) Lindb. ex Milde
 115. *Dicranum leioneruron* Kindb.
 116. *Dicranum spadiceum* Zett.
 117. *Dicranum majus* Turn.
- Bryaceae — Бриевые**
118. *PlagioBryum demissum* (Hook.) Lindb.
 119. *Pohlia crudoides* (Sull. et Lesq.) Broth.
 120. *Pohlia andrewsii* Shaw.
 121. *Pohlia schimperii* (C. Muell.) Andrews in Grout
 122. *Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb.
 123. *Pohlia beringiensis* Shaw.
 124. *Bryum wrightii* Sull et Lesq.
 125. *Bryum angustirete* Kindb.
 126. *Pohlia drummondii* (C. Muell.) Andrews
 127. *Bryum teres* Lindb.
 128. *Bryum argenteum* Hedw.
 129. *Pohlia prolifera* (Kindb. ex Breidl.) Lindb. ex H. Arnell
 130. *Pohlia wahlenbergii* (Web. et Mohr) Andrews
 131. *Pohlia filum* (Schimp.) Mart.
 132. *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb.
 133. *Bryum arcticum* (R. Br.) B.S.G.
 134. *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaerth. et al.
 135. *Bryum nitidulum* Lindb.
 136. *Bryum subneodatense* Kindb.
 137. *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils.
 138. *Bryum mirabile* C. Muell.
 139. *Bryum cyclophyllum* (Schwaegr.) B.S.G.
 140. *Bryum calophyllum* R. Br.
 141. *Bryum inclinatum* (Sw. ex Brid.) Blandow
- Mniaceae — Мниевые**
142. *Plagiomnium curvatulum* (Brid.) Schljakov
 143. *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T. Kop.
 144. *Cyrtomnium hymenophyllum* (B.S.G.) Holmen

довольно часто
 единичные находки
 редко
 единичные находки
 редко
 часто
 редко
 часто
 редко
 единичные находки
 единичные находки
 редко
 часто
 редко
 часто
 редко
 часто
 единичные находки
 редко
 часто
 единичные находки
 редко
 довольно часто
 довольно часто
 редко
 единичные находки
 часто
 довольно часто
 довольно часто
 единичные находки
 довольно часто
 довольно часто
 редко
 часто
 редко
 редко
 довольно часто
 довольно часто
 довольно часто

145. *PseudoBryum cinclidioides* (Hueb.) T. Kop.
 146. *Mnium spinosum* (Voit) Schwaegr.
 147. *Mnium thomsonii* Schimp.
 148. *Rhizomnium andrewsianum* (Steere) T. Kop.
 149. *Rhizomnium pseudopunctatum* (Bruch et Schimp.) T. Kop.
 150. *Mnium ambiguum* H. Muell.
 151. *Mnium blyttii* B.S.G.
 152. *Cinclidium latifolium* Lindb.
 153. *Cinclidium minutifolium* Broth.
 154. *Cinclidium subtrotundum* Lindb.
 155. *Cinclidium arcticum* B.S.G.
- Aulacomniaceae — Аулакомниевые**
156. *Aulacomnium acuminatum* (Lindb. et H. Arnell) Kindb.
 157. *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr.
 158. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr.
- Meesiaceae Schimp — Меезиевые**
159. *Meesia uliginosa* Hedw.
 160. *Meesia triquetra* (Richter) Aongstr.
- Catosciaceae — Катоскопиевые**
161. *Catosciopium nigratum* (Hedw.) Brid.
- Bartramiaceae — Бартрамиевые**
162. *Conostomum tetragonum* (Hedw.) Lindb.
 163. *Bartramia pomiformis* Hedw.
 164. *Bartramia ithyphylla* Brid.
 165. *Philonotis tomentella* Molendo
 166. *Plagiopus oederiana* (Sw.) Crum et Anderson
 167. *Philonotis caespitosa* Jur.
 168. *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid.
- Timmiaceae — Тиммиевые**
169. *Timmia bavarica* Hessl.
 170. *Timmia norvegica* Zett.
 171. *Timmia comata* Lindb. et H. Arnell
 172. *Timmia sibirica* Lindb. et H. Arnell
 173. *Timmia austriaca* Hedw.
- Theliaceae — Тилиевые**
174. *Myurella julacea* (Schwaegr.) B.S.G.
 175. *Myurella tenerrima* (Brid.) Lindb.
- Pterigynandraceae — Птеригинандровые**
176. *Pterigynandrum filiforme* Hedw.
- Leskeaceae — Лескеевые**
177. *Pseudoleskeella tectorum* (Funck ex Brid.) Kindb
 178. *Pseudoleskeella nervosa* (Brid.) Nyholm
 179. *Pseudoleskea chilensis* (Lor.) Ochyra
 180. *Pseudoleskeella catenulata* (Brid. ex Schrad.) Kindb.

единичные находки
 довольно часто
 довольно часто
 редко
 довольно часто
 довольно часто
 довольно часто
 редко
 редко
 довольно часто
 редко
 часто
 редко
 очень часто
 очень часто
 часто
 редко
 часто
 часто
 Катоскопиевые
 часто
 довольно часто
 часто
 часто
 довольно часто
 довольно часто
 часто
 единичные находки
 редко
 редко
 редко
 очень часто
 часто
 довольно часто
 часто
 часто
 часто
 часто
 довольно часто
 довольно часто
 редко

- Thuidiaceae — Туидиевые**
181. *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch. часто
182. *Thuidium philibertii* Limpr. единичные находки
- Cratoneuraceae — Кратоневровые**
183. *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce часто
- Amblystegiaceae — Амблистегиевые**
184. *Limprichtia revolvens* (Sw.) Loeske очень часто
185. *Limprichtia cossoni* (Schimp.) Anderson et al. часто
186. *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr. довольно часто
187. *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. довольно часто
188. *Callialaria curvicaulis* (Jur.) Ochyra довольно часто
189. *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb. часто
190. *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske часто
191. *Warnstorfia exannulata* (B.S.G.) Loeske часто
192. *Drepanocladus sendtneri* (Schimp. ex e. Muell.) Warnst. довольно часто
193. *Warnstorfia sarmentosa* (Wahlenb.) Hedenaes очень часто
194. *Hygrohypnum polare* (Lindb.) Loeske часто
195. *Drepanocladus brevifolius* (Lindb.) Warnst. очень часто
196. *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. редко
197. *Calliergon richardsonii* (Mitt.) Kindb. единичные находки
198. *Campylium pratensum* (Brid.) Kindb. редко
199. *Campylium polygamum* (B.S.G.) C. Jens. довольно часто
200. *Campylium longicuspis* (Lindb. et H. Arnell) Hedenaes единичные находки
201. *Pseudocalliergon turgescens* (T. Jens.) Loeske часто
202. *Pseudocalliergon trifarium* (Web. et Mohr) Loeske единичные находки
203. *Campylium stellatum* (Hedw.) C. Jens. очень часто
204. *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske очень часто
205. *Campylium arcticum* Williams довольно часто
206. *Calliergon stramineum* (Brid.) Kindb. часто
207. *Loeskygnum badium* (Hartm.) Paul довольно часто
208. *Platydictya jungermannioides* (Brid.) Crum довольно часто
209. *Campylium chrysophyllum* (Brid.) J. Lange редко
- Brachytheciaceae — Брахитециевые**
210. *Brachythecium mildeanum* (Schimp.) Schimp. ex Milde редко
211. *Brachythecium plumosum* (Hedw.) B.S.G. довольно часто
212. *Brachythecium coruscum* Hag редко
213. *Brachythecium erythrorrhizon* B.S.G. редко
214. *Toментypnum nitens* (Hedw.) Loeske очень часто
215. *Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) часто
216. *Cirriphyllum cirrosum* (Schwaegr.) Grout часто
217. *Toментypnum falcifolium* (Ren. ex Nich.) Tuom. единичные находки
218. *Brachythecium udum* (Hag.) Hag. редко
219. *Brachythecium velutinum* (Hedw.) B.S.G. довольно часто

220. *Brachythecium salebrosum* (Web. et Mohr) B.S.G. довольно часто
221. *Brachythecium turgidum* (Hartm.) Kindb. часто
- Entodontaceae — Энтодовые**
222. *Entodon concinnus* (De Not.) Par. редко
- Plagiotheciaceae — Плагиотециевые**
223. *Plagiothecium berggrenianum* Frisvoll редко
224. *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) B.S.G. единичные находки
- Hypnaceae — Гипновые**
225. *Hypnum subimponens* Lesq. редко
226. *Hypnum vaucheri* Lesq. довольно часто
227. *Ctenidium procerrimum* (Mol.) Lindb. часто
228. *Ctenidium molluscum* (Hedw.) Mitt. редко
229. *Isoetes Vigiopsis pulchellum* (Hedw.) Iwats. часто
230. *Hypnum revolutum* (Mitt.) Lindb. часто
231. *Hypnum hamulosum* Schimp. in B.S.G. редко
232. *Hypnum cupressiforme* Hedw. часто
233. *Hypnum bambergeri* Schimp. очень часто
234. *Orthothecium chryseum* (Schwaegr. ex Schultes) B.S.G. часто
235. *Hypnum lindbergii* Mitt. довольно часто
236. *Hypnum holmenii* Ando довольно часто
237. *Orthothecium strictum* Lor. часто
- Hylocomiaceae — Гилюкомиевые**
238. *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. очень часто
- Rhytidiaceae — Ритидиевые**
239. *Rytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. часто

Плауновые — *Lepidophyta*
(В.В. Петровский, Б.А. Юрцев, 1998)

- Lycopodiaceae — Плауновые**
- Lycopodium selago* ssp. *arcticum* Плаун арктический единичные местонахождения
- Selaginellaceae — Плаунковые**
- Selaginella sibirica* Плаунок сибирский обычен

Хвощевые — *Equisetophyta*
(В.В. Петровский, Б.А. Юрцев, 1998)

- Equisetaceae — Хвощевые**
- Equisetum variegatum* Хвощ пестрый очень редко
- Equisetum arvense* ssp. *boreale* Хвощ полевой северный обычен
- Equisetum scirpoides* Хвощ камышковый редко

Папоротниковые — *Pterophyta*
(В.В. Петровский, Б.А. Юрцев, 1998)

Polypodiaceae — Многоножковые

<i>Cystopteris dickieana</i>	Пузырник Дайка	редко
<i>Dryopteris fragrans</i>		требуется
		подтверждение
<i>Woodsia glabella</i>	Вудсия голая	единичные
		местонахождения

Покрытосеменные — *Angiospermae*
(В.В. Петровский, Б.А. Юрцев, 1998)

Poaceae — Злаковые

1. <i>Agrostis kudoii</i>	Полевица Кудо	крайне редок
2. <i>Alopecurus alpinus</i> ssp. <i>borealis</i>	Лисохвост альпийский северный	обычен
3. <i>Arctagrostis arundinacea</i>	Арктополевица тростниковая	обычен
4. <i>Arctagrostis latifolia</i>	Арктополевица широколистная	обычен
5. <i>Arctophila fulva</i>	Арктофила рыжеватая	обычен
6. <i>Bromus arcticus</i>	Костер арктический	местами обычен
7. <i>Bromus pumpellianus</i>	Костер Пампелля	обычен
? 8. <i>Calamagrostis deskampioides</i>		
9. <i>Calamagrostis groenlandica</i>	Вейник гренландский	весьма редок
10. <i>Calamagrostis holmii</i>	Вейник Холма	обычен
11. <i>Calamagrostis kolymensis</i>	Вейник колымский	обычен
12. <i>Calamagrostis purpurascens</i>	Вейник краснеющий	крайне редок
13. <i>Deschampsia borealis</i>	Луговик северный	обычен
14. <i>Deschampsia brevifolia</i>	Луговик коротколистный	редок
15. <i>Deschampsia glauca</i>	Луговик сизый	редок
16. <i>Deschampsia komarovii</i>	Луговик Комарова	редок
17. <i>Deschampsia sukatschewii</i>	Луговик Сукачева	местами обычен
18. <i>Dupontia fisheri</i>	Дюпонция Фишера	обычен
19. <i>Dupontia psilosantha</i>	Дюпонция голоцветковая	местами обычен
20. <i>Festuca gyriculata</i>	Овсяница ушковатая	местами обычен
21. <i>Festuca baffinensis</i>	Овсяница баффиновская	обычен
22. <i>Festuca brachyphylla</i>	Овсяница коротколистная	обычен
23. <i>Festuca brevissima</i>	Овсяница укороченнейшая	обычен
24. <i>Festuca cryophila</i>	Овсяница холодолюбивая	местами обычен
25. <i>Festuca hyperborea</i>	Овсяница гиперборейская	обычен
26. <i>Festuca lenensis</i>	Овсяница ленская	редок
27. <i>Festuca rubra</i>	Овсяница красная	местами обычен
28. <i>Festuca viviparoides</i>	Овсяница живородящеподобная	местами обычен
29. <i>Hierochloa alpina</i>	Зубровка альпийская	обычен

30. <i>Hierochloa paucilora</i>	Зубровка малоцветковая	обычен
* 31. <i>Hierochloa wrangelica</i>	Зубровка врангелевская	крайне редок
32. <i>Hordeum jubatum</i>	Ячмень гривастый	крайне редок
33. <i>Koeleria asiatica</i>	Тонконог азиатский	обычен
34. <i>Leymus interior</i>	Колосняк материковый	местами обычен
35. <i>Phippsia algidiformis</i>	Фиппсия холодолюбивообразная	местами обычен
36. <i>Phippsia algida</i>	Фиппсия холодолюбивая	обычен
? 37. <i>Phippsia concinna</i>		
38. <i>Pleuropogon sabinii</i>	Бокоостник Сабина	местами обычен
39. <i>Poa abbreviata</i> ssp. <i>abbreviata</i>	Мятлик укороченный	обычен
40. <i>Poa abbreviata</i> ssp. <i>jordalii</i>	Мятлик укороченный Жордаля	обычен
41. <i>Poa alpigena</i> ssp. <i>alpigena</i>	Мятлик альпийский	обычен
42. <i>Poa alpigena</i> ssp. <i>colpodea</i>	Мятлик альпийский колпоидный	обычен
43. <i>Poa arctica</i>	Мятлик арктический	обычен
44. <i>Poa arctosteporum</i>	Мятлик арктостепной	местами обычен
45. <i>Poa glauca</i>	Мятлик сизый	местами обычен
46. <i>Poa hartzii</i>	Мятлик Хартца	весьма редок
47. <i>Poa lanata</i>	Мятлик шерстистый	редок
48. <i>Poa malacantha</i>	Мятлик мягкоцветковый	обычен
49. <i>Poa paucispicula</i>	Мятлик малоколосковый	местами обычен
50. <i>Poa pratensis</i>	Мятлик полевой	местами обычен
51. <i>Poa pseudoabbreviata</i>	Мятлик ложноукороченный	обычен
52. <i>Poa tolmachevii</i>	Мятлик Толмачева	местами обычен
* 53. <i>Poa wrangelica</i>	Мятлик врангелевский	местами обычен
54. <i>Puccinellia angustata</i>	Бескильница суженная	обычен
* 55. <i>Puccinellia colpodoides</i>	Бескильница колпоидная	обычен
56. <i>Puccinellia phryganodes</i>	Бескильница ползучая	обычен
57. <i>Puccinellia tenella</i> ssp. <i>tenella</i>	Бескильница крошечная	обычен
58. <i>Roegneria alascana</i>	Регнерия аляскинская	редок
59. <i>Roegneria scandica</i>	Регнерия скандинавская	редок
* 60. <i>Roegneria villosa</i> ssp. <i>coerulea</i>	Регнерия мохнатая голубая	обычен
61. <i>Roegneria villosa</i> ssp. <i>villosa</i>	Регнерия мохнатая	обычен
62. <i>Trisetokoeleria jurizevii</i>	Трисетокелерия Юрцева	весьма редок
63. <i>Trisetum spicatum</i>	Трищитинник колосистый	обычен
* 64. <i>Trisetum wrangelense</i>	Трищитинник врангелевский	редок

Cyperaceae — Осоковые

65. <i>Carex atrofusca</i>	Осока черно-бурая	местами обычен
66. <i>Carex duriuscula</i>	Осока твердоватая	крайне редок
67. <i>Carex glareosa</i>	Осока галечная	весьма редок
68. <i>Carex hepburnii</i>		местами обычен
69. <i>Carex lachenali</i>		местами обычен
70. <i>Carex lugens</i>	Осока блестящая	обычен
71. <i>Carex marina</i>	Осока морская	местами обычен

72. <i>Carex maritima</i> ssp. <i>setina</i>	Осока приморская	обычен
73. <i>Carex membranacea</i>	Осока перепончатая	местами обычен
74. <i>Carex misandra</i>	Осока мужененавистническая	обычен
75. <i>Carex nesophila</i>		крайне редок
76. <i>Carex obtusata</i>	Осока притупленная	местами обычен
77. <i>Carex podocarpa</i>	Осока ножкоплодная	местами обычен
78. <i>Carex rariflora</i>		крайне редок
79. <i>Carex rigidoides</i>		весьма редок
80. <i>Carex rupestris</i>	Осока скальная	обычен
81. <i>Carex saxatilis</i> ssp. <i>laxa</i>		местами обычен
82. <i>Carex scirpoidea</i>	Осока камышевидная	местами обычен
83. <i>Carex spaniocarpa</i>		крайне редок
84. <i>Carex stans</i>	Осока прямостоящая	обычен
85. <i>Carex subspathacea</i>		весьма редок
86. <i>Carex ursina</i>	Осока медвежья	местами обычен
87. <i>Carex vaginata</i> ssp. <i>quasivaginata</i>	Осока влагалищная	весьма редок
88. <i>Eleocharis acicularis</i>		крайне редок
89. <i>Eriophorum brachyantherum</i>	Пушица короткопыльниковая	крайне редок
90. <i>Eriophorum callitrix</i>	Пушица красивоцветниковая	местами обычен
91. <i>Eriophorum medium</i>	Пушица средняя	местами обычен
92. <i>Eriophorum polystachyon</i>	Пушица многоколосковая	обычен
93. <i>Eriophorum russeolum</i>	Пушица рыжеватая	местами обычен
? 94. <i>Eriophorum russeolum</i> ssp. <i>leiocarpum</i>	Пушица белоплодная	
95. <i>Eriophorum scheuchzeri</i>	Пушица Швейцера	местами обычен
96. <i>Eriophorum triste</i>	Пушица печальная	обычен
97. <i>Eriophorum vaginatum</i>	Пушица влагалищная	местами обычен
98. <i>Kobresia myosuroides</i>	Кобрезия мышехвостниковая	обычен
99. <i>Kobresia sibirica</i>	Кобрезия сибирская	весьма редок
100. <i>Kobresia simpliciuscula</i> ssp. <i>subholarctica</i>	Кобрезия простая	весьма редок
Juncaceae — Ситниковые		
101. <i>Juncus albescens</i>	Ситник белеющий	крайне редок
102. <i>Juncus biglumis</i>	Ситник двучешуйчатый	обычен
103. <i>Juncus castaneus</i>	Ситник каштановый	весьма редок
104. <i>Juncus triglumis</i>	Ситник тригольчатый	весьма редок
105. <i>Luzula confusa</i>	Ожика спутанная	обычен
106. <i>Luzula nivalis</i>	Ожика снежная	обычен
107. <i>Luzula tundricola</i>	Ожика тундровая	местами обычен
Liliaceae — Лилейные		
108. <i>Allium schoenoprasum</i>	Лук скорода	обычен
109. <i>Lloydia serotina</i>	Ллойдия поздняя	обычен
? 110. <i>Tofieldia coccinea</i>		

Salicaceae — Ивовые		
111. <i>Salix arctica</i>	Ива арктическая	весьма редок
112. <i>Salix arctica</i> ssp. <i>jamu-taridensis</i>		весьма редок
? 113. <i>Salix chamissonis</i>		
114. <i>Salix glacialis</i>	Ива ледниковая	весьма редок
115. <i>Salix glauca</i> ssp. <i>acutifolia</i>	Ива сизая остролистная	обычен
116. <i>Salix glauca</i> ssp. <i>callicarpae</i>	Ива красивоплодная	обычен
117. <i>Salix lanata</i> ssp. <i>richardsonii</i>	Ива Ричардсона	местами обычен
118. <i>Salix niphoclada</i>		весьма редок
119. <i>Salix phlebophylla</i>	Ива жилколистная	обычен
120. <i>Salix polaris</i>	Ива полярная	обычен
121. <i>Salix pulchra</i>	Ива красивая	обычен
122. <i>Salix reptans</i>	Ива ползучая	обычен
123. <i>Salix reticulata</i>	Ива сетчатая	обычен
124. <i>Salix rotundifolia</i>	Ива круглолистная	обычен
* 125. <i>Salix stolonifera</i> ssp. <i>carbonicola</i>	Ива столононосная	весьма редок
Polygonaceae — Гречишные		
126. <i>Koenigia islandica</i>	Кенигия исландская	местами обычен
127. <i>Oxyria digyna</i>	Кисличник двустолбчатый	обычен
128. <i>Polygonum bistorta</i> ssp. <i>ellipticum</i>	Горец змеиный	местами обычен
129. <i>Polygonum viviparum</i>	Горец живородящий	обычен
130. <i>Rumex acetosa</i> ssp. <i>pseudoOxyria</i>	Щавель кислый	обычен
131. <i>Rumex arcticus</i>	Щавель арктический	обычен
132. <i>Rumex graminifolius</i>	Щавель злаколистный	местами обычен
Portulacaceae — Портулаковые		
133. <i>Claytonia acutifolia</i>	Клайтония остролистная	крайне редок
134. <i>Claytonia arctica</i>	Клайтония арктическая	обычен
* 135. <i>Claytoniella vassilievii</i> ssp. <i>petrovskii</i>	Клайтониэлла Петровского	крайне редок
Caryophyllaceae — Гвоздичные		
136. <i>Arenaria capillaris</i>	Песчанка волосовидная	местами обычен
137. <i>Cerastium alpinum</i>	Ясколка альпийская	редок
138. <i>Cerastium arvense</i>	Ясколка полевая	обычен
139. <i>Cerastium beeringianum</i>	Ясколка берингийская	местами обычен
140. <i>Cerastium bialynickii</i>	Ясколка Бялыницкого	обычен
141. <i>Cerastium jeniseisense</i>	Ясколка енисейская	весьма редок
142. <i>Cerastium maximum</i>	Ясколка наибольшая	местами обычен
143. <i>Cerastium regelii</i> ssp. <i>regelii</i>	Ясколка Регеля	обычен
144. <i>Gastrolychnis affinis</i>	Гастролихнис родственный	обычен
145. <i>Gastrolychnis angustiflora</i> ssp. <i>tenella</i>	Гастролихнис узкоцветковый	редок
146. <i>Gastrolychnis apetala</i>	Гастролихнис безлепестковый	обычен
147. <i>Gastrolychnis attenuata</i>		обычен

148. <i>Gastrolychnis ostensfeldii</i>	Гастролихнис Остенфельда	весьма редок
*149. <i>Gastrolychnis triflora</i> ssp. <i>wrangolica</i>	Гастролихнис врангельский	крайне редок
150. <i>Honckenya peploides</i> ssp. <i>diffusa</i>	Морянка бутерлаковидная	местами обычен
151. <i>Lychnis villosula</i>	Горицвет мохнателый	местами обычен
152. <i>Minuartia biflora</i>	Минуарция двухцветковая	местами обычен
153. <i>Minuartia macrocarpa</i>	Минуарция крупноплодная	обычен
154. <i>Minuartia rossii</i>	Минуарция Росса	обычен
155. <i>Minuartia rubella</i>	Минуарция красноватая	обычен
156. <i>Sagina intermedia</i>	Мшанка промежуточная	местами обычен
157. <i>Silene repens</i>	Смолевка ползучая	обычен
158. <i>Stellaria ciliatosepala</i>	Звездчатка реснитчатая	обычен
159. <i>Stellaria crassifolia</i>	Звездчатка толстолистная	весьма редок
160. <i>Stellaria crassipes</i>	Звездчатка утолщенная	местами обычен
161. <i>Stellaria edwardsii</i>	Звездчатка Эдвардса	обычен
162. <i>Stellaria fischeriana</i>	Звездчатка Фишера	местами обычен
163. <i>Stellaria humifusa</i>	Звездчатка приземистая	обычен
164. <i>Stellaria laeta</i>	Звездчатка яркая	местами обычен
?165. <i>Stellaria longipes</i>	Звездчатка продолговатая	
166. <i>Stellaria monantha</i>	Звездчатка одноцветковая	весьма редок
167. <i>Stellaria peduncularis</i>	Звездчатка стебельчатая	редок
168. <i>Stellaria umbellata</i>	Звездчатка зонтичная	крайне редок
Ranunculaceae — Лютиковые		
169. <i>Aconitum productum</i>		крайне редок
?170. <i>Anemone drummondii</i>		
?171. <i>Anemone narcissiflora</i> ssp. <i>sibirica</i>		
172. <i>Anemone richardsonii</i>	Ветреница Ричардсона	крайне редок
173. <i>Batrachium trichophyllum</i> ssp. <i>lutulentum</i>	Водяной лютик волосолистный	редок
174. <i>Caltha arctica</i>	Калужница арктическая	обычен
175. <i>Caltha caespitosa</i>	Калужница дернистая	местами обычен
176. <i>Oxygraphis glacialis</i>	Оксиграфис ледниковый	обычен
177. <i>Pulsatilla multifida</i>	Прострел многораздельный	местами обычен
178. <i>Ranunculus affinis</i>	Лютик родственный	обычен
179. <i>Ranunculus gmelinii</i>	Лютик Гмелина	местами обычен
180. <i>Ranunculus Grayi</i>	Лютик Грея	обычен
181. <i>Ranunculus hyperboreus</i>	Лютик гиперборейский	местами обычен
182. <i>Ranunculus nivalis</i>	Лютик снежный	обычен
183. <i>Ranunculus pallasii</i>	Лютик Палласа	крайне редок
184. <i>Ranunculus pygmaeus</i>	Лютик крошечный	обычен
185. <i>Ranunculus samojedorum</i>		местами обычен
186. <i>Ranunculus spitzbergensis</i>	Лютик шпицбергенский	крайне редок
187. <i>Ranunculus sulphureus</i>	Лютик серно-желтый	обычен
188. <i>Ranunculus turneri</i>	Лютик Тюрнера	обычен
189. <i>Thalictrum alpinum</i>	Василистник альпийский	обычен

Papaveraceae — Маковые

190. <i>Papaver anjuicum</i>	Мак анюйский	обычен
*191. <i>Papaver atrovirens</i>	Мак темно-зеленый	обычен
*192. <i>Papaver calcareum</i>	Мак известняковый	местами обычен
*193. <i>Papaver chionophilum</i>	Мак хионофильный	обычен
?194. <i>Papaver cornwallisens</i>	Мак корнуольский	
*195. <i>Papaver gorodkovii</i>	Мак Городкова	обычен
196. <i>Papaver lapponicum</i> ssp. <i>orientale</i>	Мак лапландский восточный	обычен
197. <i>Papaver lapponicum</i> ssp. <i>porsildii</i>	Мак лапландский Порсилда	местами обычен
*198. <i>Papaver multiradiatum</i>	Мак многолучевой	обычен
199. <i>Papaver nudicaule</i> ssp. <i>insulare</i>	Мак голостебельный островной	местами обычен
200. <i>Papaver paucistaminum</i>	Мак малотычинковый	редок
201. <i>Papaver polare</i>	Мак полярный	местами обычен
?202. <i>Papaver pulvinatum</i> ssp. <i>pulvinatum</i>	Мак подушковидный	
203. <i>Papaver pulvinatum</i> ssp. <i>interius</i>	Мак внутренний	местами обычен
204. <i>Papaver pulvinatum</i> ssp. <i>tschuktschorum</i>	Мак чукчей	обычен
205. <i>Papaver radicum</i> ssp. <i>occidentale</i>	Мак корневой западный	обычен
206. <i>Papaver schamurini</i>	Мак Шамурина	обычен
*207. <i>Papaver uschakovii</i>	Мак Ушакова	местами обычен
Brassicaceae — Крестоцветные		
208. <i>Arabis septentrionalis</i>	Резуха северная	обычен
209. <i>Braya aenea</i> ssp. <i>pseudoaenea</i>	Брайя меднокрасная	весьма редок
210. <i>Braya pilosa</i>	Брайя опушенная	обычен
211. <i>Braya purpurascens</i>	Брайя медно-красная	местами обычен
212. <i>Braya thorild-wulfii</i>	Брайя Торид-Вульфа	весьма редок
213. <i>Cardamine bellidifolia</i>	Сердечник маргаритколистый	обычен
214. <i>Cardamine digitata</i>	Сердечник пальчатый	обычен
215. <i>Cardamine pratensis</i> ssp. <i>angustifolia</i>	Сердечник луговой	местами обычен
+216. <i>Cardamine purpurea</i>	Сердечник пурпурный	редок
217. <i>Cochlearia arctica</i>	Ложечница арктическая	обычен
218. <i>Cochlearia groenlandica</i>	Ложечница гренландская	обычен
219. <i>Descurainia sophioides</i>	Дескурация гулявниковая	редок
220. <i>Draba aleutica</i> ssp. <i>arctoberingensis</i>	Крупка алеутская	местами обычен
221. <i>Draba alpina</i>	Крупка альпийская	обычен
222. <i>Draba arctica</i>	Крупка арктическая	обычен
223. <i>Draba arctogena</i>	Крупка арктородная	редок
224. <i>Draba barbata</i>	Крупка бородатая	обычен
225. <i>Draba cinerea</i>	Крупка серая	обычен
226. <i>Draba crassifolia</i>	Крупка толстолистная	весьма редок

227. <i>Draba flagnizensis</i>	Крупка фладницийская	местами обычен
228. <i>Draba groenlandica</i>	Крупка гренландская	редок
229. <i>Draba hirta</i>	Крупка мохнатая	обычен
230. <i>Draba juvenilis</i>	Крупка ювенильная	обычен
231. <i>Draba lactea</i>	Крупка молочно-белая	местами обычен
232. <i>Draba longocarpa</i>	Крупка копьеплодная	редок
233. <i>Draba macrocarpa</i>	Крупка крупноплодная	обычен
234. <i>Draba micropetala</i>		обычен
235. <i>Draba nivalis</i>	Крупка снежная	обычен
236. <i>Draba norvegica</i>	Крупка норвежская	весьма редок
237. <i>Draba oblongata</i> ssp. <i>minuta</i>	Крупка малая	местами обычен
238. <i>Draba oblongata</i> ssp. <i>oblongata</i>	Крупка продолговатая	весьма редок
239. <i>Draba palanderiana</i>	Крупка Паландера	местами обычен
240. <i>Draba parvisiliquosa</i>	Крупка мелкостручковая	местами обычен
241. <i>Draba pauciflora</i>	Крупка малоцветковая	местами обычен
242. <i>Draba pilosa</i>	Крупка волосистая	обычен
243. <i>Draba pseudopilosa</i>	Крупка ложноволосистая	обычен
244. <i>Draba subcapitata</i>	Крупка почтиголовчатая	обычен
245. <i>Erysimum pallasii</i>	Желтушник Палласа	местами обычен
246. <i>Eutrema edwardsii</i>	Эутрема Эдвардса	обычен
247. <i>Lesquirella arctica</i>	Лескверелла арктическая	редок
248. <i>Parrya nudicaulis</i> ssp. <i>nudicaulis</i>	Паррия голостебельная	обычен
249. <i>Parrya nudicaulis</i> ssp. <i>septentrionalis</i>	Паррия голостебельная северная	обычен
Crassulaceae — Толстянковые		
250. <i>Rhodiola rosea</i> ssp. <i>rosea</i>	Родиола розовая	обычен
Saxifragaceae — Камнеломковые		
251. <i>Chryso-splenium alternifolium</i> ssp. <i>sibirica</i>	Селезеночник очереднолистный	редок
252. <i>Chryso-splenium rosendahlia</i>	Селезеночник Розендаля	весьма редок
253. <i>Chryso-splenium tetrandrum</i>	Селезеночник четырехтычиночный	редок
254. <i>Chryso-splenium wrightii</i>	Селезеночник Райта	обычен
255. <i>Saxifraga arctolitoralis</i>	Камнеломка арктобереговая	обычен
256. <i>Saxifraga caespitosa</i>	Камнеломка дернистая	обычен
257. <i>Saxifraga cernua</i>	Камнеломка поникающая	обычен
258. <i>Saxifraga foliolosa</i>	Камнеломка листочковая	обычен
259. <i>Saxifraga funstonii</i>	Камнеломка Фунстона	обычен
260. <i>Saxifraga hieracifolia</i> ssp. <i>hieracifolia</i>	Камнеломка ястребинколистная	местами обычен
261. <i>Saxifraga hieracifolia</i> ssp. <i>longifolia</i>	Камнеломка длиннолистная	местами обычен
262. <i>Saxifraga hirculus</i>	Камнеломка болотная	обычен
263. <i>Saxifraga hyperborea</i>	Камнеломка гиперборейская	обычен
264. <i>Saxifraga monticola</i>	Камнеломка горная	местами обычен
265. <i>Saxifraga nelsoniana</i>	Камнеломка Нельсона	местами обычен

266. <i>Saxifraga nivalis</i>	Камнеломка снежная	обычен
267. <i>Saxifraga oppositifolia</i> ssp. <i>smalliana</i>	Камнеломка супротивнолистная	обычен
268. <i>Saxifraga platysepala</i>	Камнеломка широкочашелистниковая	обычен
269. <i>Saxifraga serpyllifolia</i> ssp. <i>serpyllifolia</i>	Камнеломка чабрецелистная	обычен
270. <i>Saxifraga setigera</i>	Камнеломка щетинконосная	редок
271. <i>Saxifraga tenuis</i>	Камнеломка тонкая	обычен
? 272. <i>Saxifraga unalaschkensis</i>	Камнеломка уналашкинская	
273. <i>Saxifraga ursina</i>	Камнеломка медвежья	местами обычен
Parnassiaceae — Белозоровые		
274. <i>Parnassia kotzebuei</i>	Белозор Коцебу	весьма редок
Rosaceae — Розоцветные		
275. <i>Dryas chamissonis</i>	Дриада Шамиссо	обычен
276. <i>Dryas incisa</i>	Дриада надрезанная	обычен
277. <i>Dryas integrifolia</i>	Дриада цельнолистная	обычен
278. <i>Dryas punctata</i> ssp. <i>punctata</i>	Дриада точечная	обычен
? 279. <i>Novosiversia glacialis</i>	Новосиверсия ледяная	
280. <i>Potentilla anachoretica</i>	Лапчатка-отшельница	местами обычен
281. <i>Potentilla arenosa</i>	Лапчатка песчаная	местами обычен
282. <i>Potentilla biflora</i>	Лапчатка двухцветковая	крайне редок
283. <i>Potentilla borealis</i>	Лапчатка северная	крайне редок
284. <i>Potentilla crebri-dens</i> ssp. <i>hemicyphila</i> Jurtz.	Лапчатка частозубчиковая	местами обычен
285. <i>Potentilla elegans</i>	Лапчатка изящная	местами обычен
286. <i>Potentilla gorodkovii</i>	Лапчатка Городкова	местами обычен
287. <i>Potentilla hyparctica</i> ssp. <i>hyparctica</i>	Лапчатка гопоарктическая	обычен
288. <i>Potentilla hyparctica</i> ssp. <i>nivicola</i>	Лапчатка ледяная	местами обычен
289. <i>Potentilla mischkinii</i>	Лапчатка Мишкина	местами обычен
290. <i>Potentilla pulchella</i> ssp. <i>gracilicaulis</i>		местами обычен
291. <i>Potentilla pulchella</i> ssp. <i>pulchella</i>	Лапчатка красивенькая	местами обычен
292. <i>Potentilla pulviniformis</i>	Лапчатка подушковидная	крайне редок
293. <i>Potentilla safronovae</i>	Лапчатка Сафроновой	крайне редок
294. <i>Potentilla stipularis</i>		крайне редок
295. <i>Potentilla subvahliana</i>		обычен
296. <i>Potentilla tikhomirovii</i>	Лапчатка Тихомирова	весьма редок
297. <i>Potentilla tolmachewii</i>	Лапчатка Толмачева	крайне редок
298. <i>Potentilla tomentulosa</i>		крайне редок
299. <i>Potentilla tschucotica</i>	Лапчатка чукотская	весьма редок
300. <i>Potentilla uniflora</i>	Лапчатка одноцветковая	обычен
* 301. <i>Potentilla uschakovii</i>	Лапчатка Ушакова	крайне редок

- *302. *Potentilla wrangelii* Лапчатка Врангеля крайне редок
 303. *Sanguisorba officinalis* Кровохлебка весьма редок
 лекарственная
- Fabaceae — Бобовые**
304. *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus* Астрагал альпийский обычен
 305. *Astragalus pseudoadsurgens* Астрагал весьма редок
 ложноприподнимающийся
306. *Astragalus tolmaczevii* Астрагал Толмачева обычен
 307. *Astragalus tugarinovii* Астрагал Тугаринова крайне редок
 308. *Astragalus umbellatus* Астрагал зонтичный обычен
 309. *Hedysarum dasycarpum* весьма редок
 310. *Hedysarum hedysaroides* Копеечник копеечниковый редок
 ssp. *tschuktschorum*
- ?311. *Lathyrus maritimus* ssp. *pubescens*
 ?312. *Oxytropis borealis* Остролодочник северный
 313. *Oxytropis czukotica* Остролодочник чукотский обычен
 314. *Oxytropis gorodkovii* Остролодочник Городкова обычен
 315. *Oxytropis maydelliana* Остролодочник Майделя местами обычен
 ssp. *maydelliana*
316. *Oxytropis mertensiana* Остролодочник Мертенса местами обычен
 317. *Oxytropis middendorffii* Остролодочник Миддендорфа обычен
 ssp. *submiddendorffii*
318. *Oxytropis sordida* Остролодочник весьма редок
 ssp. *schamurinii*
- *319. *Oxytropis uniflora* Остролодочник крайне редок
 одноцветковый
- *320. *Oxytropis uschakovii* Остролодочник Ушакова обычен
 *321. *Oxytropis wrangelii* Остролодочник Врангеля обычен
- Onagraceae — Кипрейные**
322. *Chamerion latifolium* Иван-чай широколистный местами обычен
 323. *Epilobium arcticum* Кипрей арктический местами обычен
- Hippuridaceae — Хвостниковые**
324. *Hippuris lanceolata* Хвостник ланцетный весьма редок
- Ariaceae — Зонтичные**
- ?325. *Vupleurum triradiatum* ssp. *arcticum*
 326. *Cnidium cnidiifolium* Жгун-корень редок
 книдиелистный
- Pyrolaceae — Грушанковые**
327. *Orthilia obtusata* Ортилия тупая крайне редок
 328. *Pyrola rotundifolia* Грушанка круглолистная весьма редок
- Ericaceae — Вересковые**
329. *Cassiope tetragona* Кассиопея четырехгранная обычен
 330. *Ledum decumbens* Багульник стелющийся крайне редок
- Vacciniaceae — Брусничные**
331. *Vaccinium uliginosum* Голубика мелколистная весьма редок
 ssp. *microphyllum*

332. *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* Брусника меньшая весьма редок
- Primulaceae — Первоцветные**
333. *Androsace chamaejasme* Проломник Проломник арктосибирский обычен
 ssp. *arctisibirica*
334. *Androsace ochotensis* Проломник охотский обычен
 335. *Androsace septentrionalis* Проломник северный местами обычен
- ?336. *Dodecatyon frigidum*
 337. *Primula borealis* Первоцвет северный обычен
 338. *Primula tschuktschorum* Первоцвет чукотский обычен
- Plumbaginaceae — Свинчатковые**
339. *Armeria maritima* Армерия приморская обычен
- Gentianaceae — Горечавковые**
340. *Comastoma tenellum* Горечавка нежная обычен
 341. *Gentianella propinqua* Горечавка арктолюбивая крайне редок
 ssp. *arctophila*
- Polemoniaceae — Синюховые**
342. *Polemonium acutiflorum* Синюха остролепестная местами обычен
 343. *Polemonium boreale* Синюха северная обычен
- Boraginaceae — Бурачниковые**
344. *Eritrichium sericeum* Незабудочник Незабудочник арктосибирский местами обычен
 ssp. *arctisibiricum*
345. *Mertensia maritima* Мертензия морская редок
 346. *Myosotis asiatica* Незабудка азиатская обычен
- Scrophulariaceae — Норичниковые**
347. *Castilleja elegans* Кастиллея изящная местами обычен
 348. *Lagotis glauca* Лаготис сизый местами обычен
 349. *Lagotis minor* Лаготис малый обычен
350. *Pedicularis albolabiata* местами обычен
 351. *Pedicularis amoena* Мытник приятный местами обычен
 352. *Pedicularis capitata* Мытник головчатый местами обычен
 353. *Pedicularis hirsuta* Мытник волосистый местами обычен
 354. *Pedicularis langsdorfii* Мытник Лангсдорфа весьма редок
 355. *Pedicularis novaiae-zemliae* Мытник новоземельский обычен
- ?356. *Pedicularis oederi* Мытник Эдера
 357. *Pedicularis sudetica* Мытник судетский местами обычен
 358. *Pedicularis verticillata* Мытник мутовчатый обычен
 359. *Pedicularis villosa* Мытник мохнатый обычен
- Valerianaceae — Валериановые**
360. *Valeriana capitata* Валериана головчатая обычен
- Campanulaceae — Колокольчиковые**
361. *Campanula tschuktschorum* Колокольчик чукчей крайне редок
 362. *Campanula uniflora* Колокольчик местами обычен
 одноцветковый
- Asteriaceae (Compositae) — Сложноцветные**
363. *Antennaria friesiana* Кошачья лапка Фриза местами обычен
 ssp. *friesiana*
364. *Arctanthemum arcticum* ssp. *polare* крайне редок

365. <i>Arnica frigida</i>	Арника холодная	редок
366. <i>Arnica iljinii</i>	Арника Ильина	редок
367. <i>Artemisia arctica</i> ssp. <i>ehrendorferi</i>	Полынь арктическая	местами обычен
368. <i>Artemisia arctisibirica</i>	Полынь арктосибирская	крайне редок
369. <i>Artemisia borealis</i>	Полынь северная	обычен
370. <i>Artemisia furcata</i>	Полынь вильчатая	обычен
? 371. <i>Artemisia globularia</i>	Полынь скученная	обычен
372. <i>Artemisia glomerata</i>	Полынь Ричардсона	обычен
373. <i>Artemisia richardsoniana</i>	Полынь Тилезиуса	местами обычен
374. <i>Artemisia tilesii</i>	Астра альпийская	обычен
375. <i>Aster alpinus</i>		местами обычен
376. <i>Crepis nana</i>		редок
+ 377. <i>Erigeron compositus</i>	Мелколепестник сложный	местами обычен
378. <i>Erigeron komarovii</i>	Мелколепестник Комарова	местами обычен
? 379. <i>Erigeron muirii</i>	Мелколепестник Мура	обычен
380. <i>Nardosmia frigida</i>	Нордосмия холодная	местами обычен
381. <i>Nardosmia glacialis</i>	Нордосмия ледяная	
? 382. <i>Saussurea angustifolia</i>		обычен
383. <i>Saussurea tilesii</i>	Соссюрея Тилезиуса	
? 384. <i>Saussurea viscida</i> ssp. <i>Yukonensis</i>	Соссюрея юконская	
385. <i>Senecio arctisibiricus</i> арктосибирский	Крестовник	крайне редок
386. <i>Senecio atropurpureus</i>	Крестовник темно-пурпуровый	обычен
387. <i>Senecio congestus</i>	Крестовник скученный	местами обычен
388. <i>Senecio frigidus</i>	Крестовник холодный	обычен
? 389. <i>Senecio fuscatus</i>		
* 390. <i>Senecio hyperborealis</i> ssp. <i>Wrangelica</i>	Крестовник врангелевский	редок
391. <i>Senecio integrifolius</i>	Крестовник цельнолистный	редок
392. <i>Taraxacum alaskanum</i>	Одуванчик аляскинский	весьма редок
393. <i>Taraxacum arcticum</i>	Одуванчик арктический	обычен
394. <i>Taraxacum ceratophorum</i>	Одуванчик рогатый	обычен
395. <i>Taraxacum hyperarcticum</i>	Одуванчик гипоарктический	весьма редок
396. <i>Taraxacum korjakorum</i>	Одуванчик коряков	обычен
397. <i>Taraxacum lateritium</i>	Одуванчик кирпично-красный	
398. <i>Taraxacum Lyngeanum</i>	Одуванчик Люнге	весьма редок
399. <i>Taraxacum macilentum</i>	Одуванчик тощий	обычен
* 400. <i>Taraxacum nanaunii</i>	Одуванчик Нанауна	крайне редок
401. <i>Taraxacum petrovskyi</i>	Одуванчик Петровского	крайне редок
402. <i>Taraxacum phymatocarpum</i>	Одуванчик вздутоплодный	обычен
* 403. <i>Taraxacum pseudoplatylepium</i>		редок
404. <i>Taraxacum sibiricum</i>	Одуванчик сибирский	местами обычен
405. <i>Taraxacum tamarae</i>	Одуванчик Тамары	местами обычен

* 406. <i>Taraxacum tolmacevii</i>	Одуванчик Толмачева	весьма редок
* 407. <i>Taraxacum uschakovii</i>	Одуванчик Ушакова	редок
* 408. <i>Taraxacum wrangelicum</i>	Одуванчик врангелевский	весьма редок
409. <i>Tripleurospermum hookeri</i>		весьма редок

Пресноводные ракообразные
(Е.А. Макаrenchенко, И.М. Леванидова, Л.А. Жильцова, 1980)

Phyllopoda

1. *Lepidurus arcticus* (Pallas) бассейн р. Тундровой

Anostraca

2. *Artemiopsis bunge* G.O.Sarc 1 экз. в озере
3. *Brachynecta paludosa* (O.F.Muller) озера
4. *Chirocephalopsis rostratus* Daday 5 экз. в озере на сев. побережье

Пауки — Aranei
(О.А. Хрулева, 2000)

Dictynidae

1. *Dictyna tyshchenkoi wrangeliana* Mar. 4 экз. в степных группировках
2. *Emblyna borealis* (Pic.-Cambr.) степные группировки р. Гусиной

Salticidae

3. *Chalcoscirtus glacialis sibiricus* Mar. единичные находки *Gnaphosidae*
4. *Gnaphosa orites* Chamb. редок

Lynophiidae

5. *Acartauchenius pilifrons* (L.Koch) редок
6. *Agyneta birulai* (Kulcz.) единичные находки
7. *Agyneta brusnevi* (Kulcz.) редок
8. *Agyneta maritima* Holm нередок
9. *Agyneta trifurcata* Hippa et Oksala долина р. Гусиной
10. *Collinsia holmgren* (Thor.) редок, местами обычен
11. *Collinsia spetsbergensis* (Thor) обычен
12. *Dactylopisthoides hyperboreus* Esk. единичные находки
13. *Diplocephalus barbatus* (L.Koch) обычен
14. *Erigone arctica sibirica* Kulcz. обычен
15. *Erigone arctica* Chamb. редок
16. *Erigone psychrophila* Thor. многочислен
17. *Gibothorax tchernovi* Esk. редок
18. *Hilaira gertschi* Holm многочислен
19. *Hilaira glacialis* (Thor) р. Неизвестная
20. *Hilaira leviceps* (L.Koch) редок
21. *Hilaira vexatrix* (O.Cambr) многочислен
22. *Hybauchenidium aquilonare* (L.Koch) многочислен
23. *Hypelictes jacksoni* (O.P.-Cambr.) редок
24. *Islandiana alata* (Emert.) единичные находки
25. *Leptyphantus sobrius* (Thor) 1 экз. на западном побережье
26. *Masikia indistincta* 2 экз. на р. Неизвестной
27. *Pelecopsis parallela* (Wider) редок

- | | |
|---|--------------------------------|
| 28. <i>Poeciloneta pallida</i> Kulcz. | единичные находки |
| 29. <i>Praestigia groenlandica</i> Holm | 1 экз. на р. Неизвестной |
| 30. <i>Semlijicola arcticus</i> Esk. | обычен |
| 31. <i>Sibirocyba incerta</i> Kulcz. | редок |
| 32. <i>Silometapoides pampia</i> (Chamb.) | редок |
| 33. <i>Typhochraestus latithorax</i> | степные группировки р. Гусиной |
| 34. <i>Walckenaria clavicornis</i> (Emert.) | нередок |

Lycosidae

- | | |
|---|----------------|
| 35. <i>Acantholycosa subsolana</i> (Kulcz.) | редок |
| 36. <i>Alopecosa hirtipes</i> (Kulcz.) | обычен |
| 37. <i>Alopecosa mutabilis</i> (Kulcz.) | многочислен |
| 38. <i>Alopecosa borea</i> (Kulcz.) | местами обычен |
| 39. <i>Alopecosa solivaga</i> (Kulcz.) | местами обычен |
| 40. <i>Pardosa algens</i> (Kulcz.) | обычен |

Thomisidae

- | | |
|-----------------------------------|-------|
| 41. <i>Xysticus albidus</i> Grese | редок |
|-----------------------------------|-------|

Кроме того, в одном из жилых домов был собран 1 экз. *Achaearanea tepidarium* (*Therididae*), по-видимому, завезенный с материка.

Ногохвостки — Collembola

(Е.Ф. Мартынова, К.Б. Городков, В.Г. Челноков, 1973)

Целый ряд видов нижеследующего списка был впервые описан именно на острове Врангеля, но впоследствии часть из них обнаружена и в других районах, что весьма вероятно и для остальных условно эндемичных форм, из-за чего мы воздержались от указания островных эндемиков среди ногохвосток.

Hypogastruridae

- | | |
|--|-----------------------------|
| 1. <i>Ceratophysella arctica</i> Martynova | приречные тундры |
| 2. <i>Ceratophysella nivalis</i> Martynova | на снежниках |
| 3. <i>Ceratophysella</i> sp. (группа <i>communis</i>) | |
| 4. <i>Ceratophysella armata</i> (Nicolet) | |
| 5. <i>Hypogastrura tulbergi</i> (Schaffer) | очень широко распространен |
| 6. <i>Hypogastrura viatica</i> (Tullberg) | обычен на речных галечниках |

Poduridae

- | | |
|------------------------------|------------------------|
| 7. <i>Podura aquatica</i> L. | бассейн р. Неизвестной |
|------------------------------|------------------------|

Neauridae

- | | |
|--|-----------------------------|
| 8. <i>Anurida wrangelensis</i> Tshelnokov | верховья р. Неизвестной |
| 9. <i>Anurida tundricola</i> Tshelnokov | пойменные галечники |
| 10. <i>Brachystomella parvula</i> (Schaffer) | тундры и луга |
| 11. <i>Morulina thulensis hammer</i> | 1 экз. в луговом сообществе |

Onychiuridae

- | | |
|--|--------------|
| 12. <i>Onychiurus borealis</i> Martynova | обычен |
| 13. <i>Onychiurus groenlandicus</i> (Tullberg) | |
| 14. <i>Willemia scandinavica</i> Stach. | очень обычен |

Isotomidae

- | | |
|---|-------------------------------------|
| 15. <i>Argenia bidenticulata</i> (Tullberg) | очень обычен на галечниках и у воды |
| 16. <i>Folsomia microchaeta</i> Agrell. | в массе, в луговом сообществе |

- | | |
|--|------------------------------|
| 17. <i>Folsomia regularis</i> Hummer. | очень обычен |
| 18. <i>Folsomia taimyrica</i> Martynova | |
| 19. <i>Folsomia</i> sp. | |
| 20. <i>Isotoma fennica</i> Reuter | луга центра и юга |
| 21. <i>Isotoma gorodkovi</i> Martynova | южное побережье |
| 22. <i>Isotoma grandiceps</i> Reuter | южное побережье |
| 23. <i>Isotoma olivacea</i> Tullberg | луга |
| 24. <i>Isotoma</i> sp. | |
| 25. <i>Isotomina coeruleogrisea</i> Hummer | луговые сообщества |
| 26. <i>Pseudisotoma sensibilis</i> Tullberg | |
| 27. <i>Proisotoma wrangelensis</i> Martynova | центр и юг острова, массовый |
| 28. <i>Tetracanthella arctica</i> Cassagnau | |
| 29. <i>Vertagopus arcticus</i> Martynova | |

Entomobryidae

- | | |
|--|--|
| 30. <i>Corynothrix borealis</i> Tullberg | |
| 31. <i>Lepidocyrtus</i> sp. (группа <i>violaceus</i>) | |

Sminthuridae

- | | |
|--|-----------------------|
| 32. <i>Sminthurides malmgreni</i> (Tullberg) | на воде и под камнями |
| 33. <i>Sminthurus viridis</i> (L.) | тундры южной равнины |
| 34. <i>Stenacidia violacea</i> (Reuter) | каменистые россыпи |

Насекомые — Insecta

(О.А. Хрулева, 2000)

Со времени написания текста книги (1998—1999 гг.) в систематике некоторых групп, особенно жуков-листоедов и долгоносиков, произошли существенные изменения, которые мы постарались отразить в предлагаемом списке. В некоторых случаях, однако, в списке сохранены «старые» таксоны, а их современный статус отражен в примечаниях.

Ephemeroptera — Поденки

Baetidae 2 вида

Plecoptera — Веснянки

Capniidae 2 вида

Nemouridae 1 вид

Perlodidae 1 вид

Mallophaga — Пухоеды

Philopteridae не менее 6 видов

Homoptera — Равнокрылые**Delphacidae — Свинюшки**

Achorotile caecianta Emeljanov редок

Cicadellidae — Цикадовые

Anthysanella progufa Anufr. et Em. степные участки

Hardya youngi Bier. обычен

Streptanus marginatus (Kbm.) обычен

Aphalaridae — Листоблошки

* *Aphalara wrangelii* Gegechkori редок

Aphididae — Тли не менее 2 видов

Heteroptera — Полужесткокрылые (Клопы)**Saldidae — Клопы-прибрежники***Calacantha trybomi* (Sahlb)

обычен

Chiloxantus stellatus (Curt.)

обычен

Miridae — Клопы-слепняки*Chlamydatus wilkinsoni* (Dgl.et Sc.)

редок

Orthotulus bermani Kerzn.

обычен, эндемик Чукотки

Coleoptera — Жесткокрылые (Жуки)**Carabidae — Жужелицы***Amara arctica* Popp.

поймы рек юга и центра

Amara glacialis Mann.

многочислен

Amara quensili (Schoenh.)

редок

Amara sp.

редок

Bembidion hasti C.Sahlb.

обычен по поймам

Bembidion crenulatum R.Sahlb.

обычен по поймам

Carabus truncaticollis Eschsch.

в степных группировках

Curtonotus alpinus (Payk.)

многочислен

Curtonotus bokori (Csiki)

редок

Pterostichus brevicornis Kirby

в степных сообществах

Pterostichus maclini Popp.

местами обычен

Pterostichus nigripalpis Popp.

многочислен

Pterostichus pinquedineus Eschsch.

многочислен

Pterostichus ventricosus Eschsch.

редок

Pterostichus agonus Horn.

редок

Pterostichus cancellatus Men.

обычен

Pterostichus rubripes Motsch.

обычен

Pterostichus sublaevis J.Sahlb

обычен

Dytiscidae — Плавунцы*Gaurodytes nigripalpis* J.Sahlb.*Hydroporus acutangulus* Thoms.**Catopidae — Мертвоеды***Cryocatops poppiusi* Jeann.**Staphylinidae — Стафилины***Holoboreaphilus nordenskioldi* Makl.

редок

Coryphium hyperboreum Makl.

редок

Micralymma dicksoni Makl.

многочислен

Mycetoporus sp.

редок

Phloconomus planus (Payk.)

местами нередок

Stenus miserandus Ryn.

локально

Stenus strandi Benick.

локально

Tachinus brevipennis J.Sahlb.

многочислен

Omaliinae gen.sp.

редок

Atheta spp.

не менее 2 видов;

Byrrhidae — Пыльольщники*Byrrhus pilula* L.

редок

Morychus viridis Kuz.et Korot.

редок

Simplocaria sp.

редок

Melyridae — Малашки*Troglocollops arcticus* (L.Medv.)

только в степях

Elateridae — Щелкуны* *Oedostenus* sp.

локально, редок

Coccinellidae — Божьи коровки*Nephus bipunctatus* Kugel.

очень редок, в степях

Lathrididae — Скрытники*Corticaria* sp.**Chrysomelidae — Листоеды***Chrysolina arctica* L.Medv.

редок, на западе и юге

Chrysolina brunnicornis wrangeliani Vor.¹

редок

Chrysolina tolli Jac.

многочислен

Chrysolina septentrionalis Men.

обычен

Chrysolina subsulcata Mannh.

обычен

Chrysolina wollosowiczi Jcbs.

многочислен

Chrysolina bungei Jcbs.

нередок

Chrysomela blaisdelli wrangeliana L.Medv.

в центре обычен

Hydrothrassa hannoverana F.

редок

Curculionidae — Долгоносики²* *Apion arcticum* Korot.

местами обычен

* *Mesotrichapion wrangelianum* Korot.

обычен

Ceutorhynchus barkalovi Korot.

редок

Prisistus olgae Korot.

местами нередок

Coniucleonus astragali T.-Min.et Korot.

редок

Dorytomus rufulus amplipennis Tourier.

редок

Lepyryrus canadensis Casey.

обычен

Hypera diversipunctata Schrank.

обычен

Hypera ornata Cap.

обычен

* *Rhynchaenus arcticus* Korot.³

многочислен

Sitona borealis Korot.

редок

Trichoptera — Ручейники**Brachycentridae**

1 вид

Limnephilidae

2 вида

Lepidoptera — Чешуекрылые**Pieridae — Белянки***Colias nastes*

нередок

Lycaenidae — Голубянки*Lycaena phlaeas* L.

обычен

Polyommatus aquilo Bsd.

редок

Nymphalidae — Перламутровки*Clossiana chariclea butleri* Edw.*Clossiana distincta* Gibs.

редок

Clossiana freiya Thnb.

редок

Clossiana frigga Thnb.

многочислен

Clossiana polaris Bsd.¹ В последнее время данный подвид склонны относить к сибирскому степному виду *Ch. rufilabris*.² Роды *Apion* и *Mesotrichapion* в последнее время относят к самостоятельному семейству — *Apionidae*.³ Недавно отнесен к сибирско-американскому виду *Isochunus arcticus* Korot.

<i>Clossiana thore</i> Hbn.	редок
<i>Boloria napaena</i> Hoffmannsg.	обычен
Satyridae — Бархатницы	
<i>Erebia fasciata</i> Btlr.	обычен
<i>Erebia rossi</i> Curt.	довольно редок
<i>Erebia youngi</i> Holland	
<i>Oeneus melissa karae</i> Kusnz.	
<i>Oeneus polixenes</i>	обычен
Geometridae — Пяденицы	
<i>Entephria byssata</i> Aur.	
<i>Entephria</i> sp.	
<i>Psychophora sabini frigidaria</i> Quen.	обычен
<i>Rheumaptera subhustata</i> Nolck.	
<i>Semiaspilates orciferarius</i> Malcker.	довольно редок
Lymantriidae — Волнянки	
* <i>Dicallomera kuznezovi</i> Lukh.et Khruleva.	эндемик
<i>Gynaephora lugens</i> Kozh.	
Noctulidae — Совки	
<i>Agrotis ruta</i> Ev.	
<i>Apamea zeta</i> Tr.	
<i>Lasionycta leucocycla</i> Stgr.	
<i>Lasionycta staidingeri</i> Moschl.	
<i>Parabarrovia keeli</i> Gibs.	
<i>Plusia</i> sp.	
<i>Polia richardsoni</i> Curt.	
<i>Xestia brachiptera</i> (Kon.)	многочислен
<i>Xestia liquidaria</i> (Ev.)	обычен
<i>Xestia Lyngaei</i> Rbl.	
<i>Xestia thula</i> Laf.et Kon.	
Arctiidae — Медведицы	
<i>Acerbia alpina</i> Quens.	обычен
<i>Eilema hyalinofuscum</i> Tshistjakov.	обычен
<i>Grammia quenseli</i> Payk.	
* <i>Grammia olga</i> Dubatolov	эндемик
<i>Holoarctica puengeleri</i>	
<i>Hyperborea czekanowskii</i> Gr.-Gr.	редок
<i>Pararctia lapponica</i> Thnb.	редок
Pterophoridae	
<i>Hellinsia wrangelensis</i> Zagulaev	
Coleophoridae	
* <i>Klirnessa tundrosa</i>	
Кроме того, в составе фауны чешуекрылых представлены семейства <i>Tortricidae</i> , <i>Pyralididae</i> , <i>Plutellidae</i> .	
Hymenoptera — Перепончатокрылые	
Pteromalidae	1 вид
Tenthredinidae — Пилльщики	3 рода
Proctotrupidae	1 вид
Diariidae	1 вид

* Ichneumonidae — Наездники	более 25 видов, в т.ч. 2 эндемичных
Apidae — Пчелиные	
<i>Bombus arcticus</i> Kby.	многочислен
<i>Bombus glacialis</i> Sp.Schr.	многочислен
<i>Bombus hyperboreus eskimo</i> Schor.	многочислен
Diptera — Двукрылые	
Trichoceridae — Грибные комары	
<i>Trichocera arctica</i> Lundstr.	
<i>Trichocera borealis</i> Lack.	
<i>Trichocera columbiana</i> Al.	
Tipulidae — Комары-долгоножки	
<i>Prionocera lapponica</i> Tjed.	
<i>Tipula salicetorum</i> Siebhe.	
<i>Tipula carinifrons</i> Holm.	
<i>Tipula cineracea</i> Coq.	
<i>Tipula crawfordi</i> Al.	
<i>Tipula katmaiensis</i> Al.	
<i>Tipula middendorffi</i> Lack.	
<i>Tipula pribilofansis</i> Al.	
<i>Tipula glaucocinerea</i> Lindstr.	
<i>Tipula arctica</i> Curt.	
<i>Tipula wrangeliana</i> Stack.	
<i>Tipula anceps</i> Sav.	
<i>Tipula lionota</i> Holm.	
<i>Tipula ciliata</i> Lindstr.	
Chironomidae — Комары-звонцы	около 20 видов
Simuliidae	1 вид
Bolitophilidae	1 вид
Mycetophilidae	3 вида
Syrphidae — Журчалки	
<i>Melangina</i> sp.	
<i>Platycheirus angustitarsis</i> Kan.	
<i>Syrphus corollae</i> F.	
<i>Syrphus dryadis</i> Holm.	
<i>Syrphus tarsatus</i> Zett.	
<i>Syrphus torvus</i> Osten-Sacken	
<i>Syrphus punctifer</i> Frey.	
Scathophagidae — Навозные мухи	3 вида
Muselidae	6 видов рода <i>Spilogona</i>
Calliphoridae — Падальные мухи	1 вид
Heleomyzidae	3 вида
Tachinidae — Тахины	2 вида

Кроме того, в фауне двукрылых представлены семейства *Sciaridae*, *Bibionidae*, *Empididae*, *Anthomyiidae*, *Rhagionidae*, *Uestridae*, *Piophilidae*, *Hypodermatidae*, *Oestridae*.

В список не включены явно завезенные человеком формы, обнаруженные в единичных экземплярах в жилых помещениях и рядом с ними — муравьи *Lasius niger* и *Formica subpilosa*, оса *Dolichovespula norvegica*, жук *Tetropium* sp. (*Cerambycidae*), бабочка-белянка *Colias palaeno*.

Птицы — *Aves*
(М.С. Стишов, 1999)

Gaviiformes — Гагары

- | | | |
|--------------------------|---------------------|-------------------------------|
| +1. <i>Gavia adamsii</i> | Белоклювая гагара | редкие залеты, редок |
| 2. <i>Gavia arctica</i> | Чернозобая гагара | случайные залеты, редок |
| 3. <i>Gavia immer</i> | Темноклювая гагара | случайные залеты, редок |
| 4. <i>Gavia pacifica</i> | Берингийская гагара | случайные залеты, редок |
| 5. <i>Gavia stellata</i> | Краснозобая гагара | эпизодически гнездится, редок |

Procellariiformes — Трубноносые

- | | | |
|---------------------------------|-------------------------|---------------------|
| 6. <i>Fulmarus glacialis</i> | Глупыш | на миграциях, редок |
| 7. <i>Puffinus griseus</i> | Серый буревестник | на миграциях, редок |
| 8. <i>Puffinus tenuirostris</i> | Тонкоклювый буревестник | на миграциях, редок |

Pelecaniformes — Веслоногие

- | | | |
|-----------------------------------|-----------------|-----------------------------|
| 9. <i>Phalacrocorax pelagicus</i> | Берингов баклан | регулярно гнездится, обычен |
|-----------------------------------|-----------------|-----------------------------|

Anseriformes — Гусеобразные

- | | | |
|--------------------------------------|----------------------|-------------------------------|
| 10. <i>Anas acuta</i> | Шилохвость | эпизодически гнездится, редок |
| 11. <i>Anas americana</i> | Американская свиязь | случайные залеты, редок |
| 12. <i>Anas carolinensis</i> | Каролинский чирок | случайные залеты, редок |
| 13. <i>Anas clypeata</i> | Широконоска | случайные залеты, редок |
| 14. <i>Anas crecca</i> | Чирок-свистунок | случайные залеты, редок |
| 15. <i>Anas formosa</i> | Клоктун | случайные залеты, редок |
| 16. <i>Anas penelope</i> | Свиязь | случайные залеты, редок |
| 17. <i>Anas platyrhynchos</i> | Кряква | случайные залеты, редок |
| 18. <i>Anas querquedula</i> | Чирок-трескунок | случайные залеты, редок |
| 19. <i>Anser albifrons</i> | Белолобый гусь | случайные залеты, редок |
| 20. <i>Anser erythropus</i> | Пискулька | случайные залеты, редок |
| 21. <i>Anser fabalis</i> | Гуменник | случайные залеты, редок |
| 22. <i>Aythya fuligula</i> | Хохлатая чернеть | случайные залеты, редок |
| 23. <i>Aythya marila</i> | Морская чернеть | случайные залеты, редок |
| 24. <i>Branta bernicla</i> | Черная казарка | случайные залеты, редок |
| 25. <i>Branta canadensis</i> | Канадская казарка | редкие залеты, редок |
| +26. <i>Branta nigricans</i> | Американская казарка | регулярно гнездится, обычен |
| +27. <i>Chen caerulescens</i> | Белый гусь | регулярно гнездится, обычен |
| 28. <i>Chen rossii</i> | Гусь Росса | случайные залеты, редок |
| 29. <i>Clangula hyemalis</i> | Морянка | регулярно гнездится, обычен |
| +30. <i>Cygnus bewickii</i> | Малый лебедь | эпизодически гнездится, редок |
| 31. <i>Histrionicus histrionicus</i> | Каменушка | случайные залеты, редок |
| 32. <i>Melanitta nigra</i> | Синьга | случайные залеты, редок |
| +33. <i>Philacte canagica</i> | Белошей | случайные залеты, редок |
| 34. <i>Polysticta stelleri</i> | Сибирская гага | эпизодически гнездится, редок |
| +35. <i>Rufibrenta ruficollis</i> | Краснозобая казарка | случайные залеты, редок |
| 36. <i>Somateria fischeri</i> | Очковая гага | случайные залеты, редок |
| 37. <i>Somateria mollissima</i> | Обыкновенная гага | регулярно гнездится, обычен |
| 38. <i>Somateria spectabilis</i> | Гага-гребенушка | регулярно гнездится, обычен |

Falconiformes — Соколообразные

- | | | |
|-------------------------------|--------|-------------------------|
| +39. <i>Aquila chrysaetos</i> | Беркут | случайные залеты, редок |
|-------------------------------|--------|-------------------------|

- | | | |
|---|-----------------------------|-------------------------------|
| 40. <i>Buteo lagopus</i> | Зимняк | случайные залеты, редок |
| 41. <i>Falco columbarius</i> | Дербник | случайные залеты, редок |
| +42. <i>Falco peregrinus</i> | Сапсан | возможно гнездится, редок |
| +43. <i>Falco rusticolus</i> | Кречет | эпизодически гнездится, редок |
| 44. <i>Falco tinnunculus</i> | Обыкновенная пустельга | случайные залеты, редок |
| +45. <i>Haliaeetus albicilla</i> | Орлан-белохвост | случайные залеты, редок |
| Gulliformes — Курообразные | | |
| 46. <i>Lagopus lagopus</i> | Белая куропатка | случайные залеты, редок |
| Gruiformes — Журавли | | |
| 47. <i>Grus canadensis</i> | Канадский журавль | возможно гнездится, редок |
| Charadriiformes — Ржанкообразные | | |
| Limicolae — Кулики | | |
| 48. <i>Actitis macularia</i> | Пятнистый перевозчик | случайные залеты, редок |
| 49. <i>Arenaria interpres</i> | Камнешарка | регулярно гнездится, обычен |
| 50. <i>Arenaria melanocephala</i> | Черная камнешарка | случайные залеты, редок |
| 51. <i>Calidris acuminata</i> | Острохвостый песочник | случайные залеты, редок |
| 52. <i>Calidris alba</i> | Песчанка | случайные залеты, редок |
| 53. <i>Calidris alpina</i> | Чернозобик | регулярно гнездится, обычен |
| +54. <i>Calidris bairdii</i> | Бэрдов песочник | регулярно гнездится, редок |
| 55. <i>Calidris canutus</i> | Исландский песочник | регулярно гнездится, обычен |
| 56. <i>Calidris ferruginea</i> | Краснозобик | возможно гнездится, редок |
| 57. <i>Calidris mauri</i> | Перепончатопалый песочник | случайные залеты, редок |
| 58. <i>Calidris melanotos</i> | Дутьш | регулярно гнездится, обычен |
| 59. <i>Calidris ptilocnemis</i> | Берингийский песочник | случайные залеты, редок |
| 60. <i>Calidris pusilla</i> | Малый песочник | случайные залеты, редок |
| 61. <i>Calidris ruficollis</i> | Песочник-красношейка | эпизодически гнездится, редок |
| 62. <i>Calidris temminckii</i> | Белохвостый песочник | эпизодически гнездится, редок |
| 63. <i>Calidris tenuirostris</i> | Большой песочник | случайные залеты, редок |
| 64. <i>Charadrius hiaticula</i> | Галстучник | эпизодически гнездится, редок |
| 65. <i>Charadrius mongolus</i> | Монгольский зуек | случайные залеты, редок |
| 66. <i>Charadrius semipalmatus</i> | Перепончатопалый галстучник | эпизодически гнездится, редок |
| 67. <i>Eudromias morinellus</i> | Хрустан | эпизодически гнездится, редок |
| 68. <i>Gallinago gallinago</i> | Бекас | случайные залеты, редок |
| 69. <i>Heteroscelus brevipes</i> | Сибирский пепельный улит | случайные залеты, редок |
| 70. <i>Heteroscelus incanus</i> | Американский пепельный улит | случайные залеты, редок |
| 71. <i>Limnodromus scolopaceus</i> | Бекасовидный веретенник | регулярно гнездится, обычен |
| 72. <i>Limosa lapponica</i> | Малый веретенник | редкие залеты, редок |
| 73. <i>Limosa limosa</i> | Большой веретенник | случайные залеты, редок |
| 74. <i>Numenius phaeopus</i> | Средний кроншнеп | случайные залеты, редок |
| 75. <i>Phalaropus fulicarius</i> | Плосконосый плавунчик | регулярно гнездится, обычен |

76. <i>Phalaropus lobatus</i>	Круглоносый плавунчик	эпизодически гнездится, редок
77. <i>Phalaropus tricolor</i>	Вильсонов плавунчик	случайные залеты, редок
78. <i>Philomachus pugnax</i>	Турухтан	эпизодически гнездится, редок
79. <i>Pluvialis dominica</i>	Американская ржанка	эпизодически гнездится, редок
80. <i>Pluvialis fulva</i>	Бурокрылая ржанка	регулярно гнездится, редок
81. <i>Pluvialis squatarola</i>	Тулес	регулярно гнездится, обычен
82. <i>Tringa erythropus</i>	Щеголь	случайные залеты, редок
83. <i>Tringa flavipes</i>	Желтоногий улит	случайные залеты, редок
84. <i>Tringa glareola</i>	Фифи	случайные залеты, редок
85. <i>Tringa melanoleuca</i>	Пегий улит	случайные залеты, редок
86. <i>Tringa nebularia</i>	Большой улит	случайные залеты, редок
+ 87. <i>TRyngites subruficollis</i>	Желтозобик	регулярно гнездится, редок
Lari — Чайковые		
88. <i>Larus argentatus</i>	Серебристая чайка	эпизодически гнездится, редок
89. <i>Larus canus</i>	Сизая чайка	случайные залеты, редок
90. <i>Larus glaucoides</i>	Полярная чайка	случайные залеты, редок
91. <i>Larus hyperboreus</i>	Бургомистр	регулярно гнездится, обычен
92. <i>Larus philadelphia</i>	Бонопартова чайка	случайные залеты, редок
93. <i>Larus ridibundus</i>	Озерная чайка	случайные залеты, редок
94. <i>Larus schistisagus</i>	Тихоокеанская чайка	редкие залеты, редок
+ 95. <i>Pagophila eburnea</i>	Белая чайка	на миграциях, обычен
+ 96. <i>Rhodostethia rosea</i>	Розовая чайка	на миграциях, обычен
97. <i>Rissa trydactyla</i>	Моевка	регулярно гнездится, обычен
98. <i>Stercorarius longicaudus</i>	Длиннохвостый поморник	регулярно гнездится, обычен
99. <i>Stercorarius parasiticus</i>	Короткохвостый поморник	эпизодически гнездится, редок
100. <i>Stercorarius pomarinus</i>	Средний поморник	регулярно гнездится, обычен
101. <i>Sterna paradisaea</i>	Полярная крачка	регулярно гнездится, обычен
102. <i>Xema sabini</i>	Вилохвостая чайка	регулярно гнездится, обычен
Alci — Чистиковые		
103. <i>Aethia cristatella</i>	Большая конюга	случайные залеты, редок
104. <i>Aethia pusilla</i>	Конюга-крошка	на миграциях, редок
105. <i>Alle alle</i>	Люрик	случайные залеты, редок
106. <i>Brachyramphus brevirostris</i>	Короткоклювый пыжик	на миграциях, редок
*107. <i>Cephus grylle tajanii</i>	Полярный чистик	регулярно гнездится, обычен
108. <i>Fratercula corniculata</i>	Ипатка	регулярно гнездится, редок
109. <i>Lunda cirrhata</i>	Топорок	эпизодически гнездится, редок
110. <i>Uria aalge</i>	Тонкоклювая кайра	регулярно гнездится, обычен
111. <i>Uria lomvia</i>	Толстоклювая кайра	регулярно гнездится, обычен
Strigiformes — Совы		
112. <i>Asio flammeus</i>	Болотная сова	эпизодически гнездится, редок
113. <i>Nyctea scandiaca</i>	Белая сова	регулярно гнездится, обычен
114. <i>Surnia ulula</i>	Ястребиная сова	случайные залеты, редок
Apodiformes — Стрижеобразные		
115. <i>Apus pacificus</i>	Белопоясничный стриж	случайные залеты, редок

116. <i>Selasphorus rufus</i>	Охристый колибри	случайные залеты, редок
Piciformes — Дятлообразные		
117. <i>Dendrocopos minor</i>	Малый пестрый дятел	случайные залеты, редок
Passeriiformes — Воробьинообразные		
118. <i>Acanthis flammea</i>	Обыкновенная чечетка	возможно гнездится, редок
119. <i>Acanthis hornemanni</i>	Пепельная чечетка	регулярно гнездится, обычен
120. <i>Ammodramus sandwichensis</i>	Саванная овсянка	редкие залеты, редок
121. <i>Anthus cervinus</i>	Краснозобый конек	случайные залеты, редок
122. <i>Anthus rubescens</i>	Американский конек	редкие залеты, редок
123. <i>Calcarius lapponicus</i>	Лапландский подорожник	регулярно гнездится, обычен
124. <i>Catharus guttata</i>	Дрозд-отшельник	случайные залеты, редок
125. <i>Catharus minimus</i>	Малый дрозд	редкие залеты, редок
126. <i>Catharus ustulatus</i>	Свэнсонов дрозд	случайные залеты, редок
127. <i>Corvus corax</i>	Ворон	эпизодически гнездится, обычен
128. <i>Corvus corone</i>	Черная ворона	случайные залеты, редок
129. <i>Corvus frugilegus</i>	Грач	случайные залеты, редок
130. <i>Delichon urbica</i>	Воронок	случайные залеты, редок
131. <i>Dendroica coronata</i>	Миртовый певун	случайные залеты, редок
132. <i>Emberiza aureola</i>	Дубровник	случайные залеты, редок
133. <i>Emberiza pallasii</i>	Полярная овсянка	случайные залеты, редок
134. <i>Emberiza pusilla</i>	Овсянка-крошка	случайные залеты, редок
135. <i>Eremophila alpestris</i>	Рогатый жаворонок	случайные залеты, редок
136. <i>Euphagus carolinus</i>	Ржавчатый трупил	случайные залеты, редок
137. <i>Hirundo daurica</i>	Даурская ласточка	случайные залеты, редок
138. <i>Hirundo rustica</i>	Деревенская ласточка	редкие залеты, редок
139. <i>Ixoreus naevius</i>	Разноголосый дрозд	редкие залеты, редок
140. <i>Junco hyemalis</i>	Серый юнко	редкие залеты, редок
141. <i>Junco oreganus</i>	Орегонский юнко	случайные залеты, редок
142. <i>Lanius cristatus</i>	Сибирский жулан	случайные залеты, редок
143. <i>Lanius excubitor</i>	Серый сорокопуд	случайные залеты, редок
144. <i>Loxia leucoptera</i>	Белокрылый клест	случайные залеты, редок
145. <i>Luscinia svecica</i>	Варакушка	редкие залеты, редок
146. <i>Motacilla alba</i>	Белая трясогузка	эпизодически гнездится, редок
147. <i>Motacilla flava</i>	Желтая трясогузка	возможно гнездится, редок
148. <i>Oenanthe oenanthe</i>	Каменка	эпизодически гнездится, редок
149. <i>Parus cinctus</i>	Сероголовая гаичка	случайные залеты, редок
150. <i>Passerella iliaca</i>	Пестрогрудая овсянка	случайные залеты, редок
151. <i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	Белолобая ласточка	редкие залеты, редок
152. <i>Phylloscopus borealis</i>	Таловка	возможно гнездится, редок
153. <i>Phylloscopus collybita</i>	Весничка	случайные залеты, редок
154. <i>Pinicola enucleator</i>	Щур	случайные залеты, редок
155. <i>Plectrophenax nivalis</i>	Пуночка	регулярно гнездится, обычен
156. <i>Prunella montanella</i>	Сибирская завирушка	случайные залеты, редок
157. <i>Regulus calendula</i>	Рубиновоголовый королек	случайные залеты, редок
158. <i>Riparia riparia</i>	Береговушка	случайные залеты, редок

159. <i>Sitta canadensis</i>	Красногрудый поползень	случайные залеты, редок
160. <i>Spizella arborea</i>	Древесная спизелла	редкие залеты, редок
161. <i>Spizella passerina</i>	Воробьиная спизелла	случайные залеты, редок
162. <i>Tachycineta bicolor</i>	Речная ласточка	редкие залеты, редок
163. <i>Tarsiger cyanurus</i>	Синехвостка	случайные залеты, редок
164. <i>Turdus iliacus</i>	Белобровик	случайные залеты, редок
165. <i>Turdus naumanni</i>	Дрозд Науманна	случайные залеты, редок
166. <i>Turdus obscurus</i>	Оливковый дрозд	случайные залеты, редок
167. <i>Turdus pilaris</i>	Рябинник	случайные залеты, редок
168. <i>Zonotrichia atricapilla</i>	Чернобровая зонотрихия	случайные залеты, редок
169. <i>Zonotrichia leucophrys</i>	Беловенечная зонотрихия	редкие залеты, редок

**Млекопитающие
(М.С. Стишов, 1999)**

Rodentia — Грызуны

* 1. <i>Dicrostonyx vinogradovi</i>	Лемминг Виноградова	обычен
* 2. <i>Lemmus sibiricus portenkoi</i>	Сибирский лемминг	обычен
3. <i>Mus musculus</i>	Домовая мышь	периодически завозится с грузами
4. <i>Rattus norvegicus</i>	Серая крыса	периодически завозится с грузами

Cetacea — Китообразные

5. <i>Orcinus orca</i>	Косатка	крайне редкие заходы
6. <i>Delphinapterus leucas</i>	Белуха	редка на осенних миграциях
+ 7. <i>Eschrichtius gibbosus</i>	Серый кит	обычен в осенний период
+ 8. <i>Balaena mysticetus</i>	Гренландский кит	крайне редкие случайные заходы
+ 9. <i>Megaptera novaeangliae</i>	Горбач	крайне редкие случайные заходы
+ 10. <i>Balaenoptera physalus</i>	Финвал	крайне редкие случайные заходы

Carnivora — Хищные

11. <i>Canis lupus</i>	Волк	редкие заходы
12. <i>Alopex lagopus</i>	Песец	обычен
13. <i>Vulpes vulpes</i>	Обыкновенная лисица	крайне редкие заходы
+ 14. <i>Ursus maritimus</i>	Белый медведь	обычен
15. <i>Gulo gulo</i>	Росомаха	редка

Pinnipedia — Ластоногие

16. <i>Odobenus rosmarus</i>	Тихоокеанский морж	обычен в летне-осенний период
17. <i>Erignatus barbatus</i>	Лахтак (морской заяц)	обычен в летнее время
18. <i>Phoca hispida</i>	Кольчатая нерпа (акиба)	обычна
19. <i>Phoca fasciata</i>	Крылатка	единичные встречи
20. <i>Phoca largha</i>	Ларга	единичные встречи

Artiodactyla — Парнопалые

21. <i>Rangifer tarandus</i>	Северный олень	интродуцент, обычен
22. <i>Ovibos moschatus</i>	Овцебык	интродуцент, обычен

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

В этом приложении представлен библиографический список научных публикаций, куда вошли как работы целиком посвященные острову Врангеля, так и более широкого плана, материал для которых полностью или в значительной степени был собран на острове. Работы, в которых сведения о природе острова лишь упоминаются в числе многих прочих и не являются оригинальными, равно как и многочисленные неопубликованные отчеты, в список не включены. Из многочисленных публикаций в газетах и научно-популярных журналах приведены лишь те, которые являются значимыми с научной точки зрения. То же самое относится и к публикациям, посвященным открытию и освоению острова, из которых в список внесены лишь содержащие научные сведения о природе острова. Библиография не претендует на абсолютную полноту, но включает основные работы, в том числе и абсолютное большинство публикаций с оригинальными данными полевых исследований по геологии, географии, ботанике, энтомологии, зоологии и прочим отраслям естественных наук.

В составлении библиографии приняли участие М.С. Стишов, С.С. Холод, К.Е. Литвин, С.Л. Варганян, И.В. Травина и О.А. Хрулева.

**Основные естественнонаучные публикации
по острову Врангеля**

Аверьянов А.О., Варганян С.Л., Гарутт В.Е. 1994. Мелкий мамонт *Mammuthus primigenius vrangeliensis* Garutt, Averianov et Vartan Van, 1993 с острова Врангеля (северо-восточная Сибирь). Труды Зоологического института РАН. СПб; с. 184—199.

Агеев К.С. 1979. Материалы к геологии острова Врангеля. Внеплановый отчет по опытно-методическим исследованиям 1971—72 гг. Ленинград: ВНИИ геологии и минеральных ресурсов Мирового океана; с. 1—113.

Алексеев Н.Н. 1932. Остров Врангеля. Вестн. Дальневост. филиала АН СССР. (№ 3—4): 82—86.

Алексеев Н.Н. 1933. Плавание парохода «Совет» к острову Врангеля в 1932 г. Бюлл. Аркт. ин-та. № 345—47.

Алексеев Н.Н. 1936. К островам Врангеля и Геральд на пароходе «Совет». Северный морской путь; V 22—72.

Андрианов А. В. 1937. Первые итоги колонизации о. Врангеля. Пушное дело; 2.

Антонова Е.М., Хрулева О.А. 1987. Чешуекрылые (Macrolepidoptera) острова Врангеля. Экология и география членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука; с. 11—14.

Аргентов А. 1861. О существовании земли и людей на Ледовитом море, в северо-западной стороне от острова Колочин. Зап.-Сиб. Отд. Русск. геогр. об-ва. 1857; III 102—106.

Арсеньев В.А. 1935. Морской промысел млекопитающих в Чукотском и Восточно-Сибирском морях. Сов. Север; 3—4: 4—16.

Афонина О. М. 1989. Дополнения к флоре листостебельных мхов острова Врангеля. Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. М.; с. 114—118.

Афонина О. М. 1994. Флора окрестностей бухты Сомнительной: мохообразные. Арктические тундры острова Врангеля. СПб; с. 66—90. (Труды Ботанического ин-та им. Комарова; т. 6).

Афонина О. М. 2001. Мхи (аннотированный список видов). Флора заповедника «Остров Врангеля». В серии «Флора и фауна заповедников СССР». М.: Комиссия по координации научных исследований в заповедниках, ИПЭЭ РАН.

Афонина О. М., Дуда Й. 1988. Материалы к флоре печеночных мхов острова Врангеля. Новости систематики низших растений. 25; с. 170—175.

Афонина О. М., Секретарева Н. А. 1994. Мхи ивовых кустарниковых и тундровых сообществ верхнего течения реки Неизвестной (остров Врангеля). Ботан. журн. 79(7): 43—52.

Березин М. В. 1990. Экология и гнездование шмелей на острове Врангеля. Материалы коллоквиумов Секции общественных насекомых ВЭО. 1 Коллоквиум, Ленинград, 2—8 октября 1990. Л.; с. 19—28.

Банников А. Г. 1941. К орнитофауне острова Врангеля. Сб. трудов Гос. зоол. музея МГУ. М.: Изд-во МГУ; с. 197—202.

Баранюк В. В. 1998. Гнездование белых гусей на о. Врангеля в 1996—1998 г. Казарка. Бюллетень рабочей группы по гусям и лебедям Восточной Европы и Северной Азии. М.; с. 161—168.

Баранюк В. В. 1999. Гнездование белых гусей в условиях дефицита гнездовой территории. Казарка, 5: 161—174.

Баранюк В. В. 2000. Сюрпризы погоды и размножение белых гусей на острове Врангеля в 2000 г. Казарка, 6: 359—364.

Баранюк В. В., Сыроечковский Е. В. 1995. Использование естественных маркеров малых белых гусей острова Врангеля для популяционных исследований. Орнитология, 26: 45—49.

Баранюк В. В., Такекава Д. Ю. 1998. Миграция белых гусей на Чукотке и о. Св. Лаврентия. Казарка, 4: 169—187.

Беликов С. Е. 1973. Материалы по залеганию самок белого медведя в берлоги на о. Врангеля. Экология и морфология белого медведя. М.: Наука; с. 28—36.

Беликов С. Е. 1976. Экспедиция «Белый медведь». Природа. (6): 54—59.

Беликов С. Е. 1976. Телеметрические наблюдения за температурным режимом в берлоге белого медведя. Научные основы охраны природы. М.; (4).

Беликов С. Е. 1977. Численность, распределение и особенности строения берлог самок белого медведя на модельном участке на о. Врангеля. Белый медведь и его охрана в Советской Арктике. М.: МСХ СССР ЦЛЮП; с. 19—39.

Беликов С. Е. 1981. Условия обитания в берлоге белого медведя. Экология, морфология и охрана медведей в СССР (Тезисы докладов 2-го Рабочего совещания специалистов, изучающих медведей). М.; с. 56—58.

Беликов С. Е. 1982. Численность, распределение и миграции белого медведя в Советской Арктике. Крупные хищники. М.; с. 74—84.

Беликов С. Е. 1982. Белый медведь (*Ursus maritimus* Phipps) в районе острова Врангеля: экология, поведение, охрана. Дисс. ... канд. биол. наук. М.

Беликов С. Е. 1982. Белый медведь (*Ursus maritimus* Phipps) в районе острова Врангеля: экология, поведение, охрана. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. М.

Беликов С. Е. 1991. Отношения человек — медведи. Медведи в СССР. Новосибирск: Наука; с. 10—20.

Беликов С. Е. 1994. К программе сохранения и использования популяций белого медведя в Российской Арктике. Медведи России и прилегающих стран — состояние популяций (Материалы VI совещания специалистов, изучающих медведей). М.; 2 с. 23—31.

Беликов С. Е., Богданова Н. Е., Вехов В. Н. 1977. Состав растительных кормов лактирующих самок белого медведя на о. Врангеля. Белый медведь и его охрана в Советской Арктике. М.: Центральная лаборатория охраны природы МСХ СССР; с. 55—65.

Беликов С. Е., Горбунов Ю. А., Шильников В. И. 1982. Распределение и численность морских млекопитающих и белого медведя в морях Советской Арктики в конце зимы в зависимости от ледовых условий. Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих (Тезисы докл. VIII Всес. совещ.). Астрахань; с. 18—19.

Беликов С. Е., Горбунов Ю. А., Шильников В. И. 1984. Распространение и миграции некоторых ластоногих, китообразных и белого медведя в морях восточного района Арктики. Морские млекопитающие. М.: Наука; с. 233—252.

Беликов С. Е., Горбунов Ю. А., Шильников В. И. 1989. Распространение ластоногих и китообразных в морях Советской Арктики и в Беринговом море зимой. Биология моря. (4): 33—41.

Беликов С. Е., Горбунов Ю. А., Шильников В. И. 1986. Результаты зимних наблюдений за морскими млекопитающими в морях Советской Арктики и в Беринговом море в восьмидесятых годах. Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих (Тез. докл. IX Всес. совещ.). Архангельск; с. 24—25.

Беликов С. Е., Куприянов А. Г. 1976. Адаптивное значение некоторых сторон поведения белого медведя о. Врангеля. Групповое поведение животных (Тезисы докл. II Всес. конференции по поведению животных). М.: Наука; с. 22—24.

Беликов С. Е., Куприянов А. Г. 1976. К опыту отлова и иммобилизации белого медведя. НТИ ВНИИОЗ (Охота — пушнина — дичь). Киров; (54—55): с. 72—79.

Беликов С. Е., Куприянов А. Г. 1976. Влияние изменений условий среды на популяцию белого медведя острова Врангеля. Биологические проблемы Севера. VII симпозиум, Зоология (Тез. докл.). Петрозаводск; с. 26—27.

Беликов С. Е., Куприянов А. Г. 1977. Белый медведь острова Врангеля. Материалы II Всес. совещ. по редким видам млекопит. и их охране. М.: Наука.

Беликов С. Е., Куприянов А. Г. 1977. Географические особенности некоторых аспектов поведения белого медведя. Поведение млекопитающих. М.: Наука; с. 202—212. Note: часть материала собрана на о-ве Врангеля.

Беликов С. Е., Куприянов А. Г. 1977. Поведение белого медведя на о. Врангеля. Белый медведь и его охрана в Советской Арктике. М.: МСХ СССР; с. 40—55.

Беликов С. Е., Сташкевич Л. Ф., Гаев В. А. 1986. Экология белого медведя на острове Врангеля. Животный мир острова Врангеля. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 127—134.

Беликов С. Е., Успенский С. М., Куприянов А. Г. 1977. Экология белого медведя на о. Врангеля в берложный период. Белый медведь и его охрана в советской Арктике. М.: МСХ СССР ЦЛЮП; с. 7—18.

Белопольский Л. О. 1939. О миграциях и экологии размножения тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus divergens* Illiger). Зоол. журн.; XVIII(5): 762—776.

Белькович В. М., Яблоков А. В. 1961. Среди моржей. Природа; (3): 50—56.

Беляев В. Г., Шамурин В. Ф. 1967. Материалы по экологии леммингов острова Врангеля. Изв. Иркутск. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока; 22; с. 42—59.

- Беляев И. Г. 1969. Фауна и некоторые вопросы экологии гамазовых клещей леммингов на острове Врангеля. Паразитология; 3(6): 493—500.
- Берг Л. С. 1923. Остров Врангеля. Торговый флот; (2): 69—71.
- Берг Л. С. 1923. Остров Врангеля в Ледовитом океане. Человек и Природа; (10—11): 43—47.
- Березин М. В. 1992. Взаимоотношения шмелей и песцов на острове Врангеля. Цено-тические отношения в тундровых экосистемах. М.: Наука; с. 90—99.
- Березин М. В. 1989. Гнездование шмелей в тундрах острова Врангеля. Взаимодей-ствия организмов в тундровых экосистемах (Тез. докладов Всесоюзного совещания, 5—8 сентября 1989 г., Воркута). Сыктывкар; с. 58—60.
- Березин М. В. 1989. Зараженность шмелей о. Врангеля нематодой *Sphaerularia bombi*. Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах (Тез. докладов Всесоюзного сове-щания, 5—8 сентября 1989 г., Воркута). Сыктывкар; с. 102—103.
- Березин М. В. 1995. Шмели в арктических экосистемах. Экосистемы севера: структу-ра, адаптации, устойчивость. М.: МГУ; с. 43—57.
- Берман Д. И. 1986. Фауна и население беспозвоночных животных тундростепных группировок острова Врангеля. Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Мат. 10 Всесоюз. симпоз. «Биол. проблемы Севера», Магадан, 1983. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 146—160.
- Бернштейн А. Д., Денисенко А. М. 1990. Некоторые аспекты территориального пове-дения копытного и сибирского леммингов острова Врангеля. Тр. V Съезда Всесоюзн. териол. об-ва. М.; 3 с. 7—8.
- Бернштейн А. Д., Клюева Е. В., Овсяников Н. Г., Селимов М. А. 1981. Природный очаг арктического бешенства на острове Врангеля. Вирусы и вирусные инфекции человека. Тезисы конф., 1981 19 М.; 151—152.
- Богданов Н. А., Тильман С. М. 1964. Общие черты развития палеозойских структур острова Врангеля и западной части хребта Брукса (Аляска). Совещание по проблемам тектоники, Москва, 1963. Складчатые области Евразии. Материалы. М.; с. 219—230.
- Богословская Л. С., Вотрогов Л. М., Крупник И. И. 1984. Гренландский кит в водах Чукотки. История и современное состояние популяции. Морские млекопитающие. М.: Наука; с. 191—212.
- Бочаров П. 1958. Белый гусь на острове Врангеля. Охота и охот. х-во. (№ 8): 17—19.
- Бочек А. 1932. Обслуживание острова Врангеля охотничье-промысловым судном. За индустриализацию Советского Востока. (3): 243—245.
- Бубличенко А. Г. 1995. Биотопическая приуроченность и характер использования ин-дивидуальных участков копытным (*Dicrostonyx torquatus*) и сибирским (*Lemmus sibiricus*) леммингами в летний период. Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. Тр. Междунар. совещ. М.; с. 61—65.
- Бубличенко А. Г. 1997. Пространственно-этологическая структура населения ко-пытных леммингов (*Dicrostonyx torquatus* и *Dicrostonyx vinogradovi*) на северной границе ареала [Автореферат дисс. ... канд. биол. наук]. Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный университет.
- Бубличенко А. Г., Стрелков А. П. 1995. Пространственно-временная структура на-селения копытного лемминга как один из ведущих факторов существования вида в эко-системе с минимальным уровнем антропогенной нагрузки. Матер. совещ. «Экосистемы Севера: структура, адаптации, устойчивость». М.; с. 104—107.
- Буболо Л. С. 1984. Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы лис-

- та некоторых представителей флор о. Врангеля и Ленинградской области. Ботан. журн. 69(11): 1482—1491.
- Буйко П. 1934. На острове Врангеля. Поход Челюскина. I с. 130—136.
- Бэр К. М. 1868. Несколько слов по поводу новооткрытой Врангелевской Земли. Изв. Русск. геогр. о-ва. IV(7): 333—349.
- Бялбжески С. Г., Иванов О. Н. 1969. Надвиговые структуры острова Врангеля. Те-зисы, Мезозойский тектогенез. Материалы VII сессии Научного совета по тектонике Си-бири и Дальнего Востока. Магадан: Сибирское отделение АН СССР; с. 106—107.
- Бялбжески С. Г., Иванов О. Н. 1971. Надвиговые структуры острова Врангеля. Ме-зозойский тектогенез. Магадан: СВКНИИ ДВЦ АН СССР; с. 73—80.
- Вартамян С. Л. 1998. Палеогеография конца позднего плейстоцена и голоцена ост-рова Врангеля и вымирание мегафауны Западной Берингии. Тезисы докладов Всерос-сийского совещания «Главнейшие итоги в изучении четвертичного периода и основные направления исследований в XXI веке». Санкт-Петербург; с. 91—92.
- Вартамян С. Л., Арсланов Х. А., Сулерджицкий Л. Д., Тертычная Т. В., Чернов С. Б. 1995. Остров Врангеля — рефугиум мамонтов в голоцене. Тезисы докладов Первого междуна-родного мамонтового совещания, Санкт-Петербург. СПб; р. 603.
- Вартамян С. Л., Арсланов Х. А., Тертычная Т. В., Чернов С. Б. 1992. Радиоуглеродный возраст голоценовых мамонтов острова Врангеля. Вековая динамика биогеоценозов. М.; с. 52—53.
- Васильева Н. М., Rogozov Ю. Г., Соловьева М. Ф. 1974. Стратиграфия девонских отло-жений Чукотки и острова Врангеля. Докембрий и палеозой Северо-Востока СССР. Тези-сы докладов межведомственного стратиграфического семинара. Магадан; с. 88—89.
- Васьковский М. Д. 1983. Сравнение теплоустойчивости фотосинтеза растений не-которых арктических и бореальных видов. Ботан. журн. 68(9): 1215—1220.
- Велижанин А. Г. 1965. Заметки по фауне наземных позвоночных острова Врангеля. Зап. Приморск. фил. Геогр. о-ва СССР. Владивосток; (1 (24)): с. 67—78.
- Велижанин А. Г. 1965. Лежбища моржей на острове Врангеля. Зап. Приморск. фи-лиал Геогр. о-ва СССР. XXIV(1): с. 150—151.
- Виттенбург П. В. 1930. Об открытии верхнетриасовой фауны на Земле Врангеля. Докл. АН СССР. (11): 271—276.
- Воронова Н. В. 1982. Ревизия видов *Chrysolina* группы *Chrysolina rufilabris* (Coleoptera, *ChrVsomelidae*). Зоологические исследования в МНР. М.: Наука; с. 119—129.
- Временная карта подходов к острову Врангеля (Чукотское море), 1:200 000, по па-раллели 69° с. ш. Врангель Ф. П., cartographer. Изд. Гидр. упр. Главсевморпути; 1934.
- Врангель Ф. П. 1948. Путешествие по северным берегам Сибири и по Ледовитому морю, совершенное в 1820, 1821, 1822, 1823 и 1824 гг. экспедицией под начальством фло-та лейтенанта Ф. П. Врангеля. М.: Главсевморпуть; I—II.
- Гаев В. А.; Казьмин В. Д., Денисенко А. М. 1987. Млекопитающие (аннотированный список видов). Фауна заповедника «Остров Врангеля». В серии «Флора и фауна заповед-ников СССР». М.: Комиссия по координации научных исследований в заповедниках, ИЭМЭЖ; с. 50—54.
- Гаккель Л. Я., Говоруха Л. С. 1970. Советская Арктика. Моря и острова Северного Ледовитого океана. М.: Наука.
- Гарнер Дж., Беликов С. Е. 1993. Использование спутниковой телеметрии при изуче-нии чукотско-алюскинской популяции белого медведя. Медведи России и прилегающих стран — состояние популяций (Материалы VI совещания специалистов, изучающих мед-ведей). I с. 63—69.

- Гарутт В.Е., Аверьянов А.О., Вартамян С.Л. 1993. О систематическом положении голоценовой популяции мамонтов *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) острова Врангеля (северо-восток Сибири). Доклады РАН. 132(6): Доклады РАН.
- Гегечкори А.М. 1990. Новые виды *Psylloidea* (Homoptera) из СССР. Зоол. журн. 69(10): 134—138.
- Геккер Р.Ф. 1938. Экспедиция Академии Наук СССР на остров Врангеля за трупом мамонта. Вестн. АН СССР. (1): 60—62.
- Гельмерсен Л. 1876. К вопросу об открытии Врангелевой Земли. Изв. Русск. геогр. о-ва. XII pp. 455—487.
- Герасименко Т.В. 1973. Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр острова Врангеля. Ботан. журн. 58(4):493—504.
- Герасименко Т.В. 1974. Эколого-физиологическое исследование фотосинтеза растений о. Врангеля. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.
- Герасименко Т.В., Заленский О.В. 1982. Особенности ассимиляционной деятельности растений в экосистемах тундровой зоны. Пространственная структура экосистем. Л.: ВГО; с. 128—143.
- Герасименко Т.В., Заленский О.В. 1973. Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений о. Врангеля. Ботан. журн. 58(11): 1655—1666.
- Герасименко Т.В., Заславская Т.М. 1982. Сезонное развитие растительных сообществ горных тундр о. Врангеля. Сезонная ритмика природы горных областей. Л.: ВГО; с. 45—47.
- Герасименко Т.В., Китсинг Л.И. 1974. Зависимость фотосинтеза некоторых растений острова Врангеля от интенсивности освещения. Ботан. журн. 59(3): 377—386.
- Герасименко Т.В., Попова И.А., Александрова Н.М. 1989. К характеристике фотосинтетического аппарата и фотосинтеза растений арктической тундры (о. Врангеля). Ботан. журн. 74(5): 669—679.
- Герасименко Т.В., Попова И.А., Александрова Н.М., Гаген Т.К. 1988. Содержание хлорофилла и фотосинтез у растений о. Врангеля в течение их вегетации. Ботан. журн. 73(8): 1085—1102.
- Герасимов Ю. А. 1970. Жемчужина Арктики. Охота и охотн. хоз-во. (2).
- Герасимов Ю.А. 1972. Обездвиживание белых медведей в берлогах. Охотоведение. (Тр. ЦНИЛ охотн. хоз-ва и заповедн. Главохоты РСФСР). М.: Лесная промышленность; (1): с. 285—290.
- Герасимов Ю.А., Папонов В.А. 1972. Обездвиживание серниланом белых медведиц в берлогах из охотничьего ружья летающими шприцами отечественного производства. Экология, морфология, охрана и использование медведей (Материалы совещ.). М.: Наука; с. 33—34.
- Герасимов Ю.А., Папонов В.А. 1973. Результаты опытов обездвиживания серниланом белых медведей в берлогах с помощью охотничьего ружья и летающих шприцев отечественного производства. Экология и морфология белого медведя. М.: Наука; с. 141—157.
- Гилева Э.А., Бененсон И.Е., Большаков В.Н., Прушинская Н.М. 1980. Популяционное значение генетически детерминированного сдвига в соотношении полов у копытного лемминга. Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 36—41.
- Гильдер У. 1886. Во льдах и снегах. СПб.
- Глуценко Ю.Н., Дорогой И.В. 1986. Пестрый улит — новый вид авифауны СССР. Орнитология. М.: Изд. МГУ; с. 131—132.

- Гнибиденко Г.С. 1968. Дополнительные данные по палеозойской стратиграфии острова Врангеля. Доклады АН СССР, Секция наук о Земле. 179:37—39.
- Голиков А.Н., Люлеев В.И., Новиков О.К., Потин В.В., Сиренко Б.И., Шереметевский А.М. 1987. К познанию экосистем пролива Де-Лонга. Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука; с. 122—132.
- Гольцев В.Н. 1968. Динамика береговых лежбищ моржа в связи с его распределением и численностью. Тр. ВНИРО. 68с. 205—215.
- Гольцев В.Н. 1962. Динамика береговых лежбищ моржа в связи с его распределением и численностью. Изв. ТИНРО.
- Гольцев В.Н. 1972. Распределение и учет численности тихоокеанского моржа осенью 1970 г. Тез. докл. 5-го Всес. совещ. по изуч. мор. млекопитающих. Махачкала; 1 с. 25—28.
- Горбачев А.Л. 1980. Морфология коры надпочечников леммингов острова Врангеля в пренатальном онтогенезе. Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 41—46.
- Горбунов Ю.А., Беликов С.Е., Шильников В.И. 1987. Влияние ледовых условий на распределение и численность белого медведя в морях Советской Арктики. Бюл. МОИП. Отд. биол. 92(5): 19—28.
- Городков Б. Н. 1939. О возможности оленеводства на острове Врангеля. Проблемы Арктики. (2): 81—85.
- Городков Б. Н. 1943. Полярные пустыни острова Врангеля. Ботан. журн. СССР. (4): 127—143.
- Городков Б.Н. 1946. Четвертичное прошлое растительности Арктической Берингии. Тр. ин-та Геогр. АН СССР. XXXVII: 328—330.
- Городков Б. Н. 1952. Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля. Крайний Северо-Восток СССР. Изд. АН СССР; 1, с. 149—184.
- Городков Б.Н. 1952. Почвенно-растительный покров острова Врангеля. Крайний Северо-Восток СССР. Изд. АН СССР; 1, с. 93—148.
- Городков Б. Н. 1958. Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля. Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.: Наука.
- Городков Б. Н. 1958. Почвенно-растительный покров острова Врангеля. Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.-Л.: Изд-во АН СССР; вып. 3, с. 93—148.
- Громов Л.В. 1939. Остров Врангеля, его геологическое строение и полезные ископаемые. Отчет по работам 1935—37 гг. Ленинград: Арктический НИИ Главного Управления Севморпути при Совнарком СССР; с. 1—194.
- Громов Л.В. 1941. Остатки древнего жилища на острове Врангеля. Проблемы Арктики. (3): 75—77.
- Громов Л.В. 1946. Геологическое строение среднего течения реки Мамонтовой на острове Врангеля. Отчет 1939—1940 гг. М.: Главное управление Севморпути при Совете Министров СССР; с. 1—137.
- Громов Л.В. 1947. Геологическое строение и полезные ископаемые острова Врангеля. Диссертация на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук. М.; с. 1—184.
- Громов Л.В. 1960. Осколок древней Берингии. М.: Географгиз.
- Громов Л.В., Кирюшина М.Т. 1947. Остров Врангеля (Общие сведения. Стратиграфическое описание). Острова Советской Арктики. Геология СССР. М.-Л.: Государственное издательство геологической литературы министерства геологии СССР; с. 88—89.
- Гуртовая Е.Н. 1985. Подкладывание яиц в колонии белых гусей в экстремальных условиях. Теоретические аспекты колониальности у птиц. М.: Изд. МГУ; с. 29—32.

Гуртовая Е. Н. 1986. Динамика территориальных отношений на колонии белых гусей о-ва Врангеля. Изучение птиц в СССР, их охрана и рац. использование. Мат. IX Всесоюз. орнитол. конф. Ч. 1., Л.: 180—181.

Гуртовая Е. Н. 1990. Этологические демонстрации и другие формы поведения белых гусей (*Anser c. caerulescens*) в период гнездования. Зоол. журн., 69 (1): 86—98.

Гуртовая Е. Н. 1991. Пространственно-этологические отношения в колонии белых гусей острова Врангеля. Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1—17.

Гуртовая Е. Н., Литвин К. Е. 1990. Территориальность колониальных гусей и казарок. Современные проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь — Мелитополь: СОНАТ: 63—65.

Гусаков Е. С. 1983. Белый гусь. — Красная книга РСФСР (животные). М., Россельхозиздат: 181—182.

Давыдов Б. В. 1925. В тисках льда. Плавание канлодки «Красный Октябрь» на острове Врангеля.

Де Лонг Дж. 1936. Плавание «Жаннетъ». Изд. Главсевморпути.

Денисенко А. М. 1983. Численность популяции леммингов на острове Врангеля в 1981—1982 гг. Численность грызунов на Дальнем Востоке СССР в 1982 г. и ее прогноз на 1983 г. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 9—10.

Денисенко А. М. 1984. Плотность леммингов на острове Врангеля в 1983 г. Численность грызунов на Дальнем Востоке СССР в 1983 г. и ее прогноз на 1984 г. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 7—8.

Денисенко А. М. 1986. Годовая динамика численности леммингов (*Lemmus sibiricus* и *Dicrostonyx vinogradovi*) на острове Врангеля. Животный мир острова Врангеля. Биологические проблемы Севера. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 109—113.

Добрыш А. А. 1988. К флоре лишайников острова Врангеля. Тр. II молодеж. конф. ботаников г. Ленинграда; 1 с. 85—108. Деп. в ВИНТИ, 1988 № 5684—388.

Добрыш А. А. 1988. Лишайники южного побережья острова Врангеля (бухта Сомнительная). Новости систематики низших растений. 25 с. 52—58.

Добрыш А. А. 1990. К вопросу о биомассе лишайников острова Врангеля. Тр. III молодеж. конф. ботаников г. Ленинграда, ч. 1. Л.; с. 184—186.

Добрыш А. А. 1992. Лишайники острова Врангеля: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.

Добрыш А. А. 1994. Флора окрестностей бухты Сомнительной: лишайники. Арктические тундры острова Врангеля. СПб; с. 90—99. (Труды Ботанического ин-та им. Комарова; V. 6).

Добрыш А. А. 1995. Аннотированный список лишайников острова Врангеля. Новости систематики низших растений. 30 с. 115—123.

Добрыш А. А. 2001. Лишайники (аннотированный список видов). Флора заповедника «Остров Врангеля». В серии «Флора и фауна заповедников СССР». М.: Комиссия по координации научных исследований в заповедниках, ИПЭЭ РАН.

Добрыш А. А., Макарова И. И. 1994. Лишайники рода *Rhizocarpon* Ramond ex DC во флоре Чукотки и острова Врангеля (северо-восток России). Новости систематики низших растений. 32 с. 23—28.

Дорогой И. В. 1980. О роли хищников в динамике численности леммингов. Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток; с. 46—49.

Дорогой И. В. 1981. О воздействии птиц-миофагов на половую и возрастную структуру популяций тундровых леммингов. Бюл. МОИП. Отд. биол. 86(6): 30—33.

Дорогой И. В. 1981. Экология поморников. Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 38—55.

Дорогой И. В. 1982. Материалы по биологии исландского песочника на острове Врангеля. Вестн. зоологии. (5): 65—69.

Дорогой И. В. 1982. Биотопическое распределение гнездящихся птиц в тундрах острова Врангеля. Орнитология. (17): с. 119—124.

Дорогой И. В. 1982. О гнездовании на острове Врангеля бурокрылой ржанки. Вестн. зоологии. (4): 36—39.

Дорогой И. В. 1982. Песец на острове Врангеля. Охрана хищных млекопитающих Дальнего Востока: Тез. докл. Владивосток; 23—25.

Дорогой И. В. 1983. Особенности взаимоотношений леммингов и хищников на о. Врангеля в 1981—1982 гг. Тез. докл. X Всесоюз. симпоз. по биол. проблемам Севера. Магадан; 21—22.

Дорогой И. В. 1983. Материалы по биологии желтозобика (*TRyngites subruficollis* Vieill.). Вестн. зоологии. (4): 36—39.

Дорогой И. В. 1983. Хищники как фактор динамики численности леммингов в тундровой зоне Северо-Востока Сибири. [Автореф. дис. ... канд. биол. наук.]. Владивосток.

Дорогой И. В. 1983. Хищники-миофаги и их воздействие на популяцию тундровых леммингов в фазе нарастания численности. Бюл. МОИП. Отд. биол. 88(1): 57—64.

Дорогой И. В. 1984. Материалы по биологии вилхвостой чайки. Орнитология. М.: Изд. МГУ; р. 198.

Дорогой И. В. 1984. Гнездование сибирской гаги на острове Врангеля. Орнитология. М.: Изд. МГУ; р. 177.

Дорогой И. В. 1985. К авифауне острова Врангеля. Бюлл. МОИП, Отд. биол. 90(2): 38—41.

Дорогой И. В. 1985. Функционирование системы «хищники — лемминги» на острове Врангеля в 1981 и 1982 гг. Экология млекопитающих тундры и редколесий Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 75—95.

Дорогой И. В. 1987. Материалы по биологии тихоокеанской черной казарки. Орнитология. М.: Изд. МГУ; с. 206—208.

Дорогой И. В. 1987. Экология хищников-миофагов острова Врангеля и их роль в динамике численности леммингов. Владивосток: ДВО АН СССР.

Дорогой И. В. 1990. Факторы совместного гнездования белых сов (*Nyctea scandiaca*) и гусеобразных птиц на острове Врангеля. Орнитология, 24: 25—33.

Дорогой И. В., Кирющенко С. П. 1980. О гнездовании желтозобика (*TRyngites subruficollis* (Vieill.)) на острове Врангеля. Зоол. журн. 59(6): 807—811.

Дорогой И. В., Придатко В. И. 1981. О новых и редких видах птиц и млекопитающих острова Врангеля. Вестн. Зоол. (3): 45—49.

Дорошенко Н. В. 1979. Материалы по распространению и численности гренландских китов в западной части Чукотского моря (рейс к/с «Авангард» осенью 1979 г.). Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1978—79 гг. М.: ВНИРО; с. 45—49.

Дорошенко Н. В. 1981. Краткие итоги исследований китообразных в период рейса к/с «Разящий» в моря Берингово, Чукотское и Восточно-Сибирское. Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1980—81 гг. М.: ВНИРО; с. 13—16.

Дорошенко Н. В. 1982. Поведение и структура группировок гренландских китов Бе-

рингово-Чукотской популяции. Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих (Тезисы докл. VIII Всес. совещ.). Астрахань.

Дорошенко Н.В., Колесников В.Н. 1984. Результаты исследований морских млекопитающих в Беринговом и Чукотском морях на судне «Энтузиаст» в 1982 г. Науч.-исслед. работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1982—83 гг. М.: ВНИРО; с. 8—15.

Дубатов В.В. 1990. Новые таксоны высших медведиц (*Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae*) Палеарктики. Редкие гельминты, клещи и насекомые. Новосибирск; с. 79—86.

Еськов К.Ю. 1985. Пауки тундровой зоны СССР. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л.; с. 121—128.

Еськов К.Ю. 1989. Новые монотипичные роды пауков семейства *Linyphiida (Aranei)* из Сибири. Сообщ. 1. Зоол. журн. 68(9): 68—78.

Еськов К.Ю. 1990. Новые монотипичные роды пауков семейства *Linyphiida (Aranei)* из Сибири. Сообщ. 2. Зоол. журн. 69(1): 43—53.

Жукова А.Л. 1978. Два интересных вида печеночных мхов с острова Врангеля. Ботан. журн. 63(10): 1460—1466.

Жукова А.Л. 1987. К флоре печеночных мхов острова Врангеля. Ботан. журн. 72(7): 901—903.

Жукова П.Г. 1965. Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Ботан. журн. 50(9): 1320—1322.

Жукова П.Г. 1988. О кариотипе арктической расы *Eritrichium sericeum (Boraginaceae)*. Ботан. журн. 73(11): 1542—1546.

Жукова П.Г., Петровский В.В. 1971. Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля, I. Ботан. журн. 56(2): 294—305.

Жукова П.Г., Петровский В.В. 1972. Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля, II. Ботан. журн. 57(4): 554—563.

Жукова П.Г., Петровский В.В. 1984. Цитотаксономическое изучение некоторых видов крестоцветных (*Brassicaceae*) из северной Азии. Ботан. журн. 69(2): 236—240.

Жукова П.Г., Петровский В.В. 1985. Цитотаксономические исследования некоторых видов рода *Potentilla (Rosaceae)* из северной Азии. Ботан. журн. 70(8): 1070—1077.

Жукова П.Г., Петровский В.В. 1985. Цитотаксономическое исследование видов рода *Paraver (Paraveraceae)* северо-востока Азии. Ботан. журн. 70(3): 362—368. Note: работа написана по материалам с о-ва Врангеля.

Жукова П.Г., Петровский В.В. 1987. Числа хромосом и таксономия некоторых видов растений из районов северной Азии. Ботан. журн. 72(12): 1617—1624.

Жукова П.Г., Петровский В.В. 1987. Кариотаксономическое изучение некоторых видов рода *Saxifraga (Saxifragaceae)* из северной Азии. Ботан. журн. 72(5): 632—640.

Загуляев А.К. 1960. Новые виды молевидных чешуекрылых (*Lepidoptera: Psychidae, Thyrididae, Pterophoridae*) фауны СССР. Энтотом. обозрение. 39(3): 617—628.

Зайцев И.И. 1972. Биология песцов Чукотского полуострова и особенности их миграции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.

Зенкевич Б.А. 1938. Развитие промысла морских млекопитающих на Чукотке. Природа. (11—12): 59—63.

Зинова Е.С. 1941. Водоросли у о. Врангеля. Исслед. дальневосточных морей. М.-Л.: АН СССР; 1 с. 104—110.

Иванов О.Н. 1969. К вопросу о возрасте метаморфических пород острова Врангеля. Ученые записки НИИ геологии Арктики, региональная геология; с. 133—135.

Иванов О.Н. 1973. Стратиграфия острова Врангеля. Известия Академии Наук СССР, Геологическая серия. (5): 104—115.

Иванова Т.И., Васильковский М.Д. 1976. Дыхание растений острова Врангеля. Ботан. журн. 61(3): 324—331.

Иванова Т.И., Васильковский М.Д., Владимиров В.К. 1985. Сезонные изменения дыхания травянистых растений острова Врангеля. Ботан. журн. 70(12): 1675—1682.

Игнатенко И.В., Оганесян А.Ш. 1987. Растительная масса некоторых типов тундры острова Врангеля. Ботан. журн. 72(12): 1639—1649.

Казьмин В.Д. 1983. Динамика численности и пути кочевков овцебыков на о. Врангеля. Биологические проблемы Севера: Тез. докл. X симпози.; Магадан, с. 76—77.

Казьмин В.Д. 1986. Половозрастной состав и динамика численности овцебыков на острове Врангеля. Териология, орнитология и охрана природы: Тез. докл. Всесоюз. симп. биол. проблем Севера; Якутск, с. 35.

Казьмин В.Д. 1986. Северный олень (*Rangifer tarandus*) на острове Врангеля. Животный мир острова Врангеля. Биологические проблемы Севера. Владивосток.: ДВНЦ АН СССР; с. 114—126.

Каменева Г.И. 1975. Структура центральной части острова Врангеля. Геология и полезные ископаемые Новосибирских островов и острова Врангеля. Ленинград: НИИ геологии Арктики; с. 72—77.

Каменева Г.И. 1977. К вопросу о тектоническом положении острова Врангеля и о связях с Аляской в палеозое. Тектоника Арктики. Складчатый фундамент шельфовых седиментационных бассейнов. Ленинград: НИИ геологии Арктики; с. 122—131.

Каменева Г.И., Ильченко Л.Н. 1976. Новые данные о возрасте метаморфического комплекса острова Врангеля. Доклады Академии Наук; 227: 51—53.

Каменева Г.И., Черняк Г.Е. 1974. Геологическая карта острова Врангеля (масштаб 1:500000). Ленинград: ПГО Севморгеология, НИИ геологии и минеральных ресурсов мирового океана.

Каменева Г.И., Черняк Г.Е. 1975. Каменноугольные и пермские отложения острова Врангеля. Верхний палеозой Северо-Востока СССР. Ленинград: НИИ геологии Арктики; с. 76—79.

Каменева Г.И., Черняк Г.Е. 1977. Геологическое строение центральной части острова Врангеля. Промежуточный отчет. Ленинград: НПО Севморгеология; с. 1—134.

Касьянов В.П. 1934. Отчет о геоморфологических работах в рейсе ледореза «Ф. Литке» к острову Врангеля в 1929 г. Тр. Гос. океанограф. ин-та; IV 43—64.

Качурин С.П. 1952. Вечная мерзлота острова Врангеля. Крайний Северо-Восток СССР. Изд. АН СССР; 1 с. 49—92.

Качурин С.П. 1946. О генезисе наиболее распространенных ископаемых льдов севера. Изд. ин-та мерзлотовед. им. В.А. Обручева АН СССР.

Кержнер И.М. 1987. Новые и малоизвестные полужесткокрылые насекомые (*Heteroptera*) с Дальнего Востока СССР. Владивосток: БПИ ДВО АН СССР; 1 с. 1—83.

Кибальчич А.А. 1973. Моржи острова Врангеля. Наука и жизнь. (3): 131—133.

Кибальчич А.А. 1976. Опыт отлова и содержания моржа в неволе. Тр. ВСХИЗО. М.; (Вып. 19): с. 92—98.

Кибальчич А.А. 1979. Материалы по исследованию ластоногих в период рейса ЗРС «Зубарево» в моря Берингово и Чукотское (июль-август 1978 года). Науч.-исслед. работы по морским млекопитающим сев. части Тихого океана в 1978/79 гг. М.: ВНИРО; с. 7—16.

- Кибальчич А.А. 1984. Биология размножения и естественные запасы тихоокеанского моржа. Автореферат дис. ...канд. биол. наук. М.: ВНИРО.
- Кипарисова Л.Д. 1952. Верхнетриасовые *Pseudomonotis* с острова Врангеля. Крайний Северо-Восток СССР. Изд. АН СССР; 1 с. 19—24.
- Кирюшина М.Т. 1965. Основные черты четвертичной истории острова Врангеля. Антропогенный период в Арктике и Субарктике. М.: Наука; с. 76—87.
- Кирющенко С.П. 1978. Влияние роющей деятельности копытных леммингов на растительный покров арктических тундр острова Врангеля. Бюл. МОИП, Отд. биол. 83(2): 28—35.
- Кирющенко С.П. 1979. Воздействие леммингов на растительность арктической экосистемы (на примере острова Врангеля). Экология полевков и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 39—45.
- Кирющенко С.П. 1980. Устройство нор и роющая деятельность леммингов на о. Врангеля. Механизмы регуляции численности леммингов и полевков на Крайнем Севере. Владивосток; с. 67—72.
- Кирющенко С.П. 1981. Численность леммингов на острове Врангеля в 1979 г. Размножение и численность грызунов на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 57—58.
- Кирющенко С.П. 1985. О трофических взаимоотношениях леммингов и растительности в тундровых экосистемах. Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 96—108.
- Кирющенко С.П. 1986. Зависимость величины трофической нагрузки сибирских леммингов от особенностей компонентов ландшафта. IV Съезд Всесоюз. териол. об-ва: Тез. докл. М.; I р. 241.
- Кирющенко С.П., Кирющенко Т.В. 1979. Питание сибирских *Lemmus sibiricus* Kerr. и копытных *Dicrostonyx torquatus* Pall. леммингов на острове Врангеля. Экология полевков и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 25—38.
- Кирющенко Т.В. 1985. Изменчивость величины весового роста копытных *Dicrostonyx torquatus* и сибирских *Lemmus sibiricus* леммингов. Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 55—62.
- Кислюк И.М., Васильковский М.Д. 1981. Реакция растений арктической тундры на повышение температуры в экспериментальных условиях. Ботан. журн.; 66(12): 1710—1720. Note: работа написана по материалам с о-ва Врангеля.
- Кислюк И.М., Васильковский М.Д., Буболо Л.С., Палеева Т.В. 1983. Влияние температуры на строение листьев *Carex lugens* (Cyperaceae), *Arctogrostis arundinacea* (Poaceae). Ботан. журн. 68(10): 1325—1322.
- Кислюк И.М., Васильковский М.Д., Буболо Л.С., Палеева Т.В. 1983. Интенсивность фотосинтеза и строение листьев некоторых растений арктической тундры. Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск; с. 65—71.
- Кислюк И.М., Шейнина Г.А. 1985. Исследование фотосинтеза травянистых растений Арктики и таежной зоны (с применением полигональной регрессии). Ботан. журн.; 70(2): 169—179. Note: работа написана по материалам с о-ва Врангеля.
- Китсинг Л.И., Королева Т.М., Петровский В.В. 1974. Флора сосудистых растений окрестностей бухты Роджерс (остров Врангеля). Ботан. журн. 59(7): 1002—1013.
- Кищинский А.А. 1972. Репортаж с острова Врангеля. Знание — сила; (3): 4—7.
- Кищинский А.А., Сыроечковский Е.В. 1980. Изучение миграций белых гусей азиатской популяции. 3 Всес. конференция. «Вид и его продуктивность в ареале», Вильнюс.

- Кищинский А.А., Успенский С.М. 1972. Данные по зимней экологии белого медведя на острове Врангеля. Экология, морфология, охрана и использование медведей (Материалы совещ.). М.: Наука; с. 44—45.
- Кищинский А.А., Успенский С.М. 1973. Новые данные по зимней экологии белого медведя на острове Врангеля. Экология и морфология белого медведя. М.: Наука; с. 10—28.
- Ковалев Д.Н. 1989. Формирование социальной структуры популяции овцебыков острова Врангеля. Экология, морфология, использование и охрана диких копытных: Тез. сообщ. М.; 278—280.
- Ковалев Д.Н. 1990. Социально-демографическая структура искусственной популяции овцебыков (*Ovibos moschatus*) острова Врангеля. Зоол. журн. т. 69 (вып. 11): 120—131.
- Ковалев Д.Н. 1990. Формирование демографической структуры популяции овцебыков острова Врангеля. V съезд териол. об-ва АН СССР М.; 161—162.
- Ковалев Д.Н. 1991. Пространственная организация популяции овцебыков острова Врангеля в 1985—1990 гг. Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 51—73.
- Кожеевников Ю.П., Тихменев Е.А. 1978. Новый вид *Pedicularis* L. (Scrophulariaceae) с острова Врангеля. Ботан. журн.; 63(10): 1440—1443.
- Козловский А.И. 1974. Кариологическая дифференциация северо-восточных подвигов копытных леммингов. Доклады АН СССР.; т. 224 (№ 3).
- Козловский А.И., Хворостанская Л.П. 1978. Хромосомные наборы копытных леммингов острова Врангеля. Фауна и зоогеография млекопитающих Северо-Востока Сибири. Владивосток; с. 106—119.
- Колонин Г.В. 1980. Орнитологические наблюдения на Чукотке и острове Врангеля. Орнитология. М.: Изд. МГУ; с. 169.
- Коротяев Б.А. 1977. Новые виды жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) с острова Врангеля. Фауна Насекомых Дальнего Востока.; с. 61—64.
- Коротяев Б.А. 1980. Материалы по фауне жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Северо-Востока СССР. Исследования по энтомофауне Северо-Востока СССР. Владивосток; с. 23—50.
- Коротяев Б.А. 1987. Материалы к познанию надсемейства Curculionidae (Coleoptera) фауны СССР и сопредельных стран. Новые и малоизвестные жесткокрылые насекомые. Л.: ЗИН АН СССР; с. 122—163.
- Коротяев Б.А. 1987. Новые долгоносики (Coleoptera, Apionidae, Curculionidae) фауны СССР. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л.; с. 142—147.
- Косьюк М.К. 1986. Основные проблемы геологии острова Врангеля. Структура и история развития Северного Ледовитого океана. Ленинград: Мингео СССР, ПГО Севморгеология; с. 87—104.
- Кочнев А.А. 1991. Береговые лежбища моржей на острове Врангеля в 1990 г. Науч.-исслед. работы по мор. Млекопитающим сев. части Тихого океана в 1989—1990 гг. М.: ВНИРО; с. 37—44.
- Кочнев А.А. 1995. Численность, распределение и половозрастная структура врангельской группировки тихоокеанских моржей в 1991—1994 гг. Международная конференция по изучению и охране морских млекопитающих: Тез. докл. (11—12 октября 1995 г., пос. Голицыно Московской обл.). М.; с. 45—46.
- Кочнев А.А. 1998. Гибель китообразных (Cetacea) в Чукотском море и проливе Лонга: видовой состав, распределение и причины гибели. Зоол. журн.; 77(5): 601—605.
- Кречмар А.В., Артюхов А.И., Дорогой И.В., Сыроечковский Е.В. 1979. Дополнитель-

ные сведения по орнитофауне острова Врангеля. Птицы Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 126—134.

Кречмар А.В., Дорогой И.В. 1981. Белая сова *Nyctea scandiaca* L. Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 56—81.

Кречмар А.В., Сыроечковский Е.В. 1972. Белый гусь на о. Врангеля и состояние его численности в 1969 и 1970 гг. Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: с. 322—324.

Кречмар А.В., Сыроечковский Е.В. 1974. Влияние условий суровой весны на процесс гнездования белого гуся на о. Врангеля. Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. (Материалы 5 Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера»), Владивосток; с. 112—115.

Кречмар А.В., Сыроечковский Е.В. 1978. Экология насживания белого гуся (*Anser caerulescens*) на острове Врангеля. Зоол. журн.; т. 57 (вып. 6): 899—910.

Кречмар А.В., Сыроечковский Е.В. 1982. Экологические адаптации белых гусей (*Anser caerulescens caerulescens*) к условиям обитания на острове Врангеля. Тезисы 18 Международного орнитологического конгресса. М.; с. 28—29.

Кривошеев В.Г., Уманцева Н.Д. 1979. Эколого-физиологические исследования сибирского и копытного леммингов (*Lemmus sibiricus* Kerr, *Dicrostonyx torquatus* Pallas, *Rodentia*, *Cricetidae*): Экология полевков и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 50—69.

Красс А.Е. 1940. О микроорганизмах в вечной мерзлоте. Микробиология; IX (9—10): 879—887.

Красс А.Е. 1952. Количественная и видовая характеристика микроорганизмов тундровых и аркто-пустынных почв островов Врангеля, Колючин и Чукотского полуострова. Крайний Северо-Восток СССР. Изд. АН СССР; 1 с. 185—207.

Красс А.Е., Коренько А.И., Мигулина В.М. 1941. Клубеньковые бактерии в Арктике. Микробиология. X(1): 61—73.

Крылов В.И. 1966. Возрастной и половой состав, плотность залегания тихоокеанского моржа на льдах и береговых лежбищах. Изв.ТИНРО. 58 с. 97—103.

Кузнецова И.А., Новокианова Т.Г. 1988. Репродуктивная изоляция лемминга Виноградова. Тез. докл. VII Всесоюз. совещания. Нальчик; 76—77.

Лаврентьев В.А. 1960. Белый гусь на острове Врангеля. Охота и охотн. хоз, 11, с. 26—27.

Лаврентьев В.А. 1964. Белый гусь и пути его перелета. Охота и охотн. хоз., 1, с. 38.

Лебедева М., Шеварева Т. 1966. Охотники и кольцевание птиц. Охота и охот. х-во; (9): 14—15.

Левковский В.П. 1978. Антэкология арктических злаков (по материалам острова Врангеля). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.

Левковский В.П. 1978. Сезонный и суточный ритм цветения арктических злаков. Экология опыления. Пермь; вып. 3, с. 32—50.

Левковский В.П., Солнцева М.П. 1979. Экология опыления и эмбриология некоторых мятликовых острова Врангеля. Экология опыления. Пермь; вып. 4.

Левковский В.П., Тихменев Е.А. 1977. Экология опыления некоторых арктических овсяниц (*Festuca* L.). Ботан. журн.; 62(1): 35—42.

Левковский В.П., Тихменев Е.А., Левковский Е.П. 1981. Клейстогамия арктических злаков. Ботан. журн.; 66(1): 116—120.

Леонов В.А., Швецова Л.С. 1970. Нематоды птиц острова Врангеля. Паразитологические и зоологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 200.

Леонов Л. 1939. Могут ли полярные станции стать рентабельными? (Промысловые запасы на острове Врангеля). Советская Арктика; (4): 102—106.

Леонова Т.А., Акинъшина С.Д. 1975. Природно-очаговые инфекции на территории северо-восточной Азии (данные серологических исследований). Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 290—303.

Леонтьева Е.А. 1937. Основные черты климата острова Врангеля и Чукотского побережья. Материалы по климатологии полярных областей СССР, вып. 5. Тр. ВАИ.; т. 86.

Литвин К.Е. 1991. Структура и механизмы формирования колоний северных гусеобразных. Автореф. дис. канд. биол. наук., М.: с. 1—24.

Литвин К.Е., Баранюк В.В. 1989. Размножение белых сов (*Nyctea scandiaca*) и численность леммингов на острове Врангеля. Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука; с. 112—128.

Литвин К.Е., Овсяников Н.Г. 1990. Зависимость размножения и численности белых сов и песцов от численности леммингов на острове Врангеля. Зоол. журн.; 69(7): 1012—1023.

Литвин К.Е., Сыроечковский Е.В. 1984. Закатывание яиц в гнезда белыми гусями (*Anser caerulescens*). Зоол. журн., 63 (6): 882—887.

Литвин К.Е., Пуляев А.И., Сыроечковский Е.В. 1985. Поселения белого гуся, черной казарки и обыкновенной гаги вблизи гнезд полярной совы на острове Врангеля. Зоол. журн.; 64(7): 1012—1023.

Литвин К.Е., Сыроечковский Е.В. 1985. Образование новых колоний белых гусей. Теоретические аспекты колониальности у птиц. М.: Изд. МГУ; с. 86—90.

Литвин К.Е., Сыроечковский Е.В. 1986. Гнездовой консерватизм и филопатрия белых гусей острова Врангеля. Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тез. докл. 1-го съезда Всесоюз. орнитол. общества и 9 Всесоюз. орнитол. конференции, ч. 2. Л.; с. 29—30.

Лобанов М.Ф. 1957. Геологическое строение островов Врангеля и Геральд. Труды НИИ геологии Арктики. Ленинград; с. 504—520.

Лухтанов В.А., Хрулева О.А. 1989. Морфологическое и кариологическое обоснование видовой самостоятельности *Dicallomera Kusnezovi* sp.n. (*Lepidoptera*, *Lymantriidae*) с острова Врангеля. Зоол. журн.; 68(5): 41—48.

Луцок О.Б. 1978. К биологии белого медведя *Ursus maritimus*) на острове Врангеля в летне-осенний период. Зоол. журн.; 57(4): 597—603.

Луцок О.Б., Сычев Е.В. 1974. Материалы к изучению орнитофауны Чукотского полуострова. — Труды VI симп. по биологическим проблемам Севера, вып. 1. Якутск: 147—150.

Макаров В.В. 1937. Материалы по количественному учету донной фауны северной части Берингова моря и Чукотского моря. Исследования морей СССР. Л.; (25).

Макарова И.И. 1981. К флоре лишайников острова Врангеля. Новости систематики низших растений; 18; с. 149—153.

Макарченко Е.А., Леванидова И.М., Жильцова Л.А. 1980. Предварительные данные по фауне водных беспозвоночных о. Врангеля. Фауна пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 3—12.

Марков К.К. 1947. Остров Врангеля (геоморфология). Геология СССР. М.-Л.: Изд. Мингео СССР; с. 400—406.

Марков К.К. 1952. Геоморфологический очерк острова Врангеля. Крайний Северо-Восток СССР. Изд. АН СССР; 1; с. 25—48.

- Мартынова Е.Ф., Городков К.Б., Челноков В.Г. 1973. Ногохвостки (*Collembola*) острова Врангеля. Энтомол. обозр.; 52(1).
- Марусик Ю.М. 1988. Новые виды пауков Верховий Колымы. Зоол. журн.; 67(10): 1469—1482.
- Марусик Ю.М. 1991. Новые данные о пауках подсемейства *Linyphiinae* (*Aranei*, *Linyphiidae*) Восточной Сибири. Зоол. журн.; 70(6): 61—68.
- Медведев Л.Н. 1973. Новые жуки-листоеды (*Coleoptera*, *Chrysomelidae*) Палеарктики. Энтомол. обозр.; 52(4): 876—885.
- Медведев Л.Н., Коротяев Б.А. 1980. Очерки по фауне листоедов (*Coleoptera*, *Chrysomelidae*) арктической Азии и Камчатки. Исследования по энтомофауне Северо-Востока СССР. Владивосток; с. 77—95.
- Медведев Л.Н., Хрулева О.А. 1986. Листоеды (*Coleoptera*, *Chrysomelidae*) острова Врангеля. Животный мир острова Врангеля. Биологические проблемы Севера. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 135—145.
- Мелешко В.Н. 1937. Приливы у острова Врангеля. Материалы по изучению приливов арктических морей. Тр. ВАИ; т. 84.
- Менюшина И.Е. 1998. Взаимоотношение белой совы с гагой обыкновенной и белым гусем в гнездовой период на острове Врангеля. Природное и культурное наследие Арктики: изучение и сохранение. Тезисы докладов симпозиума памяти Виллема Баренца «Охрана природы Арктики» Москва, 10—14 марта 1998 г. М.; с. 106.
- Менюшина И.Е., Овсяников Н.Г. 1991. Пространственное распределение белых сов на острове Врангеля. Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М.; с. 23—41.
- Минеев А.И. 1934. Пять лет на острове Врангеля. Хабаровск: Дальгиз.
- Минеев А.И. 1935. Белый медведь. Сов. Арктика; (5): 33—44.
- Минеев А.И. 1935. Песец на острове Врангеля. Сов. Арктика; (3): 59—65.
- Минеев А.И. 1935. Промысел моржа на острове Врангеля. Советская Арктика; (2).
- Минеев А.И. 1946. Остров Врангеля. Л.: Главсевморпуть.
- Мирославов Е.А., Буболо Л.С. 1980. Ультраструктура клеток хлоропласта некоторых представителей флоры Крайнего Севера. Ботан. журн.; 65(11): 1523—1530.
- Мосин А.Ф., Семикина В.В. 1979. Влияние неблагоприятных условий внешней среды на некоторые показатели гомеостаза у копытных леммингов *Dicrostonyx torquatus* Pall. Экология полевок и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 46—49.
- Мужчинкин В.Ф., Сыроечковский Е.В. 1982. Общие закономерности в пространственном распределении таксономически далеких представителей позвоночных. Пространственные структуры экосистем. Л., Изд. Всес. геогр. о-ва; с. 67—73.
- Назаров М.И. 1934. К флоре острова Врангеля. Тр. Гос. океаногр. ин-та; III(4): 3—21.
- Никулин П.Г. 1947. Биологическая характеристика береговых лежбищ моржа на Чукотском полуострове. Изв. ТИНРО; 25 с. 226—228.
- Никулин П.Г. 1947. О распределении китообразных в морях, омывающих Чукотский полуостров. Изв. ТИНРО; 22.
- Никулин П.Г. 1941. Чукотский морж. Изв. ТИНРО; 20 с. 21—59.
- Новиков Б.В. 1980. Северный олень острова Врангеля. Охота и охотничье хозяйство; (7):3.
- Обручев С.К. 1933. К орографии острова Врангеля. Arctica.; кн.1; с. 151—156.
- Овсюкова Н.И., Новиков Б.В. 1983. Анализ паразитофауны некоторых млекопитаю-

- щих острова Врангеля. Паразитологические исследования в заповедниках. М.: ЦНИЛ «Главохоты» РСФСР; с. 77—80.
- Овсяников Н.Г. 1983. Состав семей и длительность сохранения социальных связей у белых песцов. Поведение животных в сообществах: Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. М.; с. 120—123.
- Овсяников Н.Г. 1986. Использование нор песцами на острове Врангеля. Животный мир острова Врангеля. Биологические проблемы Севера. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 96—108.
- Овсяников Н.Г. 1993. Численность, распределение и демографический состав группировки белых медведей района острова Врангеля в осенний период. Медведи России и прилегающих стран — состояние популяций (Материалы VI совещания специалистов, изучающих медведей). М.; II; с. 12—41.
- Овсяников Н.Г. 1993. Поведение и социальная организация песца. М.: Изд-во ЦНИЛ охотничьего хоз-ва и заповедников.
- Овсяников Н.Г. 1995. Хищничество белых медведей в отношении моржей на острове Врангеля. Бюлл. МОИП. Отд. биол.; 100(4): 3—15.
- Овсяников Н.Г. 1998. Биоценотическая роль белого медведя в береговых экосистемах островов Врангеля и Геральд. Природное и культурное наследие Арктики: изучение и сохранение. Тезисы докладов симпозиума памяти Виллема Баренца «Охрана природы Арктики» Москва, 10—14 марта 1998 г. М.; с. 160.
- Овсяников Н.Г., Баранюк В.В., Менюшина И.Е. 1985. Защита гусей от песцов на гнездовой колонии и в стаях. Теоретические аспекты колониальности у птиц: мат. совещ.; 1984 16 М.: Наука; с. 108—115.
- Овсяников Н.Г., Бове Л.Л., Кочнев А.А. 1994. Причины массовой гибели моржей на береговых лежбищах. Зоол. журн.; 73(5): 80—87.
- Овсяников Н.Г., Казьмин В.Д., Сыроечковский Е.В., Дорогой И.В. 1984. Волк на острове Врангеля. Бюлл. МОИП. Отд. биол.; 89(4): 54—63.
- Овсяников Н.Г., Ковалев Д.Н. 1991. Изменения пространственного распределения белых гусей на острове Врангеля за время существования заповедника. Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 42—50.
- Овсяников Н.Г., Кочнев А.А. 1991. Наблюдения за береговыми лежбищами моржей и связанными с ними явлениями на острове Врангеля в 1990 г. (предварительное сообщение). Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 74—90.
- Овсяников Н.Г., Марюхнич П.В., Менюшина И.Е., Кривецкий Ю.И. 1991. Структура поселений и динамика популяции песца на острове Врангеля. Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М.; с. 5—22.
- Овсяников Н.Г., Менюшина И.Е. 1986. Конкуренция из-за корма между белыми совами (*Nyctea scandiaca*) и песцами (*Alopex lagopus*). Зоол. журн.; 65(6): 901—910.
- Овсяников Н.Г., Менюшина И.Е. 1987. Наблюдения за лисицей в поселении песцов на острове Врангеля. Бюлл. МОИП. Отд. биол.; 92(5): 49—55.
- Овсяников Н.Г., Рутовская М.В., Менюшина И.Е., Непринцева Е.С. 1988. Социальное поведение белых песцов (*Alopex lagopus*): репертуар двигательных реакций. Зоол. журн.; 67(9): 1371—1380.
- Оганесян А.Ш., Смородникова Н.Ю. 1986. Запасы органического вещества в основных биогеоценозах острова Врангеля. Почвы и лес: Тез. докл. XI Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Якутск; вып. 1: с. 76—77.
- Островский В.Г. 1935. Остров Врангеля. Севкрайгиз.

- Петровский В.В. 1966. Новые флористические находки на острове Врангеля. Ботан. журн.; 51(3): 416—420.
- Петровский В.В. 1967. Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. Ботан. журн.; 52(3): 332—343.
- Петровский В.В. 1971. Флористические находки на острове Врангеля. Ботан. журн.; 56(5): 677—684.
- Петровский В.В. 1973. Географические связи флоры о. Врангеля (в связи с проблемой Берингийской суши). Тез. докл. Всесоюз. симпози.: «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозой». Хабаровск.
- Петровский В.В. 1973. Список сосудистых растений о. Врангеля. Ботан. журн.; 58(1): 113—126.
- Петровский В.В. 1977. Новый вид лапчатки с острова Врангеля. Ботан. журн.; 62(5): 675—676.
- Петровский В.В. 1978. Географические связи флоры острова Врангеля (в связи с проблемой Берингийской суши). Ботан. журн.; 63(5): 637—648.
- Петровский В.В. 1978. Новый вид *Trisetum spicatum* (L.) Richt. s.1 с острова Врангеля. Новости систематики высших растений; 15; с. 22—23.
- Петровский В.В. 1983. Дополнения к списку растений флоры острова Врангеля. Новости систематики высших растений; 20; с. 196—199.
- Петровский В.В. 1983. Новые таксоны рода *Papaver* (*Papaveraceae*) с северо-востока Азии. Ботан. журн.; 68(2): 229—236.
- Петровский В.В. 1985. Очерк растительности о. Врангеля. Ботан. журн.; 70(6): 742—751.
- Петровский В.В. 1985. Три новых вида рода *Papaver* (*Papaveraceae*) с северо-востока Азии. Ботан. журн.; 70(1): 113—117.
- Петровский В.В. 1985. Эндемичные и редкие виды растений острова Врангеля. Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. ДВНЦ АН СССР; с. 47—57.
- Петровский В.В. 1988. Сосудистые растения острова Врангеля: (Аналитический обзор). Препринт. Магадан.
- Петровский В.В. 1988. Сосудистые растения острова Врангеля: Конспект флоры. Препринт. Магадан.
- Петровский В.В., Васильковский М.Д. 1983. Новые виды для флоры острова Геральд. Новости систематики высших растений; 20; с. 200—201.
- Петровский В.В., Жукова П.Г. 1978. Цитотаксономический обзор однодольных растений острова Врангеля. Ботан. журн.; 63(9): 1258—1273.
- Петровский В.В., Жукова П.Г. 1981. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля. Ботан. журн.; 66(3): 380—387.
- Петровский В.В., Жукова П.Г. 1983. Полиплоиды и диплоиды во флоре сосудистых растений острова Врангеля. Ботан. журн.; 68(6): 749—760.
- Петровский В.В., Жукова П.Г. 1983. Числа хромосом, морфология, экология и таксономия ив на северо-востоке Азии. Ботан. журн.; 68(1): 29—38.
- Петровский В.В., Юрцев Б.А. 1968. О значении флоры о. Врангеля для реконструкции ландшафтов шельфовых территорий. Кайнозойская история Полярного бассейна и ее влияние на развитие ландшафтов северных территорий. Л.
- Петровский В.В., Юрцев Б.А. 1970. Значение флоры о. Врангеля для реконструкции ландшафтов шельфовых территорий. Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозой. Л.: Гидрометеиздат; с. 509—515.

- Полозова Т.Г. 1982. О находке степного вида *Carex duriuscula* (*Cyperaceae*) на острове Врангеля. Ботан. журн.; 67(8): 1142—1148.
- Полозова Т.Г. 1989. Структура и микросукцессия пятнистых тундр южной равнины о. Врангеля. Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Сыктывкар; с. 50—53.
- Полозова Т.Г. 1990. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (*Saliaceae*) на острове Врангеля. Ботан. журн.; 75(12): 1700—1712.
- Полозова Т.Г. 1994. Структура растительности и некоторые особенности динамики пятнистых тундр южной приморской равнины острова Врангеля. Арктические тундры острова Врангеля. СПб; с. 222—256. (Труды Ботанического ин-та им. Комарова; т. 6).
- Полозова Т.Г. 1994. Анализ биоморфного состава растительности южного склона горы Тундростепной (южный макросклон гор Сомнительных). Арктические тундры острова Врангеля. СПб; с. 168—190. (Труды Ботанического ин-та им. Комарова; т. 6).
- Полозова Т.Г. 1998. Биоморфный состав эколого-ценологических комплексов видов в арктических тундрах о. Врангеля (бухта Сомнительная). Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. Докл. II съезда РБО. СПб; 1; с. 299.
- Портенко Л.А. 1937. Птицы острова Врангеля. Проблемы Арктики. Л.: Изд-во Главсевморпути; (3).
- Портенко Л.А. 1941. Медвежий очаг на острове Врангеля. Сов. охотник; (3).
- Портенко Л.А. 1944. Новые формы птиц с острова Врангеля. Докл. АН СССР; 23: 237—240.
- Портенко Л.А. 1947. Фауна наземных позвоночных (птиц и млекопитающих) Чукотского полуострова и острова Врангеля. Второй Всесоюз. географический съезд: Тез. докл. по секции биогеографии; с. 44—46.
- Портенко Л.А. 1949. Фауна наземных позвоночных (птиц и млекопитающих) Чукотского полуострова и острова Врангеля. Труды 2-го Всес. геогр. съезда. М.; III; с. 204—210.
- Портенко Л.А. 1972—73. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Л.: Наука; т. 1—2; с. 423, 323.
- Придатко В.И. 1981. Ледовый режим моря и миграции розовых чаек в 1978—1980 гг. Экология и охрана птиц. Тез. 8-й Всесоюз. орнитол. конференции. Кишинев.
- Придатко В.И. 1984. Изменчивость экстерьерных признаков моевок о. Врангеля. Вестн. зоол.; (5): 66—70.
- Придатко В.И. 1985. Фенетические маркеры морских птиц острова Врангеля. Фенетика популяций: Материалы III Всесоюз. совещ. М.; с. 194—195.
- Придатко В.И. 1986. История становления и современное состояние морских орнитокомплексов островов Врангеля и Геральд. Животный мир острова Врангеля. Биологические проблемы Севера. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 32—74.
- Придатко В.И. 1986. Деятельность хищников в колониях морских птиц острова Врангеля. Териология, орнитология и охрана природы: Тез. 11-го Всесоюз. симпозиума «Биологические проблемы Севера». Якутск; с. 115—116.
- Придатко В.И. 1986. Морские колониальные птицы островов Врангеля и Геральд. Экология и охрана. Автореф. канд. дис. Киев.
- Придатко В.И. 1987. Розовая чайка на острове Врангеля. Проблемы охраны редких животных. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР.
- Придатко В.И., Луцко О.Б. 1986. Орнитофауна острова Геральд (Чукотское море). Вестн. зоологии.; (3): 29—34.
- Придатко В.И., Стишов М.С. 1988. Дополнительные сведения по фауне куликов острова Врангеля. Орнитология. М.: Изд. МГУ; с. 220.

- Пугаева В.П., Сазонов А.А., Стойко И.П. 1981. Наблюдения розовых чаек (*Rhodostethia rosea*) на острове Врангеля. Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 134—136.
- Пуляев А.И. 1988. Флора заповедника «Остров Врангеля» (аннотированный список сосудистых растений). Флора и фауна заповедников СССР. М.
- Пуляев А.И. 1989. Растительные сообщества среднего течения р. Мамонтовой (о. Врангеля). Растительный и животный мир заповедных островов. Сб. научн. тр. ЦНИЛ Главхоты РСФСР. М.; с. 83—102.
- Пуляев А.И. 1989. Флора сосудистых растений среднего течения р. Мамонтовой (о. Врангеля). Растительный и животный мир заповедных островов. Сб. научн. тр. ЦНИЛ Главхоты РСФСР. М.; с. 102—117.
- Пуляев А.И., Афонина О.М. 1989. К флоре листостебельных мхов юго-западной части острова Врангеля. Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. М.; с. 106—113.
- Пуляев А.И., Добрыш А.А. 1989. К флоре лишайников юго-западной части острова Врангеля. Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. М.; с. 97—106.
- Пуляев А.И., Добрыш А.А. 1989. К флоре мхов и лишайников острова Геральд. Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. М.: ЦНИЛ Главхоты РСФСР; с. 97—106.
- Рихтер В.А., Хрулева О.А. 1987. Новый хозяин арктической тахины *Chaetogena gelida* Соф. (Diptera, Tachinidae). Вестн. зоол.; (5): 86.
- Рогозов Ю.Г., Васильева Н.М. 1968. Девонские отложения пролива Лонга (Центральная Чукотка). Ученые записки НИИ геологии Арктики, региональная геология. Ленинград; с. 151—157.
- Рогозов Ю.Г., Васильева Н.М., Соловьева М.Ф. 1971. Стратиграфия и литология девонских и каменноугольных отложений западной, центральной и восточной частей острова Врангеля. Промежуточный отчет. Ленинград: НИИ геологии Арктики.
- Ротай А.П. 1952. Вехнепалеозойские брахиоподы с острова Врангеля. Крайний Северо-Восток СССР. Изд. АН СССР; 1; с. 10—18.
- Сазонов А.А., Пугаева В.П. 1985. Некоторые сведения о населении прибрежных вод острова Врангеля. Биология моря; 2: 69—71.
- Сватков Н.М. 1958. Почвы острова Врангеля. Почвоведение; (1): 91—98.
- Сватков Н.М. 1961. Природа острова Врангеля. Проблемы Севера. М.: Изд. АН СССР; вып. 4; с. 117—141.
- Сватков Н.М. 1970. Остров Врангеля (Природные условия островов). Советская Арктика. М.-Л.: Наука; с. 453—481.
- Свешникова В.М. 1982. Устьичные движения у растений острова Врангеля. Ботан. журн.; 67(8): 1117—1120.
- Свешникова В.М. 1984. О водном режиме растений острова Врангеля. Ботан. журн.; 69(9): 1167—1174.
- Секретарева Н.А. 1994. Сообщества кустарниковых ив на острове Врангеля. Ботан. журн.; 79(12): 58—64.
- Секретарева Н.А. Ассоциации сообществ *Salix lanata* subsp. *richardsonii* на острове Врангеля. Ботан. журн. 1995; 80(5): 47—59.
- Секретарева Н.А. 1998. Тундровые плакорные сообщества в верховьях реки Неизвестной (остров Врангеля). Ботан. журн.; 83(3): 99—107.

- Семихатова О.А., Иванова Т.И., Леина Г.Д., Васьяковский М.Д. 1976. Воздействие температуры на дыхание растений острова Врангеля. Ботан. журн.; 61(6): 848—858.
- Скрыльчик Г.П. 1976. Климат и рельеф острова Врангеля. Климатическая геоморфология Дальнего Востока. Владивосток; с. 20—43.
- Скугланд Т.; Баскин Л.М.; Эспелиен И.С., Странд У. 1997. Содержание тяжелых и радиоактивных металлов в теле северных оленей из разных популяций. Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География.; (N 6): 19—24.
- Слейден У.Д.Л., Андерсон Е., Сыроечковский Е.В. 1979. Зимнее выживание белых гусей, помеченных шейными кольцами на острове Врангеля, северо-восточная Азия, в Северной Америке. Тезисы 14 Тихоокеанского научного конгресса (A2), М. 84—85.
- Слепцов М.М. 1961. О колебании численности китов в Чукотском море в разные годы. Китообразные дальневосточных морей. Тр. ин-та морф. животных им. А.Н. Северцева. М.: Изд-во АН СССР; 34)
- Слинченкова Е.Ю. 1994. Характеристика криофитностепной растительности окрестностей бухты Сомнительной. Арктические тундры острова Врангеля. СПб; с. 190—222. (Труды Ботанического ин-та им. Комарова; т. 6)
- Соколов В.Е., Овсяников Н.Г. 1984. Динамика локального поселения песцов в условиях отсутствия промысла. Докл. АН СССР; 279(3): 762—765.
- Соловьева М.Ф. 1975. Биостратиграфическое расчленение по фораминиферам нижне- и среднекаменноугольных отложений острова Котельного, острова Врангеля и Чукотки. Верхний палеозой Северо-Востока СССР. Ленинград: НИИ геологии Арктики; с. 42—53.
- Сташкевич Л.Ф. 1983. Учет численности белого медведя на островах Врангеля и Геральд в берложный период 1981-82 г. X Всесоюз. симпоз. по биол. проблемам Севера: Тез. докл. Магадан; с. 97—98.
- Стишов М.С. 1984. Численность и распределение нырковых уток на острове Врангеля. Современное состояние ресурсов водоплавающих птиц. Тез. Всесоюзн. семинара. М.; с. 193—194.
- Стишов М.С. 1985. Биотопическое распределение и широтно-ландшафтные группы птиц острова Врангеля. Зоол. журн.; 64(5): 722—729.
- Стишов М.С. 1985. Поселения морских птиц о. Врангеля и литогенные факторы. Теоретические аспекты колониальности у птиц. М.: Наука; с. 123—127.
- Стишов М.С. 1985. Сравнительная характеристика птичьего населения северной и южной полос арктических тундр острова Врангеля. Фауна и экология наземных позвоночных животных на территориях с разной степенью антропогенного воздействия. М.: Изд. МГПИ им. В.И. Ленина; с. 122—130.
- Стишов М.С. 1986. Взаимоотношения куликов и белых гусей на острове Врангеля. Экология. 1986; 5: 79—80.
- Стишов М.С. 1986. Основные тренды пространственных изменений птичьего населения острова Врангеля. Териология, орнитология и охрана природы. Тез. докл. 11 Всесоюзн. симпоз. «Биол. пробл. Севера». Якутск; с. 119—120.
- Стишов М.С. 1986. Структура и основные черты орнитофауны острова Врангеля. Биол. науки; (4): 122—130.
- Стишов М.С. 1986. Типология и хорология птичьего населения острова Врангеля. Животный мир острова Врангеля. Биологические проблемы Севера. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 75—96.
- Стишов М.С. 1986. Факторы пространственной дифференциации птичьего населе-

ния острова Врангеля. Тез. докл. 2 Всесоюзн. совещ. «Общие проблемы биогеоценологии». М.; с. 170—172.

Стишов М.С. 1987. Видовой состав, плотность и биомасса птичьих сообществ острова Врангеля. Вестн. зоологии.; 6: 43—48.

Стишов М.С. 1988. Пространственное распределение и структура сообществ куликов на острове Врангеля. Кулики в СССР: распространение, биология и охрана. М.: Наука; с. 134—141.

Стишов М.С. 1988. Биотопическая и региональная дифференциация авифауны о. Врангеля в связи с историей ее формирования. Экология и поведение птиц. М.: Наука; с. 22—37.

Стишов М.С. 1988. Бэрдов песочник на острове Врангеля. Ресурсы редких животных РСФСР, их воспроизводство и охрана. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 113—117.

Стишов М.С. 1988. Желтозобик на острове Врангеля. Ресурсы редких животных РСФСР, их воспроизводство и охрана. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 117—121.

Стишов М.С. 1989. Эколого-географическая классификация и пространственно-типологическая структура птичьего населения острова Врангеля. Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука; с. 187—212.

Стишов М.С. 1989. Роль морских птиц в формировании наземного птичьего населения мелких арктических островов (на примере острова Геральд, Чукотское море). Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. Сыктывкар; с. 128—130.

Стишов М.С. 1989. Структурно-динамические особенности весенне-летнего наземного населения птиц острова Геральд (Чукотское море). Растительный и животный мир заповедных островов. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 150—175.

Стишов М.С. 1990. Фауна и ландшафтное распределение наземных птиц острова Геральд (Чукотское море). Бюлл. МОИП, Отд. Биол.; 95(5): 48—59.

Стишов М.С. 1991. Пространственное распределение гнездящихся облигатно-колониальных морских птиц на островах Врангеля и Геральд. 1. Закономерности размещения и общие черты пространственной структуры поселений. Экология; 4: 56—61.

Стишов М.С. 1991. Размещение и численность родовых берлог белого медведя на островах Врангеля и Геральд в 1985—1989 годах. Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 91—115.

Стишов М.С. 1991. Распределение и типы населения гнездящихся морских птиц на островах Врангеля и Геральд. Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 143—160.

Стишов М.С. 1991. Пространственные отношения экологически близких видов птиц на острове Врангеля. Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 116—143.

Стишов М.С. 1992. Широко-ландшафтные и географо-генетические группы в авифаунах Полярной и Тихоокеанской Берингии. Современная орнитология. М.: Наука; с. 144—150.

Стишов М.С. 1992. Пространственное распределение гнездящихся облигатно-колониальных морских птиц на островах Врангеля и Геральд. 2. Пространственные отношения видов и их соотношение в гнездовых группировках. Экология; 5: 60—65.

Стишов М.С. 1994. Пространственное распределение и численность желтозобика на Чукотке. Зоол. журн.; 73(3).

Стишов М.С. 1995. Осенние миграции розовых и белых чаек у южного побережья острова Врангеля в 1986—1991 годах. Бюлл. МОИП, Отд. биол.; 100(1): 42—48.

Стишов М.С., Придатко В.И. 1989. Перепончатопалый галстучник — *Charadrius semipalmatus* в СССР. Информация Рабочей группы по куликам. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР; с. 60.

Стишов М.С., Придатко В.И. 1990. Американская ржанка и перепончатопалый галстучник на островах Врангеля и Геральд. Вестн. зоологии, с. 82—84.

Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. 1985. Новые материалы о птицах острова Врангеля. Бюлл. МОИП, Отд. Биол.; 90(2): 42—48.

Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. 1987. Птицы (аннотированный список видов). Фауна заповедника «Остров Врангеля». В серии «Флора и фауна заповедников СССР». М.: Комиссия по координации научных исследований в заповедниках, ИЭМЭЖ; с. 37—49.

Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. Птицы острова Врангеля. Новосибирск: Наука; 1991.

Стишов М.С., Пуляев А.И., Хрулева О.А. 1986. Общая характеристика биоты острова Врангеля. Животный мир острова Врангеля. Биологические проблемы Севера. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 7—31.

Стишов М.С., Хрулева О.А. 1989. Пространственная сопряженность населения птиц и беспозвоночных на острове Врангеля. Растительный и животный мир заповедных островов. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 130—149.

Стишов М.С., Хрулева О.А. 1989. Сопряженность группировок птиц и беспозвоночных в арктических тундрах острова Врангеля. Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. Сыктывкар; с. 113—115.

Стишов М.С., Чернов Ю.И., Вронский Н.В. 1989. Фауна и население птиц подзоны арктических тундр. Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука; с. 5—38.

Сыроечковский Е. В. 1972. Некоторые особенности поведения белых гусей в гнездовой период. Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. Первая Всесоюзная конференция экологических и эволюционных аспектов поведения животных. М., Наука: 156—157.

Сыроечковский Е. В. 1972. О некоторых особенностях взаимоотношений белых гусей и песцов на острове Врангеля. Зоол. журн.; 51(8): 1208—1213.

Сыроечковский Е.В. 1975. Вес яиц и его влияние на смертность птенцов белых гусей (*Anser caerulescens*) на острове Врангеля. Зоол. журн.; 54(3): 408—412.

Сыроечковский Е. В. 1975. Экология белого гуся острова Врангеля. [Автореф. дис. ... канд. биол. наук]. М.: МГУ.

Сыроечковский Е. В. 1976. Поведение белых гусей (*Anser caerulescens*) в гнездовой период. Зоол. журн., 55 (10): 1495—1505.

Сыроечковский Е. В. 1976. Особенности поведения белых гусей (*Anser caerulescens*) в гнездовой период. Зоол. журн.; 55(10): 1495—1505.

Сыроечковский Е. В. 1977. Колонии гусеобразных около гнезд полярных сов на острове Врангеля. Орнитология. М.: Наука; (13): с. 211—212.

Сыроечковский Е.В. 1978. Размеры лебедей, гусей и казарок в связи с адаптацией к полярным условиям. Зоол. журн.; 57(5): 738—749.

Сыроечковский Е.В. 1979. Подкладывание белыми гусями яиц в чужие гнезда. Зоол. журн.; 58(7): 1003—1041.

Сыроечковский Е.В. 1981. Структура колонии белых гусей (*Anser caerulescens*) на острове Врангеля, и попытка прогноза изменения их численности. Зоол. журн.; 60(9): 1364—1373.

Сыроечковский Е.В. 1986. Судьба гусяной стаи. «Наука в СССР», 2, 53—60.

- Сыроечковский Е.В. 1995. История и итоги двадцатилетних работ по пункту 02.05-7102 «Изучение северных перелетных водоплавающих птиц» советско-американского соглашения об охране окружающей среды. Бюлл. раб. группы по гусям Восточной Европы и Северной Азии, 1. М.,: 31—35.
- Сыроечковский Е.В. 1996. Структура популяции и выбор места для гнезд у белых гусей (*Anser caerulescens caerulescens*) острова Врангеля. Казарка. Бюллетень рабочей группы по гусям Восточной Европы и Северной Азии. М.,: с. 185—220.
- Сыроечковский Е.В. 1998. Пути адаптации гусеобразных (трибы *Anserini*) к обитанию в Арктике. Дис. в виде научн. докл. докт. биол. наук. М.: с. 1—68.
- Сыроечковский Е.В., Артюхов А.И. 1974. Гнездование белых гусей на острове Врангеля в 1972 г. Материалы VI Всесоюз. орнитологической конференции. М.: Изд-во МГУ; ч. 2, с. 143—144.
- Сыроечковский Е.В., Баранюк В.В., Литвин К.Е. 1996. Показатели успеха размножения белых гусей (*Anser caerulescens*) острова Врангеля. Зоол. журн.; 75(10): 1541—1549.
- Сыроечковский Е.В., Кречмар А.В. 1981. Основные факторы, определяющие численность белого гуся. Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 3—37.
- Сыроечковский Е.В., Кречмар А.В., Артюхов А.И. 1977. Изменение численности гнездящихся белых гусей на острове Врангеля в 1969—1973 гг. Орнитология, 13: 212—213.
- Сыроечковский Е.В., Кречмар А.В., Сычев Е. В. 1980. Факторы, определяющие динамику численности белых гусей на острове Врангеля. 3 Всесоюзн. конференция. «Вид и его продуктивность в ареале», Вильнюс.
- Сыроечковский Е.В., Кречмар А.В., Сычев Е. В. 1984. Структура популяции белых гусей острова Врангеля. Вид и его продуктивность в ареале. ч. 2. Свердловск: УНЦ АН СССР; с. 85—86.
- Сыроечковский Е.В., Литвин К.Е. 1985. Предварительные результаты исследований экологии и миграций белых гусей острова Врангеля методами индивидуального мечения. Редкие и охраняемые виды фауны СССР. М., Наука: 99—102.
- Сыроечковский Е.В., Литвин К.Е., 1985. Адаптивность колониального гнездования у белых гусей. Теоретические аспекты колониальности у птиц. М., Наука: 139—144.
- Сыроечковский Е. В., Литвин К.Е., 1985. Определение массы свежеснесенных яиц малого белого гуся по их размерам. Орнитология, 20: 173—174.
- Сыроечковский Е.В., Литвин К.Е. 1986. Изучение миграций белых гусей острова Врангеля методом индивидуального мечения. Кольцевание и мечение птиц в СССР, 1979—1982 гг. М.: Наука; с. 5—20.
- Сыроечковский Е.В., Литвин К.Е., Баранюк В. В. 1996. Показатели успеха размножения белых гусей (*Anser caerulescens caerulescens*) острова Врангеля. «Зоол. журн.», 75, 10, 1541—1549.
- Сыроечковский Е.В., Литвин К.Е., Гуртовая Е. Н. 1984. Организация и динамика численности популяции белого гуся острова Врангеля. Системн. принципы и экол. подходы в изуч. популяций. Пушино: с. 183—196.
- Сыроечковский Е.В., Литвин К.Е., Гуртовая Е. Н. 1984. Организация и динамика численности в популяции белых гусей острова Врангеля. Системные принципы и эволюционные подходы в изучении популяций, Пушино: с. 183—196.
- Сыроечковский Е.В., Литвин К.Е., Гуртовая Е.Н. 1986. О возможности реакклиматизации малого белого гуся в материковых тундрах Северо-Востока Азии. Животный мир острова Врангеля. Биологические проблемы Севера. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 146—158.

- Сыроечковский Е.В., Сычев Е.В. 1981. Образование «карэ» в выводковых стаях белых гусей. «Орнитология», М., 16, с. 188—189.
- Сыроечковский Е.В., Сычев Е.В., Кречмар А. В. 1981. Белый гусь голубой фазы на острове Врангеля. Орнитология, 16: с. 158—159.
- Сычев Е.В. 1979. К вопросу о влиянии хищников на популяцию белого гуся о. Врангеля. Птицы Северо-Востока Азии. Владивосток; с. 113—125.
- Теин Т.С. 1983. Тайна Чертова оврага. Магадан.
- Теплов В.П., Шеварева Т.П. 1965. О сезонном размещении и добыче белых гусей. Миграции птиц и млекопитающих. М.: Наука; с. 25—38.
- Тильман С.М., Богданов Н.А., Бялобжески С.Г., Чехов А.Д. 1970. Острова Восточно-Сибирского и Чукотского морей. Остров Врангеля. Острова Советской Арктики, серия Геология СССР. М.: Недра; с. 377—404.
- Тильман С.М., Бялобжески С.Г., Чехов А.Д. 1964. Геологическое строение острова Врангеля. Тектоника и глубинное строение Северо-Востока СССР. Труды СВКНИИ СО АН СССР. Магадан; с. 53—97.
- Тихменев Е.А. 1973. К антропоэкологии некоторых видов *Salix* в арктической тундре о. Врангеля. Ботан. журн.; 58(8): 1209—1216.
- Тихменев Е.А. 1974. Антропоэкология растений арктической тундры острова Врангеля. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.
- Тихменев Е.А. 1974. Жизнеспособность пыльцы арктических растений. Биологические проблемы Севера, VI симпозиум. Якутск; 3.
- Тихменев Е.А. 1974. О жизнеспособности пыльцы арктических злаков. Ботан. журн.; 59(10): 1520—1524.
- Тихменев Е.А. 1976. Антропоэкология растений острова Врангеля. Ботан. журн.; 61(2): 164—176.
- Тихменев Е.А. 1979. Экология опыления некоторых арктических осоковых (*Cyperaceae*). Ботан. журн.; 64(2): 247—250.
- Тихменев Е.А. 1980. Сезонный ритм и экология цветения некоторых видов арктических камнеломок (*Saxifraga* L.). Экология опыления. Пермь: ПГУ; с. 22—32.
- Тихменев Е.А. 1984. Опыление и самоопылительный потенциал энтомофильных растений арктических и горных тундр северо-востока СССР. Экология; (4): 8—15.
- Тихменев Е.А., Левковский В.П. 1973. К антропоэкологии злаков арктической тундры острова Врангеля. Ботан. журн.; 58(10): 1474—1484.
- Тихонравова Т.С., Федоренко И.А. 1980. Материалы по фауне пухоедов (*Mallophaga*) птиц Чукотского полуострова. Владивосток; с. 154—168.
- Ткачев А.В. 1980. Эндокринная характеристика популяционного цикла леммингов острова Врангеля. Механизмы регуляции численности леммингов и полевков на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 119—126.
- Ткачев А.В., Беруль И.В. 1980. Морфофункциональное состояние щитовидной железы не половозрелых леммингов острова Врангеля в различные фазы численности популяции. Механизмы регуляции численности леммингов и полевков на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 110—115.
- Ткачев А.В., Беруль И.В., Чернявский Ф.Б. 1980. Структура щитовидной железы леммингов в связи с сезонностью и численностью популяции. Экология; (2): 67—73.
- Ткачев А.В., Чернявский Ф.Б., Шварева Н.В. 1981. Эндокринная система копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pall.) на различных уровнях численности популяции. Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука; с. 50—60.
- Ткачев А.В., Шварева Н.В., Горбачев А.Л. 1980. Морфофункциональное становление

аденогипофиза копытного лемминга острова Врангеля. Механизмы регуляции численности леммингов и полевков на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 115—119.

Толмачев А.И., Петровский В.В. 1973. Новые виды *Papaver* с Крайнего Северо-Востока Азии. Ботан. журн.; 58(8): 1127—1130.

Толмачев И.П. 1912. Заметки о геологии острова Врангеля и острова Геральд. Известия Академии наук; VI.

Томилини А.Г., Кибальчич А.А. 1975. Моржи района острова Врангеля. Зоол. журн.; 54(2): 266—272.

Травина И.В. 1994. Динамика численности и структура населения леммингов острова Врангеля в бесснежный период (по результатам мечения зверьков на площадке). Бюл. МОИП. Отд. биол.; т.99 (вып. 5): 44—48.

Травина И.В. 1999. Особенности динамики численности лемминговых популяций (*Dicrostonyx vinogradovi* Ognev, *Lemmus sibiricus portenkoi* Tschernyavsky) на острове Врангеля в 1989—1998 гг. VI съезд териологического общ-ва РАН, тез. докл.; 13; Москва. 1999: 257.

Травина И.В., Ступилов М.С. 1996. Об определении возраста по весу тела у копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus vinogradovi* Ognev). Экология; (№ 1): 40—43.

Успенский С.М. 1961. Учет численности и современное состояние запасов белого гуся на острове Врангеля. Вопросы организации и методы учета ресурсов наземных позвоночных. М.; с. 18—19.

Успенский С.М. 1962. Состояние запасов промысловых и редких видов фауны острова Врангеля и северо-востока Якутии и вопросы их охраны. Бюлл. МОИП, Отд. биол., 67 (2): 27—30.

Успенский С. М. 1963. Белый гусь на острове Врангеля. Природа; (9): 58—62.

Успенский С.М. 1963. Белый гусь и перспектива восстановления его запасов в СССР. Природа, 4: 43—48.

Успенский С.М. 1963. Целесообразность и перспективы реакклиматизации в материковых тундрах Сибири белого гуся. Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата: 196—198.

Успенский С. М. 1967. Белый гусь в советской Арктике. Проблемы Севера. Вып. 2, М., Наука: 224—228.

Успенский С.М. 1973. Родина белых медведей. М.: Мысль.

Успенский С.М., Беликов С.Е. 1975. К методике иммобилизации и мечения белого медведя. Иммобилизация животных в СССР (Тез. докл. 2 Всес. совещ. по иммобилизации диких млекопитающих и птиц). Воронеж; с. 70—73.

Успенский С.М., Беме Р.Л., Велижанин А.Г. 1963. Авифауна острова Врангеля. Орнитология. М.: Изд. МГУ; с. 58—67.

Успенский С.М., Головкин А.Н., Гуревич В.И., Челинцев Н.Г. 1985. Географические группировки белого медведя в Советской Арктике, выделенные на основе геохимических данных. Зоол. журн.; XIV(4): 600—605.

Успенский С.М., Кищинский А.А. 1972. Иммобилизация и мечение белых медведей в родовых берлогах. Экология, морфология, охрана и использование медведей (Материалы совещ.). М.: Наука; с. 84—85.

Успенский С.М., Кищинский А.А. 1973. Опыт иммобилизации и мечения белых медведей. Экология и морфология белого медведя. М.: Наука; с. 141—149.

Успенский С.М., Чернявский Ф.Б. 1965. Материалы по экологии, распределению и

охране белого медведя в Советской Арктике. Охотничье-промысловые звери. М.: Сельхозгиз; вып. 1: с. 215—228.

Успенский С.М., Чернявский Ф.Б. 1965. Овецбык и перспектива его акклиматизации в советской Арктике. Охотничье-промысловые звери. М.; 1: с. 161—171.

Успенский С.М., Чернявский Ф.Б. 1965. «Родильный дом» белых медведей. Природа; (4): 81—86.

Успенский С.М., Шильников В.И. 1969. Распределение и численность белых медведей в Арктике по данным авианаблюдений ледовой разведки. Белый медведь и его охрана в Советской Арктике. Л.: Гидрометеиздат; с. 89—102.

Ушаков Г.А. 1972. Остров метелей. Л.

Фалькович М.И. 1991. Новые виды чехлоносок (*Lepidoptera, Coleophoridae*) фауны СССР. Энтотомол. обзор.; 70(3): 586—599.

Федосеев Г.А. 1966. Аэровизуальные наблюдения в Беринговом и Чукотском морях. Изв. ТИНРО; 58; с. 173—177.

Федосеев Г.А. 1981. Аэровизуальный учет моржей и гренландских китов в Восточной Арктике и Беринговом море. Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1980/81 гг. М.: ВНИРО; с. 25—37.

Федосеев Г.А. 1962. О состоянии запасов и распределении тихоокеанского моржа. Зоол. журн.; XLI (7):1083—1089.

Федосеев Г.А. 1982. Динамика ареала и экологическая дифференциация популяции тихоокеанского моржа. Экология; (1):45—51.

Федосеев Г.А. 1984. Современное состояние популяции моржей (*Odobenus rosmarus*) в Восточной Арктике и Беринговом море. Морские млекопитающие Дальнего Востока. Владивосток: ТИНРО; с. 73—85.

Федосеев Г.А. 1990. Роль льдов в изменениях ареала и численности тихоокеанского моржа. Морские млекопитающие: Тезисы докладов X Всесоюзного совещания. М.; с. 307—309.

Федосеев Г.А., Гольцев В.Н. 1969. Возрастно-половая структура и воспроизводительная способность популяции тихоокеанского моржа. Зоол. журн.; XLVIII(3): 407—413

Федосеев Г.А., Разливалов Е.В. 1986. Распределение и численность моржей в Восточной Арктике и Беринговом море осенью 1985 г. Науч.-исслед. работы по мор. млекопитающим сев. части Тихого океана в 1984/85 г. М.: ВНИРО; с. 93—98.

Фирсов Л.В. 1966. Калий-аргоновая датировка пород острова Врангеля. Академия Наук СССР, Геология и Геофизика; (9): 11—20.

Флинт В.Е. 1967. О гнездовании желтозобика в СССР. Орнитология. М.: Изд. МГУ; 1967; р. 136.

Флинт В.Е. 1973. К фауне куликов острова Врангеля. Фауна и экология куликов. М.: Изд. МГУ; с. 71—72.

Флинт В.Е. 1977. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих (глава «Арктические тундры острова Врангеля»). М.: Наука.

Фрейман С.Ю. 1941. Материалы по биологии чукотского моржа. Изв. ТИНРО; 20 с. 3—20.

Хендерсон К.М., Сессил М.П., Хариссон Дж.К., Косько М.К. 1991. Каменноугольные конодонты острова Врангеля. Геология складчатого обрамления амеразийского суббассейна. Сборник научных трудов. СПб: НПО Севморгеологии, ВНИИ океангеология; с. 70—77.

Холод С.С. 1986. Типы неоднородности растительного покрова южной части о. Вран-

геля в связи с пятнообразованием. Тр. I Молодеж. конф. ботаников г. Ленинграда. Л.; с. 44—61.

Холод С.С. 1989. Крупномасштабное картографирование как метод детального изучения структуры растительного покрова (на примере арктической тундры о.Врангеля). Геоботаническое картографирование. Л.; с. 61—71.

Холод С.С. 1991. Опыт создания крупномасштабной корреляционной хионо-геоботанической карты ключевого участка арктической тундры. Геоботаническое картографирование. СПб; с. 33—46.

Холод С.С. 1993. Роль снежного покрова в дифференциации растительности южной части острова Врангеля. Ценотический уровень. Ботан. журн.; 78(1): 45—58.

Холод С.С. 1993. Структуры растительного покрова острова Врангеля как отражение ландшафтной обстановки и ее исторических изменений. Ботан. журн.; 78(5): 49—60.

Холод С.С. 1994. Структура растительного покрова и карта растительности окрестностей бухты Сомнительной. Арктические тундры острова Врангеля. СПб; с. 99—136. (Труды Ботанического ин-та им. Комарова; т. 6).

Холод С.С. 1998. Климатогенная динамика растительного покрова острова Врангеля. Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. Докл. II съезда РБО. СПб; 1; с. 321—321.

Холод С.С. Фитоценотические ряды в растительном покрове острова Врангеля. 1. Подходы к исследованию. Ботан. журн., в печати.

Холод С.С. Фитоценотические ряды в растительном покрове острова Врангеля. 2. Ряды в ивняково-моховых тундрах. Ботан. журн., в печати.

Холод С.С. Фитоценотические ряды в растительном покрове острова Врангеля. 3. Моделирование ценотических перестроек при флуктуациях климата. Ботан. журн., в печати.

Хрулева О.А. 1986. Факторы дифференциации населения наземных беспозвоночных животных в горах острова Врангеля. Тез. 11 Всес. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Якутск; с. 153—154.

Хрулева О.А. 1987. Беспозвоночные животные (под ред. К.Б. Городкова). Фауна заповедника «Остров Врангеля». В серии «Флора и фауна заповедников СССР». М.: Комиссия по координации научных исследований в заповедниках, ИЭМЭЖ; с. 6—36.

Хрулева О.А. 1989. Эколого-фаунистический обзор энтомофауны острова Врангеля. Растительный и животный мир заповедных островов. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 117—130.

Хрулева О.А. 1989. Биотопические комплексы беспозвоночных животных острова Врангеля. Тез. совещ. «Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах». Сыктывкар; с. 140—141.

Хрулева О.А. 1991. Пространственные аспекты населения беспозвоночных животных острова Врангеля. Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 161—179.

Хрулева О.А. 1991. Пространственные аспекты населения беспозвоночных животных о. Врангеля. Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР; с. 161—179.

Хрулева О.А. 1994. Жизненный цикл листоеда *Chrysolina subsulcata* (Coleoptera, Chrysomelidae) на острове Врангеля. Зоол. журн.; 73(3): 29—38.

Хрулева О.А., Коротяев Б.А. 1999. Жуки-долгоносики (Coleoptera: Apionidae, Curculionidae) острова Врангеля. Энтномол. обозр; 78(3): 648—670.

Цвелев Н.Н., Жукова П.Г. 1986. Кариосистематическое исследование *Taraxacum* (Asteraceae) Северо-Восточной Азии. Ботан. журн.; 71(12): 1621—1628.

Чапский К.К. 1940. Распространение моржа в морях Лаптевых и Восточно-Сибирском. Проблемы Арктики; (6): 80—94.

Чапыгина С.Р., Варич О.Е. 1980. Особенности и сезонные изменения поведения копытного лемминга на острове Врангеля. Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 129—133.

Челинцев Н.Г. 1977. Определение абсолютной численности берлог на основании выборочных учетов. Белый медведь и его охрана в Советской Арктике. М.: Центральная лаборатория охраны природы МСХ СССР; с. 66—84.

Чепраков М.И. 1990. Еще один вид — лемминг Портенко. V съезд Всесоюз. териол. общ-ва АН СССР, тез. докл.; Москва: с. 110.

Чернявский Ф.Б. 1966. Песец на острове Врангеля. Охота и охотничье хозяйство; (9): 16—17.

Чернявский Ф.Б. 1966. О влиянии островной изоляции на степень внутривидовой изменчивости некоторых арктических млекопитающих. IV Зоогеограф. конф.: Тез. докл.; Одесса: с. 306—307.

Чернявский Ф.Б. 1967. Новые данные о географической изменчивости сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr.) в пределах Палеарктики. Зоол. журн. 1967; 46(12): 1865—1867.

Чернявский Ф.Б. 1967. О взаимоотношениях песка и некоторых видов тундровых птиц. Зоол. журн.; 46(6): 937—940.

Чернявский Ф.Б. 1969. Краниометрическая изменчивость белого медведя (*Ursus maritimus* Phipps, 1774) Советской Арктики. Белый медведь и его охрана в Советской Арктике. Л.: Гидрометеиздат; с. 54—67.

Чернявский Ф.Б. 1969. Экологические наблюдения над сибирским (*Lemmus sibiricus*) и копытным (*Dicrostonyx torquatus*) леммингами на острове Врангеля. Зоол. журн.; 48(5): 725—756.

Чернявский Ф.Б. 1975. Механизм регуляции численности лемминговых популяций. Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск: Наука; с. 13—21.

Чернявский Ф.Б. 1975. Экологические и зоогеографические особенности териофауны Чукотки и острова Врангеля. Тр. II Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М.; с. 214—215.

Чернявский Ф.Б. 1978. Популяционные циклы сибирского и копытного леммингов на острове Врангеля. Тез. докл. II Всесоюз. съезд териол. о-ва; Москва. М.: Наука; с. 210—212.

Чернявский Ф.Б. 1979. Динамика численности и популяционные показатели сибирского (*Lemmus sibiricus*) и копытного (*Dicrostonyx torquatus*) леммингов на острове Врангеля. Зоол. журн.; 58(4): 553—563.

Чернявский Ф.Б. 1979. Закономерности динамики численности леммингов и лесных полевок на Северо-Востоке Сибири. Тез. докл. VIII симп. «Биологические проблемы Севера». Апатиты; с. 151—152.

Чернявский Ф.Б. 1980. Популяционные циклы тундровых леммингов и красной полевки на Крайнем Северо-Востоке Сибири. Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 133—137.

Чернявский Ф.Б. 1982. Регуляция численности леммингов в Арктике. Тез. докл. III Всесоюз. съезда териол. о-ва. М.: Наука; с. 325—326.

- Чернявский Ф.Б., Вовченко В.Е., Домнич В.И. 1980. Акклиматизации овцебыков на острове Врангеля. Копытные фауны СССР: Тез. докл. М.: Наука; с. 273—274.
- Чернявский Ф.Б., Вовченко В.Е., Домнич В.И. 1981. Об акклиматизации овцебыков (*Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780). Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 123—136.
- Чернявский Ф.Б., Вовченко В.Е., Домнич В.И. 1981. Об акклиматизации овцебыков (*Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780) на острове Врангеля. Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука; с. 97—114.
- Чернявский Ф.Б., Домнич В.И., Вовченко В.Е. 1976. Первые результаты акклиматизации овцебыков на острове Врангеля. Биологические проблемы Севера: Материалы VII симпозиума. Зоология. Петрозаводск; с. 327—329.
- Чернявский Ф.Б., Дорогой И.В. 1981. К экологии песка острова Врангеля. Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 82—98.
- Чернявский Ф.Б., Дорогой И.В. 1981. О роли хищников в динамике численности леммингов (на примере острова Врангеля). Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука; с. 32—50.
- Чернявский Ф.Б., Дорогой И.В. 1982. Звено «хищник-жертва» и проблема лемминговых циклов. Тез. докл. III Съезда Всесоюз. териол. о-ва.; с. 326—327.
- Чернявский Ф.Б., Дорогой И.В. 1982. Экология песка острова Врангеля. Тез. докл. III съезда Всесоюз. териол. о-ва; с. 327—328.
- Чернявский Ф.Б., Кирющенко С.П., Дорогой И.В. 1981. Численность леммингов в низовьях р. Большая Чукочья и на острове Врангеля в 1981 г. Прогноз численности грызунов на Дальнем Востоке СССР на 1982 г. и их роль как переносчиков болезней человека и животных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 99—122.
- Чернявский Ф.Б., Кирющенко С.П., Кирющенко Т.В. 1981. Материалы по зимней экологии сибирского (*Lemmus sibiricus*) и копытного (*Dicrostonyx torquatus*) леммингов. Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; с. 99—122.
- Чернявский Ф.Б., Кирющенко Т.В. 1979. Размножение и смертность копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall. на острове Врангеля. Экология полевок и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: Наука; с. 3—24.
- Чернявский Ф.Б., Козловский А.И. 1980. Видовой статус и история копытных леммингов (*Dicrostonyx*, *Rodentia*) острова Врангеля. Зоол. журн.; 59(2): 266—273.
- Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В. 1982. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука.
- Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В., Ардашев А.А. 1978. О регуляции численности лемминговых популяций в Арктике. Докл. АН СССР; 242(3): 730—733.
- Черняк Г.Е., Каменева Г.И. 1976. Карбоновые и пермские осадки острова Врангеля. Доклады АН СССР, Секция наук о Земле; 227: 93—95.
- Чечулин А.С. 1936. Наблюдения за крупным морским зверем с борта ледокола «Красин» во время экспедиции в Берингово и Чукотское моря в 1934 г. Северный морской путь. Л.: Изд-во Главсевморпути; с. 86—89.
- Чистяков Ю.А. 1990. Новые виды лишайниц рода *Eilema* Нб. (*Lepidoptera*, *Arctiidae*, *Lithosiinae*) Северо-Востока СССР. Редкие гельминты, клещи и насекомые. Новосибирск; с. 75—79.
- Шамурин В.Ф., Тихменев Е.А. 1971. Цветение и плодоношение бобовых (*Leguminosae*) и норичниковых (*Scrophulariaceae*) на о-ве Врангеля. Ботан. журн.; 56(3): 403—413.
- Шамурин В.Ф., Тихменев Е.А. 1974. Взаимосвязи между энтомофильными расте-

- ниями и антофильными насекомыми в биогеоценозах Арктики. Ж. Общ. биол.; 35(2): 243—250.
- Шварева Н.В. 1980. Репродуктивная система самок копытного лемминга острова Врангеля в различные фазы репродукции и популяционного цикла. Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток: Наука; с. 137—148.
- Швец В.Г. 1975. К учету родовых берлог белого медведя на острове Врангеля. Проблемы охотоведения и охраны природы. Иркутск; р. 172.
- Шеварева Т.П. 1961. О миграции белых гусей. Кольцевание и мечение животных. Информ. бюлл., 1. М.: с. 24—25.
- Шереметьевский А.М. 1937. Количественные характеристики эвмейобентоса биоценозов пролива Де-Лонга. Исследования морей СССР. Л.; с. 133—137.
- Шилова Н.В. 1976. Анатомическое строение верхушки побега видов *Saxifraga* L. Ботан. журн.; 61(2): 210—219.
- Шилова Н.В. 1976. Заложение зачатков листьев на верхушке вегетативных побегов у некоторых видов камнеломок (*Saxifraga* L.) острова Врангеля. Ботан. журн.; 61(5): 644—653.
- Шилова Н.В. 1977. О внутрипочечном развитии побегов травянистых многолетних растений острова Врангеля. Ботан. журн.; 62(3): 351—362.
- Шилова Н.В. 1979. Анатомическое строение верхушки побега розеточных видов *Claytonia* L. (*Portulacaceae*) Северо-Востока СССР. Ботан. журн. 64(4): 560—572.
- Шилова Н.В. 1994. Формирование и рост побегов *Lagotis glauca* (*Scrophulariaceae*) в тундрах Полярного Урала, полуострова Камчатка и острова Врангеля. Ботан. журн.; 79(10): 9—18.
- Юрцев Б.А. 1994. Анализ распределения сообществ на хионо-геоботаническом профиле южного склона горы Тундростепной. Арктические тундры острова Врангеля. СПб; с. 136—168. (Труды Ботанического ин-та им. Комарова; т. 6).
- Юрцев Б.А. 1988. Два новых гибридогенных таксона из рода *Potentilla* (*Rosaceae*) в северо-восточной Азии. Ботан. журн.; 73(12): 1649—1661.
- Юрцев Б.А. 1989. Два новых таксона злаков (*Poaceae*) с острова Врангеля. Ботан. журн.; 74(1): 110—115.
- Юрцев Б.А. 1988. Новый вид *Oxytropis* из секции *Baicalia* (*Fabaceae*) и проблема континентальных реликтов во флоре острова Врангеля. Ботан. журн.; 73(12): 1649—1661.
- Юрцев Б.А. 1989. Плакорные арктические тундры острова Врангеля (окрестности бухты Сомнительной). Ботан. журн.; 74(3): 298—313.
- Юрцев Б.А. 1994. Предисловие. Арктические тундры острова Врангеля. СПб; с. 3—6. (Труды Ботанического ин-та им. Комарова; т. 6).
- Юрцев Б.А. 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.
- Юрцев Б.А. 1981. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. (Проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии). Новосибирск.
- Юрцев Б.А. 1987. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля). Ботан. журн.; 72(11): 1436—1447.
- Юрцев Б.А., Петровский В.В. 1994. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения. Арктические тундры острова Врангеля. СПб; с. 7—66. (Труды Ботанического ин-та им. Комарова; т. 6).
- Юрцев Б.А., Полозова Т.Г., Секретарева Н.А. 1989. Дополнения и уточнения к списку сосудистых растений острова Врангеля. Сообщ. 1. Бюл. МОИП. Отд. биол.; 94(3): 79—88.

Юрцев Б.А., Полозова Т.Г., Секретарева Н.А. 1989. Дополнения и уточнения к списку сосудистых растений острова Врангеля. Сообщ. 2. Бюл. МОП. Отд. биол.; 94(4):116—126.

Яблоков А.В., Белькович В.М. 1962. Наблюдение моржей на лежбищах в Анадырском заливе и Чукотском море. Краеведческие записки. Магадан: Управление Магаданского облисполкома; (4): с. 156—174.

Яинов В.А. 1935. Фауна солонатоводных водоемов острова Врангеля. Тр. Гос. океаногр. ин-та; 22; с. 119—134.

Anderson P.; Belaya B.; Brown T.; Lozhkin A., and Vartanyan S. 1995. A late glacial-early Holocene peat exposure from Wrangel Island, northeastern Siberia. Third Annual Paleoclimates from Arctic Lakes and Estuaries (PALE). Seattle, Washington; c. 32—34.

Armstrong W. T., Meeres K. M., Kerbes R. H., Boyd W. S., Silveira J. G., Taylor J. P., and Turner B. 1999. Routes and timing of migration of Lesser Snow Geese from the Western Canadian Arctic and Wrangel Island, Russia. // Distribution, survival, and numbers of Lesser Snow Geese of the Western Canadian Arctic and Wrangel Island, Russia. Canadian Wildl. Serv. Occas. Pap. No. 98, Ottawa, Ontario; c. 75—88.

Arslanov Kh.; Cook G.; Gulliksen S.; Harkness D.; Kankainen T.; Scott E.; Vartanyan S., and Zaitseva G. 1997. Consensus dating of mammoth remains from Wrangel Island. Abstracts of 16-th International Radiocarbon Conference. Groningen; p. 8.

Arslanov Kh.; Cook G.; Gulliksen S.; Harkness D.; Kankainen T.; Scott E.; Vartanyan S., and Zaitseva G. 1998. Consensus dating of mammoth remains from Wrangel Island. Radiocarbon. 40(1); c. 289—294.

Baranyuk V. V., Litvin K. Ye. 1989. Weather or lemmings - which is more important for the reproductive success of snow geese nesting on Wrangel Island, USSR. 6th North American Snow Goose Conference and Workshop. April 26—30, 1989. Delta Waterfowl and Wetland Research Station. Delta, Manitoba; p. 6.

Baranyuk V. V. 1992. Wrangel Island Lesser Snow Geese population status, numbers, structure and problems of protection. 7th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 7—12 January 1992. Vallejo, California; p. 23.

Baranyuk V. V. 1995. The distribution of two subpopulations of Wrangel Island Snow Geese at the breeding and moulting grounds. 8th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 9—14 January 1995, Albuquerque, New Mexico; p. 30.

Baranyuk V. V. 1998. The «perestrojka» of Wrangel Island Snow Geese colony is completed. 9th North American Arctic Goose Conference and Workshop, January 7—11 1998. Victoria, British Columbia; p. 26.

Baranyuk V. 2001. Differences in the size of Lesser Snow Geese (*Anser c. caerulescens*) of Wrangel Island. 10th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 3—7 April 2001, Quebec City; p. 25.

Baranyuk V. V., Hines J. E. and Syroechkovsky E. V. 1999. Mineral staining of facial plumage as an indicator of the wintering grounds affinities of Wrangel Island Lesser Snow Geese. Distribution, survival, and numbers of Lesser Snow Geese of the Western Canadian Arctic and Wrangel Island, Russia. Canadian Wildl. Serv. Occas. Pap. No. 98, Ottawa, Ontario; p. 111—114.

Barlett G.A. and Hale R.T. 1928. The last voyage of the «Karluk». Boston;

Belikov S.E. 1976. Behavioral aspects of the polar bear (*Ursus maritimus*). Int. Conf. Bear Res. and Manage. p. 37—40.

Belikov S.E. 1980. Distribution and structure of dens of female polar bears in Wrangel Island. Int. Conf. Bear Res. and Manage. 4p. 117.

Belikov S.E. Gorbunov Y.A., and Shil'nikov V.I. 1984. Observations of Cetaceans in the Seas of the Soviet Arctic. Rep. Int. Whal. Commn. c. 629—632.

Belikov S.E. and Gorbunov Yu.A. 1991. Distribution and migrations of the polar bear in the Soviet Arctic in relation to ice condition. Polar bears (Proceedings of the 10th Working Meeting of the IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group) -IUCN Species Surv. Comm. Occas., Publ. New Ser. c. 70—74.

Berezin M. V. 1994. Analysis of biocenotic interactions of arctic bumble bee (*Bombus*, Apidae, Hymenoptera) species. 5th European Congress of Entomology, 29.08—2.09. 1994, Univer. of York. Abstracts. York: Royal Entom. Soc.; p. 199.

Berezin M. V. 1996. Food resources utilisation by bumble bees (*Bombus*, Apidae) in arctic Russia. Pollination: from theory to practise. Summaries of The 7th International Pollination Symposium, Lethbridge, Canada, 23—28.6.1996. Lethbridge; p. 75.

Berezin M. V. 1994. Social organisation of the bumble bees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in the Arctic (Wrangel Island). Lex insectes sociaux (12th Congress of the International Union for the Study of Social Insects IUSSI, Paris, Sorbonne, 21—27 August 1994). Paris: Universite Paris Nord; p. 320.

Berezin M. V. 1995. Geographical diversity, species correlation, population structure and cenotic interactions of arctic bumble bees (Apidae, *Bombus*). Swedish-Russian Tundra Ecology-Expedition-94. A Cruise Report. Stockholm: Tryckfaktorn AB-Gotab; c. 205—215.

Bernard J.E. 1924. Ice conditions round Wrangel Island. The Geographical Journal. London. LXIII:463—464.

Bousfield M. A. 1984. Soviet research on the Lesser Snow Goose on Wrangel Island, USSR. 5th North American Snow Goose conference. Quebec, Canada, 4—7 Oct. 1984. Abstracts.: Bousfield M. A. Differences in reproductive strategy of lesser snow geese nesting near the extremes of their range. 6th North American Snow Goose Conference and Workshop. April 26—30, 1989. Delta Waterfowl and Wetland Research Station. Delta, Manitoba; 1989.

Bousfield M. A., Syroechkovskiy Ye. V. 1985. A review of Soviet research on the Lesser Snow Goose of the Wrangel Island USSR. Wildfowl, 36; c. 13—20.

Boyd W. S. 1992. Interaction between Wrangel Island Snow Geese and their winter habitat on the Fraser (B.C.) and Skagit (Wash.) deltas. 7th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 7—12 January 1992. Vallejo, California; p. 28.

Boyd W. S. 1995a. Abundance and distribution patterns of Lesser Snow Geese on the Fraser and Skagit River deltas. 8th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 9—14 January 1995, Albuquerque, New Mexico; p. 33.

Boyd W. S. 1995b. Interaction between Lesser Snow Geese and Three-square Bulrush (*Scirpus americanus*) on the Fraser and Skagit River deltas. 8th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 9—14 January 1995, Albuquerque, New Mexico; p. 33.

Boyd W.S. 2001. Snow Geese and Scirpus marshes on the Fraser and Skagit River deltas: the value of long-term monitoring for understanding trends and interactions. 10th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 3—7 April 2001, Quebec City; p. 29.

Bublichenko A.G. 1995. Biotopic distribution and spatial structure of lemming populations (*Lemmus* and *Dicrostonyx*) in the Russian Arctic islands. 2nd Eur. Congr. of Mammology; 1927 Mar 1; Southampton University, England. Southampton; p. 17.

Bublichenko A.G. 1995. Spatial-temporal structure bioenergetic aspects in *Dicrostonyx* and *Lemmus* populations (Rodentia, Arvicolinae) in Russian Arctic tundra. Swedish-Russian

Tundra Ecology Expedition-94; A Cruise Report. Gronland E. and Melander O. ed. Stockholm, Sweden; c. 128—134.

Brault S., Boyd W. S., Cooke F., Takekawa J. 1994. Population models as tools for research cooperation and management: the Wrangel Island Snow Geese. Trans. North Am. Wildl. Nat. Resour. Conf., 59; c. 79—89.

Cecile M.P. and Harrison J.C. 1991. Review of the Geology of Wrangel Island, Chukchi and East Siberian seas, far Northeastern Soviet Union. Geological Survey of Canada, Open File Report 1655. c. 1—109.

Cecile M.P.; Harrison J.C.; Kos'ko M.K., and Parrish R. 1991. Precambrian U-Pb ages of igneous rocks, Wrangel Island Complex, USSR. Canadian Journal of Earth Sciences. 28: 1340—1348.

Chernyavskiy F.B. 1995. Results and perspectives of the muskox (*Ovibos moschatus*) introduction in Northeastern Asia. 2nd Internatijnal Arctic Ungulate Conference. University of Alaska, Fairbanks. 37.

Cooke F., Byron A., Sean B., Baranyuk V. 2001. Timing of first pairing in Wrangel Island Snow Geese. 10th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 3—7 April 2001, Quebec City; p. 31.

Demarchi M. 2001. Snow Geese and carrying capacity of the Fraser River estuary. 10th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 3—7 April 2001, Quebec City; p. 31.

Ely C. R., Takekawa J. Y., Wege M. L. 1993. Distribution, abundance and age ratios of Wrangel Island lesser snow geese *Anser caerulescens* during autumn migration on the Yukon-Kuskokwim Delta. Wildfowl, 44: 23—31.

Estes J.A. and Gol'tsev V.N. 1984. Abundance and distribution of the Pacific walrus, *Odobenus rosmarus divergens*: results of the first Soviet-American joint aerial survey, autumn 1975. F.H.Fay, G.A.Fedoseev, eds. Soviet-American Cooperative Research on Marine Mammals. Pinnipeds.—NOAA Tech. Rept. NMFS 12. c. 67—76.

Fay F. H. 1959. An ecological analysis of the avifauna of St. Lawrence Island, Alaska. Univ. Calif. Publ. Zool., 63 (2);

Fedoseev G.A. 1990. The role of ice in changes of Pacific walrus distribution and numbers. F.H. Fay, B.P. Kelly, and B.A. Fay, eds. The Ecology and Management of Walrus Populations: Report of an International Workshop, 26—30 March 1990. Washington: D.C.; c. 185—186.

Garner G.W.; Belikov S.E.; Stishov M.S., and Arthur S.M. 1995. Research on Polar Bears in Western Alaska and Eastern Russia 1988—92. Polar Bears. Proceedings of the Eleventh Working Meeting of the IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group 25—27 January 1993, Copenhagen, Denmark. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN; c. 155—164.

Garner G.W.; Belikov S.E.; Stishov M.S.; Barnes V.G., and Arthur S.M. 1994. Dispersal patterns of maternal polar bears from the denning concentration on Wrangel Island. Int. Conf. Bear Res. and Manage. 9(1); c. 401—410.

Garner G.W.; Knick S.T., and Douglas D.C. 1990. Seasonal movements of adult female polar bears in the Bering and Chukchi Seas. Int. Conf. Bear Res. and Manage. 8 c. 219—226.

Gilbert J.; Fedoseev G.; Seagars D.; Razlivalov E., and Lachugin A. 1992. Aerial census of Pacific walrus, 1990. USFWS Administrative Report R7/MMM 92—1. Anchorage;

Gurtovaya Ye. N. 1989. Dynamics of territorial relationships in the Wrangel Island snow goose colony. 6th North American Snow Goose Conference and Workshop. April 26—30, 1989. Delta Waterfowl and Wetland Research Station. Delta, Manitoba;

Gurtovaya Ye. N. 1989. Lesser snow goose behavior during incidents of intraspecific nest parasitism on the Wrangel Island colony. 6th North American Snow Goose Conference and

Workshop. April 26—30, 1989. Delta Waterfowl and Wetland Research Station. Delta, Manitoba;

Gurtovaya E. N. 1992. Past results and future prospects for banding waterfowl which nest in Northeastern Russia. Proc. Migratory Bird Conference, Middlebury college, June 13—19 1992. Vermont, USA;

Gurtovaya E. N. 1992; Population differences in the nesting behavior of Lesser Snow Geese. 7th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 7—12 January 1992. Vallejo, California;

Hines J. I., Kerbes R. H. 1995. Survival of Lesser Snow Geese in the Pacific Flyway, 1986-1989. 8th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 9—14 January 1995, Albuquerque, New Mexico: 46;

Hines J. I., Baranyuk V. V., Turner B., Boyd W. S., Silveira J. G., Taylor J. P., Barry S. J., Meeres K. M., Kerbes R. H., Armstrong W. T. 1999. Autumn and winter distribution of Lesser Snow Geese from the Western Canadian Arctic and Wrangel Island, Russia. Distribution, survival, and numbers of Lesser Snow Geese of the Western Canadian Arctic and Wrangel Island, Russia. Canadian Wildl. Serv. Occas. Pap. No. 98, Ottawa, Ontario; c. 39—73;

Hines J. I., Wiebe M. O., Barry S. J., Baranyuk V. V., Taylor J. P., McKelvey R., Johnson S. R., and Kerbes R. H. 1999. Survival rates of Lesser Snow Geese in the Pacific and Western Central flyways. Distribution, survival, and numbers of Lesser Snow Geese of the Western Canadian Arctic and Wrangel Island, Russia. Canadian Wildl. Serv. Occas. Pap. No. 98, Ottawa, Ontario; c. 89—110.

Hui C. A., Takekawa J. Y., Baranyuk V. V., Litvin K. E. 1998. Trace Element Concentrations in Two Subpopulations of Lesser Snow Geese from Wrangel Island, Russia. Arch. Environ. Contam. Toxicol. 34; c. 197—203.

Karhu J.; Saarnisto M., and Vartanyan S. 1998. Oxygen isotope evidence for the paleoclimatic change at the Pleistocene-Holocene transition, Wrangel Island, Eastern Siberia. Abstracts of the Second QUEEN Workshop. Saint-Petersburg; p. 23.

Karhu J. and Vartanyan S. 1999. Paleoclimatic change at the Pleistocene-Holocene transition, Wrangel Island, Eastern Siberia: evidence from oxygen isotopes in mammoth teeth. Abstracts of the 2nd International Mammoth Conference. Rotterdam; p. 28.

Kerbes R. H., Baranyuk V. V., Hines J. E. 1999. Estimated size of Western Canadian Arctic and Wrangel Island Lesser Snow Goose populations on their breeding and wintering grounds. Distribution, survival, and numbers of Lesser Snow Geese of the Western Canadian Arctic and Wrangel Island, Russia. Canadian Wildl. Serv. Occas. Pap. No. 98, Ottawa, Ontario; c. 25—38.

Kerbes R. H., Meeres K. M. 1999. Project overview. Distribution, survival, and numbers of Lesser Snow Geese of the Western Canadian Arctic and Wrangel Island, Russia. Canadian Wildl. Serv. Occas. Pap. No. 98, Ottawa, Ontario; c. 15—24.

Kerbes R. H., Meeres K. M., Boyd H. 1992. Some unexpected results of the international Snow and Ross' Goose project. 7th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 7—12 January 1992. Vallejo, California: 68;

Khruleva O.A. Biology of arctic leaf beetle *Chrysolina cavigera* on Wrangel Island. Chrysomelidae biology. Vol.3. General studies. Amsterdam: SPB Academic Publishing; 1996; c. 259—270.

Kistchinski A.A. and Uspenski S.M. 1972. Immobilization and tagging of polar bears in maternity dens. Int. Conf. Bear Res. and Manage. 2. c. 172—180.

Kos'ko M.K.; Lopatin B.G., and Ganelin V.G. 1990. Major geological features of the islands

of the Eastern Siberian and Chukchi Seas and northern coast of Chukotka. *Marine Geology*. 93: 349—367.

Krechmar A. V., Syroechkovsky E. V. 1985. Ecological adaptations of the Snow Goose (*Anser caerulescens*) to high-latitude environment. ACTA 18th Congressus Internationalis Ornithologici Moscow, «Nauka», 570—573.

Kurechi M., Sabano Y., Iwabuchi S., Syroechkovsky E., Baranyuk V. V., Andreev A., Kondratyev A., Takekawa J. Y. & Mita N. 1995. Study on the Restoration of Lesser Snow Goose to Northeast Asia Using Miniature Satellite Transmitter. The Telecommunication Advancement Foundation Research Report., 9: 518—541 (на японском языке).

Kusnetsov S. B., Baranyuk V. V., Takekawa J. Y. 1998. Genetic Differentiation Between Wintering Populations of Lesser Snow Geese Nesting on Wrangel Island, Russia. *The Auk*, 115 (4): 1053—1057.

Kusnetsov S. B., Baranyuk V. V. 1995. The genetic differences between two subpopulations of Lesser Snow Goose nesting on Wrangel Island, Russia. Proc. 8th North American Arctic Goose conference and workshop, January 9—14, 1995, Albuquerque, New Mexico: 50.

Kuznetsov S. B. 1992. The electrophoretic analyses of proteins and enzymes of *Anser* and *Branta* Geese. 7th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 7—12 January 1992. Vallejo, California: 71.

Litvin K. E. 1992. The role of arctic fox predation in the nesting success of arctic Geese. Proc. 7th North American Arctic Goose Conference and Workshop. Vallejo, California.

Long A., Sher A., and Vartanyan S. 1994. Holocene Mammoth dates. *Nature*. (369): 364.

Lozhkin A., Anderson P., Vartanyan S., Belaya B., Brown T., and Kotov A. 1997. Modern pollen and Late Quaternary paleoenvironmental data from Wrangel Island (northern Chukotka): evidence for a «warm-wet» Younger Dryas interval and dwarf mammoth environments. Abstracts of the Beringian Paleoenvironments Workshop Florissant, Colorado, p. 89.

Marusik Y. M., Eskov K. Y., and Kim J. P. 1992. A check list of spiders (Aranei) of Northeast Asia. *Korean Arachnology*. 8(1—2): 129—158.

McKelvey R. W., Kerbes R. H., Silveira J. G., Baranyuk V. V. 1992. Migration patterns of Lesser Snow Geese nesting on Wrangel Island, USSR. 7th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 7—12 January 1992. Vallejo, California: 79.

McKelvey, R., Bousfield M., Reed A., Baranyuk V. V., Canniff R. 1989. Preliminary results of the Lesser Snow Goose collaring program on the Alaksen National Wildlife Area, 1986 and 1987. *Canadian Wildlife Service Progress Notes* 183, Ottawa, Ontario: 1—5.

Menushina I. E. 1994a. Interspecies relations of the polar fox (*Alopex lagopus* L.) and the snowy owl *Nyctea scandiaca* L.) during the breeding season in the Wrangel Island. I. *Lutroloa*. 3.

Menushina I. E. 1994b. Interspecies relations of the polar fox (*Alopex lagopus* L.) and the snowy owl (*Nyctea scandiaca* L.) during the breeding season in the Wrangel Island. II. *Lutroloa*. 4.

Miller R. V., Rugh D. J., and Johnson J. H. 1986. The distribution of bowhead whales, *Balaena mysticetus*, in the Chukchi sea. *Mar. Mammal Sci.* 2(3): 214—222.

Mironov A. D., Golubeva O. M., Strelkov A. P., and Bublichenko A. G. 1993. Spatial-temporary relations between *Dicrostonyx torquatus* and *Lemmus sibiricus*. *Rodents & Spatium*. IV.; Mikolajki, Poland. p. 71.

Muir J. 1917. The cruise of the «Corwin». Boston: Houghton Mifflin Co.

Nelson E. W. 1883. Birds of Bering Sea and the N.W. Arctic Ocean. Cruise of the revenue-steamer Corwin in Alaska and the N.W. Arctic Ocean in 1881. Washington; c. 55—118.

Orthmeyer D., Takekawa J., Yee J. 2001. Movement, home range, and nearest-neighbor analyses comparing two Lesser Snow Goose populations wintering in the Sacramento River

Valley, California. 10th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 3—7 April 2001, Quebec City: 55.

Popovich T. V., Tkachev A. V., and Ardashev A. A. 1978. Seasonal dynamics of the activity of the hypothalamo-pituitary neurosecretory system thyroid and adrenal cortex in lemmings (*Dicrostonyx torquatus vinogradovi* Ognev, 1948). *Neurosecretion and Neuroendocrine activity*. Evolution, structure and function. Berlin; Heilderberg: Springer-Verlag; c. 270—271.

Portenko L. A. 1981. Birds of the Chukchi Peninsula and Wrangel Island. Washington; I, II (Smithsonian Instruction and Natural Science Foundation).

Saarnisto M., Karhu J., and Vartanyan S. 1998; The Wrangel Island expedition 1997: searching for mammoths, ice wedges and evidence of the extent of glaciations. Abstracts of the Second QUEEN Workshop. Saint-Petersburg; p. 42.

Samuel M. D., Takekawa J. Y., Baranyuk V. V., Orthmeyer D., Cooch E. G. 1998. Effects of avian cholera on survival of Lesser Snow Geese in the Pacific Flyway. 9th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 7—11 January 1998, Victoria, British Columbia: 70.

Samuel M., Goldberg D., Smith A., Cooch E. 2001. Neckband lost for Lesser Snow Geese banded on Wrangel and Banks Islands. 10th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 3—7 April 2001, Quebec City: 64.

Sladen W. J. L., Anderson E. C. 1981. Report on US-USSR environmental protection agreement activity «Northern Waterfowl» (02.02—7102), 1974—1979. Unpubl. report to U.S. Fish and Wildlife Service, Office of Migratory Bird Manage., Washington, D.C.

Sladen W. J. L., Limpert R. J., Allen H., Canniff R. and Syroechkovsky E. V. 1984 Winter ecology of the Wrangel Island Snow Goose. 5th North American Snow Goose conference. Quebec. Canada, 4—7 Oct. 1984. Abstracts.

Stefanson V. 1925. The adventure of Wrangel Island. New York: Macmillan Company.

Stishov M. S.; Garner G. W.; Arthur S. M., and Barnes V. G. 1991. Distribution and relative abundance of maternal polar bears dens in the Chukotka Peninsula region, U.S.S.R. Ninth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Abstracts. Chicago: Brookfield Zoo Chicago Zoological Society; p. 67.

Syroechkovsky E. V. 1992. Adaptation of the Eurasian geese and swans to Arctic Conditions. Proc. 7th North American Arctic Goose Conference and Workshop, January 7—12, Vallejo, California: 110.

Syroechkovsky E. V. 1986. The destiny of the geese flock. «The science in the USSR», 2, 50—57.

Syroechkovsky E. V. 1992. Adaptations of the Eurasian Geese and Swans to Arctic conditions. 7th North American Arctic Goose Conference and Workshop. Vallejo, California. January 7—12. 110.

Syroechkovsky E. V., Litvin K. E., Baranyuk V. V., 1995. Parameters used in Wrangel Island Snow Goose Population Monitoring. 8th North American Arctic Goose Conference and Workshop, January 9—14, Albuquerque, New Mexico: 63.

Syroechkovsky Evgeny V., Fred Cooke, William J. L. Sladen. 1994. Population structure of the Lesser Snow Geese of Wrangel Island, Russia. *Ecoscience*, 1 (4): 311—316.

Takekawa J. Y. 1992. Documenting the fall migration of Wrangel Island snow geese with a miniature satellite transmitter. 7th North American Arctic Goose Conference and Workshop, January 7—12, 1992. Vallejo, California.

Takekawa J. Y., Orthmeyer D. L., Kurechi M., Sabano Y., Syroechkovsky E. V., Litvin K. E., Baranyuk V. V., Andreev A. V. 1994. Restoration of Lesser Snow Goose to East Asia: a North Pacific Rim Conservation Project. *Trans. 59-th No. Wildl. & Natur. Resour. Conf.*: 132—145.

Tikhonov A.; Agenbroad L., and Vartanyan S. 1999; Comparative analysis of the mammoth

populations on the Wrangel Island and California Channel Islands. Abstracts of the 2nd International Mammoth Conference. Rotterdam; c. 65—66.

Tikhonov A.; Vartanyan S., and Joger U. 1999; Woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*) from Wrangel Island. *Kaupia*. 9:187—192.

Turner B., Barry S., Kerbes R., Meeres K. 1995. Winter distribution and movements of Wrangel Island, Western and Central Arctic Lesser Snow Geese and Ross' Geese. 8th North American Arctic Goose Conference and Workshop, 9—14 January 1995, Albuquerque, New Mexico: 67.

Uspenski S. M. 1964. The geese of Wrangel Island. *Wildfowl*, 16: 126—129.

Uspenski S.M. and Kistchinski A.A. 1972. New data on the winter ecology of the polar bear (*Ursus maritimus*, Phipps) on Wrangel Island. *Int. Conf. Bear Res. and Manage*, 2. c. 181—197.

Vartanyan S. 1997 The last beringian survivors: interdisciplinary paleogeographical studies on Wrangel Island, East Siberia. Abstracts of the Beringian Paleoenvironments Workshop. Florissant, Colorado; c. 155—166.

Vartanyan S. 1998. Paleogeography of the End-late Pleistocene and Holocene Wrangel Island and extinction of the West Beringia megafauna. Abstracts of the Second QUEEN Workshop. Saint-Petersburg; c. 55—56.

Vartanyan S. 1998. The Wrangel Island mammoths. Abstracts of the International Conference on Mammoth Site Studies. Lawrence, Kansas; c. 147—156.

Vartanyan S.L.; Garutt V.E., and Sher A.V. 1993; Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic. *Nature*. 362(6418): 337—340.

Vartanyan S.; Arslanov Kh.; Sulerzhitski L.; Chernov S., and Tertychnaya T. 1995. Wrangel Island- the refuge of mammoth in Holocene. Abstracts of the XV International Congress INQUA. Berlin; p. 15.

Vartanyan S.; Arslanov Kh.; Tertychnaya T., and Chernov S. 1995. Radiocarbon dating Evidence for Mammoths on Wrangel Island, Arctic Ocean, until 2000 BC. *Radiocarbon*. 37(1): 1—6.

Vartanyan S. and Pitul'ko V. 1999. Landscapes, animals and humans of the Siberian Arctic: the past 30,000 Years. Abstracts of the 2nd International Mammoth Conference. Rotterdam; c. 73—74.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
АРКТИЧЕСКИЕ ТУНДРЫ И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ ПРИРОДНЫХ ЗОН	9
ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ РЕЛЬЕФА	20
Геологическое строение и литология	22
Основные типы четвертичных отложений	27
Основные черты макрорельефа	30
Мезо-, микро- и нанорельеф	34
КЛИМАТ И ПОГОДА, ГИДРОЛОГИЯ СУШИ И МОРЯ	38
Тепло и влага	39
Океаничность и континентальность климата	41
Ветер и снежный покров	43
Разнообразие мезо- и микроклиматов	43
Непостоянство погодных условий и изменения климата	47
Реки и озера	48
Ледники и снежники	49
Морские воды, течения и льды	51
ВЕЧНАЯ МЕРЗЛОТА И КРИОГЕННЫЙ РЕЛЬЕФ	55
Многолетнемерзлые породы	55
Основные виды морозного воздействия	58
Криогенный рельеф	61
ПУТИ И ПРЕДПОСЫЛКИ ОСВОЕНИЯ ОРГАНИЗМАМИ АРКТИЧЕСКОЙ СРЕДЫ	72
Основные особенности арктической среды	73
Стратегии освоения Арктики	75
Смена стадий и выравнивание среды	76
Самые крупные лемминги и самые мелкие гуси — размеры растений и животных в арктической среде	81
Форма тела и иные особенности «внешности»	88
Внешние покровы и окраска	92
Жизненные циклы, плодовитость и другие особенности размножения и развития	97
Экологические адаптации — местные миграции, использование убежищ, суточные ритмы и другое	105
Физиологические механизмы противостояния низким температурам	110
Фотосинтез в высоких широтах	113

ЛАНДШАФТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И РАЗНООБРАЗИЕ ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ	118
ОСТРОВ ВРАНГЕЛЯ — ОСКОЛОК БЕРИНГИИ: ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ В КАЙНОЗОЕ	125
ФЛОРА И ФАУНА	138
Видовое богатство	140
Таксономическая структура	144
Широтно-ландшафтные (зональные) группы	148
Экологические группы и жизненные формы	156
Ареалогические группы и биогеографические связи флоры и фауны	169
Эндемизм	178
Источники и пути формирования флоры и фауны	186
Пространственное разнообразие флористических и фаунистических композиций	203
Общие особенности наземной биоты	210
ОСОБЕННОСТИ БИОТОПИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ	211
Арктические виды: расширение топических диапазонов	212
«Южные» виды: выравнивание среды и компенсация факторов	219
Стенотопные полизональные виды: выход в зональные биотопы	222
Топические отношения близких видов	223
Пространственные различия биотопического распределения растений и животных	229
РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ	231
Основные компоненты растительного покрова и животного населения	233
Разнообразие растительных группировок	240
Пространственная организация растительного покрова, мозаичность и комплексность	256
Население беспозвоночных животных	268
Группировки наземных птиц	273
Поселения морских птиц	283
Население наземных млекопитающих	288
Общие особенности структуры сообществ	289
Динамика сообществ и сукцессионные процессы	293
Общие закономерности пространственной дифференциации и широтно-ландшафтные связи растительных и животных группировок	303
Региональные связи и филоценогенетические комплексы растительных и животных группировок	311
МИКРОФЛОРА И НАСЕЛЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ	315
ПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ	320
БИОТА И НАСЕЛЕНИЕ ПРИБРЕЖНОЙ АКВАТОРИИ	334
ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ ВО ВРЕМЕНИ, В ПРОСТРАНСТВЕ И ИЗНУТРИ	342
Белый медведь и черная казарка: единые трансберингийские популяции	342
Хищники-миофаги: флуктуации, зависящие от состояния кормовой базы	348

Лемминговые циклы: многообразие, порождаемое комплексом причин	354
Концентрации берлог белых медведей и «птичьи базары»: остров как региональный очаг размножения	365
«Консерваторы» и «оппортунисты»: разнообразие социальной организации популяций птиц	372
Белый гусь: две популяции в одной	381
Колониальность арктических птиц: разнообразие структур и функций	387
Норовица, берлоги, лемминговины: литогенные условия и пространственная структура поселений животных	402
Моржи, киты и розовые чайки: влияние льдов	413
Погодные условия и состояние популяций	421
Микропопуляции «осколочные» и «зародышевые»	430
Залеты и заходы, временные и «эфемерные» популяции	437
Интродуценты: овцебык и северный олень	441
Разнообразие популяционных структур и их пространственно-временной организации	452
БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ	458
Фитофаги, зоофаги и другие (обзор трофических связей в наземных сообществах)	459
Ключевые кормовые объекты, консорции позвоночных и концентрации хищников	469
Хищники и жертвы	474
Паразитизм или «нахлебничество»	481
Положительные взаимодействия: комменсализм, кооперация и симбиоз	484
Конкурентные отношения и аменсализм	494
Средообразующая деятельность позвоночных животных	498
ЛИТЕРАТУРА	508
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Флора и фауна островов Врангеля и Геральд	514
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Библиография	555

ЛАН
УСЛ
ОСТ
КАЙ
ФЛС

ОСС
ЖИ

РАС

Научно-популярное издание

Стишов Михаил Сергеевич

**ОСТРОВ ВРАНГЕЛЯ —
ЭТАЛОН ПРИРОДЫ И ПРИРОДНАЯ АНОМАЛИЯ**

ИЗДАТЕЛЬСТВО МАРИЙСКОГО ПОЛИГРАФКОМБИНАТА

Изд. № 24

Главный редактор *Н. И. Сазонов*

Редактор *Н. И. Сараева*

Технический редактор *Ю. М. Пирогова*

Корректор *Н. Е. Пахмутова*

Компьютерная верстка *Н. И. Васильевой*

Компьютерная обработка вкладок и обложки

Л. Г. Маланкиной и А. С. Тимофеевой

Подписано в печать 17.01.04. Формат 70x100/16. Гарнитура Таймс.

Бумага офсетная. Печать офсетная. Объем 37,25 печ. л.

Заказ № 2344. Тираж 320.

ГУП РМЭ «Марийский полиграфическо-издательский комбинат»
424000, г. Йошкар-Ола, ул. Комсомольская, 112

МУ
ПО
БИ
ПО
СТ



Михаил Сергеевич Стишов окончил географический факультет Московского государственного педагогического института (ныне университета) по специальности география и биология. Будучи студентом, дважды проводил летний сезон на острове Врангеля, собирая материал для дипломной работы, посвященной фауне и населению птиц острова. По окончании института, в 1982 г., поступил на работу в заповедник «Остров Врангеля» сначала на должность лаборанта, затем работал научным сотрудником, а в последние годы – заместителем директора по научной работе. В 2000 г. исполнилось 20 лет его работы в заповеднике.

М.С. Стишов – автор более 70 научных работ, в том числе монографии «Птицы острова Врангеля». В 1992 г. защитил диссертацию на тему «Структура населения птиц подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля)». В настоящее время работает над докторской диссертацией, посвященной ландшафтно-зональной дифференциации населения птиц Берингийского сектора Арктики.

Научные интересы автора достаточно разнообразны и не ограничиваются птицами. Среди его научных трудов есть и посвященные белым медведям, леммингам, редким видам растений. М.С. Стишов принимал участие и в различных международных проектах, связанных с изучением миграций белых медведей и черных казарок, населением морских птиц и куликов Берингии.

В период пребывания в заповеднике полевые работы проводились им не только на входящих в его состав островах Врангеля и Геральд, но и за их пределами – на арктическом побережье Чукотки, острове Айон, а также в разных районах Аляски.