

Полярные пустыни: на пределе жизни

Ю.И.Чернов, Н.В.Матвеева, О.Л.Макарова

Жизнь в экстремальных условиях (будь то предельные на земном шаре высоты суши или глубины океанов, максимальные или минимальные температуры, недостаток влаги или специфичность грунтов) — своего рода «острый» эксперимент в природе и объект пристального внимания биологов. Один из таких объектов — феномен существования организмов в крайне суровых условиях полярных пустынь Северного полушария*. Даже название этих приполюсных ландшафтов, не говоря уж об их границах и зональном статусе, многие годы вызывает дискуссии как среди отечественных, так и среди зарубежных ученых.

В первой половине XX в. известный немецкий географ З.Пассарге называл подобные территории холодными пустынями [1], а классик русского тундроведения Б.Н.Городков — арктическими. Выделение их в самостоятельную природную зону последовательно отстаивали выдающиеся исследователи Крайнего Севера В.Д.Александрова [2] и Е.С.Короткевич [3]. Однако и отечественные, и зарубежные специалисты не сразу признали зональный статус полярных пустынь. Известный географ А.Г.Исаченко относил ледниковые и полярно-пустынные ландшафты

* В Антарктике зональных (плакорных) аналогов полярных пустынь практически нет.

© Чернов Ю.И., Матвеева Н.В., Макарова О.Л., 2011



Юрий Иванович Чернов, академик, главный научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции им.А.Н.Северцова. Область научных интересов — экология и биогеография. Автор более 200 научных публикаций, в том числе монографий «Природная зональность и животный мир суши» (1975), «Структура животного населения Субарктики» (1978), «Жизнь тундры» (1980).



Надежда Васильевна Матвеева, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Ботанического института им.В.Л.Комарова РАН. Автор более 100 публикаций, в том числе монографии «Зональность в растительном покрове Арктики» (1998). Область научных интересов — структура и классификация растительности Арктики.



Ольга Львовна Макарова, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией синэкологии Института проблем экологии и эволюции им.А.Н.Северцова. Область научных интересов — почвенная зоология, экология и систематика клещей. Автор более 60 работ, в том числе двух каталогов и определителя клещей.

к особому подтипу наряду с аркто-, типично- и южнотундровыми (подзонами тундр в современном понимании). Крупнейший знаток арктической флоры Б.А.Юрцев придавал этим территориям ранг высокоарктической подзоны тундр. Американские тундроведы при делении Арктики лишь на высокую (high) и низкую (low) включали в первую помимо полярных пустынь еще и северную по-



Полярные пустыни в Северном полушарии [2]. Геоботанические провинции: Б — Баренцевская, С — Сибирская, К — Канадская. Схема приведена с некоторыми изменениями в соответствии с циркумполярной картой растительности [5].



Авторы (Ю.И.Чернов и Н.В.Матвеева) на северной оконечности Евразии (мыс Челюскин, 1974 г.).

лосу тундр (подзону арктических тундр в отечественной типологии).

На примере почв зональный статус полярных пустынь обосновал американский ученый Д.Тедоров [4], к которому со временем присоединились и западные ботаники. С другой стороны, в эту природную зону включали территории, где крайняя разреженность растительного покрова связана не с макроклиматом, а с локальными особенностями почв или рельефа — эдафическими (от греч. *ἐδαφος* — почва) или орографическими (от греч. *ορος* — гора) факторами. Например, из островов Канадского арктического архипелага к ней относили о.Девон, где сообщества полярно-пустынного типа развиты на повышенном плато, занимающем большую часть острова, и о.Корнуоллис, где разреженный растительный покров обусловлен преобладанием щебнистых россыпей базальтов, на которых растут виды, обычные для южных районов тундр.

Споры о названиях и зональном делении северных ландшафтов возобновились в последнее десятилетие, когда ученые из семи стран создавали циркумполярную карту растительности Арктики [5]. Поскольку прийти к единому мнению так и не удалось, было решено все пять выделенных на карте зон к северу от границы леса просто пронумеровать, при этом зона 1 обозначена как полярные пустыни.

Итак, полярные пустыни — самая малая по площади (всего 160 775 км², из них более 60 000 км² занято покровными ледниками) природная зона с крайне разреженным растительным покровом и ограниченным таксономическим раз-

нообразием. Развиты полярно-пустынные сообщества в основном на островах Арктического бассейна и лишь в одном месте на материке — на севере Таймыра. В пределах зоны выделены три геоботанические провинции [2].

В Баренцевскую провинцию входят о.Северо-Восточная Земля в архипелаге Шпицберген, примыкающие к нему Земля Короля Карла и о.Белый, а также о.Виктория, архипелаг Земля Франца-Иосифа, северная часть Северного острова Новой Земли и три острова (Визе, Ушакова, Уединения) в Карском море. Особенность провинции — самое северное положение и наибольшая удаленность от материка. Ее небольшая (около 36 500 км²) территория на 77% покрыта льдом. Для развития полярно-пустынных сообществ пригодно немногим более 80 00 км².

В Сибирскую провинцию входят архипелаг Северная Земля, о-ва Де Лонга и север п-ова Челюскин на Таймыре, в том числе мыс Челюскин — самая северная (77°43'с.ш.) точка материковой суши мира. Присутствие полярно-пустынных сообществ на севере Таймыра обеспечивает единственный в мире непрерывный переход от границы леса к зоне полярных пустынь. При незначительно большей (около 42 200 км²) площади Сибирской провинции по сравнению с Баренцевской, поверхность свободной от ледников суши в ней почти втрое больше (24 760 км²).

В Канадскую провинцию входят девять северо-западных островов Королевы Елизаветы Канадского Арктического архипелага (Амунд-Рингнес и Элlef-Рингнес, Борден, Брок, Кинг-Кристиан, Лохид, Макензи-Кинг, Мийен, Эмеральд),



Полярная станция на о.Хейса (Земля Франца-Иосифа).

Фото И.Ю.Кирцидели

а также северные или северо-западные побережья островов Принс-Патрик, Мелвил, Аксель Хайберг, Элсмир. К той же провинции отнесена лишенная покровного оледенения северная часть Земли Пири на севере Гренландии. Суша провинции — 73 300 км².

Южнее границы зоны полярных пустынь на платообразных поднятиях развиты их высотные

аналоги. Они весьма точно «копируют» структуру специфичных зональных почвогрунтов, растительных и животных группировок. Примерами могут служить ландшафты на высотах от 400 до 900 м над ур.м. на плато островов Девон и Элсмир Канадского арктического архипелага и от 700 до 1000 м — на плато Пutorана (север Средней Сибири).



Долины рек Студеная (слева) и Лагерная на о.Большевик.

Здесь и далее фото авторов

Климат

Из всех климатических параметров для видового разнообразия и продуктивности экосистем в высоких широтах важнее всего тепловые условия в период вегетации растений. В полярных пустынях положительная среднемесячная температура воздуха бывает только в июле и августе. На островах Земли Франца-Иосифа средние температуры июля $0.5-1.5^{\circ}\text{C}$, на мысе Челюскин и о.Большевик — до 2.0°C , на о.Эллеф-Рингнес — 3.6°C и на севере о.Элсмир — 4.1°C . Но это — температуры воздуха на высоте 1.3 м (уровень метеобудки), а для жизнедеятельности растений, грибов и почвенных беспозвоночных важны температуры воздуха до 10 см и в поверхностном слое почвы, где они на $2-3^{\circ}\text{C}$ выше. Максимальные же температуры (до 13°C) бывают лишь несколько часов в течение 1–2 сут. До середины июля при температуре воздуха немногим выше 0°C верхние горизонты почвы остаются не только холодными, но и сырыми. По мере высыхания грунта, его оттаивания и снижения уровня мерзлоты (до 40 см к первой декаде августа) в ясные солнечные дни поверхностный слой почвы теплее воздуха на 4°C , но в обычные летом облачные дни эта разница не более 2°C . В течение обоих летних месяцев случаются и заморозки.

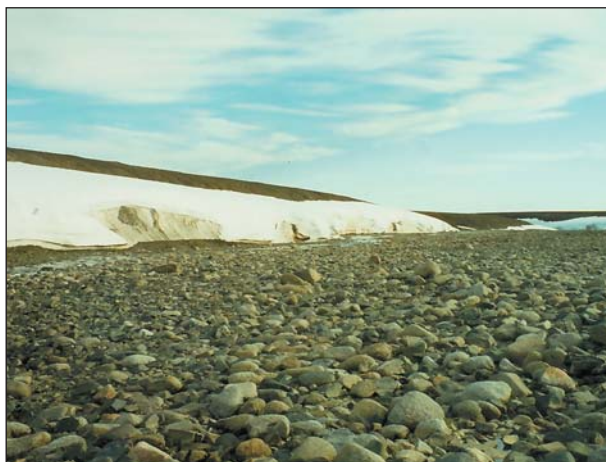
Зимние изотермы в Палеарктике тянутся преимущественно в меридиональном направлении, поэтому самая холодная зима — не на островах Северного Ледовитого океана, а в континентальных районах Сибири. Средние температуры января сходны во всех секторах Арктики от полярных пустынь ($-20...-29^{\circ}\text{C}$) до лесотундры ($-18...-36^{\circ}\text{C}$). Лишь в Баренцевоморском секторе благодаря Гольфстриму они могут быть около -15°C . Хотя в течение долгой полярной зимы холоднокровные (пойкилотермные) организмы находятся в покое, уровень температур в это время все же важен, так как от него зависит степень промерзания верхних горизонтов почвы.



Моховой покров в местах с постоянным подтоком талых вод на о.Большевик.

В полярных пустынях, как и в аридных, мало осадков: в евразийских секторах 250–300, а в Канадском еще меньше — 50–150 мм в год. До 70% осадков выпадает зимой, но обильные снегопады возможны даже во второй половине августа. Устойчивый снежный покров устанавливается в первой декаде сентября, максимальный — в марте–апреле. Однако лишь в углублениях рельефа снег накапливается до 2–3 м. На водоразделах его глубина менее 20 см, а на выпуклых элементах ландшафта из-за сильных ветров его почти нет до февраля, что пагубно для всех организмов. Снежный покров разрушается только к концу первой декады июля, к августу растаивают неглубокие снежники, и на их месте формируются особые, нивальные (от лат. *nivalis* — снежный, холодный), сообщества с вегетационным периодом всего 30 дней. Но есть и такие участки, где снег, если и тает, то только в самые теплые годы.

Летом очень часты туманы и высока влажность воздуха, поэтому испаряемость снижена, что в со-



Разгар лета на о.Большевик. Снежник (слева), не тающий даже в самые теплые годы, и семья бургомистра.

четании с низкими температурами вызывает у растений эффект физиологической сухости. Летом грунты (особенно щебнистые) бывают не только холодными, но и сухими, что может быть причиной разреженности растительного покрова. Однако в местах подтока талых вод на подгорных шлейфах и в ложбинах стока формируется сомкнутая моховая дернина. Собственно «лето» — время вегетации, цветения растений, роста и размножения пойкилотермных животных — длится около 50 дней (примерно с 5 июля по 25 августа). Холодная и пасмурная погода с частыми туманами, периодическими заморозками и выпадением снега в вегетационный период определяет низкую интенсивность всех биологических процессов (сдерживает деятельность автотрофов, снижает биологическую продуктивность, подавляет интенсивность питания гетеротрофов), тормозит процессы деструкции и почвообразования.

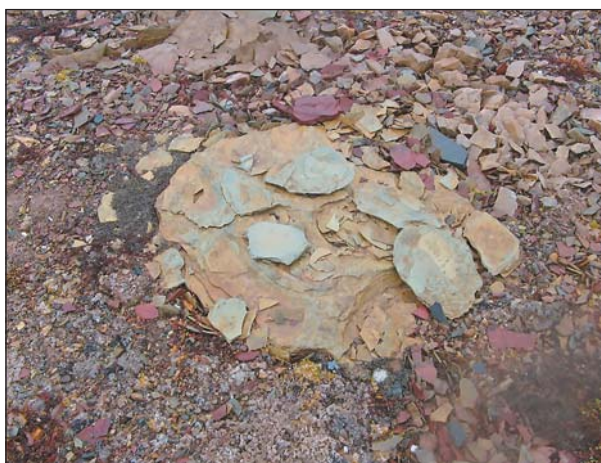
Ландшафт

Само слово «пустыня» в названии зоны (как и в случае «жарких» пустынь) отражает основную черту ее ландшафта. Хотя голые грунты есть и в тундре, их суммарная площадь там значительно меньше. В так называемых пятнистых тундрах, развитых по краям водораздельных увалов и на выпуклых элементах рельефа в южной и средней частях тундровой зоны, пятна голого грунта, занимающие не более 30% площади, периодически зарастают и вновь возникают. В арктических тундрах лишённые растительности участки занимают примерно половину площади. В полярных пустынях, где сомкнутость растительного покрова не более 20%, а нередко и менее 5%, голые грунты преобладают даже в оптимальных условиях суглинистых плакоров (от греч. *πλακός* — плоскость, равнина) — ровных поверхностей, достаточно хорошо дренированных летом и укрытых снегом зимой.



Голые грунты в полярных пустынях.

Причина появления оголенных ландшафтов — криогенные процессы, идущие в активном слое почвы. В результате растрескивания грунта на полигонах и морозной сортировки частиц (мелкие остаются в центре полигонов, крупные отесня-



Полигоны, возникшие при сортировке (слева) и разрушении крупных камней.



Трещины в грунте: временные (слева), существующие только летом, и постоянные, заполненные растительной дерниной.

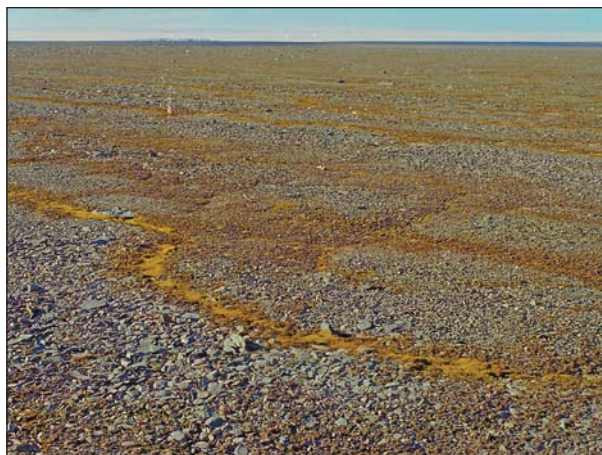


Полигональные сообщества с лишайниками: *Thamnolia vermicularis* (слева) и *Cetrariella delisei*.

ются на периферию) формируются так называемые структурные грунты [6]. Самые распространенные их формы — круги, полигоны и переходные между ними «сети». Преобладают правильные пятиугольные полигоны, реже встречаются шестиугольные и округлые формы. В Арктике структурные грунты развиты повсеместно, но наиболее эффектно и разнообразны они в полярных пустынях. Полигональная структура может образоваться при разрушении крупных камней и на суглинистых поверхностях под водой. На суглинках трещины, не заполненные дерниной, смыкаются весной во время таяния снега или осенью после затяжных дождей и появляются в середине короткого лета, когда грунт пересыхает. В результате жизнедеятельности организмов (мелких мхов, печеночников, накипных лишайников, почвенных микромицетов, зеленых водорослей и цианобактерий, а также некоторых сосудистых растений) поверхность грунта стабилизируется, растительность постепенно заполняет трещины, и они перестают смыкаться. Но зависимость структуры

растительного покрова от рисунка грунтов сохраняется. Из-за различной окраски заполняющих трещины бриофитов и лишайников сходные по пространственной организации сообщества выглядят по-разному. Размеры полигонов варьируют от нескольких сантиметров до 10 м в поперечнике. На суглинистых плакорах наиболее обычны полигоны размером 0.3—0.5 м., на щебнистых выходах — от 1 до 3 м. На склонах — это уже не полигоны, а полосы разной ширины, разделенные трещинами. Таким образом, структура растительности в деталях отражает характер физических процессов в почве. Об их силе красноречиво свидетельствуют вертикально стоящие камни, выдавленные из глубин грунта.

Характерен еще один тип структуры растительности — куртинный, обусловленный способностью многих растений формировать кочки, подушки, куртины и шпалеры. Такие жизненные формы нередко образуют виды, у которых в тундре развиваются лишь одиночные генеративные побеги (у сосудистых), единичные «стебельки»



Полигоны разных размеров: от 0.5 м (слева) до 1—3 м в диаметре.



Куртинное сообщество (слева) и отдельная кочка, состоящая из десятков видов растений, на о.Большевик.

(у мхов) и «веточки» (у лишайников). Полусферическая форма оптимальна не только для индивидуального, но и для совместного выживания: например, в подушке диаметром 15 см мы находили до 37 видов растений.

Разрастаясь, подушки сливаются в полосы, дуги и, наконец, в замкнутые сети. Но и эти небольшие фрагменты покрова могут быть разрушены вновь образующимися трещинами или перенасыщенным водой грунтом, медленно стекающим по поверхности вечной мерзлоты.

В интразональных условиях в долинах ручьев, на шлейфах гор с подтоком воды мохообразные образуют сомкнутые покровы разных цветов: зеленые (*Grimmia torquata*), серые (*Racomitrium lanuginosum*), красные (*Bryum cryophilum*). На о.Большевик обширные поверхности затянуты тонким коричневым ковром из печеночника *Gymnomitrium corallioides*, в который вкраплены мхи, лишайники, мелкие сосудистые растения. Сплошной покров образуется и в полигональных сообществах при сочетании этого печеночника

на полигонах и мха *Racomitrium lanuginosum* в трещинах. Однако в отдельных крупных подушках мхов нередко наблюдаются признаки деградации: в центре растения начинают отмирать, что свидетельствует о несоответствии подобных структур климатическим условиям.

Поверхности «голых» грунтов в той или иной мере всегда заселены прокариотами, водорослями, микроскопическими грибами. Эти организмы в полярных пустынях изучены еще очень слабо, но уже сейчас известно около 300 видов почвенных микромицетов, водорослей и цианобактерий. Наиболее заметны на оголенных поверхностях разнообразные колонии цианобактерий рода *Nostoc*, которые при высокой влажности набухают в виде слизистых гофрированных и студнеобразных шариков и пленок, а в сухую погоду превращаются в корочки. Сходный облик в набухшем состоянии имеют и некоторые слизистые лишайники родов *Collema* и *Leptogium*.

Вся жизнь в полярных пустынях сосредоточена в узком слое у поверхности грунта. Корни сосуди-

стых растений сконцентрированы в самых верхних сантиметрах грунта, их вегетативные органы прижаты к поверхности почвы, и только генеративные побеги поднимаются на высоту до 10–15 см. Мохообразные и лишайники образуют тонкие (от 2 мм до 2 см), очень слабо связанные с грунтом покровы либо дерновины, конусообразно суживающиеся в трещинах. Подобной «сжатости» жизни нет ни в одной другой природной зоне.

Оазисами в пустыне выглядят колонии леммингов, кормовые столики хищных птиц и птичьи базары. В таких зоогенных местообитаниях формируются специфические комплексы членистоногих. Например, там концентрируются до 90% видов клещей конкретного района, что делает их фокусами разнообразия акарофауны.

Флора и фауна

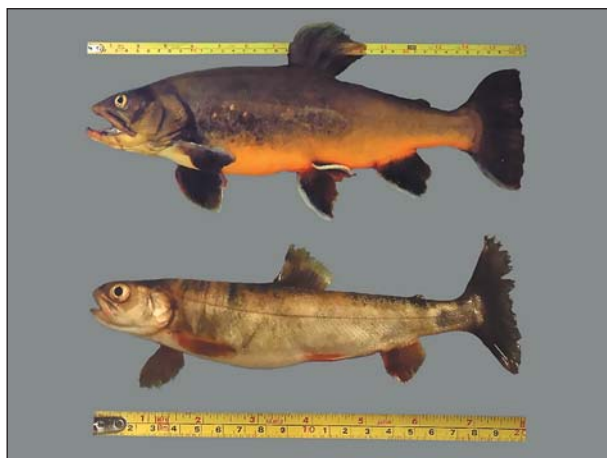
По разным оценкам (фактологическим и экспертным с использованием экстраполяции), во всей Арктике обитает примерно 24 000–26 000 видов, что составляет менее 1% (скорее всего, 0.5–0.7%) от мирового биоразнообразия [7]. Но особенно важно, что в обедненной по таксономическому разнообразию арктической биоте снижен видовой состав самых прогрессивных групп и увеличен — относительно примитивных, занимающих невысокие уровни филогенетической иерархии [7, 8]. И это — яркое проявление одной из важнейших закономерностей глобального широтно-зонального распределения биоразнообразия: при усилении суровости климата снижаются адаптивные возможности и соответственно представленность в биоте максимально продвинутых таксонов.

Предельно суровые условия полярных пустынь накладывают еще большие, а порой и непреодолимые ограничения для развития большинства таксонов. Большая часть родов животных представлена только одним видом. Но при этом могут

действовать механизмы, «компенсирующие» предельное уменьшение видового разнообразия. Так, арктический голец — единственный вид пресноводных рыб, обитающий в озерах Северной Земли. Две его формы, живущие в небольшом озере на о.Большевик, четко различаются и размерами, и формой тела, и пищевыми связями и, по сути, занимают разные экологические ниши [9].

При современном уровне изученности биоты полярных пустынь можно считать, что она включает немногим более десятой части видового разнообразия всей Арктики. Из 75 арктических видов млекопитающих в полярных пустынях живут семь: песец, северный олень, горностай, копытный лемминг, арктический заяц-беляк, белый медведь и полярный волк. Строго говоря, из них постоянным обитателем собственно зональных полярно-пустынных биотопов можно считать лишь копытного лемминга [10]. Этот действительно важный компонент экосистем оказывает заметное влияние на почву и растительность, служит основной пищей для песца, горностая и белой совы, а также некоторых птиц, связанных с морем, таких как белая чайка, бургомистр, поморники. На Северной Земле, где нет сибирского лемминга, копытный лемминг весьма многочислен и политопен, что можно считать проявлением эффекта «расширения» экологических ниш и мультидоминантности [11]. Остальные виды млекопитающих встречаются sporadически.

В полярных пустынях обитают 25 видов птиц (во всей Арктике — 250), самые характерные из них — морской песочник и белая чайка. Жизнь песочника связана не только с морем — в гнездовой период он кормится многочисленными в полярных пустынях ногохвостками и личинками комаров-звонцов. В биологии белой чайки есть нечто общее с образом жизни антарктического снежного буревестника, птенцы которого способны голодать несколько суток в ожидании родителей, улетающих в море за кормом на огромное



Две формы гольца на о.Большевик.



Горностай на о.Эллеф-Рингнес.

расстояние. Белая чайка мало заботится о потомстве, кормит птенцов один-два раза в сутки, а все остальное время они находятся в полусонном состоянии. Здесь очевидно использование в суровых условиях определенных выгод замедленного метаболизма.

Другие птицы (краснозобая гагара, тундрная куропатка, глупыш, черная казарка, обыкновенная гага, бургомистр, моевка, полярная крачка, короткохвостый поморник, люрик, толстоклювая кайра, чистик, кулик песчанка, исландский песочник, белая сова, пуночка, лапландский подорожник) гнездятся в полярных пустынях нерегулярно, непостоянны у них и гнездовые участки. Эти черты, характерные вообще для Арктики, в полярных пустынях выражены особенно резко.

Из 3700 видов класса насекомых всей Арктики в полярных пустынях, по нашим оценкам, обитают менее 200, из 400 видов класса ногохвосток, или коллембол, — 50. Паукообразные представлены примерно 110 видами (в Арктике их на порядок больше), из них лишь около десятка — пауки, остальные — клещи. Таким образом, вся фауна наземных членистоногих полярных пустынь, вероятно, включает не более 400 видов. Ее уникальность — в сравнимом видовом богатстве наиболее древних групп (паукообразных и ногохвосток, с одной стороны, и насекомых — с другой). Во все остальных биомах суши преобладают насекомые, составляющие половину объема общей мировой фауны. Ядро акарофауны полярных пустынь составляют протистические клещи. Эти мелкие, тонкопокровные, всеядные или питающиеся водорослями животные относятся к самым древним линиям паукообразных: уже в девоне они были представлены формами почти современного вида [12]. Максимальной численности в полярных пустынях достигла еще одна группа девонского возраста — ногохвостки, экскременты которых нередко образуют на поверхности голого грунта четкий «почвенный» горизонт.



Копытный лемминг (фото А.Г.Бубличенко) и его гнездо.

Сосудистых растений в полярных пустынях всего 121 вид (в Арктике — около 2000 видов) — примерно столько же видов во флоре любого ландшафта в подзоне арктических тундр на площади всего 25 км² [13]. Крайне обеднен в полярных пус-



Подушки мха *Dicranoweisia crispula* (слева) и лишайника *Dactylina arctica* на о.Большевик.



Ногохвостки на поверхности грунта (о.Большевик).

тынях набор крупнейших семейств: отсутствуют представители бобовых, зонтичных, эрикоидных; единичными экземплярами встречаются немногие виды важнейших в тундровой зоне осок, пушиц, сложноцветных. Большинство (117 из 121) видов имеет зональное арктическое распространение. Нет бореальных и гипоарктических видов, крайне редки полизональные, такие как пушица узколистная. Но нет и многих арктических и арктоальпийских видов, обычных в северной полосе тундр. Эта своего рода арктическая «стерильность» отличает полярные пустыни от зоны тундр, флора которой на всем широтном протяжении, начиная от границы леса, неоднородна. При движении от полярных пустынь на юг сначала добавляются арктические

и арктоальпийские виды, затем, в середине тундровой зоны, — полизональные, гипоарктические и арктобореальные, а на самом юге — и бореальные. В таком контексте тундровая зона по составу сосудистых растений представляет собой экотон между полярными пустынями и лесотундрой.

Сообщества тундр и полярных пустынь различаются и по составу доминантов. В тундрах наряду со мхами преобладают осоки и кустарнички, в полярных пустынях — злаки, ожики и виды разнотравья (камнеломки, крестоцветные, гвоздичные, лютики и особенно мак). Несмотря на скудность и разреженность покрова полярных пустынь, относительное обилие разнотравья делает эти суровые земли более красочными в сравнении с монотонным буро-зеленым растительным покровом тундр, который лишь в середине лета ненадолго оживляют белые цветы куропаточей травы (дриады).

В полярных пустынях уже найдено 355 видов бриофитов (в Арктике 850 видов), в том числе 272 — листостебельных мхов и 83 — печеночников, а также 336 видов лишайников (в Арктике — около 2000 видов) и 100 — живущих на них грибов. С учетом экспертных оценок в этой зоне, возможно, обитает до 1100 видов этих групп. Преобладают виды, широко распространенные не только в Арктике, но и за ее пределами. Полярные пустыни — единственная природная зона, где сосудистые, самая продвинутая и таксономически богатая группа растений, уступают бриофитам и лишайникам: в этой зоне представлено лишь 0.05% видов сосудистых растений мировой флоры, а бриофитов — 1.4% и лишайников — 1.7%.

В полярных пустынях весьма отчетливо проявляется и так называемая экологическая целостность таксонов [14]. Проще всего это явление можно объяснить на примере сосудистых растений: при существенных различиях видового богатства спектр ведущих семейств неизменен независимо от площади: будь то крупный архипелаг или не-



Мак *Papaver polare* (слева) и незабудочник *Eritrichium villosum* на о.Большевик.



Камнеломка *Saxifraga cespitosa* (слева) и лишайник *Thamnia vermicularis* на о.Большевик.

большой остров (тысячи или сотни квадратных километров соответственно), ландшафтный профиль (сотни гектар) или пробная площадка геоботанического описания (25 м²). Однако в составе флоры каждой провинции есть свои особенности: только 48 видов (40%) сосудистых растений — общие для всех трех и примерно столько же — очень редкие. При практически одинаковом (89 и 88) числе видов в Сибирской и Канадской провинциях около четверти (20 и 21) найдены в какой-то одной. Только полярный мак, настоящий символ полярных пустынь, повсеместен.

Пока неясно, какие виды можно с уверенностью относить к категории наиболее характерных обитателей именно полярно-пустынных ландшафтов — гиперарктам [8]. К ним можно причислить злаки *Phippisia algida* и *Poa abbreviata*, мак *Papaver polare*, ясколку *Cerastium regelii*, звездчатку *Stellaria edwardsii*, а среди наземных животных — ногохвостку *Vertagopus brevicaudus* и четыре вида клещей рода *Arctoseius*, чьи экологический и ценотический оптимумы несомненно находятся в полярных пустынях.

Видовая структура сообществ

При кажущейся простоте полярно-пустынных сообществ в них проявляются многие законы синэкологической организации, т.е. пространственной и видовой структуры биоценозов [15]. Один из них именуют правилом А.Тинемана, основным биоценологическим законом (В.Н.Беклемишев) или принципом компенсации (Ю.И.Чернов): при снижении видового разнообразия плотность населения отдельных видов повышается, в результате чего суммарная численность и биомасса сохраняются на высоком уровне. Этому закону в полярных пустынях следуют растения, мелкие почвенные беспозвоночные, населяющие примитивные почвы, поверхность оголенных грунтов, мо-

хово-лишайниковые ковры, водорослевые и лишайниковые корки. Так, в границах небольшого ландшафтного выдела обычно отмечают 10—36 видов ногохвосток, но суммарная плотность их населения очень высока и колеблется в пределах 1000—5000 экз./дм² при максимальных величинах до 15000 экз./дм². Для сравнения: в арктических тундрах при числе видов этой группы около 50 их суммарная плотность ниже — примерно 500—2700 экз./дм², а в типичных тундрах — 100—124 вида и 200—400 экз./дм², соответственно.

При общем обеднении флоры полярных пустынь видовое богатство растительных сообществ весьма велико. Так, на пробных площадках 25 м² в разных сообществах на водоразделах о.Большевик зарегистрировано от 50 до 100 видов (10—25 — сосудистых растений, 25—40 — мохообразных и 20—50 — лишайников). Это несколько меньше, чем в тундрах, и значительно больше, чем в бореальных лесах. Безусловно, высокое видовое разнообразие создается преимущественно бриофитами и лишайниками (на о.Большевик на площадках 1 дм² зарегистрировано 16 видов мхов, на 9 дм² — 23, на 25 м² — 25). Однако эти группы — обычный компонент многих лесных и болотных сообществ таежной зоны, но столь высокая видовая плотность там для них неизвестна. К тому же число видов цветковых в зональных сообществах полярных пустынь не меньше, чем в нижних ярусах лесных ценозов.

Еще один феномен полярных пустынь — доминирование одних и тех же видов в широком диапазоне сообществ (политопность и мультидоминантность). Таких видов немного. На приморской равнине о.Большевик из 46 видов сосудистых растений повсеместны лишь 10. Но именно они определяют облик покрова, и возникает ощущение эффекта «перетасовки»: различные по внешнему облику сообщества формируются из одного и того же набора видов в разных соотношениях [16]. Печеночник *Gymnomitrium coralloides* растет

в любых условиях — от относительно сухих мало-снежных до сырых и холодных мест с долгим лежанием снега. Почти во всех биотопах полярных пустынь в изобилии встречаются мох *Aulacomnium turgidum* и полярный мак, а такое количество плотных красочных куртин камнеломок — *Saxifraga cespitosa* с белыми цветами и *S. oppositifolia* с малиновыми — не встретишь нигде южнее. Крошечный лютик *Ranunculus sabinei* с трудом можно найти даже на самом севере тундровой зоны, а на о.Большевик в поле зрения попадает до сотни экземпляров. Повсюду в полярных пустынях видны следы деятельности лемминга.

Мультидоминантность нивелирует различия зональных и интразональных сообществ, в результате чего растительный покров, например, на водораздельных увалах и в местах длительного лежания снега сходен по составу, а на подгорных шлейфах формируются своеобразные гигрофитные сообщества, которые можно было бы отнести к болотам. Между тем на каменистых шлейфах не образуется торфянистый слой, и большинство видов — те же, что и в зональных сообществах на водоразделах. Не формируются в полярных пустынях и обычные для тундр разнотравные луга. Лишь добавка азота (и тем самым эвтрофирование субстрата) может способствовать интенсивному росту немногих видов разнотравья, злаков, ожик — это происходит там, где живут лемминги и хищные птицы.

Одно из проявлений мультидоминантности в полярных пустынях — повсеместное (в том числе в относительно «сухих» плакорных биотопах) обитание видов, которые в других зонах относят к категории гигрофилов. Другой пример — в тундровой зоне в местах с долгим лежанием снега формируются нивальные комплексы со специфичным набором видов, а в полярных пустынях эти виды — постоянные обитатели в различных сообществах.

Таким образом, в зоне полярных пустынь проявляются разные формы компенсационных механизмов, способствующих формированию достаточно широкого спектра ценотических структур при очевидном снижении видового разнообразия. Исследования этих относительно простых сообществ очень важны для развития концептуальной основы синэкологии.

Полярные пустыни и древние формы жизни

Издавна биологи используют современные группы организмов в качестве моделей их предковых форм. Это вполне применимо и к сообществам. Распространено мнение, что древнейшие представители жизни по мере эволюции вытесняются в неблагоприятные, экстремальные условия. «На этом основывается реконструкция жизни прошлого с помощью реликтовых сообществ — обитателей необычных современных ландшафтов, которые

могут быть сопоставлены с фациями прошлого», — пишет Г.А.Заварзин в отношении бактерий [17].

Моделью развития первичных ценотических и экосистемных комплексов суши могут служить и различные компоненты полярных пустынь, причем по многим признакам. Среди них — обилие малозаселенных субстратов, избыток свободных ресурсов при ослабленной конкуренции и недостаточности ценотической регуляции, относительная простота и однообразие пространственной организации сообществ. Если в тундровой зоне можно хотя бы условно говорить о стабильном существовании зрелых сообществ, то в полярных пустынях состояние покрова подходит под определение перманентно-пионерного. По облику эти сообщества — пионерные, а по сути — хронически пионерные, остающиеся на начальных стадиях сукцессионного процесса неопределенно долго.

Сукцессии — своего рода аналог онтогенеза. В полярных пустынях развитие сообществ обрывается на ранних стадиях, формирующихся относительно примитивными формами организмов. При удлинении сукцессий возникают условия, допускающие существование организмов продвинутых таксонов с более жесткими требованиями к среде. Преобладание в таксономическом составе биоты и большая ценотическая роль в сообществах относительно примитивных групп организмов позволяют видеть в органическом мире высоких широт некоторые черты древних первичных сообществ. «Сообщество полярной пустыни по существу представляет собой пионерную стадию сукцессии и одновременно отражает в своей структуре ранний этап развития жизни на Земле (своего рода аналогия биогенетического закона)» [18].

Полярные пустыни — единственная на Земле зона, где сосудистые растения не имеют успеха в конкуренции со споровыми. Именно эти представители нижних филогенетических уровней способны образовывать такие разнообразные формы ценотической организации, как колонии, протяженные ковры, корки и т.д., на которые обращали внимание еще в VIII в. П.-С.Паллас для таких форм использовал название «кожа», а известный российский микробиолог Б.Л.Исаченко — «войлок» (для сплетений нитчатых водорослей). При описании растительности полярных пустынь используют скорее образные характеристики, нежели термины («коврики», «щетки», «корочки», «пенки», «латки», «подушки»), которые можно объединить под общим понятием «маты». В литературе высказано много суждений о том, что подобные формы ценозов явно имитируют древний тип морфофункциональной структуры, сыгравший огромную роль в эволюции наземных биоценозов и разных экологических групп организмов. Именно формирование и преобразование таких структур были важнейшими факторами эволюции и ценотической экспансии фитофагов. Подобные

первичные сообщества создавали условия, подходящие для жизни других наземных организмов. Переживать зимний период, который в полярных пустынях в четыре-пять раз длиннее вегетационного, споровым организмам позволяют интенсивное ветвление, активное возобновление как вегетативным, так и половым путем, формирование подушек и матов, пластичность физиологических процессов, а также способность к длительному анабиозу. У большинства видов споровых огромные полизональные ареалы, а многие из них имеют не только циркумполярное, но и биполярное распространение. О них можно сказать, что они, скорее, — не сильные конкуренты, а толерантные эксплеренты (от лат. *expleo* — заполняю), которые могут не просто выживать в экстремальных условиях, но и занимать все возможные ниши.

Способность к почти полной потере воды, позволяющая выносить как низкие, так и высокие температуры, свойственна и беспозвоночным животным — нематодам, коловраткам, тихоходкам, клещам, коллемболам. Именно они вместе со споровыми растениями, цианобактериями и микромицетами заселяют даже нунатаки — одиночные скалы, поднимающиеся над поверхностью ледника.

* * *

Полярные пустыни выделены в самостоятельную зону не только и не столько по признаку «пустоты» или «простоты». Их биоте присущи особые черты организации. В суровой и враждебной среде полярных пустынь более полезны для жизни толерантность и пластичность, а не специализация и конкурентоспособность, характерные для биомов иных климатических поясов. Основная стратегия организмов — занятие любых свободных ниш и выживание в любых условиях, а не выработка специальных (морфологических, физиологических, экологических) адаптаций.

Очевидно, что в основе прогрессивной эволюции — усложнение организации сообществ и экосистем. Так и происходит в низких широтах, где в условиях наибольшей интенсивности и разнообразия биоценологических отношений максимально процветают самые богатые видами таксоны верхнего филогенетического уровня. В тепловом климатическом пессимуме они уступают место более примитивным, но способным преодолевать экстремальные условия группам. ■

Литература

1. Passarge S. Die Grundlagen der Landschaftskunde. Hamburg, 1920.
2. Александрова В.Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983.
3. Короткевич Е.С. Полярные пустыни. Л., 1972.
4. Tedrow J.C.F. Soils of the polar landscapes. New Brunswick; New Jersey, 1977.
5. CAVM Team. Circumpolar Arctic Vegetation Map, Conservation of Arctic Flora and Fauna. Map №1. Anchorage, 2003.
6. Washburn A. Classification of patterned ground and review of suggested origins // Geol. Sci. Amer. 1956. V.67. P.823—866.
7. Чернов Ю.И. Биота Арктики: таксономическое разнообразие // Зоол. журн. 2002. Т.81. №12. С.1411—1431.
8. Чернов Ю.И. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоол. журн. 1988. Т.66. №7. С.1032—1044.
9. Алексеев С.С., Макарова О.Л., Смирнова Э.М. Озерный голец *Salvelinus alpinus complex* с острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Вопр. ихтиологии. 2003. Т.43. №6. С.842—846.
10. Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты // Успехи соврем. биол. 2002. Т.122. №1. С.26—45.
11. Чернов Ю.И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т.84. №10. С.1221—1238.
12. Макарова О.Л. Акароценозы (Acariformes, Parasitiformes) полярных пустынь. Сообщ. 1 // Зоол. журн. 2002. Т.81. №2. С.165—181. Сообщ. 2. // Зоол. журн. 2002. Т.81. №10. С.1222—1238.
13. Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998.
14. Чернов Ю.И. Экологическая целостность надвидовых таксонов и биота Арктики // Зоол. журн. 2008. Т.87. №10. С.1155—1167.
15. Chernov Yu.I., Matveyeva N.V. Arctic ecosystems in Russia // Ecosystems of the World. V.3. 1997. P.361—507.
16. Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С.166—200.
17. Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. М., 2003. С.307.
18. Чернов Ю.И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филоценогенез. М., 1984. С.154—174.