

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

*Серия
Метаболизм, 200.*

УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

МОСКВА

УДК 581.9+591.9

ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ АРКТИЧЕСКОЙ БИОТЫ

© 2002 г. Ю. И. Чернов¹, Н. В. Матвеева²¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

Проанализированы схемы типологии ландшафтно-зонального распределения видов, смысл понятия "арктический вид", характер его выраженности в различных группах органического мира, в том числе в зависимости от филогенетического уровня, эволюционной продвинутости таксонов. Рассмотрены пути и механизмы заселения арктических ландшафтов южными формами. Значительное внимание уделено категории "гипоарктический вид" как части "арктического вида" в широком смысле. Отмечены некоторые спорные экологические, биогеографические и таксономические нюансы, связанные с ландшафтно-зональным распределением и широтными трендами биоразнообразия. Характеризуются составные части "арктического вида": гипераркты, обитающие в основном в полярных пустынях; эваркты (экологический оптимум в подзоне арктических тундр и в северной полосе типичных); гемиаркты (широкое распределение в системе подзон с оптимумом в средней подзоне); гипоаркты, наиболее характерные для южных тундр и лесотундры. Подчеркнуты принципиальные отличия категорий ландшафтно-зонального распределения видов от ареалогических.

ВВЕДЕНИЕ

Анализ территориального размещения видов включает по крайней мере 2 аспекта. Первый – распространение, площадь и границы ареала, т.е. то, что является сферой интересов биогеографии. Второй – что видят экологи в хорологии: количественное распределение вида в пределах его ареала в зависимости от условий среды как результат реализации биологических особенностей и адаптивных возможностей. Необходимость и важность разграничения этих двух аспектов хорологии еще в прошлом веке отмечал Мензбир [41]: "... важная ошибка – смешение терминов *распространение* и *распределение*. О *распространении* можно говорить только до тех пор, пока рассматривается область каждого вида, рода или семейства отдельно; раз речь заходит о сравнении областей, занятых разными видами, родами или семействами, или о размещении видов, родов и т.д. в одной географической области, можно употреблять только один термин – *распределение*, равнозначный с размещением" (с. 7).

Для типологии видовых ареалов важны преимущественно границы распространения без учета количественных показателей. Для эколого-хорологического аспекта наиболее существенен характер распределения (плотность, численность, встречаемость, постоянность, верность и др.) в пределах ареала, что имеет отношение не только и не столько к биогеографии, сколько к экологии. Первый аспект кажется довольно ясным и понятным и относительно легко оцениваемым (что выразилось, например, в создании множест-

ва точечных карт ареалов и типологий последних), но в отношении второго сложности выбора критериев очевидны.

Экологический аспект распространения видов всегда был в сфере интересов ботаников и зоологов, работающих в разных природных зонах. В Арктике этому традиционно придавали даже большее значение, поскольку биологи, проводящие исследования на Крайнем Севере, всегда имели дело с резкими широтными трендами биологического разнообразия, стремительно снижающегося к северу. Это обусловлено прежде всего характером климатических условий. От тропиков к полюсам соотношение биотических и абиотических факторов в формировании живого покрова существенно меняется в сторону преобладания последних. В Заполярье ведущим абиотическим фактором, обуславливающим распределение видов и организацию экосистем, становится количество летнего тепла [59, 61, 62, 65, 89]. Между тем в высоких широтах при общем дефиците тепла усиливается "цена" любой прибавки температуры.

О резкости климатических, в частности летних температурных градиентов в высоких широтах и зависимости от этого различных параметров биоты высказывались многие исследователи Арктики [37, 56, 58, 61, 62, 64, 89, 102, 106–108 и др.]. Нагляднее всего это демонстрирует сравнение значений средней температуры воздуха самого теплого месяца как наиболее доступного и в то же время хорошо скоррелированного [102] с другими климатическими параметрами показателя. Примером может служить Европейская часть

России с ее четко выраженной природной зональностью [18, 19]. На территории Большеземельской тундры среднеиюльская температура увеличивается с 6 до 12°C на протяжении 300 км. Примерно на такой же порядок (с 13 до 20°C) изменяется июльская температура на расстоянии 2000 км на всей Русской равнине от Полярного круга до 50-й параллели, где представлены 4 природные зоны [59]. На Таймыре, где полнота и протяженность арктического биома наибольшие, разница температуры июля на протяжении 700 км в пределах тундровой зоны составляет 10°C (от 2 до 12°C), а на вдвое большей территории Средней Сибири, где сменяется несколько зон, — всего 6°C [37]. Разительный пример резкости температурного градиента на широтном профиле — в низовьях р. Колымы, где смена растительности от северной тайги до арктических тундр при перепаде среднеиюльской температуры в 9° (от 12 до 3°C) происходит на расстоянии всего 100 км [32].

Именно у биологов, работающих на Севере, постоянно возникала потребность в классификации организмов в зависимости от их распределения на широтном ландшафтно-климатическом градиенте. Этот вопрос неоднократно ставился при анализе флоры и фауны Арктики. Предлагаемые разными авторами системы категорий иногда дополняли, но нередко и перекрывали друг друга. Толмачев [49] одним из первых предложил классификацию растений по их ландшафтно-зональному распределению. На заре развития типологии флор и зонального деления северных территорий он писал об арктической флоре: «представление о последней как совокупности видов определенного характера основано прежде всего на глубоком отличии ее от флор тех областей, с которыми непосредственно граничит Арктика, т.е. от флор лесной полосы умеренного пояса северного полушария» (с. 21). Интерпретируя высказанную почти 70 лет назад мысль Толмачева, можно задать вопрос: каковы критерии определения арктической биоты?

Состав арктической биоты крайне неоднороден. Ее широтно-зональная дифференциация (в частности, отношение разнообразия хорологических категорий к общему видовому богатству) более высока, чем в других природных поясах. Если принимать во внимание только распространение видов, без учета их обилия, приуроченности к элементам ландшафта и характерности различным широтным полосам, то состав арктической биоты можно представить в виде схемы, в основу которой положена типология «географических групп растений, слагающих арктическую флору» Толмачева [49]. В нее включено большинство используемых современными флористами категорий.

1. Виды, встречающиеся на равнинных территориях преимущественно в пределах Арктики: арктические в широком смысле, в том числе — собственно арктические (встречаются только или преимущественно в Арктике), арктоальпийские (в Арктике и альпийском поясе южных гор), метаарктические (в Арктике и в нивальном, гольцовом, поясе прилегающих гор), арктомонтанные (в Арктике и в любом поясе южных гор).

2. Виды, широко распространенные в Арктике и на равнинных территориях за ее пределами: гипоарктические (в южной половине тундровой зоны и в тайге, преимущественно северной), в том числе — собственно гипоарктические (в равнинных условиях на смежной территории), гипоарктомонтанные (в южной половине тундровой зоны и в горнолесном поясе гор, прилегающих к Арктике); бizonальные (арктобореальные и аркто-тепные); полизональные и космополиты.

3. Виды, заходящие в южную часть тундровой зоны: бореальные; полизональные.

Категории арктических, гипоарктических, бizonальных и часть полизональных видов могут рассматриваться как полноценный элемент арктической биоты. Бореальные и полизональные виды, лишь заходящие в пределы тундровой зоны вблизи границы леса, также обычно включают в биоту Арктики наравне с другими категориями. Тем самым заметно обогащается ее состав, но снижается специфичность. Между тем в силу явлений интразональности, экстразональности, сменности стадий, правила предварения, адаптивной пластичности видов, синантропизма и т.д., в принципе, любой широко распространенный в северной части лесной полосы вид может в той или иной мере проникать в пределы тундровой зоны или арктических акваторий [57, 63, 68].

В чисто ареалогическом аспекте (принимая во внимание только факт присутствия вида на той или иной территории) строгое следование этой схеме не позволит дифференцировать биоту Арктики на предложенные группы. За исключением собственно арктических видов, строго приуроченных к ее северной части, большинство попадет в группу арктобореальных и полизональных. Ведь далеко за пределами основного ареала возможно единичное нахождение вида и/или проникновение в другую зону по каким-то местообитаниям, в частности в силу перемещенных выше явлений и вообще принципа сглаживания среды [57]. Поэтому даже при классификации ареалов в большинстве случаев приходится говорить о преимущественном или основном ареале, «центре тяжести» [75], имея в виду не только присутствие, но встречаемость и обилие вида.

При одинаковой картине распространения реальное распределение часто весьма различно. Вид может быть характерным для всей террито-

рии зоны или встречаться в какой-то одной ее части с единичными находками в других. Виды с одинаковым распространением могут различаться по обилию, характеру освоения биотопов и другим характеристикам распределения. Для многих групп организмов (например, для споровых растений, грибов и мелких почвенных животных) только эти признаки и позволяют говорить о большей или меньшей приуроченности к тем или иным зонам/подзонам. Это относится даже к той группе видов, которую считают арктическими в узком смысле. Поэтому было много попыток разделить собственно арктические виды на группы с учетом распределения в пределах Арктики.

УСЛОВНОСТЬ КАТЕГОРИИ “АРКТИЧЕСКИЙ ВИД”

Широко используемые понятия “арктический”, “бореальный” и др. вид в широком смысле — не ареалогические категории. Они объединяют виды скорее по экологической приуроченности к типу условий, а не к определенной территории. Так, в категорию “арктический вид” в широком смысле включают виды, в равнинных условиях встречающиеся преимущественно к северу от границы леса. Но многие виды животных и растений, которые принято считать арктическими, в отдельных секторах выходят за пределы высокоширотных ландшафтов и проникают далеко на юг по высокогорьям, морскому побережью и различным интразональным элементам ландшафта. Достаточно посмотреть длинный перечень районов распространения сосудистых растений, названных арктическими, в рубрике “Вне Арктики” в “Арктической флоре СССР”.

Собственно арктические виды составляют далеко не большую долю арктической биоты. Так, во флоре сосудистых растений Российской Арктики из 1428 видов строго арктический ареал имеют только 212 (15%) видов и еще 112 (7%) — преимущественно арктический. Таким образом, доля арктических видов (в узком смысле) сосудистых — менее 25% флоры [по: 105]. Еще 106 видов имеют арктоальпийский ареал и 151 — метаарктический, что в сумме дает около 17% флоры, и, следовательно, даже в самом широком смысле арктические виды составляют только 40%. В южной половине тундровой зоны абсолютное число арктических видов не намного меньше, чем в северной, но относительная их доля заметно ниже, вследствие большого числа заходящих с юга бореальных и полизональных элементов.

Близкие цифры дают и многие группы животных. В авифауне Арктики арктические виды составляют около 30% [63]. Еще меньше их (около 20%) в фауне насекомых и других членистоногих, например в арахнофауне [25]. Сходные отноше-

ния сохраняются и на более низком таксономическом уровне. Так, в комплексах семейств дневных бабочек арктические виды по нашим предварительным подсчетам составляют 22%. Из 40 видов жуков семейства листоедов (*Chrysomelidae*) только девять могут быть отнесены к арктическому комплексу в самом широком смысле и лишь 4 бесспорно являются арктическими [67]. В семействе жужелиц, одном из самых процветающих в тундровой зоне семейств насекомых, арктических видов около 25% [69]. Андрияшев и Чернова [6] для морей Арктики в широком смысле приводят 416 видов рыб. Это число необходимо сократить за счет явно не морских и случайных в высоких широтах видов до 350 (видимо, предельный максимум арктической морской ихтиофауны). Из них к категории “арктический” авторы относят 56 видов и еще 15 видов к “арктическо-бореальным”, “бореально-арктическим” и “преимущественно арктическим”. Таким образом, лишь 71 вид, т.е. 20%, составляют комплекс арктических видов в самом широком смысле.

Вследствие неоднозначности трактовки содержания категории арктических видов определение их количества в разных группах организмов представляет весьма непростую, подчас пока неразрешимую задачу. В особенности это относится к таким важнейшим компонентам арктической биоты, как мохообразные, лишайники, водоросли, простейшие и т.д. Вообще широтно-зональная дифференциация видов очень сильно зависит как от размеров организмов, так и среды обитания. В группах наземных организмов процент истинных арктических видов выше, и их разделение на названные варианты более отчетливо, чем среди почвенных, водных, а тем более, микроскопических обитателей этих сред. У последних выраженность категории арктического вида и его вариаций наименее отчетлива. Тем не менее, практически во всех группах организмов можно выделить хорологические группы с весьма жесткой локализацией в арктическом ландшафте или в его отдельной широтной полосе. Так, даже среди почвенных дрожжевых грибов имеется весьма характерный тундровый вид *Cryptococcus gilvenscens* [55].

К сожалению, в недавно опубликованных сводных списках мхов, печеночников и лишайников Российской Арктики [11, 31, 84] не приведены сведения об их широтном распределении. Для печеночников этот недостаток восполнен в работе Константиновой [30], которая к арктическому отнесла 44 вида, что составляет примерно 16% флоры. При этом оговаривается, что часть этих видов встречается как в горах восточной Сибири, граничащих с Арктикой, так и в большом отрыве от основного ареала в южных горах, например в Шотландии и Китае. Большинство видов описано недавно, и их распространение и таксономия изучены недостаточно, почти все они малочисленны

и редки. Еще 66 видов (около 24%) отнесены к категории арктомонтанных (без выделения арктоальпийских). В сумме эти 2 группы видов с преимущественным арктическим распространением дают 40%, как в классах сосудистых растений. Такая же картина и в региональных флорах, например, во флоре печеночников Таймыра: 13% арктических и 27% "арктоальпийских" [26].

Для мхов и лишайников предварительные подсчеты можно сделать лишь на основе данных по конкретным и региональным флорам. Из 530 видов листостебельных мхов в пределах Российской Арктики к арктическому элементу (таксонам с *преимущественным* распространением в Арктике) отнесено около 70 видов [см.: 9, 10, 12], что составляет примерно 13% флоры. Как и для печеночников выделяется группа арктомонтанных видов. В самой изученной к настоящему времени бриофлоре Чукотки 91 вид (около 20%) распространен в Арктике и в горах более южных широт [9]. Их доля в пределах тундровой зоны Чукотки даже выше, поскольку в цитированной работе приведенное общее число видов (448) относится к территории, включающей кроме тундр стланики и северную тайгу. Четких критериев для отнесения видов к этой группе нет. Примерно половина из них (43 вида) наиболее характерна именно для Арктики. Около 20% имеют большие ареалы, выходящие за пределы Голарктики, а для 10% характерно биполярное распространение. Пока нет данных о количестве таких видов в Арктике. Поэтому можно только предположить, что в сумме две рассматриваемые группы дают около 40%.

Еще меньше сведений, даже на региональном уровне, о доле арктических видов среди лишайников. Так, во флоре напочвенных лишайников Таймыра собственно арктических – около 14% [37]. Большая их часть – это малозаметные и довольно редкие накипные формы, отсутствие которых за пределами Арктики может быть и артефактом. Из макролишайников только несколько видов можно отнести к этой категории. При этом они довольно редки и не входят в число наиболее активных в растительном покрове. Больше всего видов (около 50%) относится к категориям арктоальпийских и арктомонтанных, которые встречаются в южных горах не только выше границы леса, но в подходящих биотопах в любом поясе.

Выделение арктических видов среди споровых только на основе общего ареала (без учета синэкологических параметров) практически невозможно. Так, Константинова [30] подчеркивает, что при отнесении к тому или иному типу ареала учитывались не только крайние границы распространения, но также обилие вида, тяготение к экотопу и представления о возможных центрах происхождения. Тому же принципу следуют и бриологи [9, 10]. Иными словами, 3 разных аспек-

та (распространение, распределение и происхождение) используются в одной системе, что усиливает субъективность отнесения вида к той или иной группе. Очевидно, что в классах цветковых растений арктические виды и их широтные варианты выявляются гораздо отчетливее, чем среди мохообразных и лишайников.

Логично предположить, что количество типичных арктических видов зависит от филогенетического уровня, эволюционной продвинутости таксонов. Предварительные подсчеты показывают, что их доля минимальна, например, в таких группах, как лишайники, мохообразные и коллемболы, которые, в свою очередь, демонстрируют максимальные показатели представленности (процента от общего видового богатства в мировой фауне или флоре) в биоте Арктики (этому вопросу будет посвящена наша специальная статья).

Можно полагать, что это следствие больших исходных адаптивно-экспансионных возможностей таких групп по отношению к арктической среде, что и обуславливает их очень широкие видовые ареалы. Освоение арктической среды прогрессивными, высоко организованными формами требует более существенных адаптивных перестроек, связанных с видообразованием и переходом на уровень макроэволюционных канализованных процессов. Так, именно в классе млекопитающих относительно больше всего арктических видов, выделяемых в монотипические роды [см.: 63]. Иными словами, можно считать, что в группах относительно невысокого эволюционного уровня выраженность категории "арктический вид" менее определена. Эту гипотезу трудно проверить, так как данная категория в анализах, преследующих различные цели, специалистами по разным таксонам трактуется весьма неоднозначно.

Особую группу составляют виды, нахождение которых за пределами Арктики возможно в любой природной зоне в горных ландшафтах благодаря проявлению высотной поясности. В зависимости от их распределения в горах применяются различные термины.

Весьма неоднозначно трактуется одно из кардинальных понятий классической биогеографии – "арктоальпийский вид". Оно объединяет виды, обитающие за пределами Арктики в альпийском поясе гор. В большинстве случаев их ареал дизъюнктивен. Но ареал некоторых видов, которых считают арктоальпийскими, тянется от границ Арктики далеко на юг, как, например, в центральной и восточной Сибири. Примером может служить ареал тундряной куропатки (*Lagopus mutus*). Специальный термин "метаарктический вид" был предложен для случаев, когда вид за пределами Арктики встречается лишь в прилегающих к ней горных системах [76]. Дальнейшая работа показала, что многие растения, характерные для

Арктики, можно найти в прилегающих к ней горах не только в гольцовом поясе. Например, при сравнительном анализе флоры Таймыра [37, 38] и плато Путорана [52] установлено, что не только метаарктические, но и практически все собственно арктические виды можно встретить в лесном поясе плато. По этому признаку метаарктические виды ближе к сборной группе арктомонтанных (арктогорных). Это виды, которые за пределами Арктики, как и арктоальпийские, встречаются только в горных ландшафтах, но в отличие от последних – в любом поясе. Обсуждаемые термины одними исследователями используются как равнозначные, другими – как соподчиненные. В последнем случае понятие “арктомонтанный” вид более широкое и включает арктоальпийские виды в узком смысле. В последнее время специалисты по спорным [9, 30] отказываются от термина “арктоальпийский” в пользу “арктомонтанный”, что, однако, едва ли оправдано.

Доля арктомонтанных и арктоальпийских видов (в понимании отечественных ботанков) в региональных флорах близка или даже выше таковой собственно и преимущественно арктических, с которыми они сходны по распространению в равнинных ландшафтах Арктики. Зоологи трактуют категорию арктоальпийского вида в гораздо более узком смысле.

Для случаев проникновения арктических видов далеко на юг по побережьям в океанических районах или по каким-то интразональным (обычно гидроморфным) биотопам особого ареалогического термина нет. Приходится прибегать к комбинациям со словами “почти” или “преимущественно”.

Сложность отнесения вида к широтной категории хорошо демонстрирует распространение кустарничковой ивы *Salix polaris* – одного из самых характерных видов тундровой зоны. В “Арктической флоре СССР” [7, с. 48–52] о нем написано следующее: “...преимущественно... арктический вид, единственный среди кустарничков постоянный компонент высокоарктических флор Евразии. Не менее обычен в субарктических высокогорьях Восточной Сибири. В южные высокогорья Сибири... проникла ...в континентальных районах Прибайкалья”. Но в параграфе “Распространение вне Арктики” указаны еще горы Скандинавии, северного Урала и Камчатки, а также острова Медный и Парамушир. По общему ареалу этот вид пришлось бы назвать арктоальпийским, а с учетом его тяготения к северным горам – метаарктическим. По нашему мнению, *Salix polaris* – безусловно, арктический вид. В подобных рассуждениях важны не только предельные границы распространения (присутствия) вида, но и такие критерии как частота встречаемости, константность, обилие, экологическая амплитуда и приурочен-

ность к зональным и интразональным условиям. И потому вполне справедлива, на наш взгляд, характеристика в том же издании другого кустарничка – *Cassiope tetragona*: арктоальпийский (преимущественно арктический) вид!

В мире птиц характерный пример – чернозобик (*Calidris alpina*), гнездовой ареал которого на большей части Евразии четко следует границам тундровой зоны, а в атлантическом и тихоокеанском секторах простирается далеко на юг за пределы Арктики, в частности он гнездится на побережье Охотского моря. Другой вид этого рода – морской песочник (*Calidris maritima*) обитает в основном в наиболее суровых ландшафтах северной полосы подзоны арктических тундр и в полярных пустынях, но в то же время обычен на Кольском полуострове.

Много примеров такого распространения среди морских форм. Так, морской заяц, или лахтак (*Erignathus barbatus*), безусловно, один из характернейших обитателей арктических морей вплоть до полюса, однако в Тихоокеанском секторе встречается далеко на юге до Татарского пролива. В то же время именно среди водных животных есть примеры жесткой приуроченности к высоким широтам. Например, нарвал (*Monodon monoceros*) практически не заходит в южную часть акватории Ледовитого океана [21]. Один из типичных гиперарктов (см. далее), т.е. видов, приуроченных к самой высокоширотной полосе Арктики – сайка, или арктическая тресочка, *Coregonus saida* [6].

Сложный случай, связанный с историческими процессами и микроэволюционными перестройками – ареал северного оленя (*Rangifer tarandus*), которого принято относить к типичным обитателям тундры. Однако есть основания считать его исходно лесным животным, а тундровые популяции – явно вторичными. В площади общего восстановленного ареала этого вида тундровая территория занимает не большую часть. Кроме того, большинство популяций северного оленя пребывает в тундровой зоне лишь в летнее время. Вместе с тем, в нескольких арктических районах олени живут оседло, например на Новосибирских островах, на северном побережье Таймыра и даже на Северной Земле. Еще один пример – узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*) – исходно степной вид с обширным рецентным ареалом, в тундровой части которого выделяется несколько подвидов. Сходный ареал у хищного прибрежного клопа (*Chiloxanthus pilosus*), который также обитает как в тундровой зоне, так и в азиатских степях.

Узкочерепная полевка и северный олень – это примеры формирования арктических популяций с явным включением эволюционных процессов, в том числе подвидовой дифференциации.

По отношению к видам, характерным для арктических территорий или акваторий, иногда используется понятие “эндемик” (тундровой зоны, Арктики, Полярного бассейна), что не совсем корректно. Ведь, строго говоря, Арктика, а тем более, тундровая зона – не регионально-индивидуальные, а ландшафтно-типологические категории. С одной стороны, ареалы большинства арктических видов не охватывают все широтно-ландшафтные полосы (зоны/подзоны) Арктики, с другой, – в своем долготном простираии они не всегда сплошные, в том числе и в силу того, что в разных секторах суша обрезана океаном на разных широтах, и отдельные изолированные участки ареала нередко разделены огромными пространствами. Поэтому, по отношению к видам, ареалы которых не выходят за пределы тундровой зоны или полярных акваторий, следует использовать произвольное понятие “зональный эндемизм”, по смыслу больше соответствующий таким понятиям, как лесной вид, тундровый вид и т.д., чем категории эндемизма в классическом смысле.

Содержательная составляющая понятия “арктический вид” – это преимущественное распространение и оптимум распределения к северу от границы леса в равнинных условиях. Несмотря на некоторую “условность” данной категории, связанную с тем, что относимые к ней виды встречаются и за пределами Арктики, она, несомненно, полезна для целей широтной дифференциации биоты.

ЗАСЕЛЕНИЕ АРКТИЧЕСКИХ ЛАНДШАФТОВ ЮЖНЫМИ ФОРМАМИ

Как уже сказано выше, виды, которые можно отнести к арктическим и в узком, и в широком смысле, не занимают доминирующего положения в биоте Арктики. Очень велика в ней доля б о р е а л ь н ы х видов, которые лишь заходят в тундровую зону с юга. Об этой группе видов можно говорить как о примеси, хотя и значительной, к арктической биоте. В составе флоры сосудистых растений Российской Арктики (при расширительном ее понимании с включением лесотундры), которая насчитывает 1428 видов, они составляют не менее 40% [105]. Большинство встречается спорадично и единично, но некоторые довольно обычны не только в интразональных, но и в зональных сообществах особенно вблизи южной границы тундры.

Но отдельные бореальные лесные виды могут успешно обитать на всей территории тундровой зоны или образуют изолированные популяции вплоть до ее северных границ. Многие лесные виды птиц дают классические примеры экстразонального проникновения далеко вглубь южных и даже типичных тундр по кустарниковым сообще-

ствам. Таковы пеночки – весничка (*Phylloscopus trochilus*), таловка (*Ph. borealis*) и теньковка (*Ph. collubita*), дрозды – американский (*Turdus migratorius*), белобровик (*T. iliacus*) и рябинник (*T. pilaris*) [22, 63]. Мощным фактором экспансии бореальных и полизональных видов является синантропизм. На Таймыре юрок (*Fringilla montifringilla*) и упомянутые выше дрозды белобровик и рябинник образуют синантропные популяции даже в окрестностях поселка Диксон в подзоне арктических тундр в 400 км от границы лесных форпостов.

Нередки случаи, когда бореальные виды растений проникают далеко на север вдоль проводящих путей (прежде всего долин крупных рек). Можно привести пример представителя семейства примуловых *Corthusa matthiolii*. Этот вид проникает по обоим берегам Енисейского залива до северной границы подзоны типичных тундр. На западном Таймыре на широте 73° с.ш. он не только не угнетен, но его обилие и жизнеспособность превышают показатели многих арктических видов, а пышные заросли, которые он образует на склонах южной экспозиции, напоминают альпийские луга [27, 40]. Это – пример региональной инвазии в силу чисто экологических механизмов, в данном случае – эффекта сглаживания условий обитания на южных склонах.

Большая часть ареала многих широко распространенных в тундровой зоне видов расположена в бореальной лесной полосе. По поводу флоры сосудистых растений Толмачев писал, что “значение этих видов оказывается настолько большим, что мы не можем говорить о них просто как о некоторой примеси к арктической флоре, но вынуждены рассматривать их как совершенно закономерную составную часть последней. ...мы говорим о них как о бореальном элементе арктической флоры, ...который в некоторой степени нивелирует специфические особенности арктической флоры” (49, с. 21). Их выделяют в особую группу а р к т о б о р е а л ь н ы х (широкобореальных) видов, в которой можно выделить несколько типов ареалов.

Имеются виды, которые в тундровой зоне характерны только для какого-то одного сектора, например, будучи обычными на Европейском Севере, не встречаются в арктической Сибири и на Чукотке. Таковы калужница (*Caltha palustris*) и черника (*Vaccinium myrtillus*). При анализе региональных флор их помещают в разные группы: в Европейском секторе – в группу арктобореальных, в Азиатском – бореальных.

В состав флоры и фауны Арктики входит много видов, связанных с интразональными, особенно гидроморфными элементами (болотами, водоемами, побережьями). В соответствующих биотопах они заселяют тундровую зону на всем долготном протяжении. В качестве примера мож-

но назвать таких птиц, как американский перевозчик (*Actitis macularia*), гаршнеп (*Lymnocryptes minimus*), фифи (*Tringa glareola*), камышевая овсянка (*Emberiza schoeniclus*), а также сосудистые растения: сабельник *Comarum palustre* и пушицу *Eriophorum angustifolium*, которые встречаются вплоть до подзоны арктических тундр. Сердечник *Cardamine pratensis* и селезеночник *Chrysosplenium alternifolium* найдены даже в полярных пустынях. По болотным местообитаниям глубоко в пределы тундровой зоны проникают сфагновые мхи *Sphagnum fimbriatum*, *S. squarrosum*, *S. teres*, *S. warnstorffii*, а *S. contortum* найден в зоне полярных пустынь на о-ве Большевик. Эти примеры подтверждают общее правило меньшей зависимости распределения обитателей околводных и сырых биотопов от зональных границ [57]. Но и мезофильные лук *Allium schoenoprasum* и кровохлебка *Sanguisorba officinalis* участвуют в сложении луговых травостоев даже в северной части подзоны типичных тундр.

В эту категорию входят и некоторые арктобореально-монтанные виды, связанные в бореальном поясе с горами, и заходящие обычно лишь в южную полосу тундровой зоны, например, полярная овсянка (*Emberiza pallasi*), но иногда встречающиеся до ее северной границы. Так, золотой корень (*Rodiola rosea*) на Таймыре обычен на приморских скальных выходах вплоть до подзоны арктических тундр (окрестности поселка Диксон).

Все это – примеры заселения арктических территорий представителями фаун и флор более южных ландшафтов, обусловленного процессами расселения и расширения ареалов. В целом это – бореальные виды, которые достаточно широко освоили тундровые ландшафты. Их распространение бizonально без разрыва в ареале. Таких видов и абсолютно, и относительно не так много (например, во флоре сосудистых растений около 80, или примерно 6%). Но зато некоторые из них распространены в Арктике шире, чем собственно арктические виды. Характерный пример – полизональный вид селезеночник *Chrysosplenium alternifolium*. Сохраняя связь с низкими увлажненными биотопами, он заселяет весь спектр тундровых подзон и отмечен даже в полярных пустынях Северной Земли и Земли Франца-Иосифа. А представитель того же семейства – арктическая камнеломка *Saxifraga platysepala* ограничена высокоширотными ландшафтами подзоны арктических тундр и полярных пустынь. Типичный бореальный *Cardamine pratensis* также заселяет всю зону тундр и доходит до полярных пустынь, а некоторые арктические виды столь характерного для Арктики рода *Draba* явно тяготеют к самым северным ее ландшафтам (*D. subcapitata*, *D. oblongata*).

Полизональные виды (обитающие в нескольких природных зонах) составляют значительную и весьма интересную часть биоты Арктики. Много таких видов среди споровых растений. К ним принадлежат все почвенные водоросли, известные для тундровой зоны [16, 46]. Из листоватых мхов – это многие доминанты зональных тундровых сообществ: *Hylocomium splendens* (этот лесной вид в Арктике представлен var. *alaskanum*), *Limprichtia revolvens*, *Polytrichum strictum*, *Racomitrium lanuginosum* и *Sanionia uncinata*. Большинство из них – космополиты, встречающиеся и в южном полушарии. К последним надо отнести не столь обильные, но очень характерные мхи – пионеры на голом грунте *Funaria hygrometrica*, *Ceratodon purpureus* и *Leptobryum pyriforme*. Самый обильный из печеночников – *Ptilidium ciliare*, входящий в состав доминантов зональных сообществ до арктических тундр и встречающийся в полярных пустынях – также имеет широкий ареал. Из лишайников к этой группе относятся обычные и самые массовые в разных сообществах на протяжении всей зоны тундр виды: *Cetraria islandica*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia uncialis*, *C. coccifera*, *C. pyxidata*, *C. pocillum*, *Peltigera aphthosa* и др. [44].

Среди сосудистых растений Арктики полизональных видов относительно мало (в Российском секторе всего около 40). Большинство относится к растениям водоемов (виды родов *Batrachium*, *Lemna*, *Potamogeton*, *Sparganium*, *Zostera* и др.) или сырых биотопов (виды родов *Triglochin* и *Juncus*), распространение которых ограничено самой южной полосой тундр. Только водная сосенка *Nippuris vulgaris* встречается вплоть до арктических тундр. Ряд видов этой группы лишь заходит в тундровую зону. Полноправными элементами флоры и растительности, но лишь в интразональных сообществах, можно считать только лапчатку *Potentilla arenosa* и крестовник *Senecio integrifolius*.

В животном мире в эту группу входят многие прибрежные насекомые, как, например, мухи *Fucellia fucorum* и *Fucomyia frigida*, которые на морских побережьях встречаются до экватора, и несколько видов жуелиц родов *Elaphrus* и *Vembidion*. Можно говорить о полизональности некоторых видов птиц, связанных с интразональными элементами ландшафта. К ним относятся белая трясогузка (*Motacilla alba*), варакушка (*Luscinia svecica*), каменка (*Oenanthe oenanthe*) и сапсан (*Falco peregrinus*). Некоторые из полизональных видов дают примеры широкого выхода на зональную тундровую арену с относительно случайным распределением в большей, внеарктической, части ареала. Так, варакушка на основной, бореальной, территории своего распространения гнездится локально, но обычна на водоразделах во всей полосе южных тундр Евразии и повсеместно проникает даже в типичные. То же

можно сказать и о сапсане, распределение которого в тундре гораздо более регулярное и плотное, чем в других природных зонах, особенно – в лесной полосе [63]. Из млекопитающих к этой категории зонального распределения можно отнести горностая (*Mustela erminea*).

Естественно, что полизональное распределение характерно для многих видов мелких почвенных животных, в частности клещей и коллембол.

Не всегда можно жестко разграничить полизональные и арктобореальные виды. Например, пушица *Eriophorum angustifolium*, казалось бы, явный вид с преимущественным бореальным распространением, в Арктике даже более обычна вследствие лучшей представленности соответствующих биотопов и расширения экологической амплитуды вида. Но этот вид отмечен и для аридных территорий, хотя там он скорее редок.

Чаще всего полизональное распределение обусловлено связями с интразональными элементами ландшафта, например с побережьями, водными и прибрежно-водными биотопами, болотами, выходами коренных пород, различными укрытиями, в том числе и антропогенными, т.е. по сути это проявление верности стенобиотного вида своему специфическому биотопу, сохранение экологической ниши [см.: 57].

Интересны примеры способности вида обитать в плакорных условиях и входить в состав зональных сообществ нескольких природных зон. Для этого варианта распределения был предложен термин эвризональность [57]. В условиях Арктики такие виды представлены весьма слабо, и в основном в наименее продвинутых таксонах с малыми размерами, в частности обитателей почвы. В мире растений можно говорить об условной эвризональности почвенных водорослей, немногих видов листостебельных мхов, печеночников и лишайников (в основном обитающих на плакорных тундровой и лесных зон). Среди высших сосудистых растений таких видов нет. Практически не представлен этот вариант среди птиц Арктики [63].

Особый вариант зонального распределения – группа видов, которую Толмачев называл арктическо-степной (нагорно-степная и лугово-степная) – “виды общие Арктике с нагорными степями или лесостепью, увеличивающие отличие арктической флоры от лесной и тем самым подобные аркто-альпийским, от которых они часто неотграничимы”. Выделив эту группу наравне с другими составляющими арктической флоры, Толмачев назвал лишь 2 вида (*Cerastium maximum* и *Lychnis sibirica*), которые отнес к лесо(лугово)-степным формам. Про нагорно-степные элементы арктической флоры он писал, что они “...могут быть намечены лишь без резкого отграничения от аркто-альпийских, так как обе группы пе-

реходят друг в друга” [49, с. 24]. Несмотря на то, что такие виды количественно отходят на задний план по сравнению с другими составными частями арктической флоры и встречаются спорадически, они неизменно привлекают к себе внимание.

Аркто степные (в современном написании) виды имеют ряд особенностей как общего распространения, так и зонального распределения. Из сосудистых растений в Российской Арктике к ним отнесено около 20 видов. Формально они имеют не бizonaльное (с разрывом арсала) распространение, а аркто-бореально-степное, поскольку в пределах бореальной зоны встречаются в горных ландшафтах в лесном поясе на склонах южной экспозиции. Часть этих видов лишь заходит в тундровую зону у ее южной границы, где они спорадичны и единичны, например, *Poa botryoides*, *Spiraea media*, *Trifolium lupinaster*, *Veronica spicata*. Еще несколько видов отмечены и в более высоких широтах, но они там весьма редки и растут среди тундровых видов, в основном – на щелочистых субстратах (*Alyssum obovatum*, *Aster alpinus*, *Potentilla nudicaulis*, *Thlaspi cochleariforme*).

Большой интерес представляют немногие настоящие степные виды растений – доминанты зональных степных сообществ и нагорных степей в континентальных районах Сибири и/или Монголии. Они имеют небольшие изолированные популяции в высокой Арктике, а также в условиях высоких величин радиационного баланса в относительно низких широтах на Северо-Востоке Азии, включая остров Врангеля, где не только находят убежище, но процветают и образуют на южных склонах фрагменты степных сообществ [14, 78, 79]. Это 3 степные (горно-степные) осоки: *Carex duriuscula*, *C. obtusata* и *C. pediformis*, и 2 злака: овсяница *Festuca lenensis* и овсец *Helictotrichon krylovii*. С их сообществами связаны многие насекомые, имеющие явные аридные корни: степные листоеды *Chrysolina arctica* и *Ch. brunnicornis vrangeli* и пилюльщик *Morychus viridis* [53].

Эти виды, в сочетании с некоторыми близкими по экологии и сходными по габитусу тундровыми или бореально-монтанными видами, формируют сообщества столь отличные от современных зональных тундровых, что они привлекают пристальное внимание тундроведов (несмотря на то, что встречаются небольшими фрагментами). Обычно существование этих видов и их сообществ в высоких широтах на Чукотке и о-ве Врангеля объясняют историческими причинами. Их рассматривают как реликты плейстоценовых тундростепей [14]. Однако окончательно этот вопрос невозможно решить без учета уникальной специфики широтных климатических градиентов и современной зональной макроструктуры живого покрова этого сектора Евразии. Ведь на территории Северо-Востока Азии не только степные

элементы заходят далеко на север, но и арктические тундровые спускаются в чрезвычайно низкие широты. Большая часть площади тундровых ландшафтов расположена к югу от Полярного круга. Особенно показателен бассейн р. Анадыря, где большие массивы тундроподных водораздельных сообществ развиты вплоть до 64–65° с.ш. Иными словами, для более глубокого анализа этого вопроса необходимо использование принципов и подходов широтно-зональных типов хорологии с учетом соотношения зональных и интразональных факторов формирования ареалов.

В целом, относительно небольшая группа организмов, связанная происхождением и современным распространением с сообществами современных степей, крайне интересна с позиций адаптивных возможностей, чем и объясняется неослабевающий интерес к ней со стороны полярных исследователей, как ботаников, так и зоологов.

В заключение данного раздела уместно напомнить, что в зональной хорологии таксона очень большую роль играет конкретная среда обитания и образ жизни. Даже наиболее эвритопные виды не могут в равной степени осваивать зональные сообщества нескольких зон. Строго зональный тип распределения, подразумевающий жесткую приуроченность к зональным почвенно-растительным группировкам, является чертой узкой специализации. Такие виды ограничены в своем распространении пределами зоны или даже подзоны. Их проникновение в другие зоны обеспечивается в основном экстразональностью, либо связью с другими вариантами интразональности (зонально-интразональный тип распределения). Тесная связь с интразональными элементами ландшафта, особенно гидроморфными, делает вид менее зависимым от зональных градиентов среды (интразональный тип распределения). Для настоящих арктических видов весьма характерен первый тип распределения в его наиболее чистом виде. Вследствие своей высокой специализации они в равнинных условиях не заходят далеко в таежную зону, и экстразональные тундроподобные элементы формируются лишь в узкой северной полосе тайги или горных условиях.

ГИПОАРКТИЧЕСКИЕ ВИДЫ

В отдельную группу выделяют виды, распространенные в основном на севере таежной зоны и в южной половине тундровой. Толмачев [49] предложил называть их г и п о а р к т и ч е с к и м и видами. Он писал: "Прежде всего до сих пор не получила должного освещения довольно обширная группа видов, являющихся примерно одинаково характерными как для умеренных частей Арктики, так и для северных частей лесной зоны.

Таковыми являются, например, *Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus*, *Betula nana*, *Empetrum nigrum* и т.д. Мы не можем рассматривать их ни как бореальные формы, заходящие в Арктику, ни как арктические, заходящие в лесную полосу, ибо для них характерно именно наибольшее развитие в сопредельных частях арктической и бореальной зон, где многие из них принадлежат к характернейшим растениям страны. Именно переходный характер данной группы заставляет меня рассматривать ее особо и предложить обозначать входящие в нее растения как гипоарктические (*hypoarctic*). Общей чертой гипоарктических и бореальных видов будет то, что обе эти группы одинаково сближают арктическую флору с флорами непосредственно граничащих с Арктикой областей" [49, с. 23].

Мы привели столь обширную цитату в связи с тем, что эта категория оказалась наиболее спорной и по-разному понимаемой северными флористами. Основанием для этого послужило то, что в предложенной концепции были заложены обе стороны хорологии вида: географическая и синэкологическая. Для самого автора важнее была первая, а именно – распространение этих видов (которые он не считал ни арктическими, ни бореальными) в смежных полосах таежной и тундровой зон. В этом смысле данная категория была ареалогической. Но авторские характеристики гипоарктических видов "выдают" синэкологическую природу этой категории. Толмачев неслучайно пишет о преимущественном распространении и наибольшем развитии гипоарктических видов в сопредельных частях арктической и бореальной зон как о характернейших явлениях на этой территории. А вот его же характеристика гипоарктического типа флор: "флоры гипо-арктические – обилие бореальных элементов; массовое произрастание гипоарктических; неполнота арктических и арктоальпийских элементов, не занимающих отчетливо преобладающего положения" [49, с. 25].

О том, что он придавал значение не только распространению, но и распределению говорит перечень 4 видов, приведенных им в качестве гипоарктических: *Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus*, *Betula nana* и *Empetrum nigrum*. Их распространение выходит далеко за пределы северной тайги и южных тундр, но именно на эти территории приходится их экологический оптимум (высокие встречаемость в ландшафте, обилие и проективное покрытие в сообществах, широта экологической и фитоценотической амплитуды, большая роль в сложении зональных сообществ).

Среди животных также имеется много видов, соответствующих синэкологической составляющей в определении Толмачевым гипоарктических видов. Можно назвать несколько наиболее

ярких примеров. Из млекопитающих это – полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffi*); из птиц – пискулька (*Anser erythropus*), малый веретенник (*Limosa lapponica*), щеголь (*Tringa erythropus*) и овсянка-крошка (*Emberiza pusilla*); из членистоногих – паук *Alopecosa hirtipes*, жуелица *Sarabus triplicicollis* и листоед *Phratona polaris* [58, 61, 64, 66]. Все эти виды составляют наиболее характерную часть животного населения подзоны южных тундр. Именно здесь их численность на водоразделах наибольшая по сравнению с другими частями ареалов.

Независимо от Толмачева, хотя и значительно позже, сходную (но под другим названием) группу на примере птиц выделил Иогансен [97]. Речь идет о видах, которые, по мнению автора, ограничены в своем распространении полосой с разреженной древесной растительностью вблизи границы леса. В эту полосу включают лесотундру, называемую в североамериканской литературе "Subarctic" или реже "Hemiarctic" [104], и самую северную часть тайги. Иогансен предлагает эту полосу считать самостоятельной единицей зонального деления Арктики, называя ее Субарктикой, и различать в ее пределах северную часть – "forest-tundra" (лесотундра) и южную – "tundra-forest" (аналог в русской литературе – тундролесье [см.: 42]). Не заостряя внимание на терминах, изложим суть концепции, которая заключается в том, что авифауна этой зональной категории состоит из трех фаунистических элементов (арктические, лесные и эндемичные виды). Именно последняя категория и является аналогом гипоарктических видов Толмачева. Иогансен [97] относит к этой группе 13 видов: 5 в Старом Свете (*Anser erythropus*, *Brantha ruficollis*, *Tringa erythropus*, *Anthus gustavi*, *Calidris tenuirostris*), 5 в Новом (*Arenaria melanocephala*, *Spizella arborea*, *Zonotrichia querula*, *Calcarius pictus*, *Numenius tahitiensis*) и 3 в Берингии (*Rissa brevirostris*, *Rhodostethia rosea* и *Calidris ptilocnemis*). Он полагает, что эти виды уместно рассматривать как типичные субарктические, а не арктические или бореальные (с. 1122). Более того, он высказывает мысль, что Субарктика – место происхождения некоторых из современных арктических и лесных птиц, распространившихся оттуда в смежные зоны, и утверждает, что "Субарктика древнее низкой и высокой Арктики, а посему все развитие Арктики и ее флоры и фауны должно было пройти через субарктическую стадию, а Субарктика всегда была предваряющей стадией для всех изменений в арктических зонах, и как таковая ответственна за многие адаптивные черты арктических птиц". Для Иогансена очевидно, что "... Субарктика больше, чем просто транзитная полоса между тундрой и лесом. Это – бьющийся пульс Арктики..." [97, с. 1123].

В предложенной трактовке речь идет не только о географическом распространении, но и о преимущественном распределении и происхождении, т.е. к географическому и экологическому аспектам добавлен еще и фауногенетический.

Возвращаясь к гипоарктическим видам в трактовке Толмачева, заметим, что двойственность определения обусловила в дальнейшем разногласия в трактовке данной категории флористами, геоботаниками и экологами. Это проявилось при обосновании выделения Гипоарктического пояса [74]. Его северная граница была проведена в середине тундровой зоны, а подзона северных гипоарктических тундр включала территории, где гипоарктические виды уже малочисленны и обитают в основном в интразональных условиях. При таком подходе была по сути отвергнута концепция экологического оптимума. Но среди примеров типичных гипоарктических видов были приведены наиболее массовые в сообществах южных тундр виды, названные Толмачевым, например *Eriophorum vaginatum*. В дальнейшем Юрцев и его последователи [77, 81, 82] при отнесении видов к широтным группам стали принимать во внимание только географическое распространение вида, независимо от того, где находится его оптимум. При данном подходе такие виды как *E. vaginatum*, растущий в лесной полосе в болотах, а в южных тундрах формирующий кочкарные сообщества, покрывающие громадные пространства сибирского и американского секторов Арктики, или кустарник *Alnaster fruticosa*, который в лесной полосе растет в интразональных условиях, а в южных тундрах определяет характер растительного покрова в разных секторах Арктики, помещают в категорию арктобореальных видов. Учитывая только ареал, к арктобореальным пришлось бы отнести и, казалось бы, такой бесспорный гипоарктический вид, как *Salix pulchra*, который не просто найден в арктических тундрах о-ва Врангеля, но вполне обычен там в сырых участках на шлейфах [45] и локально даже господствует в некоторых сообществах [43]. Вместе с тем, в разряд гипоарктических включают, с одной стороны, некоторые бореальные виды, приуроченные исключительно к интразональным местообитаниям и мало обильные в пределах и вне тундровой зоны, южная граница ареала которых проходит в северной тайге, а с другой стороны – ряд арктических видов, обнаруженных в некоторых секторах южнее границы леса. Пример последних – *Agrostophila fulva* [81]. Этот вид широко распространен по всей тундровой зоне и рассматривался как эндемик Арктической флористической области [83].

Без учета оптимума произрастания выделение этой группы у споровых растений, в частности листостебельных мхов и печеночников, теряет смысл, и некоторые специалисты в последнее время отказались от этого [9, 30]. Хотя в свое вре-

мя гипоарктические виды печеночников, наиболее обильные в южной части тундровой зоны, выделяли [73].

Экологи, которым более импонирует синэкологическая природа данной категории, чаще принимают в расчет именно оптимум обитания в южных тундрах [29, 37, 38, 58].

Для того чтобы избежать двойственности трактования этой категории и к тому же не “выплеснуть” синэкологическую составляющую хорологии, целесообразно было развести эти два понятия. С этой целью одним из авторов был предложен слегка видоизмененный термин – “гипоаркт” [58, 61]. Если гипоарктические виды по Толмачеву [49] и аналогичная группа авифауны по Иогансену [97] – не арктические и даже противопоставлены им, то гипоаркты (см. ниже) включены в группу арктических (в широком смысле) видов.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

Рассмотрим вопрос, имеющий отношение как к адаптивным процессам при освоении арктической среды, так и к номенклатуре таксономического разнообразия. Речь идет о выделении северных популяций широко распространенных видов в качестве подвидов с последующими таксономическими операциями. Бесспорно, что обитание в столь разных ландшафтах как смешанные леса, тайга, лесотундра и тундра сопровождается сменой мест обитания и образа жизни и изменениями морфологии. Последние особенно значительны в специфических высокоширотных условиях. Меняются размеры, формы, окраска, характер роста и др. Флористы, фаунисты и систематики, стремясь подчеркнуть специфику и своеобразие биоты Арктики, часто с легкостью, без достаточного обоснования правомочности таксономического статуса, выделяют подвиды, которые отражают не более чем фенотипические, в основном модификационные, преобразования на сплошном климатическом градиенте. Отчасти это связано с тем, что более резкие климатические градиенты в арктическом поясе (по сравнению с бореальным) обуславливают своего рода хиатус в распределении внутривидовых адаптивных форм.

Это противоречит классическому строгому смыслу категории подвида, или географической расы, основанному на регионально-дискретном, а отнюдь не на клинальном или трендовом (связанном с широтными градиентами природных факторов) характере изменений признаков. Между тем эта практика весьма распространена среди систематиков, как ботаников, так и зоологов. Судьба многих таких широтных подвидов весьма противоречива. Нередко они возводятся в ранг видов, последние оспариваются, вновь возвраща-

ются на подвидовой уровень, часто “закрываются” или перестают использоваться. Длинный перечень синонимов позволяет увидеть и оценить все сложности этого направления северной таксономии.

Стремление выделять в отдельные систематические категории уровня подвида адаптивные формы, среди которых могут быть обычные модификации, приводит к тому, что у вида с широким ареалом может быть 2 оптимума произрастания: в бореальной зоне и в Арктике (арктические подвиды) или только в южной части (гипоарктические) тундровой зоны. В таких случаях широтную категорию приходится применять не ко всему виду, а лишь к его части – подвиду или даже популяции. Приведем несколько показательных примеров, демонстрирующих необходимость пересмотра и большей аргументации таксономического статуса многих форм арктической биоты с позиций широтно-зональных трендов, обусловленных климатическими градиентами.

Толмачев [49] в качестве первого примера гипоарктического вида назвал широко распространенный полиморфный багульник *Ledum palustre*, северные популяции которого описывались в качестве подвида *decumbens*. В дальнейшем он признавал видовую самостоятельность *L. decumbens* имеющего гипоарктическое распространение [50]. В “Арктической флоре СССР” [7, с. 110] его ранг понижен до подвида *L. palustre*. Однако в сводке Черепанова [54] их рекомендовано рассматривать как самостоятельные виды.

Показателен пример полиморфного вида мытника *Pedicularis sudetica*, s. l., имеющего обширный арктоальпийский ареал [7]. Типическая раса – *sudetica* имеет альпийский реликтовый ареал в Судетах. В пределах Российской Арктики различают 6 подвидов с различными как долготными, так и широтными ареалами: 2 имеют арктическое распространение (восточно-европейский *arctoeuropaea* и сибирско-американский *albolabiata*), один – преимущественно низкоарктическое, а в Восточной Сибири гипоарктическое (сибирско-американский *interioroides*), один – высокоарктическое (сибирский *novaiaezemliae*) и два гипоарктическое (берингийский *pacifica* и восточно-сибирский *gymnostachya*). В самой последней публикации, посвященной комплексу *P. sudetica*, предлагается различать в пределах Арктики 4 самостоятельных вида – *P. albolabiata*, *P. arctoeuropaea*, *P. interior* и *P. pacifica* [99]. Ареалы первых трех видов в большей своей части совпадают, только последний имеет ограниченное амфиберингийское распространение.

Не менее запутаны или недостаточно обоснованы соотношения многих видов и внутривидовых форм арктической фауны. Показательные примеры дают птицы, систематика которых дав-

но уже доведена до подвидового уровня. Один из сложных случаев – таксономический статус тундровых чечеток. Долгое время они считались единым видом *Acanthis flammea* с несколькими подвидами, один из которых – пепельная чечетка (*A. flammea exilipes*) – занимал северную полосу ареала голарктического арктобореального вида. Кроме того, выделялись 2 подвида в Гренландии, один из которых, более северный, именовался *A. f. homtemanni*. В настоящее время высокоширотные популяции трактуются как самостоятельный циркумполярный вид с преимущественно гипоарктическим распределением – пепельная чечетка (*A. homtemanni*), что, однако, не имеет достаточно убедительного обоснования [см.: 23, 47].

Еще один, своего рода стандартный пример – транспалеарктическая бореально-монтанная бабочка белянка *Pontia callidice*, на большей части ареала которой выделяется номинативный подвид, а в полосе тундр Евразии – подвид *P. c. nelsoni* и несколько подвидов в горных районах (которые в наибольшей степени соответствуют смыслу этой категории).

В этих примерах налицо произвольное толкование категории подвида (географической расы), которая используется для обозначения краевой части ареала, где тренд фенотипических признаков, обусловленный климатическим градиентом, проявляется более отчетливо. Именно отсутствие географической (региональной) локализации этих форм, приуроченность к узкой ландшафтно-климатической полосе ставит под сомнение их таксономический статус.

Вопрос о правомочности выделения подобных “зональных подвидов” в самостоятельные виды следует решать конкретно в каждом случае, но в любом из них требуются гораздо более веские доказательства, чем просто фенотипические отличия популяций. Эти ситуации относятся не только к предмету давней дискуссии о преимуществах “жорданов” или “линнеонов”. В не меньшей степени они касаются проблемы соотношения категорий экологической классификации и таксономии, а также сложнейших аспектов географической изменчивости. Естественно, что нечеткость понимания смысла подвидового уровня влечет произвольность и неадекватность использования категории вида как основной единицы систематики. Все это отчетливо проявляется в истории таксономического описания многих видов флоры и фауны Арктики.

Один из ярких примеров – систематика северных оленей. Генетически это безусловно единый полиморфный голарктический вид с арктобореально-монтанным ареалом [15, 71]. Тем не менее разные авторы выделяли около 5 видов (в основном в американской части ареала) и множество подвидов. Некоторые из подвидов, видимо, ре-

альны и вполне соответствуют концептуальному содержанию этой категории, т.е. отражают микроэволюционные аллопатрические преобразования, обусловленные разными формами сегрегации популяций в пределах видового ареала. Однако многие систематики при выделении самостоятельных видов отдают предпочтение именно тем таксонам, которые отражают ландшафтно-зональные тренды признаков. Так, типичной расой вида считается тундровый олень (*Rangifer tarandus tarandus*) Евразии, а лесные популяции выделяются в подвид *R. tarandus fennicus*. Одновременно в другие подвиды или даже самостоятельные виды выделяются некоторые островные тундровые популяции [см.: 20, 21, 71].

Нечеткость концепции подвида часто ставит перед систематиками очень сложные вопросы при решении таксономического статуса тех или иных форм. Можно привести пример своего рода злоупотребления статусом подвида. Так, из островных арктических тундр (Новая Земля, о-в Врангеля) был описан шмель *Bombus glacialis* внешне сходный с циркумполярным гипоарктическим *B. lapponicus*, который широко распространен и повсеместно многочислен в южной полосе тундр, но не доходит до северных пределов зоны. Между ними имеется отчетливый хронологический hiatus. Наряду с хорошими морфологическими отличиями, в том числе большими размерами, это может служить дополнительным основанием его видового статуса. Но современные систематики сводят *B. glacialis* к подвиду *B. lapponicus* [34], который, таким образом, представляется в качестве высокоширотной популяции единого вида.

Эти вопросы особенно остро стоят в арктической флористике. Дробление видов на основе только количественных различий в морфологии на зональном градиенте привело к тому, что в океанических секторах с более умеренными климатическими условиями вид может быть представлен своими типовыми бореальными формами, а в континентальном – гипоарктическими или арктическими. Нередки случаи, когда два широтных подвида отмечают в пределах одной конкретной флоры. При выявлении доли разных широтных групп такой вид во многих современных работах представлен двумя счетными единицами. Более того, при оценке богатства флоры виды суммируют с подвидами, т.е. единицу складывают со своей частью.

Данные примеры свидетельствуют о необходимости уделять большее внимание обоснованию использования категории подвида применительно к высокоширотной части широтно-зональных трендов внутривидовых фенотипических и биологических признаков вдоль градиента климатических факторов. По нашему убеждению во многих случаях северных подвиды растений – это

адаптивные модификационные формы в пределах нормы реакции, связанные с возрастанием климатической экстремальности по вектору снижения теплообеспеченности. Обычно отличия арктических внутривидовых форм растений от типичных бореальных сводятся к меньшим размерам всего растения или отдельных органов (листьев, цветоносов), укороченности побегов, большей опушенности (если таковая присуща виду), формированию дернистых форм, вплоть до подушек и шпалер и др. Это характерно не только для сосудистых, но также для споровых: мхов и лишайников (для них подвиды по этому признаку все же не выделяют!). Большинство таких форм целесообразнее рассматривать как климатогенные экоморфы, выводя из сферы таксономической номенклатуры.

Уместно заметить, что в процессе издания фундаментальной "Арктической флоры СССР" многие арктические виды были выделены из бореальных, что увеличило специфичность арктической биоты.

ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНЫЕ ГРУППЫ В АРКТИЧЕСКОЙ БИОТЕ

Типология и анализ конфигурации ареалов не дают представления о характере распределения видов в пределах Арктики. Совершенно очевидно, что практически нет видов в одинаковой степени заселяющих все подзоны тундровой зоны и полярные пустыни или все широтные акватории Ледовитого океана. Для любого вида в пределах широтного градиента среды можно выделить зоны их экологического оптимума и менее благоприятные [37, 59, 61, 64]. Соответственно, можно говорить об оптимуме обитания в разных подзональных категориях. Даже понятие "арктический вид" в узком смысле – достаточно неопределенно, в ряде случаев условно и распадается на группы, характерные для различных широтных полос Арктики.

Очень резкая широтная дифференциация живого покрова Арктики – признанный факт, дискутируются лишь вопросы терминологии, числа и соподчинения выделяемых категорий. Однако многолетние дискуссии по перечисленным вопросам до сих пор не только не привели к единому мнению, но в последнее время даже вспыхнули с новой силой в связи с работой по созданию сводки по панарктической флоре и циркумполярной карты растительности Арктики. Делаются попытки пересмотра как количества зональных подразделений и их соподчинения [93–95], так и границ между ними [85], введения в наименование зональных категорий информации о преобладающих жизненных формах [90, 108], либо вообще отказа от их названия [92, 103].

В североамериканской литературе долгое время наиболее популярным было деление Арктики на "высокую" (high) и "низкую" (low). Его признавали как ботаники [86, 87, 88], так и зоологи [91, 96, 97, 101]. Полуниин [100] выделял еще и среднюю (middle) Арктику. В более поздних работах исследователи стали склоняться к более дробному делению с числом единиц одного ранга от 4 до 5 [92].

В свете учения о природной зональности, блестяще разработанного нашими отечественными естествоиспытателями, начиная с Докучаева [24] и Алехина [4] (применительно к Арктике – Андреевым [5], Городковым [17], Александровой [1–3], Короткевичем [33] и др.), мы признаем наиболее рациональным выделять зону полярных пустынь и тундровую зону с тремя подзонами: арктических, типичных и южных тундр [37, 57, 64].

Стремление отразить зональные преобразования в составе биоты проявились в дифференцировании разных групп организмов по характеру их распределения в Арктике. Типология арктической флоры была предложена Толмачевым [49], который различал гипоарктические, арктические и высокоарктические флоры. В соответствии с этим для разграничения категорий видов в дальнейшем широко использовали термины "арктический", "низкоарктический", гипоарктический, "высокоарктический". В этом простом делении в одном ряду стоят виды, распространенные во всей Арктике и в одной из ее краевых частей. Только для небольшого числа видов эти понятия имели действительно ареалогический смысл и обозначали *распространение вида* в соответствующих широтных полосах. Так, категорию высокоарктический вид строго в этом смысле можно применить к считанным видам. Мы уже упоминали камнеломку *Saxifraga platysepala*, ареал которой действительно ограничен высокими широтами. К ней можно добавить злаки *Poa abbreviata* и, с некоторой натяжкой, *Phippsia algida*, мак *Papaver polare* и лютик *Ranunculus sabinii*. Видов низкоарктических, строго ограниченных южной полосой тундровой зоны, по-видимому, вообще нет.

В целях дифференциации арктических видов по их распределению в пределах Арктики одним из авторов были предложены четыре категории, объединяющие виды по характеру их распределения (учитывая оптимум) в основных подразделениях северных территорий: гипераркты, эваркты, геммаркты и гипоаркты [58, 61]. При отнесении видов к этим группам особое значение придается распределению в зональных сообществах [58, 64, 89], учитываются количественное участие в сообществах и мера освоения видами разных ландшафтов. Первоначально разработанная схема для животных затем была применена к сосудистым и споровым растениям [28, 37–39, 98]. Ниже

приводится характеристика этих категорий ландшафтно-зонального распределения видов.

Г и п е р а р к т ы проявляют высшую степень адаптивной специализации по отношению к самому суровому варианту арктических условий (оптимум обитания в полярных пустынях, в северной части подзоны арктических тундр и в высокоширотной части Ледовитого океана). Наиболее типичными примерами гиперарктов среди позвоночных животных являются прежде всего виды, в той или иной мере связанные с морским полярным бассейном: белый медведь (*Ursus maritimus*), нарвал (*Monodon monoceros*), белая чайка (*Pagophila eburnea*) и сайка (*Voreogadus saida*). Во многих крупных таксонах, хорошо представленных в Арктике, гиперарктов выделить не удастся. Например, нет их в отрядах воробьиных птиц и жесткокрылых, в таких семействах сосудистых растений как ивовые, бобовые, норичниковые и сложноцветные, в целом содержащих значительное число арктических видов. Вместе с тем даже среди склонных к широкому ландшафтному распределению мелких коллембол и клещей, важнейших групп почвенной фауны Арктики, имеются хорошие гипераркты. Единственный гипераркт в классе Collembola, представленном в Арктике примерно 350 видами – *Vertagorus breviscaudus* фиксировался во всех обследованных участках полярных пустынь [13, 70]. Типичный представитель этой категории с самой южной точкой нахождения на острове Врангеля клещ *Arctosieus tshetnovi* [35]. Описано еще несколько новых видов гамазидных клещей, пока найденных только в полярных пустынях [36]. Безусловно, есть гипераркты в семействе комаров-звонцов (*Chironomidae*), демонстрирующих наибольшие возможности освоения условий полярных пустынь среди насекомых. Абсолютное число гиперарктов невелико: единицы видов в каждом из крупнейших таксонов ранга класса.

В мире растений нет таких явных и ярких гиперарктов, как среди животных. Но все же можно говорить о видах, наибольшая активность которых приходится именно на полярные пустыни. Часть из них проявляет высокую ценотическую активность в зональных сообществах полярных пустынь, а в тундровой зоне обитает лишь в интразональных условиях в самых сырых и холодных (на снежниках) биотопах, что можно рассматривать как проявление экстразональности. Такими цветковыми *Cerastium regelii*, *Phippsia algida*, *Saxifraga hyperborea* и *Stellaria edwardsii*, мхи *Blindia acuta*, *Bryum cyclophyllum*, *Hygrohypnum polare*, *Scorpidium turgescens* и *Seligeria polaris*, печеночник *Gymnomitrium corralloides*, лишайники *Cetrariella delisei*, *C. fastigiata*, *C. simmonsii*, *Siphula ceratites* и *Stereocaulon rivulorum*. В последней группе имеется два зональных эндемика – *Arctocetraria nigricascens* и *Neurogogon sulphureus*. У других ви-

дов резко увеличиваются обилие и встречаемость (*Papaver polare*, *Saxifraga oppositifolia*, *Draba oblongata* и *D. subcapitata*). Последние два вида приобретают подушечную форму. Из мхов гиперарктами можно считать *Ditrichum flexicaule* и *Orthothecium chryseon*, также образующих подушки или плотные скопления и доминирующие в скудном покрове. Лишайник *Thamnolia subuliformis* в тундрах редок и малочислен, а в полярных пустынях образует плотные скопления, демонстрируя форму роста, столь отличную от привычных единичных подцелиев *T. vermicularis*.

Для видов этой категории характерны широтные изменения обилия, встречаемости и формы роста, а также смена биотопа. Так, эпилитные споровые, встречающиеся в пределах тундровой зоны только в горах, в зональных полярных пустынях растут на почве (мхи *Andreaea rupestris* var. *papilosa*, *Dicranoweisia crispula* и *Schistidium strictum*, лишайники *Stereocaulon botryosum* и *S. vesuvianum*), либо на остатках мхов (лишайники *Hypogymnia oroarctica*, *Cetraria commixta*, *C. hepatica* и *Pseudophebe pubescens*). Есть виды, облигатные ацидофилы в тундровой зоне, а в полярных пустынях обитающие в широком диапазоне условий, в том числе на основных породах (например лишайник *Cetrariella delisei*). Напротив, почти облигатно базифильная на юге камнеломка *Saxifraga oppositifolia* в высоких широтах в биотопах полярно-пустынного типа встречается почти повсеместно.

Надо отметить, что эта категория не полностью совпадает с понятием высокоарктического вида. К последнему, например, относят злак *Pleuragopus sabinii* и камнеломку *Saxifraga platysepala*, которые наиболее характерны для подзоны арктических тундр, и в данной системе отнесены к следующей категории. Другие из называемых высокоарктическими видами, такие как *Papaver polare*, *Phippsia algida*, *Poa abbreviata* и *Ranunculus sabinii* в соответствии с их высокой активностью в растительном покрове полярных пустынь отнесены к гиперарктам.

Э в а р к т ы, или собственно арктические виды, наиболее характерные для подзоны арктических и северной части типичных тундр – центральная категория этой системы.

Здесь необходимы пояснения относительно семантики данного термина. Толмачев [49, 51] для обозначения “древнего автохтонного ядра арктической флоры” использовал понятие “эо-арктический” (“исходно арктический”), что увязывалось с биогеографическими категориями, например, с Берингийским регионом как областью предполагаемого формирования значительной части арктической биоты. Этот же термин был использован Кищинским [29] применительно к комплексу типично арктических видов птиц, за-

селяющих северную половину тундровой зоны, т.е. в нашем понимании – к категории эварктов. Произошла подмена понятий, поскольку термин “исходно арктический” (зоарктический) использован вместо “собственно арктический” (эу-, или эварктический), что едва ли правомочно, так как эти категории имеют принципиально разные смыслы (в первом случае – аспект происхождения, во втором – распространения).

На равнинных территориях эти виды либо не достигают южной границы тундры, либо сдают позиции доминантов и переходят в локальные интразональные биотопы. К первым относятся такие цветковые растения как *Cochlearia arctica*, *Draba alpina*, *Eritrichium villosum*, *Pleuropogon sabinii*, *Ranunculus nivalis*, *R. sulphureus*, *Saxifraga cespitosa*, *S. hirculus* и *S. platysepala*, ко вторым – злаки *Alopecurus alpinus* и *Deschampsia borealis*, ожика *Luzula confusa*, кустарничек *Salix polaris* и мох *Sanionia uncinata*. Из лишайников к эварктам можно отнести *Brodoa oroarctica*, *Cetrariella simpsonii* var. *intermedia* и *Sticta arctica*. Из птиц наиболее яркими примерами эварктов могут служить белая сова (*Nyctea scandiaca*), тулес (*Squatrola squatarola*), черная казарка (*Branta bernicla*), краснозобик (*Calidris ferruginea*), из млекопитающих – копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus*), из насекомых – шмель *Bombus hyperboreus*, комар-долгоножка *Tipula carinifrons*.

Кустарничковая ива *Salix polaris* – хороший пример для разъяснения различий в распространении и распределении вида. Этот преимущественно арктический вид встречается по всей тундровой зоне и даже заходит в полярные пустыни. Но в южных тундрах он весьма редок, приурочен главным образом к снежникам. В типичных тундрах *S. polaris* уже достаточно постоянен и в зональных сообществах. В подзоне арктических тундр – это самый активный вид, растущий во всем спектре условий и доминирующий в зональных сообществах. В полярных пустынях он локально встречается в наиболее теплых местообитаниях (на южных склонах, на дренированных перегибах склонов в долину). Его распределение соответствует правилу предвращения: вид обитает на юге от своего экологического и ценологического оптимума (в нашем случае – в арктических тундрах) на северных склонах, а на севере – на южных. Не столь очевидно этому правилу подчиняются многие другие эваркты. Анализ зонально-интразонального распределения вида помогает вскрыть биотический смысл механизмов распределения предложенных категорий.

По числу видов эварктов значительно больше, чем гиперарктов, но во многих таксонах ранга отряда и семейства, в целом процветающих в Арктике, их также насчитываются всего единицы. Так, в семействе жуков-жужелиц, представленном

в Арктике примерно 250 видами, с уверенностью можно выделить всего 2 эваркта [69].

Естественно, имеется ряд форм, промежуточных между гиперарктами и эварктами. К такому относится, например, лишайник *Parmelia omphalodes* и паук *Erigone psychrophila* – массовые виды во всех вариантах полярных пустынь и арктических тундр. Некоторые виды в основных секторах Арктики, например в Средне-Сибирском, ведут себя как типичные гипераркты, а на приморских окраинах материков спускаются в южные ландшафты. Таковы кулики песчанка (*Calidris alba*) и морской песочник (*S. maritima*).

Г е м и а р к т ы – наиболее характерные тундровые виды с максимумом численности в подзоне типичных тундр. На юге они могут быть распространены до лесотундры, а в арктических материковых тундрах малочисленны или отсутствуют. Отдельные виды гемиарктов весьма равномерно заселяют всю тундровую зону. Это самая большая группа арктической биоты, которая содержит виды различной экологии, в том числе и основные доминанты растительного покрова и животного населения как зональных, так и многих интразональных элементов ландшафта.

В эту группу входят важнейшие доминанты растений, господствующие в зональных сообществах тундровой зоны (за исключением самой северной полосы), у которых в ее пределах не наблюдается зональной смены местообитаний. Таковы кустарничек *Dryas punctata* и мох *Tomenthypnum nitens*. К ним же в ранге арктических подвидов относятся осока *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и мох *Hylacomium splendens* var. *alaskanum*. Из птиц это подорожник (*Calcarius lapponica*) – массовый вид на плакорах от южных до арктических тундр с безусловным оптимумом в типичных тундрах.

К рассматриваемой категории относятся и виды с постоянной, хотя и низкой активностью в пределах всей зоны (травы *Gastrolychnis affinis*, *Lagotis minor*, *Minuartia rubella* и *Pedicularis hirsuta* и мох *Polytrichum juniperinum*), а также доминанты переувлажненных местообитаний (травы *Arctophila fulva*, *Carex stans*, *Dupontia fisheri* и мхи *Cinclidium arcticum* и *Limprichtia revolvens*). В животном мире к этой группе отнесены политоппные виды с тяготением к склоновым разнотравным сообществам, например, насекомые: жужелица *Curtonotus alpinus*, листоед *Chrysolina septentrionalis*, комар-долгоножка *Tipula arctica*, бабочка *Erebica fasciata*, шмель *Bombus balteatus* и др., а также птицы: кулик-воробей (*Calidris minuta*) и чернозобик (*S. alpina*). К этой группе принадлежат также виды с высокой активностью в южной половине зоны, но исчезающие в северной полосе подзоны типичных тундр, например кустарник *Salix repens* и кустарничек *Cassiope tetragona*.

Гипоаркты – категория видов с оптимумом обитания в южных тундрах и лесотундре. Как уже говорилось выше, понятие “гипоарктический вид” во многих ботанических и частично зоологических работах используется как категория одного ранга с арктическими и бореальными видами. Отделение их от арктических (в широком смысле) видов обосновывалось тем, что они в равной степени характерны как для самого юга тундр, так и для полосы северной тайги, которая к Арктике не относится. Большинство наиболее типичных гипоарктов именно в пределах тундровой зоны и лесотундры (отнюдь не таежной зоны) интенсивно заселяют зональные элементы ландшафта. В тайге они распределены более спорадично и связаны в основном с интразональными биотопами, в особенности с разными вариантами болотного ряда.

Использование в названии этой категории корневого значения “аркт”, по крайней мере, семантически указывает на связь с Арктикой. В предлагаемой типологии распределения вида в Арктике мы не отделяем понятие “гипоаркт” от трех категорий, описанных выше, и рассматриваем его как одну из частей единой системы “арктический вид” в широком смысле.

Представители гипоарктов, имеющие экологический и ценотический оптимумы в различных биотопах южных тундр, есть во всех группах растений. Заселяя в массе как зональные, так и интразональные биотопы, гипоаркты определяют облик растительного покрова южных тундр. В первую очередь, это кустарники *Alnaster fruticosus*, *Betula nana*, *Salix lanata* и *S. pulchra*, кустарнички *Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*, *Rubus chamaemorus*, пушица *Eriophorum vaginatum*. Вслед за бриволагами, которые пытались дифференцировать мхи по их приуроченности к широтным полосам в пределах Арктики [72], мы относим к гипоарктам такие виды с широким распространением как *Calliergon giganteum*, *Meesia triquetra* и некоторые виды *Dicranum* (*D. congestum* и *D. angustum*). Около 10% лишайников с общим полизональным ареалом также можно отнести к этой категории. Наиболее обычные из них *Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cladonia amaurocraea*, *Nephroma arctica*, *N. expallidum* и *Peltigera apthosa*.

В животном мире примеры гипоарктов среди птиц – пискулька (*Anser erythropus*), малый веретенник (*Limosa lapponica*), щеголь (*Tringa erythropus*), кречёт (*Falco gyrfalco*), овсянка-крошка (*Emberiza pusilla*), среди млекопитающих – полевки Миддендорфа (*Microtus middendorffi*) и узкочерепная (*M. gregalis*), среди насекомых – бабочка *Oeneis bore* и шмель *Bombus lapponicus*.

Поведение многих гипоарктов подчиняется правилу зональной смены местообитаний: за пределами южных тундр и лесотундры эти виды

встречаются только или преимущественно в экстра- и интразональных условиях. Большая часть гипоарктических растений в тайге растет на верховых болотах. В тундрах же эти растения обитают в зональных условиях на минеральном грунте (например *Eriophorum vaginatum*). Среди них есть не только луговые и болотные растения, но и лесные. В отличие от бореальных луговых и болотных видов, которые в южных тундрах не меняют экологию, большинство гипоарктов становится настоящими тундровыми видами. Часть из них заселяет плакоры (*Alnaster fruticosus*, *Betula nana* и *Eriophorum vaginatum*), часть заметно расширяет экологический диапазон (*Vaccinium uliginosum*), часть, не меняя биотопа, значительно увеличивает обилие (*Rubus chamaemorus*). Сложный случай распределения демонстрирует такой гипоаркт, как белая куропатка (*Lagopus lagopus*), которая в южных тундрах и лесотундре является массовым полиотопным видом, в таежной части ареала обитает на болотах, а в лесостепной – на плакоре.

Такой тип распределения дает основание предполагать, что эти виды формировались в ландшафтах типа южных тундр и лесотундры. Это согласуется с гипотезами о происхождении этой группы видов в пограничной полосе на стыке арктического и бореального поясов [29, 49, 74, 97], которую в русской литературе выделяют в самостоятельную категорию биогеографического деления – “гипоарктический пояс” [74].

Выделение гипоарктов в предлагаемой трактовке с учетом оптимума произрастания несколько уменьшает число видов, относимых к гипоарктическим в понимании Юрцева и его последователей [77, 81, 83], что, на наш взгляд, более четко отражает суть явления гипоарктического пояса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Парадоксальная черта арктической флоры и фауны состоит в том, что в большинстве групп организмов арктические виды, даже в наиболее широком смысле (включая все категории от гиперарктов до гипоарктов) далеко не всегда преобладают. Это характерно для биоты в целом и особенно замтно в южной половине тундровой зоны и в морях приатлантического сектора. Относительно небольшая доля арктических видов во флоре и фауне Арктики обусловлена несколькими обстоятельствами. В первую очередь, проникновением в пределы тундры и заполярных акваторий значительного числа бореальных и полизональных видов, что дает существенную добавку к обедненной арктической биоге. Арктическая среда предлагает более жесткие условия отбора, поэтому у арктических видов более узкая экологическая амплитуда. Это обуславливает тот факт, что экспансия собственно арктических ви-

дов за пределы Арктики менее интенсивна, чем бореальных в высокоширотные ландшафты.

Следует признать, что пока еще не установлена единая общепринятая система для обозначения широтно-зональных хорологических элементов флоры и фауны Арктики. Это касается как написания (арктобореальный, арктоальпийский и гипоарктический пишут то вместе, то через дефис), так и семантической невыдержанности (аркто- и гипоаркто-бореальный, но низкоарктическо-бореальный). В пределах бореальной фракции различают виды: бореальные, бореально-неморальные, бореально-степные, аркто-бореальные и аркто-бореально-степные. Виды с распространением в Арктике и горах бореального пояса имеют наименования горный, монтанный или гольцовый с приставкой аркто-. То же относится к гипоарктическим видам. В группе гипоаркто-монтанных иногда различают гипоаркто-альпийские и гипоаркто-субальпийские. Выделяют промежуточную группу гипоаркто-бореальных (низкоарктическо-бореальных) видов. Почти к любому из перечисленных терминов могут быть добавлены слова "преимущественно" или "в основном". Виды с более широким распространением называют полизональными, плюризональными и мультизональными.

Во многих случаях при зональной типологии ареалов неясно, что же авторы имеют в виду. Иногда рассматривается общий географический ареал, чаще преимущественный, но нередко и распространение лишь в каком-то одном секторе. Этот разнобой отражает неоднозначность и различия рассматриваемых категорий, что и объясняет сложности унифицированной оценки явления. На глобальные выводы такое положение с терминологией и объемом единиц типологии не влияет. При выявлении же различий между аналогичными широтными выделами в разных секторах или даже в одном (при анализе работ разных авторов) возникают определенные сложности.

Обсуждаемые категории отражают типологию видов по характеру распределения в пределах современного распространения. Их не следует путать с понятиями биотогенетического (фауно- или флорогенетического) аспекта. Так, метаарктические и в более широком смысле аркто-монтанные виды – это понятия, относящиеся к первым категориям (хотя последний семантически не выдержан в этом смысле, поскольку вторая его составляющая отражает экологию, а не территорию), а арктоальпийские – в большинстве случаев соответствуют второму аспекту хорологии. В понятиях "гипоарктический вид" и "арктоальпийский вид" смешались 2 аспекта: в первом случае – хорологический и синэкологический, а во втором – хорологический и генетический. Возможны ситуации, когда арктоальпийский по происхождению

вид в настоящее время распространен не только в Арктике и высокогорьях, но и в равнинных условиях таежной полосы (например, камнеломка *Saxifraga hirculus*).

Не менее важно не смешивать и не переносить в ареологию и типологию широтно-зонального распределения понятия эколого-адаптивного смысла. Так, Юрцев [80] для обозначения зонально-хорологических элементов флоры заимствовал терминологию из классификации адаптивных типов (криофиты, криоксерофиты и др.). Такие выражения, как "криофитная флора" или "криофитная фракция флоры", следует считать семантическими нонсенсами.

Описанные 4 категории отражают общую картину широтно-зонального распределения арктических в широком смысле видов в пределах заполярных ландшафтов. Различие в распределении гипоарктов и гемиарктов в том, что первые доминируют в зональных сообществах только южных тундр и лесотундры, а севернее их обилие резко снижается и они переходят в интразональные. Вторые же активны в зональных сообществах на большей части территории тундровой зоны. Гемиаркты заселяют южные тундры интенсивнее, чем гипоаркты – типичные. Многие эваркты начинают исчезать на юге типичных тундр и полностью отсутствуют в южных, а гипоаркты, напротив, – в арктических. Гемиаркты объединяют тундровую зону, гипоаркты дифференцируют южные тундры, эваркты – арктические и гипераркты – полярные пустыни. Большинство широко распространенных видов (бореальные, арктобореальные, полизональные и арктостепные) лишь заходят в тундровую зону с юга (в этом они сходны с гипоарктами), однако среди них имеются виды, которые в пределах Арктики распределены как гемиаркты.

Наиболее характерные черты арктической фауны и флоры, адаптивного облика всего органического мира Арктики создаются в первую очередь эварктами, хотя общее число последних относительно невелико. Их удельный вес наибольший в подзоне арктических тундр, фауна и флора которой очищены от бореальных и полизональных элементов [см.: 37, 48, 63, 69]. Гемиаркты – это символ не столько Арктики как региона, сколько собственно тундровых условий. Гипоаркты, у которых, как правило, родственные связи в бореальной биоте, соответствуют условиям экотонной полосы.

Еще раз подчеркнем, что при зональной дифференциации флоры и фауны северных территорий важно не столько соотношение видов каждой группы, сколько оценка их распределения в ландшафте и особенно обилия в зональных сообществах на плакорях.

Работа финансировалась РФФИ и Советом по поддержке ведущих научных школ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Александрова В.Д.* // Ботан. журн. 1971. Т. 56. № 1. С. 3.
2. *Александрова В.Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 187 с.
3. *Александрова В.Д.* Растительность полярных пустынь СССР. Л.: Наука, 1983. 142 с.
4. *Алехин В.В.* Растительность СССР в основных зонах. М.: Советская наука, 1951. 512 с.
5. *Андреев В.Н.* // Тр. Поляр. Комиссии АН СССР. 1935. Т. 22. 97 с.
6. *Андряшев А.П., Чернова Н.В.* // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 4. С. 435.
7. Арктическая флора СССР. М.-Л.: Наука, 1966. Вып. V. 208 с.
8. Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1980. Вып. VIII. 333 с.
9. *Афонина О.М.* Бриофлора Чукотки. Автореф. дисс. докт. биол. н. СПб.: БИН РАН, 2000. 46 с.
10. *Афонина О.М.* // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. СПб., 2000. С. 480.
11. *Афонина О.М., Чернядьева И.В.* // Арктоа. 1995. Т. 5. С. 99.
12. *Афонина О.М., Чернядьева И.В.* // Новости сист. низш. раст. 1996. Т. 31. С. 151.
13. *Бабенко А.Б., Булавищев В.И.* // Зоол. журн. 1997. Т. 76. № 4. С. 409.
14. *Берман Д.И., Алфимов А.В., Мажитова Г.Г., Гришкан И.Б., Юрцев Б.А.* Холодные степи Северо-Востока Азии. Магадан, 2001. 183 с.
15. *Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г.* Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа. 1961. 650 с.
16. *Гецен М.В.* Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. М.: Наука, 1985. 168 с.
17. *Городков Б.Н.* Растительность тундровой зоны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 142 с.
18. *Григорьев А.А.* Субарктика. М.: Гос. изд. геогр. лит., 1956. 358 с.
19. *Григорьев А.А.* Типы географической среды. М.: Мысль, 1970. 468 с.
20. *Громов И.М., Баранова Г.И. (ред.)*. Каталог млекопитающих СССР. Л.: Наука, 1981. 455 с.
21. *Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К.* Млекопитающие фауны СССР. Ч. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 639.
22. *Данилов Н.Н.* Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы. Свердловск: Наука, 1966. 146 с.
23. *Дементьев Г.П., Гладков Н.А. (ред.)*. Птицы Советского Союза. Т. 5. М.: Советская наука, 1954. 803 с.
24. *Докучаев В.В.* Учение о зонах природы. М.: Географиз, 1948. 64 с.
25. *Еськов К.Ю.* // Фауна и экология пауков СССР. Л.: Наука, 1985. С. 121.
26. *Жукова А.Л., Матвеева Н.В.* // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 42.
27. *Заноха Л.Л.* // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 85.
28. *Каннукене Л.Р., Матвеева Н.В.* // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 89.
29. *Кищинский А.А.* // Экология, география и охрана птиц. Л.: Наука, 1980. С. 121.
30. *Константинова Н.А.* // Арктоа. 2000. Т. 9. С. 29.
31. *Константинова Н.А., Потемкин А.Д.* // Арктоа. 1996. Т. 6. С. 125.
32. *Королева Т.М., Петровский В.В.* // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 10. С. 15.
33. *Короткевич Е.С.* Полярные пустыни. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 420 с.
34. *Купянская А.Н.* Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Ч. 1. 1995. С. 551.
35. *Макарова О.Л.* // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 9. С. 1059.
36. *Макарова О.Л.* // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 9. С. 1045.
37. *Матвеева Н.В.* Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.
38. *Матвеева Н.В., Заноха Л.Л.* // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 5.
39. *Матвеева Н.В., Заноха Л.Л.* // Ботан. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 1.
40. *Матвеева Н.В., Чернов Ю.И.* // Природа. 1992. № 6. С. 42.
41. *Мензбир М.А.* // Уч. зап. Импер. Московского ун-та. Отд. естественно-исторический. 1882. Вып. 2. 3. С. 8.
42. *Пармузин Ю.П.* Тундролесье СССР. М.: Мысль, 1979. 295 с.
43. *Петровский В.В.* // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 742.
44. *Пийн Т.Х.* // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин, 1984. С. 134.
45. *Секретарева Н.А.* // Ботан. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 58.
46. *Сдобникова Н.В.* // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 68.
47. *Степанян Л.С.* Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. 727 с.
48. *Стишов М.С., Чернов Ю.И., Вронский Н.В.* // Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука, 1989. С. 5.
49. *Толмачев А.И.* // Труды Полярной комиссии АН СССР. 1932. Вып. 8. С. 126 с.
50. *Толмачев А.И.* // Бот. матер. Герб. Бот. инст. им. Комарова. 1953. Т. 15. С. 197.
51. *Толмачев А.И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. Унив., 1974. 244 с.
52. Флора Путорана: Материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 246 с.
53. *Хрулева О.* // Флора и фауна заповедников СССР. Фауна заповедника "Остров Врангеля". М., 1987. С. 6.

54. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб: Мир и семья, 1995. 990 с.
55. Чернов И.Ю., Бабьева И.П. // Микробиология. 1988. Т. 57. Вып. 6. С. 1031.
56. Чернов Ю.И. // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966. С. 52.
57. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
58. Чернов Ю.И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 167 с.
59. Чернов Ю.И. Жизнь тундры. М.: Мысль, 1980. 236 с.
60. Чернов Ю.И. // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука, 1984. С. 5.
61. Чернов Ю.И. // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985. С. 8.
62. Чернов Ю.И. // Экология. 1989. № 2. С. 48.
63. Чернов Ю.И. // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 3. С. 276.
64. Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 166.
65. Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. // Журн. общ. биологии. 1983. № 2. С. 187.
66. Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 194.
67. Чернов Ю.И., Медведев Л.Н., Хрулева О.А. // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 9. С. 78.
68. Чернов Ю.И., Макаров К.В., Еремин П.К. // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 12. С. 1409.
69. Чернов Ю.И., Макаров К.В., Еремин П.К. // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 3. С. 285.
70. Чернов Ю.И., Стриганова Б.Р., Ананьева С.И., Кузьмин Л.Л. // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 35.
71. Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие. Свердловск, 1963. 131 с.
72. Шляков Р.Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск, 1961. 250 с.
73. Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1. Антоцеротовые; печеночки: гапломитриевые-мещериевые. Л.: Наука, 1976. 91 с.
74. Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.-Л.: Наука, 1966. 94 с.
75. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с.
76. Юрцев Б.А. // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977. С. 125.
77. Юрцев Б.А. Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки. Владивосток, 1978. 62 с.
78. Юрцев Б.А. // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1566.
79. Юрцев Б.А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.
80. Юрцев Б.А. // Биологические проблемы Севера. Тез. докл. IX симп. Ч. 1. Сыктывкар, 1981. С. 50.
81. Юрцев Б.А., Петровский В.В., Коробков А.А., Королева Т.М. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84: Вып. 5. Сообщ. 1. С. 111.
82. Юрцев Б.А., Петровский В.В., Коробков А.А., Королева Т.М. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. Сообщ. 2. С. 74.
83. Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9.
84. Andreev M., Kotlov Yu., Makarova I. // Bryologist. 1996. V. 99. № 2. P. 137.
85. Bay C. // J. Veg. Sci. 1997. № 8. P. 685.
86. Bliss L.C. // Geosci. Man. 1975. № 10. P. 51.
87. Bliss L.C. // Tundra ecosystems: a comparative analysis. Cambridge: Camb. Univ. Press, 1981. P. 8.
88. Bliss L.C. // Ecosystems of the world. 3. Polar and alpine tundra. Amsterdam: Elsevier. 1997. P. 551.
89. Chernov Yu.I., Matveyeva N.V. // Ecosystems of the world. 3: Polar and alpine tundra. Amsterdam: Elsevier, 1997. P. 361.
90. Daniels F.J.A., Bultmann H., Lunterbrusch C., Wilhelm M. // Ber. d. Reinhh.-Tuxen-Ges. 2000. № 12. S. 131.
91. Danks H. V. Arctic arthropods. Ottawa: Entomological society of Canada, 1981. 608 p.
92. Edlund S., Alt B.A. // Arctic. 1989. V. 42. № 1. P. 3.
93. Elvebakk A. // Nord. J. Bot. 1985. N 5. P. 27.
94. Elvebakk A. // Arctic research: advances and prospects. Proc. Conference of Arctic and northern countries on coordination of research in the Arctic, Leningrad, 1988. Part 2. Moscow: Nauka, 1990. P. 175.
95. Elvebakk A. // The species concept in the high North – a panarctic flora initiative. Oslo: Norv. Acad. Sci. and Letters, 1999. P. 81.
96. Johansen H. // Acta Arctica. 1956. № 8. S. 1.
97. Johansen H. // Proceed. XIII Intern. Ornithological Congress. 1963. P. 1117.
98. Kannukene L.R., Matveyeva N.V. // Proc. Estonian Sc. Biol. 1996. V. 45. № 1/2. P. 51.
99. Molau U., Murray D. // Symb. Bot. Ups. 1996. V. 31. № 3. P. 33.
100. Polunin N. // J. Ecol. 1951. V. 39. № 2. P. 308.
101. Solomonsen F. Gronands fugle. Pt. 1. Kobenhavn. 1950. 158 s.
102. Rannie W.F. // Arctic. 1986. V. 39. P. 133.
103. Razzhivin V. // The species concept in the high North – a panarctic flora initiative. Oslo: Norv. Acad. Sci. and Letters, 1999. P. 113.
104. Rousseau J. // Canad. J. Botany. 1952. V. 30. P. 436.
105. Sekretareva N.A. The vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories. Sofia-Moscow: Pensoft Publ., 1999. 160 p.
106. Tuhkanen S. // Nordia. 1986. V. 20. P. 105.
107. Walker D.A. // Vegetation and environmental gradient of the Prudhoe Bay region, Alaska. US Army Cold Reg. Res. Eng. Lab., Rep. 85-14, Hanover, 1985. 239 p.
108. Young S.B. // Contrib. Gray Herb Harvard Univ. 1971. № 201. P. 11.

Landscape-Zonal Distribution of the Arctic Biota Species**Yu. I. Chernov¹, N. V. Matveeva²**¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*²*Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

Typological schemes of landscape-zonal distribution of species, the essence of the "arctic species" notion and its manifestation in various groups of the organic world as well as the dependence on the phylogenetic level of the evolutionary advance of taxa have been analyzed. Ways and mechanisms of settling the Arctic landscapes by southern forms of organisms are under consideration. A significant attention is paid to the category "hypo-arctic species" as a part of the "arctic species" in a wide sense. Some signs of ecology and biogeography as well as taxonomic nuances related to the landscape zonal species distribution and latitudinal trends of biological diversity are noted. Four groups are distinguished within the "arctic species" depending on their optimum distribution in the Arctic: "hyperarctic" are most abundant and widespread in the polar desert; "euarctic" have their optimum in the arctic tundra subzone and in the northern part of the typical tundra; "hemiarctic" are distributed throughout the tundra zone with the optimum in the middle subzone; "hypoarctic" are the most characteristic of the southern tundra subzone and the forest-tundra ecotone. There are principal differences between the categories of area distribution and landscape-zonal distribution. The former concerns the geographical area of the species presence, the latter deals with the pattern, optimum, ecological amplitude, abundance, density, and other synecological parameters at the landscape level.