

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
им. А.Н. Северцова

На правах рукописи

БЕРМАН
Даниил Иосифович

**ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ
И РЕКОНСТРУКЦИЯ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ЛАНДШАФТОВ
БЕРИНГИИ**

03.00.16-экология

Диссертация
на соискание ученой степени доктора биологических наук
в виде научного доклада

Москва – 2007

Работа выполнена в Институте биологических проблем Севера
Дальневосточного отделения Российской академии наук

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор **Б.Р. Стриганова**

Доктор биологических наук, профессор **Г.М. Длусский**

Доктор биологических наук, профессор **А.П. Расницин**

Ведущая организация:

Зоологический институт РАН

Защита состоится 16 октября 2007 г. в 14 часов на заседании
Диссертационного Совета Д 002.213.01 по защите диссертаций
на соискание ученой степени доктора наук
при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.
тел /факс: (095) 952-35-84

С диссертацией в виде научного доклада можно ознакомиться в библиотеке
Отделения биологических наук РАН

Диссертация в виде научного доклада разослана «__» 2007 г.

Ученый секретарь Совета,
кандидат биологических наук

Т.П. Крапивко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.

Актуальность проблемы. Северо-восточная Азия (к востоку от Лены) – гигантская крайне своеобразная по природным условиям географическая страна, выделяющаяся среди всех северных территорий жестким климатом. Зима здесь наиболее холодная в Северном полушарии, лето в континентальных районах жаркое и засушливое (в верховьях Яны и Индигирки годовая сумма осадков не превышает 220 мм). Сочетание высоких летних температур и повсеместно развитой (кроме таликовых зон рек) вечной мерзлоты создает огромный контраст термических условий в почвах порой даже в соседних биотопах – он достигает в верхних ее горизонтах более порядка по суммам годовых положительных температур. Тем не менее здесь существуют весьма разнообразные беспозвоночные животные, население и экология даже массовых форм которых изучена недостаточно. Экологическая же физиология и адаптационная стратегия беспозвоночных животных к столь жестким климатическим условиям вообще не исследована. Среди позвоночных животных особое место занимает широко распространенная (кроме горных тундр) хвостатая амфибия – сибирский углозуб, существующий, казалось бы, в невероятных для амфибий условиях. По этой причине он может служить важным модельным объектом для исследования экофизиологических адаптаций и адаптационных стратегий.

Более того, на северо-востоке Азии (как и на северо-западе Америки) на фоне ландшафтной монотонности северной тайги выделяются экзотические для региона степные группировки, служащие примерами удивительной сохранности и адаптированности к чуждой географической обстановке целых сообществ организмов. Они – реликты плейстоценовой Берингии, гигантской суши с уникальными тундростепными ландшафтами, населенными «мамонтовой» фауной. Характер былых ландшафтов, их происхождение, эволюция и причины экологической катастрофы на рубеже плейстоцена-голоцена – одна из романтических и одновременно крайне важных проблем палеоэкологии. Хорошо известна лишь флора степных экосистем региона, тогда как почвы, почвенные микроорганизмы, фауна и население большинства групп беспозвоночных животных лишь затронуты вниманием специалистов. Скудность сведений о фауне и населении беспозвоночных в фоновых ландшафтах и реликтовых степях, с одной стороны, с другой – о современной экологии массовых форм на северо-востоке Азии и северо-западе Америки тем более досадна, что в этих регионах выполнены блестящие исследования ископаемых насекомых (в основном – жесткокрылых плейстоцена – голоцена) освещавшие многие моменты сложной истории формирования фауны Берингии (Киселев, 1981; Matthews, 1982; Морган и др., 1986; Кузьмина, 2003; Шер, 2004).

Цель исследования.

Провести комплексное изучение фауны, населения и пространственной организации сообществ беспозвоночных животных, экофизиологических адаптаций к экстремальным факторам некоторых доминантных видов и на этой основе реконструировать плейстоценовые ландшафты в континентальных районах северо-востока Азии.

Задачи исследования.

1. Описать закономерности пространственного распределения экосистем и массовых видов беспозвоночных животных, выявить основные контролирующие их факторы в ландшафтах верховий Колымы и прилежащих регионов.

2. Выяснить пути адаптаций к низким температурам зимовки животных разных таксономических групп (муравьи, дождевые черви, сибирский углозуб и др.); сопоставить физиологические возможности животных переносить отрицательные температуры с реальными температурными условиями, складывающимися в различных биотопах и оценить роль холдоустойчивости в ландшафтном и географическом распространении животных.

3. Выявить фауну и население массовых групп беспозвоночных животных, в основном насекомых, в реликтовых термофитных и гемикриофитных степях северо-востока Азии и северо-запада Америки; определить их зоогеографический и экологический статус.

4. Изучить современную экологию доминантных на степных участках и известных в ископаемом состоянии насекомых и на этой основе реконструировать обстановку плейстоценовых тундростепей.

5. Изучить общность современной фауны некоторых групп беспозвоночных животных северо-востока Азии и северо-запада Америки, оценить характер трансконтинентальных обменов в прошлом; опираясь на них, реконструировать природную обстановку позднего плейстоцена восточной Берингии.

Научная новизна.

Впервые для территории северо-востока Азии, отличающегося крайне жестким ультраконтинентальным климатом и практически повсеместной вечной мерзлотой, изучены закономерности распределения сообществ и некоторых массовых видов беспозвоночных животных. Дифференцировано рассмотрены летние и зимние контролирующие распределение факторы.

Также впервые по единой методике в одно время и на одной территории в чрезвычайно жестком климате изучены особенности экологии, циклы развития, холдоустойчивость и криопротекторы нескольких модельных групп животных (муравьи, дождевые черви, прямокрылые, некоторые другие беспозвоночные, амфибия сибирский углозуб). Выявлены системы адаптаций (в том числе – биохимические и физиологические), обеспечивающие переживание крайне низких температур зимы в регионе.

В качестве уникального для региона примера длительной сохранности в чуждой обстановке северной тайги целых сообществ монографически рассмотрены реликтовые (плейстоценового возраста) степные группировки беспозвоночных животных северо-востока Азии и северо-запада Америки.

Реконструирована природная среда позднего плейстоцена Берингии на основе изучения видового разнообразия фауны, состава населения, экологических требований массовых форм.

Научное и практическое значение.

Выявленная система факторов, контролирующая уникальное пространственное смешение разнородных экосистем в ландшафтах Северо-востока, и выводы об изначальном контроле состава населения беспозвоночных животных, главным образом, местоположением на рельефе и затенением могут быть экстраполированы на значительные пространства горно-таежных континентальных территорий (с севера на юг – в пределах 8° широты).

Еще более широко могут быть экстраполированы результаты изучения экологии и, в частности – адаптивных стратегий массовых видов, поскольку все они крайне широко распространены в Евразии, а часть их – в Северной Америке.

Заключение об индивидуальности адаптивной стратегии видов и возможной независимости от родовой и даже подродовой принадлежности при близком адаптивном результате имеет общеметодологическое значение, и должно учитываться при планировании последующих исследований.

Результаты оценки климатических условий и продуктивности ландшафтов Берингии в плейстоцене, основанные на современной экологии массовых видов насекомых и противоречащие сложившейся в науке парадигме о природе позднего плейстоцена (как времени высокой численности травоядных животных мамонтовой фауны), стимулируют постановку новых исследований коллег различных специальностей.

Защищаемые положения.

1. Состав доминантов населения беспозвоночных животных в экосистемах континентальных районов северо-востока Азии изначально контролируется (на одинаковых горных породах) в наибольшей мере местоположением на рельефе, обуславливающим дренаж и теплообеспеченность, а они, в свою очередь, – характер растительного покрова; важную роль может играть затенение, также сказывающиеся на уменьшении теплообеспеченности. Наблюдаемый в регионе диапазон экосистем (от горно-лесо-тундровых до реликтовых степных) определяется контрастом теплообеспеченности – различие сумм положительных температур в почве крутых южных и северных склонов достигает 3.6 крат на глубине 5 см и 400 – на 20 см.

2. Адаптивные стратегии к низким температурам зимовки у изученных пойкилтермных животных строятся на вариациях соотношений компоненты, определяющей горизонт обитания (стереотипы строительного поведения у

муравьев, выбора места зимовки у углозуба, морфо-экологический тип у дождевых червей) и физиолого-биохимических возможностей онтогенетических стадий. Однако стратегия может быть индивидуальна («видоспецифичная тактика») и не зависеть от родовой и даже подродовой принадлежности. Более того, даже разные онтогенетические стадии у червей могут использовать принципиально разные механизмы холодозащиты (или переохлаждение, или внеклеточное замерзание). Биохимическая стратегия также не едина: муравьи и углозуб, с одной стороны, и дождевые черви, с другой, обеспечены криопротекторами разного физико-химического действия. Интегральный же адаптивный эффект реализации разных стратегий и тактик, оцениваемый по численности и широте спектра населяемых биотопов, в ряде случаев практически одинаков.

3. Степные группировки Северо-востока по фауне и населению беспозвоночных животных – несомненные плейстоценовые реликты, дериваты тундростепей. Основная причина их длительной сохранности – близкий к горным степям юга Сибири микроклимат. Реконструированные среднеилюльские температуры воздуха плейстоцена во времена формирования отложений с остатками термофильных жуков составляли не менее 11–13°C. Реконструкции на основе экологии жука *Morychus viridis* приводят к крайне малой продуктивности растительности. Отсутствие азиатских степных видов насекомых-термофилов на Аляске и в Канадском Юконе ныне и в плейстоценовых отложениях свидетельствует о том, что названные территории не были ландшафтным продолжением азиатской тундростепной Берингии.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены: на всесоюзных совещаниях «Проблемы почвенной зоологии» (Вильнюс-1975, Минск-1978, Киев-1981, Тбилиси-1987, Новосибирск-1991, Ростов-на-Дону-1996, Йошкар-Ола-2002); Всесоюзных симпозиумах «Биологические проблемы Севера» (Петрозаводск-1976, Магадан-1983, Якутск-1986), VI и VIII Всесоюзных зоогеографических конференциях (Кишинев-1975, Ленинград-1985), Всесоюзном симпозиуме по биодиагностике почв (Москва, 1977), XIV Тихоокеанском конгрессе (Хабаровск, 1979), Международном конгрессе ИНКВА (Москва, 1982), Всесоюзном симпозиуме «Муравьи и защита леса» (Тарту-1979, Новосибирск-1987, Пермь-2001), VI Всесоюзной конференции по экологической физиологии (Сыктывкар, 1982), III Всесоюзной конференции по поведению животных (Москва, 1983), Всесоюзной конференции «Вид, популяция, сообщество в экстремальных условиях» (Москва, 1986), Всесоюзной школе «Деструкция органического вещества в почве» (Вильнюс, 1989), Всесоюзном совещании «Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах» (Сыктывкар, 1989), Международной конференции «Криопедология» (Пущино-1992, Сыктывкар-1997), Всероссийской конференции «Биогеография почв» (Сыктывкар-2002), Сибирской зоологической конференции (Новосибирск-2004), International Conference

"Global Change and Arctic Terrestrial Ecosystems" (Norway, Oppdal -1993), 45th Arctic science conference «Bridges of the science between North America and the Russian Far East» (Владивосток, 1993), Beringian paleoenvironments Workshop (Colorado-1997), IVth European Workshop of Invertebrate Ecophysiology (Санкт-Петербург, 2001), Sixth Workshop Quaternary Environment of the Eurasian North (Switzerland, Spiez, 2002).

Публикации. По избранной отрасли знаний опубликовано 89 трудов (не считая тезисов), в том числе главы в двух монографиях и 56 работ в рецензируемых изданиях.

Структура и объем доклада. Научный доклад состоит из раздела «Общая характеристика работы», 3 глав основного текста (соответствующих 3 циклам исследований), выводов и списка опубликованных по теме работ. Доклад изложен на 56 страницах, содержит 2 таблицы и 9 рисунков.

Благодарности. Выражаю признательность коллегам-специалистам по группам беспозвоночных Н.Н. Винокурову, А.Ф. Емельянову, Г.М. Лаферу, Б.М. Катаеву, И.М. Кержнеру, Б.А. Коротяеву, С.Ю. Стороженко, оказавшим помочь в определении полевых сборов и консультировавшим меня многие годы. Пользуюсь случаем поблагодарить коллег по лаборатории А.В. Алфимова, З.А. Жигульскую, А.Н. Лейрих, Е.Н. Мещерякову за плодотворное сотрудничество, А.П. Бельгер и О.Ф. Машкову за помощь в работе.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. Основные черты экологической обстановки и население беспозвоночных животных бассейна верховий Колымы

Бытощее представление о суровости условий Северо-востока имеет реальные основания. В верховьях Колымы среднемесячные температуры января близки к -40°C. Амплитуда экстремальных температур воздуха приближается к 90° (средние из абсолютных максимумов составляют 28–30°C, минимумов -50... -56°C). Годовая сумма осадков не превышает 350–360 мм, причем 50–70% жидкие, безморозный период не превышает 60 сут.

Фундаментальная черта экологической обстановки района работ (как и везде на Северо-востоке, кроме побережья Охотского моря) – повсеместная многолетняя мерзлота, так как средние годовые температуры воздуха здесь -9...-11°C. Мощность прорывающих за теплый сезон грунтов (СТС) варьирует от 0.3 до 3.5 м. Широкое распространение в обсуждаемом районе льдистой мерзлоты (фактически – кроме выпуклых элементов рельефа) сказывается, прежде всего, в заболачивании территории и охлаждении всегда маломощных почв. В таких жестких гидротермических условиях разнообразие доминантов растительного покрова оказывается невелико. Из числа древесных пород это лиственница *Larix gmelini* и кедровый стланик *Pinus pumila*, обладающие крайне широкой экологической валентностью в отношении гидротермических

и почвенных условий (рис. 1). Обе породы имеют огромные ареалы, и в пределах региона абсолютно господствуют на горно-лесной части территории, занимая склоны всех экспозиций и другие элементы рельефа с совершенно различными мерзлотными условиями (с сезонно талым слоем – СТС – от 0.3–0.4 м до 2.5–3.0 м) на всевозможных почвах.

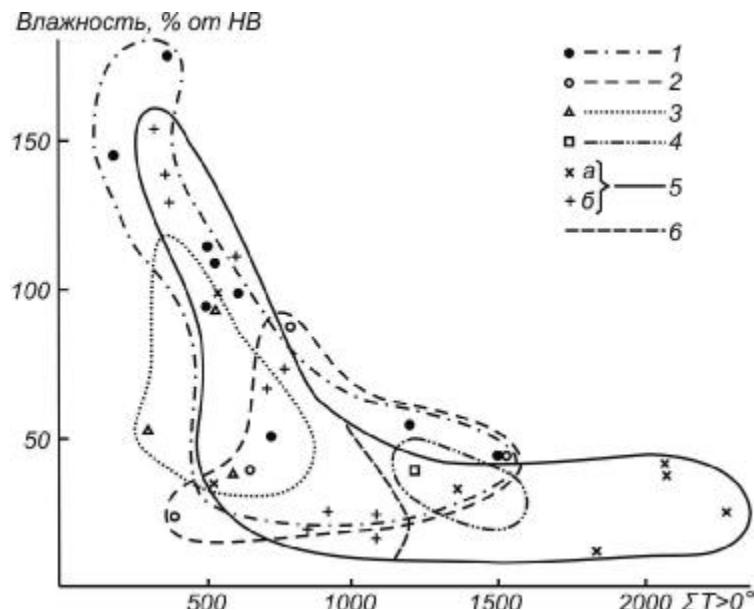


Рис.1 Гидротермические условия в слое почвы 0–20 см под различными древесными породами в бассейне верхней Колымы.

Ордината – влажность в % от наибольшей влагоемкости, абсцисса – годовая сумма положительных среднесуточных температур. Точки определения гидротермических параметров и примерные границы для: 1 – лиственница, 2 – кедрового стланика, 3 – ольхи, 4 – осины, 5 – территории без древесной растительности (а – в поясе редколесий, б – в горных тундрах).

Наземные покровы также монотонны и представлены характерными гипоарктическими группировками с доминированием вересковых кустарничков, осок, неприхотливых злаков (типа вейника Лансдорфа), мхов, лишайников. Этому способствует ряд мощных факторов. В частности, лиственница в редколесьях и, тем более, в рединах из-за неполного развития крон – слабый эдификатор (Демьянов, 1980), и она не препятствует формированию названных гипоарктических сообществ. Кедровый стланик, напротив, обладает мощной средообразующей способностью, связанной, прежде всего, с формированием плотной тени, резко уменьшающей и без того скучную теплообеспеченность. Грубый опад обеих пород, заторможенность бактериальных процессов разложения растительной массы, незначительное содержание карбонатов в материнских породах, низкие температуры почв – все это вместе способствует накоплению органики в виде торфянистых горизонтов почв и разного рода торфов и формированию низких значений рН, вплоть до

3.5 (водная вытяжка). В этих крайне жестких условиях напочвенный покров обеднен и «выровнен» на обширных пространствах.

Огромную роль в дифференциации условий для организмов играет нанорельеф, особенно в переувлажненных биотопах с малой затененностью. На кочках и в мочажинах различаются не только степень увлажнения, но и статьи расхода солнечной энергии: в первом случае больше тратится на нагрев, во втором – на испарение. Различие же температурных характеристик смежных элементов нанорельефа (кочка – мочажина) на шлейфах южных склонов вполне сравнимо с различиями между сухими южными склонами и болотами.

Лишь незначительная доля территории занята экзотическими для региона экосистемами, размещающимися на участках с мощным сезонно-талым слоем (до 2.5 м). В их числе разного рода ксероморфные экосистемы, достигающие максимума выраженности на участках реликтовых степей, и так называемые таликовые зоны крупных рек с тополево-чозениевыми комплексами (рис.2).

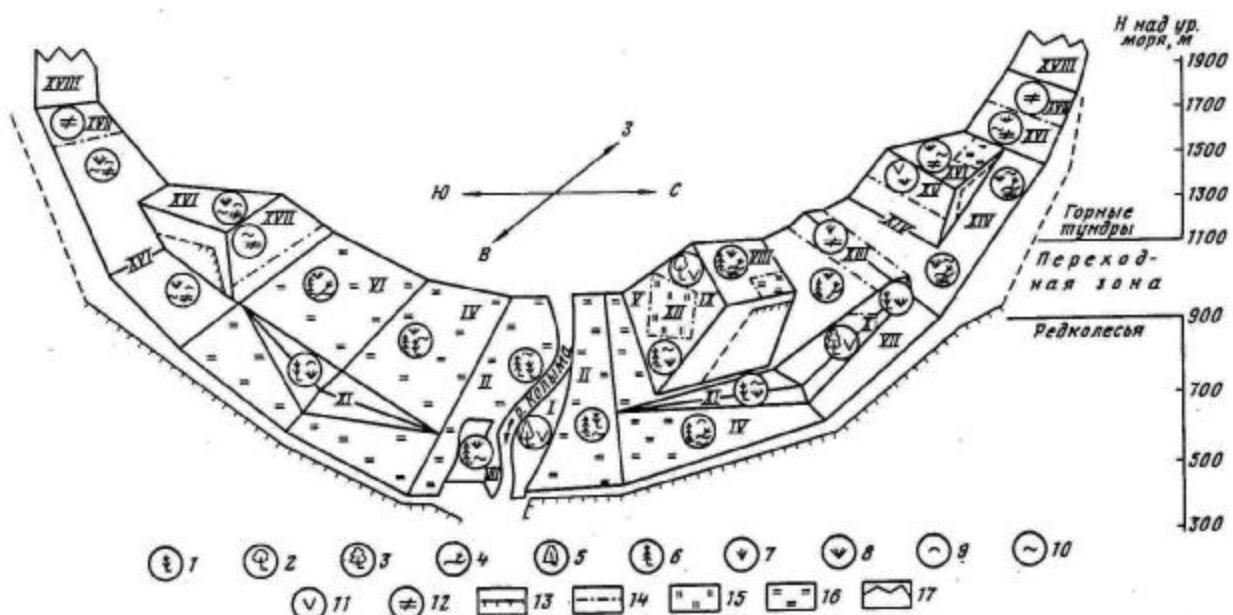


Рис. 2. Пространственная дифференциация экосистем в бассейне верховьях Кодымы.

I – Тополево-чозениевые группировки поймы, II – долинно-болотный комплекс, III – лиственничники берегового вала, IV – лиственничные редины на заболоченных мохово-лишайниковых шлейфах, V – парковые лиственничники южных склонов, VI – заболоченные лиственничники северных склонов, VII – кустарниковые лиственничники южных склонов, VIII – кедрово-стланиковые группировки, IX – осинники южных склонов, X – злаковые березняки южных склонов, XI – ольховники, XII – ксероморфные группировки южных склонов, XIII – осоковые группировки бровок склонов, XIV – злаково-кустарничково-лишайниковая тундра на южных склонах, XV – злаково-кустарничковые группировки на южных склонах, XVI – щебнисто-лишайниковая тундра, XVII – щебнистые осыпи. 1 – ольха, 2 – осина, 3 – береза, 4 – кедровый стланик, 5 – чозения, 6 – лиственница, 7 – осочки, 8 – кустарнички, 9 – мхи, 10 – лишайники, 11 – злаки, 12 – щебень, 13 – глубина СТС, 14 – границы экосистем, не совпадающие с границами элементов рельефа, 15 – степь, 16 – болота, 17 – скалы.

Фауна и население зональных ландшафтов детально изучалось, главным образом, на стационаре "Абориген", принадлежащем Институту биологических проблем Севера ДВО РАН и расположенному в верховьях Колымы в точке с координатами 62° с.ш., 159° в.д. В число анализируемых вошли некоторые группы жесткокрылых (долгоносики, листоеды, жужелицы, пилольщики, щелкуны и другие), полужесткокрылых, перепончатокрылых (муравьи, шмели), саранчовые, ряд родов цикад, дневные бабочки и совки, многоножки (Lithobiidae, Geophilidae), дождевые черви.

Вопреки большой обследованной территории и значительному разнообразию изученных экосистем по структуре доминирования отчетливо проявляется лишь несколько крупных ярко выраженных типов населения и соответствующие им объединения местообитаний (Берман, Бухкало, 1985).

I. Абсолютное доминирование энхитреид (до 20 тыс. на 1 м²) со значительным участием многоножек, иногда с содоминированием личинок двукрылых и относительной редкостью остальных членистоногих. Этот тип населения свойствен самым холодным участкам с водоупорной мерзлотой (СТС порядка 50–60 см), над которой располагается мощный слой рыхлого торфа с высокой порозностью – идеальный субстрат для обитания микроартропод и питающихся ими многоножек; напочвенный покров либо моховой, либо мохово-лишайниковый.

II. Абсолютное доминирование (до 81% по численности и 75% по массе всех членистоногих) при очень высокой численности многоножек, иногда также с содоминированием личинок двукрылых. Многоножки представлены двумя семействами – Geophilidae и Lithobiidae (преобладает *Dacrobius krivolutzkyi*). Огромная численность (в эклекторной выгонке выше 400 ос./м² обеих групп!) наблюдается в холодных с моховым покровом сообществах кедрового стланика и густых ольховниках с СТС около 60–80 см.

III. Абсолютное доминирование мезофильных муравьев (*Leptothorax acervorum*, *Camponotus herculeanus*, *Formica gagatoides* и *Myrmica kamtschatica*) – до 90% по численности и до 80% по массе, при содоминировании многоножек. Подобное население характерно для кустарничково-моховых лиственничных редколесий, как правило, с кочкарным или бугристым нанорельефом. Этот тип населения по существу представляет собой предыдущий, в который «вселились» муравьи, отсутствовавшие там из-за затененности и слабо выраженного нанорельефа.

IV. Доминирование ксерофильных муравьев (*Formica lemani*, *Myrmica bicolor*) и содоминирование жуков или наоборот в зависимости от затенения. Эти варианты населения свойственны ксерофитным биотопам, будучи максимально выражены в степных группировках. Жесткокрылые в половине (по числу) обследованных сообществ – доминанты или содоминанты. Однако среди более 20 зарегистрированных семейств к их числу могут быть отнесены только 6: щелкуны, жужелицы, мягкотелки, стафилины, долгоносики и усачи.

Названные выше всего лишь 4 основных типа населения не исчерпывают, конечно, его разнообразия в регионе, но отражают наиболее часто встречающиеся. Можно назвать еще несколько наиболее характерных, приуроченных к особым местообитаниям, суммарная площадь которых в ландшафте, между тем, ничтожна. Это население рощиц осины и участков послепожарных ксероморфных лугов с абсолютным доминированием дождевых червей; тополево-чозениеевого леса с огромной долей в населении личинок мух (в основном бибионид); куртинных ольховников северных склонов с доминированием личинок типулид при участии личинок мелких мух др.; кустарничко-вейниковых березняков и пойменных лиственничников с супердоминированием (56–70% населения членистоногих) червецов, главным образом, *Arctorthelia cataphracta*, встречающихся также во многих сообществах Верхней Колымы.

Первые 3 основных типа занимают подавляющую часть территории, варьируя и плавно переходя один в другой. Общее число видов всех групп почвенной мезофауны, «задающих» структуру населения большинства подобных сообществ, по-видимому, не превосходит 25–30 (подчеркнем – из проанализированных групп). Поскольку подавляющую часть региона занимают разнообразные сырьи и (или) холодные биотопы на водоупорной мерзлоте и с небольшим СТС, постольку на территории в целом преобладает олигодоминантный комплекс, основу которого составляют многоножки (2–3 вида) и мезофильные муравьи (3–4 вида). Многоножки обсуждаемых групп, как известно, хищники; муравьи также нуждаются в значительном количестве белковой пищи для выкармливания расплода. Таким образом, в населении «мезофауны» огромных пространств доминируют хищники (облигатные и факультативные), питающиеся крайне многочисленными особенно в рыхлых торфяных и торфоподобных («сухие торфы») субстратах представителями микрофлоры.

Ксероморфные же сообщества невелики по площади, но их население многократно разнообразнее в основном за счет жуков. К описанию ксероморфных сообществ мы вернемся в главе III.

Поскольку холодным и сырьим биотопам соответствует не один определенный тип почв, а их множество (криоземы, болотные мерзлотные, криоторфяные, торфянисто-перегнойные и т. д.), «теплым» – различные подтипы подбров, криодерновые, криоаридные и т. д. (Берман и др., 1990), постольку обсуждаемая условная типология населения может быть соотнесена не с типовым рангом почв, но более высоким, отражающим их общность по гидротермическим факторам.

Важнейшая черта населения – отсутствие зависимости его структуры от доминирующих в регионе лесообразующих пород – лиственницы и кедрового стланика. Иными словами, по доминирующей породе предсказать население невозможно, что связано с отмеченной выше их огромной экологической

валентностью, позволяющей существовать в широком диапазоне местоположений и в разных почвенно-мерзлотных условиях. В редкостойных насаждениях, столь характерных для региона, состав населения почти однозначно зависит от местоположения на рельефе (заметим – в пределах распространения одной горной породы). Такая предсказуемость, несомненно, связана с решающим влиянием местоположения на условия дренажа и теплообеспеченности, сказывающимся, в свою очередь, на характере мерзлоты (водоупорная или «сухая») и определяемом ею в очень большой мере напочвенном растительном покрове. Однако состав и численность населения (особенно муравьев) крайне зависят и от степени затенения, создаваемого любым растительным ярусом.

В этой связи необходимо упомянуть роль пожаров и следующих за ними сукцессий в увеличении разнообразия экосистем и практических всех их компонент. Большинство экосистем восстанавливается к исходному состоянию без прохождения каких-либо уклоняющихся сукцессионных стадий. При полном выгорании направление сукцессий зависит от многих факторов и нередко приводит к формированию длительно сохраняющихся и отличных от исходных экосистем (осинников, разного рода травяных и травяно-кустарниковых сообществ и др.). В этих экосистемах главным контролирующим фактором служит не слабая теплообеспеченность, а ничтожная влажность почвы. Здесь нередки погодные ситуации, которые вполне точно могут быть переданы словом «засуха». Только «крайние» ксерофилы типа личинок щелкуна *Prosternon sericeum* обитают между куртинками растений, остальные сосредоточены в корнях дерновин. В этих группировках практически нет энхитреид, но встречаются участки с высокой численностью дождевых червей *E. nordenskioldi*, значительную часть времени проводящих в капсулах (см. ниже). По мере увеличения влажности почвы (от места к месту или во времени) складываются благоприятные условия для ряда других групп беспозвоночных животных. Однако при дальнейшем развитии органогенных горизонтов, затенения напочвенным покровом или древесным пологом все более лимитирующим становится недостаток тепла и уменьшение pH, связанные с накоплением неразложившейся органики.

Наименьшие послепожарные изменения проявляются на ксероморфных, изначально безлесных территориях (например, на участках реликтовых степей), а также при повторных пожарах безлесных сукцессионных экосистем. При всех обстоятельствах пожары несомненно способствуют расширению их площадей за счет колонизации ксерофилами выгоревших редколесий.

Если отвлечься от размера занимаемых площадей, то диапазон экосистем в регионе в целом очень велик (от горно-тундровых до степных) в соответствии с контрастом теплообеспеченности, проявляющимся вследствие высокой континентальности климата. Наиболее ярко он может быть продемонстрирован по суммам положительных температур в почве на глубине 5 и 20 см. Их

разница на одной абсолютной высоте между северными мохово-лишайниковыми участками, протяивающими на 40–50 см, и южными степными, имеющими сухую мерзлоту на глубине 2.5–3 м, достигает 3.6 крат на глубине 5 см и 400 – на 20 см (Берман, Алфимов, 1992). Различиям теплообеспеченности в полной мере соответствует и состав населения беспозвоночных животных: на северных склонах заметное место в населении занимают гипоарктические элементы, южных – реликтовые степные. Заметим, что максимальные различия биотопов по продолжительности теплого периода в почве – между реликтовыми степными склонами в долинах и лишайниково-моховыми северными склонами в горной тундре – достигают 2 мес.

Очевидно также, что на степных участках климатический потенциал региона полностью реализуется, тогда как на остальных он уменьшается за счет трат на таяние мерзлоты и последующее испарение воды из почвы. С другой стороны, наиболее теплые участки долин (реликтовые степные) по условиям теплообеспеченности сравнимы с зональными степями Южной Сибири, а лишайниковые группировки горных тундр соответствуют типичным тундрам Чукотки. Таким образом, в относительно небольшом интервале высот в пределах всего двух вертикальных поясов происходит изменение почвенного микроклимата, соответствующее смещению на 6 природных зон и подзон (тундры, лесотундры, тайги, смешанных и широколиственных лесов, лесостепи и степи). И тундровые, и степные виды существуют в своей «родной» обстановке, они не представляют собой широко валентные формы, способные колонизовать значительно уклоняющиеся от исходных условия.

Описанная выше общая схема пространственной дифференциации экосистем может быть экстраполирована на значительные территории горно-таежной части континентального Северо-востока. С севера на юг подобные ландшафты занимают около восьми градусов широты, и различия между северной и южной границами этой «гиперзоны» составляют по среднегодовым температурам менее 3°C, а по годовой сумме осадков 100–200 мм. К юго-востоку и к западу от бассейна Колымы ситуация довольно быстро меняется. В сторону Охотского моря растет гумидность, круглогодичные (в основном за счет зимних) температуры; к западу – увеличивается континентальность с ее стандартными проявлениями – лето становится теплее, зима – холоднее, падает количество осадков.

Глава II. Экология, холодаустойчивость и адаптивная стратегия животных северо-востока Азии.

Главная черта, объединяющая климаты России, – холодная зима. Вечная мерзлота занимает почти 60% всей площади страны. На всем этом пространстве каждый год зимуют в оцепенении тысячи разных видов беспозвоночных животных. Лишь для считанных десятков известны реальные условия зимовки

и механизмы холодозащиты. Масштабу явления не соответствует степень его изученности.

Существует огромная литература о физико-химических механизмах выживания клеток и организмов как в переохлажденном, так и в замерзшем состоянии, с описанием состояния мембран, свободной и связанной воды и т. д. К сожалению, экологические аспекты холодоустойчивости освещены намного хуже. Между тем, познание адаптивных стратегий разных групп организмов к существованию в экстремальных условиях особенно перспективно путем изучения широко распространенных видов животных, демонстрирующих спектр разнообразных возможностей. К числу таких организмов относятся транспалеарктические муравьи, некоторые виды дождевых червей, саранчовых и др., ареалы которых наиболее далеко продвинуты на север. В этом ряду находится и сибирский углозуб, хвостатая амфибия, судя по ареалу, обладающая феноменальными адаптивными возможностями.

Адаптивные стратегии муравьев.

Муравьи в большей части сообществ на Верхней Колыме занимают одно из первых мест по численности в населении беспозвоночных животных. Изобилие особей и легкость мечения муравейников осенью создают уникальную для экспериментатора возможность иметь для работы зимой любое количество материала из известных естественных условий. Поэтому муравьи были выбраны нами в качестве модельного объекта для выяснения адаптивных путей к низким температурам зимовки, проявляющихся в пределах одной таксономической группы, и для сопоставления физиологических возможностей животных переносить отрицательные температуры с реальными температурными условиями, складывающимися в различных биотопах.

Для выяснения условий зимовки муравьев всех видов их гнезда вскрывали летом и зимой, определяли глубину расположения зимовочных камер, температуры в гнездах муравьев. В качестве основной характеристики температурного режима биотопов зимой были выбраны сезонные минимумы по горизонтам 0–1, 5, 10, 20 и 40 см. В почву более чем 40 характерных биотопов и в гнезда муравьев осенью вживлялись гидроизолированные электротермометры. Резистентность массовых видов муравьев к низким температурам зимовки изучалась путем измерения порогов длительно переносимых низких температур ($ЛТ_{50\%}$), температур максимального переохлаждения и их сезонных изменений.

Температурные условия зимовки. Зима на обследованной территории в заселяемом муравьями слое почвы длится 7–7.5 мес. В верхних 20 см почвы разных биотопов выявлен континуальный ряд с температурами от -48 до -10°C. Самые низкие температуры (-36...-48°C в верхнем сантиметре и -29...-39°C на глубине 20 см) отмечены на немногих участках в поясе редколесий, в их пределах максимальная за сезон высота снега редко превышает 10 см.

Характерные температурные условия в местах расположения гнезд муравьев показаны на рис. 3.

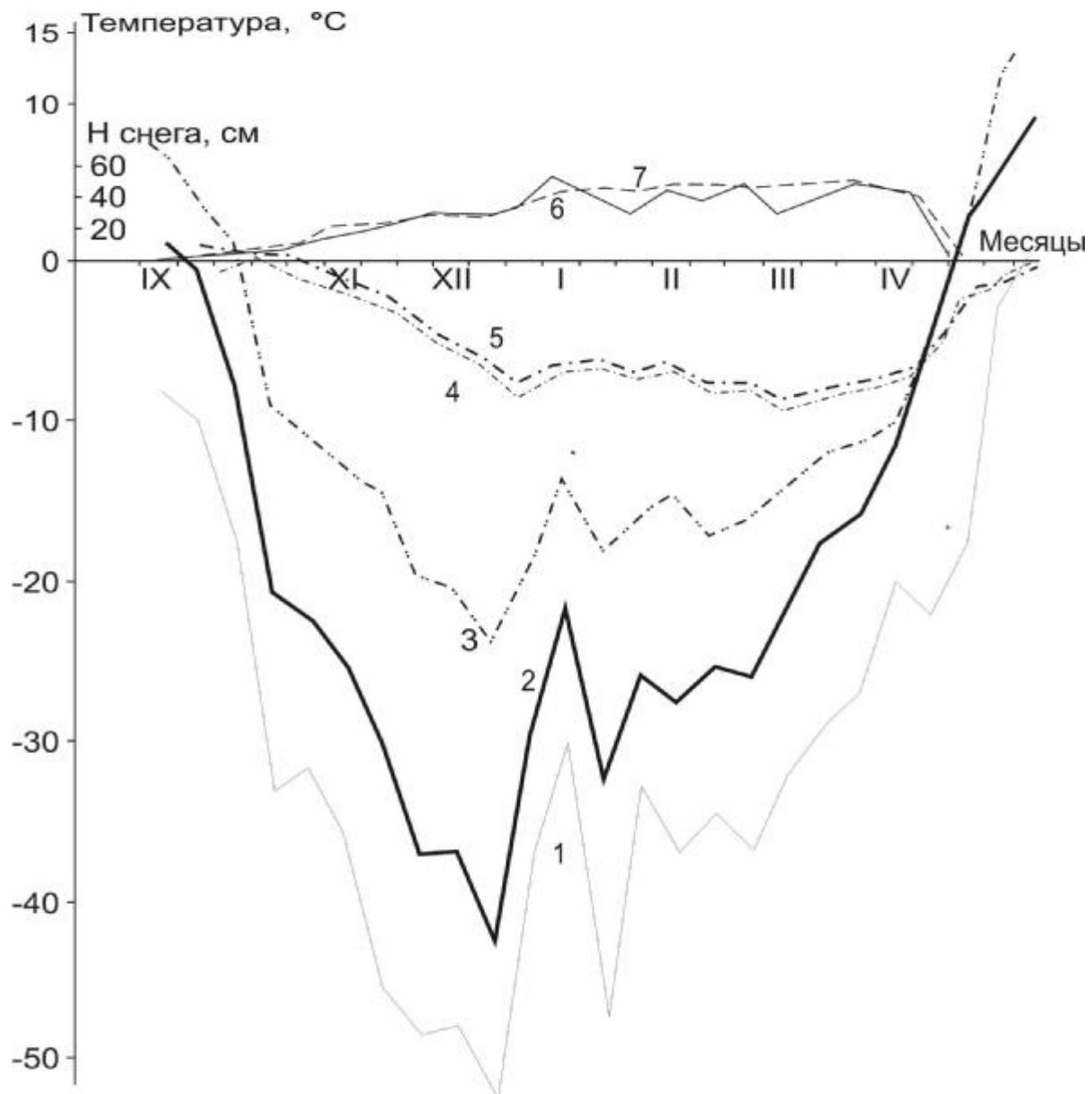


Рис. 3. Сезонные изменения температуры воздуха, высоты снега и температуры в зимовочных камерах *L. acervorum* и *F. exsecta* в долине ручья Олень (500 м н. ур. м.) зимой 1978–79 г.г. Температура: воздуха минимальная за декаду – 1 и среднедекадная – 2; среднедекадная в гнезде *L. acervorum* на глубине 5 см – 3, в гнезде *F. exsecta* на глубине 20 см – 4, 40 см – 5. Высота снега у гнезда *L. acervorum* – 6, у гнезда *F. exsecta* – 7.

Подавляющая часть видов жестко придерживается свойственного им стереотипа устройства гнезда (рис.4). Мы никогда не находили гнезд древоточцев или *Leptothorax* spp. с глубоким расположением камер и, напротив – гнезд *F. candida*, *F. lemani* с поверхностным даже в местах, где температуры зимой достаточны для успешной зимовки.

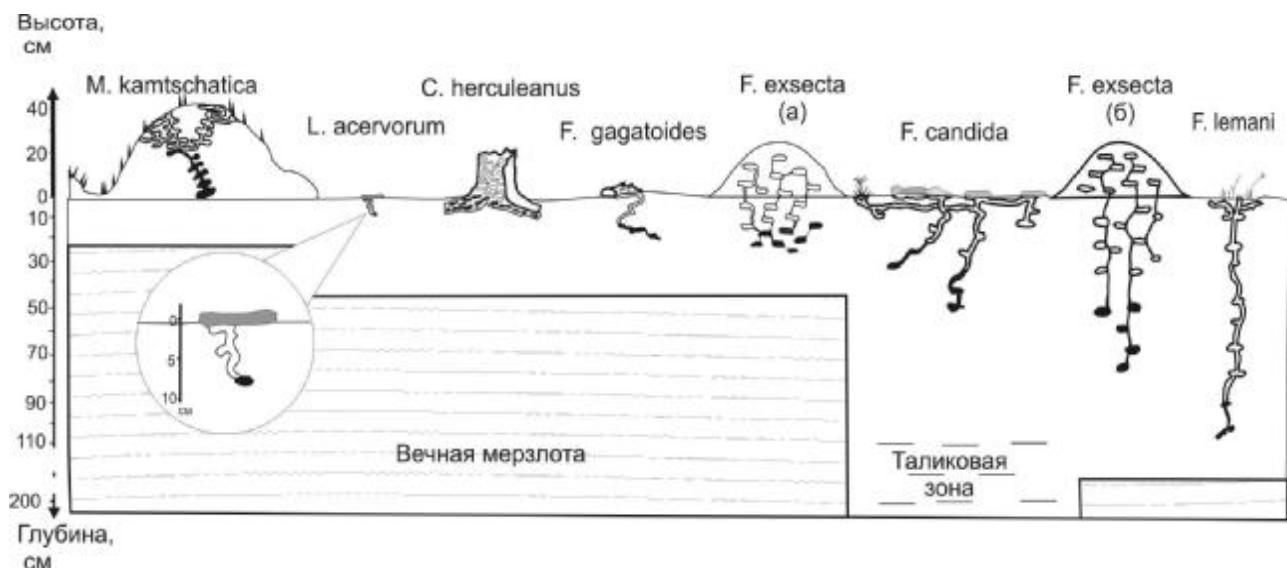


Рис. 4. Схема устройства гнезд массовых видов.

Мерзлота и зимовка муравьев. Расположению камер на глубине, достаточной по температурным условиям для зимовки муравьев, может препятствовать вечная мерзлота. Ее влияние на мало протаивающих участках (25–35 см к концу июня) сказывается на теплообеспеченности и степени увлажнения даже самых верхних горизонтов почвы. Здесь формируются очень большие температурные градиенты (до 2.5°C на 1 см), что, наряду с высоким расположением мерзлотного водоупора, а тем самым и обводненностью грунта, определяет предельные глубины возможного размещения ходов и камер. В биотопах с водоупорной мерзлотой обычно не живут наименее холодаустойчивые виды, которые не могут располагать зимовочные камеры вблизи поверхности почвы. В первую очередь это виды *Formica*, кроме полярного муравья. *F. lemani* никогда не была найдена на территориях с водоупорной мерзлотой, которая и служит главным ограничивающим ее распространение фактором; на побережье же Охотского моря, где мерзлота прерывиста, этот вид встречается очень широко. Льдистая мерзлота никак не сказывается на биотическом распределении лишь тех видов, которые располагают гнезда вблизи поверхности. Это уже упоминавшийся полярный муравей, а также *C. herculeanus* и *L. acervorum*.

На глубоко и быстро протаивающих участках мерзлота не оказывает заметного влияния на гидротермический режим верхних слоев почв и, таким образом, на экологию обитающих здесь видов.

Холодаустойчивость. Все муравьи зимуют не в замерзшем, а в переохлажденном состоянии. Самая низкая температура максимального переохлаждения зарегистрирована у личинок *L. muscorum* (-58.1°C), и это значение можно рассматривать в качестве рекордного для муравьев вообще. Диапазон средних температур максимального переохлаждения в отдельных гнездах для имаго насекомых составляет -38...-43°C у *L. acervorum*, -37...-44°C

у *L. muscorum*, -37...-40°C у *C. herculeanus*; -27...-30°C у *F. gagatoides*, -27...-31°C у *M. kamtschatica* и *M. bicolor*; -24...-25°C у *F. candida*, -20...-24°C у *F. lemani*, -19...-22°C у *F. exsecta* и -17...-18°C у *F. sanguinea*. Порог же длительно переносимых температур (ЛТ_{50%}) у всех видов лежит выше средних величин переохлаждения на 3-7°C.

Приведенные характеристики холодаустойчивости много ниже полученных в климатически более мягких регионах. В южной и северной Финляндии и даже под Магаданом средняя зимняя температура переохлаждения всех изученных видов формик близка к летней для муравьев с «Аборигена», которую мы рассматриваем как неспецифическую в силу отсутствия адаптивного смысла (рис. 5).

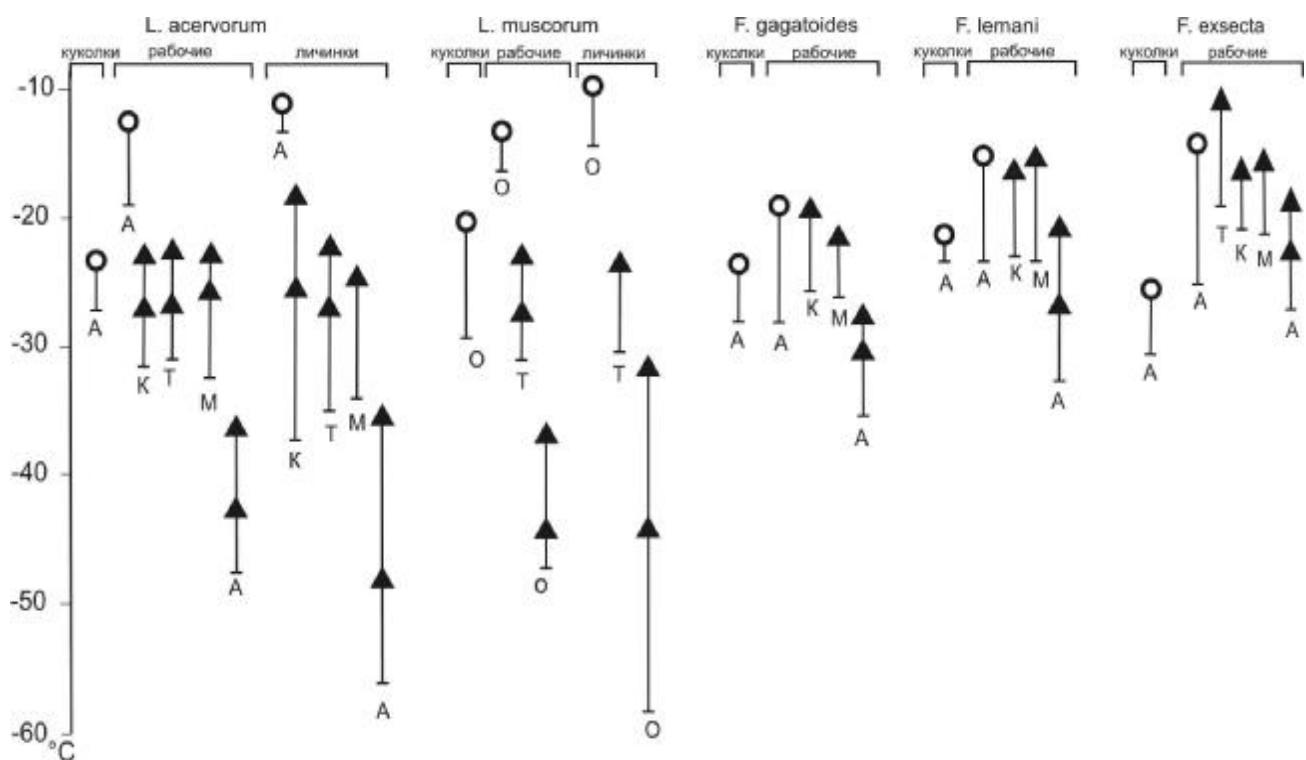


Рис. 5. Температуры максимального переохлаждения (Тп) в разных частях ареала некоторых видов муравьев. А – «Абориген», К – Кево, М – Магадан, О – Оймякон, Т – Твармине. Кружок – средние значения Тп для муравьев из отдельных гнезд летом, треугольник – зимой; линии с поперечным штрихом – минимальные значения Тп в выборке.

От лета к зиме на названных территориях холодаустойчивость не растет, имеющейся неспецифической оказывается достаточно для успешной зимовки. Но подобные и еще более мягкие температурные условия зимы свойственны большей части России, кроме регионов с континентальным климатом, определяемым Сибирским антициклоном. Поэтому есть основания полагать, что на всех этих территориях муравьи обходятся летней холодаустойчивостью. Лишь в значительно более жестком климате неспецифической

холодаустойчивости не хватает, и муравьи должны существенно наращивать ее осенью до величины, соответствующей минимальным температурам в зимовочных камерах.

Но главное отличие состояния изученных нами зимующих муравьев в бассейне Верхней Колымы от зимующих в не мерзлотных регионах состоит в том, что на Северо-востоке тканевые жидкости муравьев переохлаждены в физическом смысле, т.е. сохраняются «жидкими» при температурах ниже температур замерзания растворов. Все виды рода *Formica* проводят в этом весьма стабильном состоянии, по меньшей мере, несколько месяцев; остальные виды (значительно снижающие температуру замерзания) – несколько наиболее холодных недель. В не мерзлотных районах минимальные температуры в зимовочных камерах, как правило, выше не только температур максимального переохлаждения насекомых, но даже температур их замерзания.

«Резерв холодаустойчивости» как критерий адаптированности. Присутствие вида на данной территории означает, что вид адаптирован к местным условиям. Мерилом степени соответствия холодаустойчивости насекомых условиям зимовки может быть «резерв холодаустойчивости», т.е. разница между порогами переносимых температур и минимальными температурами в гнездах. Чем больше эта разница, тем устойчивее вид к превратностям зимней погоды и тем больший спектр биотопов он может населять. Резерв холодаустойчивости особенно велик у *L. muscorum*, *L. acervorum* и *C. herculeanus*. Он составляет 10–15°C и гарантирует сохранность популяции этих видов практически повсеместно при любых межгодовых превратностях погоды, даже в малоснежные и одновременно холодные зимы.

У *F. gagatoides*, *M. kamtschatica* и *M. bicolor* резерв этот вдвое меньше: 4–7°C, однако достаточен для крайне широкого и географического распространения в Гипоарктике, и биотопического распределения полярного муравья в любом даже самом холодном районе. Два других названных вида распространены уже, ограничивающие их факторы связаны с летними условиями. Четыре вида рода *Formica* (*F. exsecta*, *F. candida*, *F. sanguinea*, *F. lemani*) минимально холодаустойчивы, резерв не превышает 2–3°C, а в неблагоприятные годы отсутствует вовсе; соответственно их биотопическое и ландшафтное распространение крайне узко, точнее – они встречаются только локально.

Подчеркнем, что адаптивные возможности полярного муравья к летним условиям изначально ограничены по сравнению с двумя другими фоновыми видами и с *M. kamtschatica*. Из всех видов с близкой холодаустойчивостью лишь полярный муравей не может растягивать развитие на несколько лет, так как его «расплод» (как и всех формик) не зимует. Вопреки сказанному полярный муравей входит в группу доминантов населения, и все они – *C. herculeanus*, *F. gagatoides* и *L. acervorum* – из-за удивительной адаптированности крайне широко распространены в Гипоарктике и

повсеместно обычны, что и ее атрибуты: шикша, багульники, кустарниковые березки и др.

Биохимические адаптации. По биохимическим механизмам обеспечения холодаустойчивости и сезонной изменчивости температурных характеристик исследованные виды подразделяются на две группы. У I группы (*L. acervorum*, *L. muscorum*, *C. herculeanus*, *M. kamtschatica*, *M. bicolor*) температуры переохлаждения от лета к зиме меняются значительно, максимально на 25–30°C (главным образом за счет снижения температуры замерзания); в основе механизма криопротекции – накопление полиолов (10–20%). Во II группе (род *Formica*) изменение холодаустойчивости от лета к зиме составляет только 6–12°C, температура замерзания падает лишь на 1–6°C; полиолов немного (0.4–2%), но зимой растет концентрация сахаров (3–6%). Таким образом, биохимические основы холодозащиты в основных чертах задаются родовым и надродовым уровнями. Однако принадлежность к роду и даже подроду у исследованной группы насекомых определяют адаптивную стратегию холодозащиты конкретного вида далеко не полностью. *F. lemani*, *F. candida* и *F. gagatoides*, относящиеся к одному подроду (*Serviformica*) и обитающие здесь в нехарактерных в целом для рода условиях (Чернов, 1988), имеют, между тем, различную холодаустойчивость. У *F. lemani* и *F. candida* она находится на «теплом» краю распределения всего диапазона холодаустойчивости изученных видов. Устойчивость же *F. gagatoides* к холodu столь значительна, что оказывается близкой к таковой у представителей рода *Myrmica*, обладающих иной биохимической обусловленностью. Нетрудно заметить, что близкая холодаустойчивость достигается разными биохимическими путями.

Адаптивная стратегия. Успешность зимовки определяется не только физиолого-биохимическими возможностями исследованных видов, но и поведенческими механизмами, в частности – «выбором» участка для зимовки (конечно, имеется в виду статистический результат «выбора»). Адаптивная стратегия строится на разных соотношениях биохимической и поведенческой компонент и не прямо зависит от родовой принадлежности. Выделяются три группы, использующие разные адаптивные пути; эти же группы отражают разную степень ограниченности биотопического распределения муравьев. Физиолого-биохимические возможности позволяет видам группы I (*C. herculeanus*, *L. acervorum* и *L. muscorum*) зимовать непосредственно у поверхности почвы. В основе адаптивного пути группы II (*F. gagatoides*, *M. kamtschatica* и *M. bicolor*) – компенсация недостаточности физиолого-биохимических возможностей выбором территорий, на которых зимовочные камеры могут быть устроены глубже в почве. Группа III, включающая наиболее чувствительные к холоду виды, существует лишь в особых, благоприятных для них условиях, складывающихся в небольшом числе местообитаний; физиолого-биохимические возможности группы скромны.

Смешанный характер группы II (в нее входят представители двух родов) и различная холдоустойчивость видов внутри группы аутсайдеров свидетельствует о том, что адаптивная стратегия видов может быть индивидуальна и не зависит от родовой принадлежности. Интегральный же адаптивный эффект реализации индивидуальных тактик, который можно оценить, например, по численности гнезд и широте спектра населяемых биотопов, в ряде случаев оказывается практически одинаковым у видов с принципиально разными физиолого-биохимическими возможностями. Ярчайший пример тому – полярный муравей.

Все перечисленное – попытка описания распределения зрелых гнезд муравьев разных видов. Формирование же биотического распределения зависит от судьбы молодых гнезд. К концу лета вылетевших из материнского гнезда и расселяющихся самок всех видов можно обнаружить в самых разных биотопах, где они устраивают новые гнезда. Подавляющая их часть (кроме *C. herculeanus* и видов рода *Leptothorax*), поселившаяся случайным образом в не свойственных им по температурным условиям биотопах, вымерзает в первую же зиму, большинство остальных – в очередную экстремально холодную зиму. Выживают лишь самки, случайно попавшие в подходящие условия.

Холдоустойчивость, условия зимовки и географическое распространение. Совокупность полученных материалов позволяет вынести суждения о зависимости географического распространения муравьев от холдоустойчивости и, в частности, ответить на вопрос: имеет ли отношение зимняя холдовая резистентность муравьев к обедненности фауны в северо-восточной Якутии и к их отсутствию в зональных тундрах?

Верховья Колымы занимают пограничное положение и зимой испытывают влияние как северного отрога Азиатского антициклона, так и наиболее глубоких циклонов, приходящих с Охотского побережья. К западу от исследованного района значительно увеличивается континентальность климата. В Оймяконской котловине средняя многолетняя январская температура воздуха составляет -49.5°C (в верховьях Колымы, метеостанция Усть-Омчук, -35.2°C) при среднем многолетнем минимуме -64°C . Напротив, к востоку от верховьев Колымы средненоянварские температуры воздуха постепенно растут. Высота снежного покрова от верховьев Колымы убывает в глубину континента: в самые холодные месяцы снега на Колыме в 1.3–1.5 раза больше, чем на Индигирке (40–50 и 30 см соответственно). Меняется и фауна муравьев: от верховий Колымы к верховьям Индигирки идет выпадение наименее холдоустойчивых видов рода *Formica*. Поскольку сравниваемые фауны находятся в регионах, удаленных от океана и лежащих на одной широте, очевидно, что дело не в летнем тепле, а в зимних условиях. На подавляющей части территории Колымы резерв холдоустойчивости для рода *Formica* (кроме полярного муравья и *F. candida*) мал – всего $2\text{--}3^{\circ}\text{C}$. На Индигирке средние

температуры почвы в сравнимых местообитаниях ниже на 5–8°C, резерва холодаустойчивости не остается вовсе, поэтому и самих видов нет.

Еще дальше на запад и юго-запад от Оймякона минимальные температуры воздуха возрастают на 6–8°C, а высота снега остается практически неизменной. Поэтому минимальные температуры почвы под снежным покровом на большей части Центральной Якутии не отличаются от таковых на Верхней Колыме (Алфимов, Берман, 2006). Однако фауна муравьев Центральной Якутии богаче фауны бассейна Колымы. Причины этого, вероятно, кроются в контакте Центральной Якутии с южными формациями (в частности – со степями), большем ландшафтном разнообразии и, наконец, в более высоких суммах положительных температур воздуха, которые в Якутске на 25–30% выше, чем в бассейне верхней Колымы.

Обеднение фауны в районе «полюса холода» относительно бассейна верховьев Колымы и тем более – Центральной Якутии косвенно свидетельствует о полной реализации потенциала холодаустойчивости: полученные характеристики для большинства видов, по-видимому, близки к предельно возможным.

Обсуждение полноты использования потенциала холодаустойчивости муравьев на Северо-востоке имеет и прикладное значение. Остатки хитина *C. herculeanus*, *L. acervorum* и двух видов рода *Formica* найдены в позднеплейстоценовых отложениях ряда разрезов северо-востока Азии (Киселев, 1981). Одна из формик, несомненно, *F. gagatoides*, вторая, вероятнее всего, *F. candida*. В этих фактах содержится указание на возможно еще более высокую холодаустойчивость муравьев, нежели выявлена нами. Если значения холодаустойчивости муравьев Оймяконской котловины предельно возможны для названных видов, то ископаемые остатки муравьев можно использовать в качестве надежных индикаторов зимних температур в плеистоценовых ландшафтах.

Холодаустойчивость и распространение муравьев на север. На северную границу кустарниковых тундр проникает только *L. acervorum* (Длусский, 1967). В тундрах Аляски ситуация аналогична. Между тем, тундры Чукотки лежат в области январских изотерм от -17°C (пос. Провидения) до -31.5°C (пос. Чаун); Чукотка по мощности снежного покрова не намного уступает верховьям Колымы. Поэтому минимальные температуры почв в тундрах мало отличаются от таковых в верховьях Колымы и на 6–7°C выше, чем в бассейне Индигирки. Поскольку *C. herculeanus*, *L. acervorum* и *F. gagatoides* широко распространены в верховьях Индигирки (повторимся – на территории с самой суровой зимой из возможных в Северном полушарии), их отсутствие в тундровой зоне можно с уверенностью связать с летними особенностями региона.

Если северная граница представителей рода *Formica* определяется, вероятно, недостатком тепла для прохождения полного цикла развития за один сезон, то распространение на север муравьев родов *Leptothorax* не

лимитируется этим фактором, так как они способны растягивать развитие на несколько лет. Возможно, ограничением для них служит служит неблагоприятное соотношение продолжительности онтогенеза и времени существования взрослой особи: срок развития рабочего муравья может быть больше продолжительности его жизни.

Холдоустойчивость и распространение муравьев в других регионах. В какой мере выводы о связи распространения муравьев с распределением температур почв в холодный сезон применимы для других регионов? За пределами Северо-востока и Центральной Якутии территории с самыми низкими температурами в верхних горизонтах почвы находятся на юге Сибири; это «второй полюс» почвенного холода. В Горном Алтае и в Туве они никак не выше, чем в бассейне верхней Колымы. На севере представители рода *Formica* (кроме полярного муравья) ются в занимающих незначительную часть разного рода глубоко притаивающих биотопах, в которых можно в буквальном смысле поглубже закопаться и таким путем уйти от низких зимних температур. На юге мерзлота отсутствует, и муравьи могут повсеместно строить глубокие земляные гнезда, комфортные по температурам зимовки. Результат этого сказывается в повышении разнообразия и обилия муравьев. Например, в горных степях Курайской котловины (юго-восток Алтая), несмотря на низкие (-18...-19°C) температуры приповерхностных слоев почв, муравьи абсолютно доминируют (120–140 особей на 1 м²) среди почвенной и обитающей на поверхности мезофауны – суммарно до 270 особей на 1 м², т.е. от 50 до 73% населения.

Как видно, «полюса» почвенного холода не равнозены по экологическим условиям. Обеднение фауны муравьев рода *Formica* в верховьях Индигирки и Колымы не напрямую связано с низкими температурами воздуха зимой и недостаточной холдоустойчивостью самих муравьев; в большинстве случаев оно опосредовано действием льдистой (водоупорной) мерзлоты, препятствующей строительству гнезд на глубине, приемлемой для муравьев по температурным условиям.

Проведенное исследование позволяет ответить на вопрос о преимущественной роли зимних или летних климатических условий в формировании северных региональных фаун муравьев. Значительное сходство зимних температурных (а также и мерзлотных) условий бассейна Верхней Колымы и Центральной Якутии и разительное различие их фаун свидетельствует о том, что обеднение видового разнообразия муравьев Верхней Колымы кроется, прежде всего, в дефиците летней теплообеспеченности. Не исключена и роль исторических причин: возможность восстановления вида, вымершего вследствие, например, аномально холодной зимы при бесснежье на гигантской территории Северо-восточной Азии мала, ибо в отличие от Центральной Якутии нет близкого источника вторичной – восстановительной – инвазии. Таким образом, холдоустойчивость муравьев

выступает мощнейшим фактором фауногенетических процессов, наряду с недостатком летнего тепла для прохождения онтогенеза, биотическими отношениями и историческими причинами.

Адаптации дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* к низким температурам и засухе.

Дождевой червь, *Eisenia nordenskioldi* Eisen, служит общеизвестным примером широкого вида, колонизовавшего зональные тундры, в том числе острова Ледовитого океана, лесную зону, лесостепи Азии и частично Восточной Европы. Судя по гигантскому ареалу этих животных, относящихся даже к одной полиплоидной расе, они должны обладать комплексом разнообразных адаптаций, позволяющих существовать в чрезвычайно контрастных условиях. В этой связи *E. nordenskioldi* – прекрасный объект для изучения адаптивной стратегии широко распространенных организмов.

В горно-таежной части Северо-востока Азии местообитания с высокой численностью *E. nordenskioldi* характеризуются выдающимися по экстремальности гидротермическими условиями. Они складываются, с одной стороны, – за счет зонального и регионального положения: здесь суровая и продолжительная в зима и короткое лето с малым количеством осадков. С другой – определяются локальными особенностями: южные склоны получают значительную добавку тепла по сравнению с иначе ориентированными участками, что, в некотором смысле, компенсирует климатический дефицит тепла в регионе, в биотопах червей обеспеченность почвы теплом достигает таковой в горных степях юга Сибири; рыхлый щебнистый делювий способствует провальному дренажу. В результате в годы с малым количеством осадков (которые являются одновременно очень теплыми годами) здесь формируется чрезвычайно жесткий микроклимат – с высокими температурами (максимально выше 60°C в первом сантиметре почв) и длительным иссушением почв. В этих обстоятельствах решающую роль в выживании и тем более – в поддержании высокой численности животных играют адаптации к дефициту тепла и влаги.

На Верхней Колыме черви населяют лишь немногие экзотические для региона местообитания, избегая зональных. Таковы занимающие небольшие площади лиственничные леса (осинники, березняки), мезофитные разнотравно-злаковые после пожарные луга на склонах, тополево-чозениевые группировки в поймах, относительно редко встречающиеся злаково-разнотравные лиственничники паркового типа; в горных тундрах черви встречаются по луговинам южных склонов, поднимаясь до 1350 м. Численность в осинниках и на разнотравных лугах достигает 33 и 51 экз./м³ (максимально – 100–120 экз./м²). Лимитирующим фактором, препятствующим заселению червями зональных биотопов, служит высокая кислотность почв; пороговое значение pH для обсуждаемого вида – 5.0, тогда как в большинстве заболоченных с

высоким уровнем зеркала мерзлоты почв (обычно с разной степени выраженности торфяным горизонтом) кислотность много выше, порой до pH 3.5 (водная вытяжка).

Холодоустойчивость.

В июне при экспериментальном охлаждении черви замерзают в интервале температур $-0.5\ldots-2.5^{\circ}\text{C}$. Способность к переохлаждению у них в это время отсутствует, замерзание ведет к гибели. Осенью температура максимального переохлаждения варьирует от -0.5 до -4.9°C . После охлаждения до $-8\ldots-10^{\circ}\text{C}$ черви оживают, что свидетельствует о появлении у них осенью морозостойкости. Интервал температур максимального переохлаждения у большей части особей во время зимовки $-1.5\ldots-5^{\circ}\text{C}$.

Зимой 50% смертность отмечена при температурах около -30°C ; при -25°C и выше она не превышала 10%, часть же особей выживала и при -34°C .

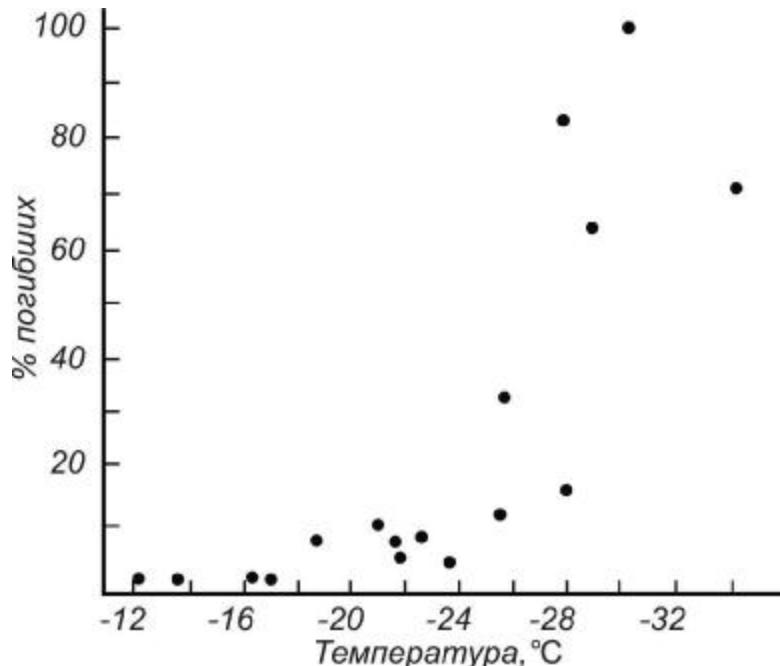


Рис. 6. Уровень смертности дождевого червя *E. nordenskioldi* в зависимости от температуры

У зимующих червей под сохраняющими пластичность покровами и в полости тела обнаружены многочисленные кристаллы льда различного размера, образующиеся за счет вымерзания воды из полостей и клеток тела; органы оставались незамерзшими, мягкими. По-видимому, зимняя гибель червей происходит вследствие замерзания в первую очередь полостной жидкости, а не тканей тела.

Сезонным изменениям подвержены и концентрации резервных веществ – глицерина и глюкозы. Наибольшее количество гликогена закономерно отмечено поздней осенью, а глицерина и глюкозы – в середине зимы. Однако суммарная концентрация последних составляет лишь 0,7% и вряд ли

может обеспечить устойчивость к замораживанию вплоть до -30°C . Заметим, что глюкоза – типичный криопротектор морозоустойчивых позвоночных.

Как соотносятся полученные значения холодаустойчивости и реальные температурные условия в верховьях Колымы, или иными словами – ограничивает ли холодаустойчивость пространственное распределение *E. nordenskioaldi*? Минимальные температуры в местообитаниях червя на глубине 5–10 см варьируют в пределах $-10\ldots-20^{\circ}\text{C}$, в наиболее холодные годы достигая -25°C . Более низкие температуры ($-20\ldots-30^{\circ}\text{C}$) на этой глубине наблюдаются на малоснежных участках, при мощности снегового покрова менее 20 см. При полном отсутствии снега, что нередко наблюдается на наветренных склонах, температура на поверхности почвы опускается до температур воздуха, а в верхних 5 см до -40°C . Почвы и материнские породы в местообитаниях червей, благодаря сильной хрящеватости, в подавляющем большинстве случаев не имеют льдистой мерзлоты, быстро и глубоко протаивают (более 1.5 м), и поэтому черви при необходимости могли бы уходить в глубь почвы. Однако они зимуют на глубине 3–7 см, т.е. там же, где обитают летом. Результаты определений порогов переносимых температур подтверждают способность *E. nordenskioaldi* к зимовке в поверхностном горизонте почвы в условиях верховьев Колымы.

Способность *E. nordenskioaldi* переносить низкие температуры свидетельствует о практически полной независимости их биотического распределения от зимних температур. Мы отмечали, что температуры ниже -30°C в почве на глубине 5–10 см наблюдаются только на полностью бесснежных участках, которые по зимним условиям оказываются единственными непригодными для червей местообитаниями. В регионах с более жесткими зимними почвенно-температурными условиями спектр населяемых *E. nordenskioaldi* биотопов, в принципе, может сужаться. Однако присутствие вида под Верхоянском и в Оймяконской котловине само по себе – несомненное свидетельство независимости его распространения от зимних условий в любой части ареала.

Устойчивость к экстремально низкой влажности почвы.

Местообитания *E. nordenskioaldi* экстремальны не только по низким температурам зимой, но и летом – по аномально высоким температурам и ничтожной влажности почвы. Эти условия вполне могут быть переданы экзотическим, применительно к Северу, понятием «засуха». Тем не менее, численность червей здесь достаточно велика даже относительно климатически более благоприятных частей ареала (Перель, 1979). Обсуждаемый вид переживает засуху, устраивая капсулы – полости в почве, несколько большего объема, чем занимает сам червь, изолированный подобием скорлупки из смешавшейся с сухой пылеватой почвой застывшей слизи, иногда с экскрементами. Подобный способ переживания засухи широко распространен среди различных групп беспозвоночных, обитающих в периодически иссушаемых биотопах разных зон.

Мы считали своими целями изучить гидротермические условия, складывающиеся в чрезвычайно иссушаемых местообитаниях червей, выявить экстремальные значения температуры и влажности почвы для проведения модельных экспериментов по выяснению отношения *E. nordenskioldi* к потере влаги, к повышенным температурам почвы и экофизиологических особенностей червей, находящихся в капсулах. Рассматривались два альтернативных предположения.

1. Благодаря капсуле черви медленнее, чем в почве, обезвоживаются примерно до потери 50% веса тела; способность переносить такое обезвоживание в воздушной среде было показано для других видов (Roots, 1956).

2. Капсула позволяет длительно поддерживать водный гомеостаз тканей тела в состоянии физиологической нормы (т.е. без обезвоживания) за счет метаболической воды.

Работа проведена на склонах южной экспозиции в сильно иссушаемых время от времени бруслично-разнотравных сообществах на участках после пожаров, в которых численность червей максимальна (до 50 ос./м²).

Гидротермический режим этих биотопов резко отличается от режима в типичных для района мохово-кустарничковых лиственничных редколесьях и кедрово-стланиковых группировках, обычно заболоченных из-за близко расположенного к поверхности зеркала мерзлоты. На обсаждаемых же склонах провальный дренаж рыхлого субстрата определяет небольшую его влажность, что в сочетании с интенсивной (за счет экспозиции склона) инсоляцией обеспечивает сильный прогрев почвы: максимальные температуры в первом сантиметре достигали 58–62°C против 34°C на субгоризонтальных поверхностях с мохово-лишайниковым покровом. Максимальные суточные амплитуды температур воздуха составили 28°C, а в первом сантиметре почвы 46°C; на глубине 10 см температуры колеблются от 10–12 до 20–25°C. Огромные градиенты в приповерхностном слое почвы, сравнимом с линейными размерами червя, очевидно позволяют ему выбирать подходящий температурный режим.

Благодаря склоновому положению участка, щебнистости отложений, провальному дренажу и, как результат – низкой влажности почвы, льдистая мерзлота здесь отсутствует, мощность сезонно-талого слоя исключительно велика (свыше 2 м), вследствие чего почвы не испытывают видимого гидротермического влияния мерзлоты. Дренаж, разреженность растительности и пылеватость почвы способствуют весьма быстрому и глубокому ее иссушению в периоды без дождей: в поверхностном горизонте влажность практически не улавливается весовым методом (1–2%), на глубине 5–10 см – не превышает 4–6%, на 20 см – 6–8%, а далее, вплоть до 2.5 м остается столь же стабильно низкой.

Среднюю продолжительность засухи (понимая под ней влажность почвы в поверхностных горизонтах в 1–2% и на глубине 10–20 см – 4–8%), переживаемую червями в капсулах, можем оценить в 60–70 суток, т.е. как половину теплого сезона. Однако год от года ее продолжительность может меняться от 45–50 до 100–110 суток. Столь экстремальные ситуации не сказываются катастрофическим падением численности популяций червей (рис. 7), что можно рассматривать в качестве свидетельства ординарности обстоятельств. Однако подобная обстановка близка к критической: на степных участках, где суммы положительных температур выше примерно на 10%, а влажность почвы невозможно измерить весовым методом, червей нет.

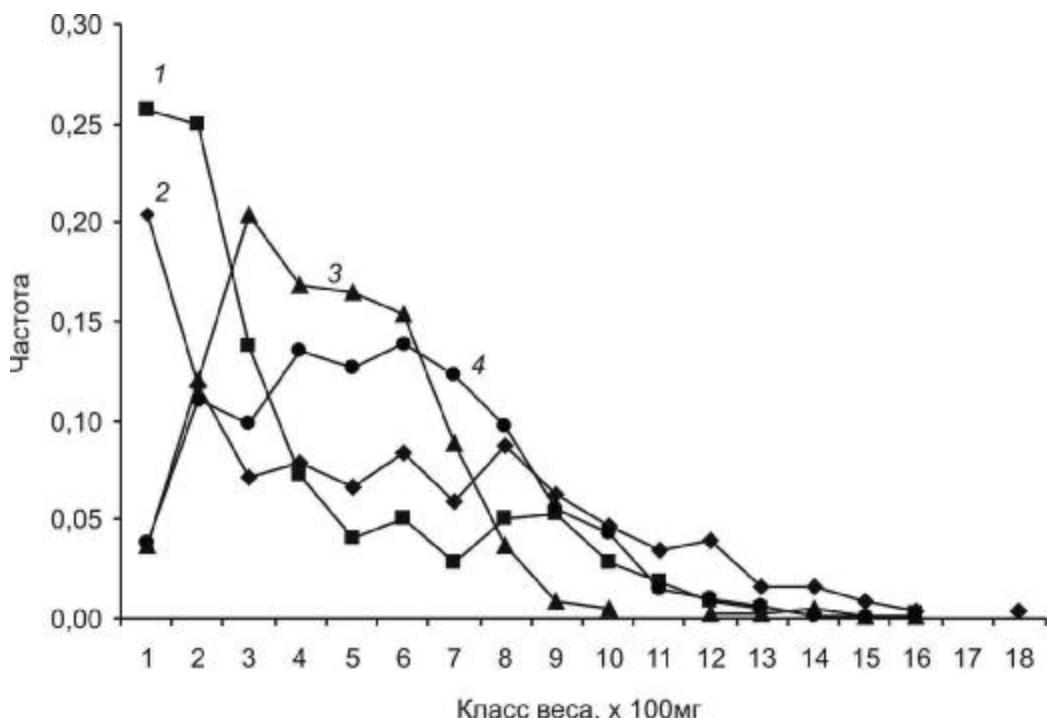


Рис. 7. Полигоны распределения частот встречаемости дождевых червей *E. nordenskioaldi* по классам весов (шаг 100 мг) в осиннике (1 – IX 1984 г., $n=397$; 2 – IX 1982 г., $n=254$) и на бруснично-разнотравном склоне (3 – VIII 1984 г., $n=701$; 4 – VIII 1986 г., $n=981$).

Изменение содержания воды в теле червей при пребывании в капсулах. Способность *E. nordenskioaldi* к обезвоживанию тканей во время летней диапаузы хорошо прослеживается на динамике соотношения сухого вещества и воды. В теле червя с опорожненным кишечником на 1 г сухого вещества приходится 6 г воды, у инкапсулировавшихся червей это соотношение снижается до 1:4, а при 1:3 наступает гибель (рис. 8). Во время зимовки животные способны переносить значительно большую дегидратацию: содержание воды у зимующих в замерзшем состоянии червей составляет лишь 67% или около 2 г на 1 г сухого вещества. В действительности обезвоживание тканей зимой еще сильнее, ибо часть воды вымерзает в полость тела; очевидно,

накапливающиеся полиолы и глюкоза служат не только криопротекторами, но и защищают ткани от повреждения при обезвоживании.

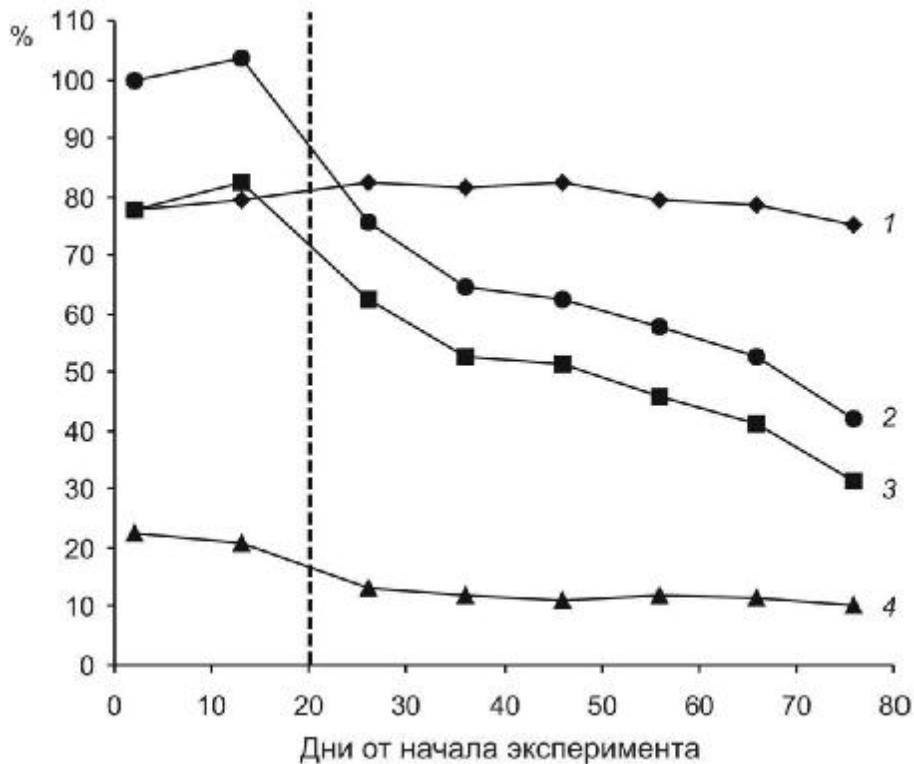


Рис. 8. Изменение веса тела (2) и содержания воды в % от веса (1), содержания сухого вещества (4) и воды (3) в % от их количества в начале эксперимента у инкапсулированных дождевых червей *E. nordenskoldi*. Штриховой линией отмечен момент инкапсуляции.

Таким образом, за 50–60 суток пребывания в капсулах относительное содержание воды в червях уменьшается на 5–7%, при этом вес животных составляет лишь половину исходного. Однако если рассмотреть динамику уменьшения веса червей и его составляющих – сухого вещества и воды – в абсолютных значениях, картина потерь будет иной: за время пребывания в инкапсулированном состоянии теряется от исходного количества лишь 1/5 сухого вещества тканей, а воды – почти 2/3. Следовательно, абсолютные потери воды весьма велики, тогда как ее относительное содержание почти не меняется от начала к концу инкапсулирования, т.е. обезвоживания «худеющих» червей не происходит.

Описанная картина несомненно свидетельствует о защитной роли капсул, весьма длительное время предотвращающих потерю воды. Устойчивость же *E. nordenskoldi* к потере воды в воздушной среде никак не лучше таковой у других изученных ранее видов. Нетрудно предположить, что уменьшение влажности почвы ниже 10–11% неминуемо приводило бы к быстрой гибели животных, если бы не было защитного эффекта капсул.

Изменение содержания гликогена, суммарных липидов, глюкозы в инкапсулированных червях. Содержание гликогена у питающихся червей, собранных в природе 16 августа, значительно варьировало у отдельных особей (0.9 – 6.0% от живого веса, среднее $2.6 \pm 0.9\%$, $n=5$) Содержание липидов невелико и относительно стабильно (не более 0.4%). Эти данные находятся в соответствии с данными Семеновой (1967) по *A. caliginosa* и *Eisenia rosea*, способных переносить засушливый период в инкапсулированном состоянии. Концентрация глюкозы и полиолов в течение всего эксперимента слабо варьирует в пределах 0.1%.

Устойчивость *E. nordenskioldi* к высоким температурам. Критериями устойчивости к высоким температурам служили: а) наполненность кишечника, оцениваемая по массе сухой почвы; б) температура, вызывающая гибель части популяции при кратковременном воздействии (около 3 ч), близком по продолжительности к максимуму в природе.

Как отмечалось выше, у собранных в природе в середине августа червей доля сухой почвы в кишечнике составила 8.6% от живого веса червей. При содержании в течение 10 суток в термостатах вес сухой почвы в кишечнике от живого веса червей при 20°C составил 7.1%, при 25°C – 8.6%, а при 29°C – лишь 3.9%. Таким образом, зона дискомфорта начинается в области между 25 и 29°C . Пребывание при 30°C лишь в течение суток ведет к гибели 30% особей, при 30.8°C в течение двух суток – половины. Устойчивость к более высоким температурам исследована уже при более кратких экспозициях: при 33°C за 3 ч погибло 14 из 24 особей, при 36°C – все особи за 1 ч.

Сопоставление полученных результатов с распределением температур в почве показывает, что устройство капсул на глубине 10 см не гарантирует их от высоких температур, тогда как глубже, особенно после 20 см, начинается комфортная зона. Однако расположение камер на большей глубине чревато опасностью оказаться в постоянно сухой области, не промачиваемой даже сильными дождями. Не случайно, большая часть капсул располагается на глубине 10–15 см, где почва сильно прогревается, но и увлажняется дождями.

* * *

Описанные адаптации, позволяя обсуждаемому виду переживать длительные периоды жесткого дефицита влаги, делают возможным освоение ими не только характерных для червей стабильно мезофитных биотопов, но и периодически засушливых, что наряду с феноменальной холдоустойчивостью способствует формированию гигантского ареала этого вида. В частности, в регионе *E. nordenskioldi* «удерживается», прежде всего, именно в засушливых местообитаниях, имеющих благоприятный для червей pH почвы, свидетельством чему служит их высокая численность, тогда как в большинстве населяемых червями мезофитных местообитаний (с низким pH) их популяции едва теплятся.

Выявленные механизмы адаптаций могут оказаться универсальными для более широкого круга организмов, нежели только дождевые черви.

Адаптивная стратегия сибирского углозуба.

Хвостатая амфибия – сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii*),казалось бы, в принципе не совместимое с Севером животное, успешно живет на пространстве от Чукотки до Северной Двины. Он единственный из более 25 видов семейства углозубов (Hypobiidae) колонизовал гигантские пространства равнин умеренного и арктического поясов Северной Евразии. Углозуб – экологически пластичный вид и в силу этого – прекрасная модель для изучения адаптивных стратегий широко распространенных видов. Ниже рассматривается устойчивость вида к конкретным факторам среды во время зимовки и размножения, а также особенности размножения и пространственной структуры популяций углозуба, которые могут иметь адаптивное значение.

Зимние температуры и ареал. Углозубы зимуют в первых 5–7 см подстилки, мхов, почвы в непосредственной близости от водоема (2–10 м) обычно на низких заболоченных берегах; часть молодых особей – в убежищах (трухлявая древесина, кочки и т.п.). В наиболее жестких по климату частях ареала, к числу которых относится верховье Колымы, к концу октября морозы достигают –30°C, и при нередко случающемся отсутствии снега животные оказываются в очень суровых условиях. Казалось бы, зимовка – критический период в их жизни, особенно в районах, лежащих в центре Якутского отрога Сибирского антициклона.

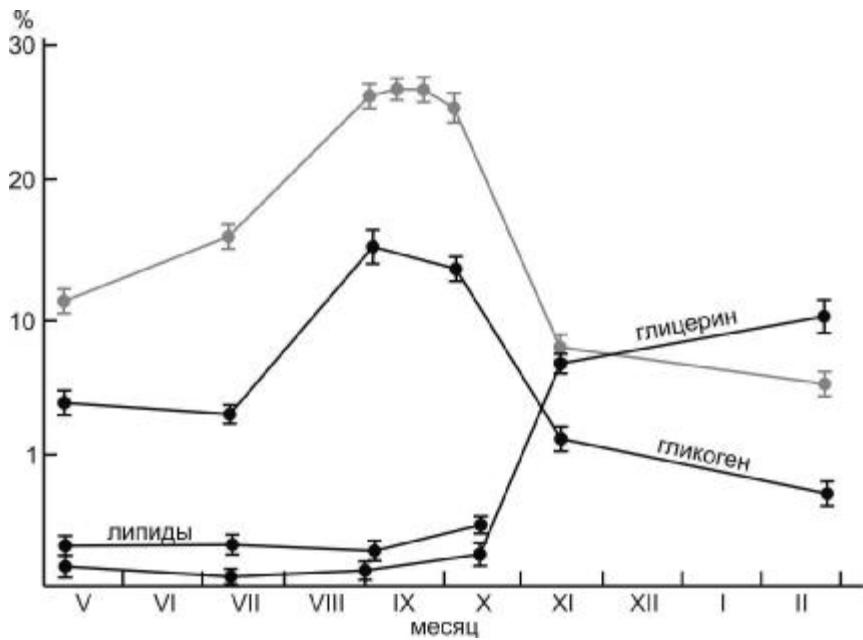


Рис. 9. Изменение морфофизиологических и биохимических показателей углозубов на Верхней Колыме. Блеклая линия – индекс печени.

Углозубы замерзают (но не полностью) при температурах -3°...-5°C. В брюшной и легочной полостях, во рту, во внутренних складках кожи, между крупными мышцами – везде формируются конгломераты туповершинных

кристаллов льда. Сами же внутренние органы остаются не смерзшимися, эластичными; не замерзает и кровь. Последующее охлаждение до -35°C безвредно для углозубов. Полному замерзанию животных препятствуют высокие концентрации в крови и тканях глицерина, одного из наиболее распространенных у зимующих беспозвоночных антифриза. До недавнего времени глицерин не был известен в этом качестве у позвоночных животных, и углозуб – один из первых, у кого он обнаружен. У углозубов доля печени от массы тела осенью может достигать 37.5%, а содержания гликогена в ней – 14–16%. Зимой доля печени падает до 4–6%, содержание гликогена – до 0.3–0.4%, но появляется в большом количестве глицерин, который образуется из гликогена – до 17%.

Успешная зимовка углозубов в верховьях Колымы, Яны и Индигирки (т.е. в самых суровых зимой районах) свидетельствует о том, что зимние условия не служат ограничением распространения этой амфибии в любой части Евразии.

Приоритеты выбора водоемов для размножения. Углозубы способны размножаться практически в любых водоемах (вплоть до заполненного водой следа лося), так как к большей части абиотических условий обладают высокой устойчивостью. В частности, концентрация кислорода в водоемах, в которых обнаружены личинки углозубов разных возрастов, варьирует от 1.5 до 10 мг/л (при $12\text{--}13.5^{\circ}\text{C}$). В лаборатории личинки предметаморфозных стадий жили при 1.7 мг O_2/l и даже в почти лишенной кислорода воде, но в открытых сосудах – периодически всплывая и заглатывая воздух. Кислотность воды в водоемах с углозубами варьирует в пределах 3.8–6.95, что означает практическое безразличие углозубов к этому параметру. Температура воды весной даже в тундровых водоемах достаточна для эмбрионального развития. Резкие падения температуры воды вплоть до малых отрицательных температур без ущерба переносятся икрой, способной вмерзать в лед на непродолжительное время; отдельные же икринки могут охлаждаться в эксперименте до -6.5°C , а при повышении температуры развитие возобновляется с ускорением. Верхний температурный предел для икры также велик (29°C).

Однако успешность размножения падает в зависимости от ряда дополнительных обстоятельств. В частности, в нашем регионе практически не заселяются водоемы, расположенные выше 1000 м над ур. м. (из-за позднего таяния льда животные не могут завершить метаморфоз). Крайне редки кладки по берегам крупных водоемов, так как они гибнут здесь, будучи оторваны волной от субстрата. В водоемах с пологими берегами при падении уровня икра обсыхает. Мы никогда не находили углозубов или их икры в водоемах, заселенными любой рыбой. Все кладки гибнут в пересыхающих водоемах. В целом, в маточных водоемах, основных хранителях популяции, обычно успешно развиваются практически все кладки, тогда как во временных – лишь небольшая их доля. Но и роль пересыхающих водоемов иная, нежели маточных: в благополучные годы они – форпосты расселения, в бедные

осадками и жаркие – тупики размножения, ибо заселенные первыми, первыми же и пересыхают.

Внутривидовая изменчивость и ареал. Внутривидовая морфологическая изменчивость у сибирского углозуба даже в популяциях из географически противоположных частей ареала, не выявлена (кроме Приморья, где популяция углозубов имеет особую форму кладок и ряд других отличающих признаков). Предполагалось, что изменчивость, не отражаясь на морфологии, может проявляться на генетическом уровне. Была проанализирована изменчивость нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК (мтДНК) у более 100 особей сибирского углозуба из ряда регионов: Чукотка, Магаданская область, Якутия, Сахалин, Приморье, Забайкалье, Западная Сибирь, Урал (окрестности Екатеринбурга), бассейн Северной Двины (Берман и др., 2005).

Углозубы из Приморья и южной части Хабаровского края, отличающиеся от углозубов из других регионов (9.8–11.6% дивергенции мтДНК), выделены в отдельный вид – *S. schrenckii*. В остальной части протестированного ареала сибирского углозуба дивергенция мтДНК ничтожно мала, что может быть следствием относительно быстрого формирования ареала в голоцене. Подобное стремительное расселение по Евразии в послеледниковые продемонстрировано на результатах исследования филогеографической структуры ряда птиц. Так как углозубы вполне мирятся с низкими температурами и летом и зимой, ареал мог формироваться постепенно еще в холодные эпохи плейстоцена.

Соотношение полученных по «молекулярным часам» оценок возрастов, отражающих уровень внутри популяционной изменчивости (углозуб Шренка – 2.4 млн. лет, сибирский – 490 тыс. лет), и большая межвидовая дивергенция позволяют считать, что рассматриваемые виды углозубов соотносятся не как «потомок-предок», а как два разновозрастных вида, предки которых отделились от общей ветви около 14 млн. лет назад.

Поддержание разнообразия и субпопуляционные структуры. Отсутствие внутривидовой изменчивости может быть следствием противостоящих процессов, например – поддерживающих внутрипопуляционную изменчивость на одном и том же уровне в разных частях ареала и, таким образом, разрушающих формирующиеся субпопуляционные структуры.

Увеличению разнообразия способствует большое число факторов, начиная с растянутости выхода из зимовки, сроков развития икры в одной местности в различных водоемах (в верховьях Колымы 20–30 сут), а также между минимальной и максимальной продолжительностью развития в одном водоеме (также 20–30 сут), что близко к географическим различиям сроков развития. Растянутость размножения и развития икры нередко имеют далеко идущие и еще плохо известные следствия. Важное значение для увеличения внутривидового разнообразия могут иметь характер оплодотворения и пространственная организация популяций.

У сибирского углозуба оплодотворение наружное и нередко групповое [внутреннее оплодотворение, показанное С.В. Савельевым и др. (1993), в настоящей работе не обсуждается]. К сожалению, ни генетические, ни фенетические исследования последствий группового оплодотворения углозубов нам неизвестны. В идеальном случае у каждого зародыша будут свой отец, и в силу этого разнообразие потомства будет максимальным.

Второй механизм поддержания изменчивости лежит в основе пространственной структуры популяций углозуба, на которой оказывается не столько характер растительности и увлажнения биотопов, сколько удаление от места нереста. В ближайших окрестностях водоемов обитают в большинстве своем взрослые особи, а осенью – и только что вышедшие из воды молодые; здесь же и те и другие зимуют. На следующий год взрослые, отмечавшие икру, остаются у водоема, а молодые уходят, нередко на значительное расстояние (0.5–1.5 км), причем не только в сырье биотопы, но и на безлесные крутые склоны и водоразделы. Мы находили их вплоть до 750 м над ур. м. (днище долины с озерками на высоте около 450 м). Более того, в мезофитных лиственничниках на удалении от нерестилищ численность неполовозрелых углозубов может быть выше, чем на заболоченных территориях у водоемов (не считая сеголетков). Только через два–три года, достигнув половозрелости, углозубы приходят к нерестовым водоемам. Поэтому размножающаяся в данном водоеме группа обновляется, вероятно, не только за счет собственных потомков, но и за счет мигрантов. Такая пространственная структура может нарушаться лишь при пересыхании части водоемов, и достигшие половозрелости особи вынуждены будут искать новые места нереста, что опять таки приведет к еще большему перемешиванию. Заметим, что дальние перемещения углозубов способствуют, кроме перемешивания популяции, еще и заселению новых территорий и, в конце концов, расширению ареала или же заполнению в нем еще не освоенных или временно пустующих пространств.

Процесс поддержания разнообразия может противостоять формированию относительно изолированных субпопуляционных структур, прежде всего – локальных группировок у отдельных водоемов, которые, судя по всему, время от времени все-таки образуются (например – в годы с малым количеством осадков). Мы обнаружили, что в таких группировках может меняться не только размер кладки, но и средний размер особей. Таким образом, обособление локальных популяций намечается, но далеко не заходит, и их индивидуальность размывается.

Достаточно ли группового оплодотворения и перемешивания и, как мы предполагаем, вытекающего из этих процессов поддержания уровня изменчивости для объяснения отсутствия внутривидовой дифференциации на гигантском пространстве, занимаемом видом? Видимо, нет. Свою роль в отборе, казалось бы, должен играть разный климат (в крайних точках ареала – тундры и лесостепи). Однако на водном этапе жизни (т.е. в период

размножения, эмбрионального и постэмбрионального развития) влияние климата на внутривидовую дифференциацию минимизировано, так как водная среда везде весной по температурам относительно выровнена, и углозуб не требователен к ним. Таким образом, роль климата может быть не столь значимой, как можно было бы ожидать.

* * *

Приведенные материалы однозначно свидетельствуют о колоссальной устойчивости (в известном смысле – индифферентности) сибирского углозуба ко многим факторам среды. Весьма вероятно, что сибирский углозуб свои адаптивные способности не выработал в пределах нынешнего ареала, а унаследовал от предков и колонизовал Северную Евразию, будучи преадаптирован к ее экстремальным для амфибий в целом условиям. Появившаяся в конце плиоцена мерзлота, как теперь хорошо понятно, не служила препятствием для распространения углозуба – подавляющая часть современного ареала лежит в области вечной мерзлоты. Относительная молодость вида позволяет предполагать, что ареал углозуба сложился, вероятно, не ранее среднего плейстоцена, так как в противном случае углозуб мог бы проникнуть в Северную Америку в период существования хвойного трансконтинентального пояса, имевшего мягкий климат.

Глава III. Фауна и население животных степных участков северо-востока Азии и северо-запада Америки и реконструкция плейстоценовых ландшафтов

Термофитные степи.

Степные участки обследованы в долинах Индигирки и ее притоков (от Оймяконской котловины до полярного круга), Колымы (от истоков до устья). На Чукотке изучены степные участки в бассейнах рек Паляваам, Амгуэма, Анадырь, кроме того, на о-ве Врангеля.

Групповой состав. Наиболее общие отличия населения беспозвоночных животных участков термофитных степей от населения фоновых биотопов региона состоят в полном отсутствии каких-либо червей, многоножек и в абсолютном преобладании жуков (50–60% общей численности) и личинок мух (15–25%); очень велика доля клопов (17–25%), практически единичных в редколесьях и горных тундрах. Набор семейств мух также принципиально иной: в почвах реликтовых степей северо-восточной Якутии среди личинок мух, так же как на Алтае (Берман, 1970), доминирует азиатско-теревидный комплекс с незначительным участием других семейств (Берман, Бухжало, 1985; Берман, 2001). Таксономическая структура населения обнаруживает некоторое сходство с таковой степей юго-восточного Алтая (Курайская котловина). Существенные различия наблюдаются только по двум группам – муравьям и клопам: муравьи составляют фон населения горных степей Алтая, Тувы, Забайкалья

(Жигульская, 1968), тогда как клопы относительно немногочисленны (Берман, 1967; Берман, 1970); в Индигирских же степях их соотношение обратное. Общее видовое разнообразие жуков в Курайской котловине, конечно, много выше – здесь массовы чернотелки (Tenebrionidae) и пыльцееды (A11eculidae), отсутствующие в северо-восточной Якутии. Однако в населении сравниваемых территорий примерно в равной мере доминируют жужелицы, близка численность долгоносиков. Бросающееся в глаза различие – огромное количество листоедов (*Chrysolina brunnicornis bermani*) на степных участках северо-востока Якутии.

Весьма выразительно выглядит состав населения трех массовых групп беспозвоночных животных по зональной принадлежности (табл.1): абсолютное преобладание степных видов однозначно свидетельствует о статусе населения.

Таблица 1

Зональная принадлежность насекомых, пойманных в земляные ловушки в мае-августе на степном склоне в бассейне верхней Индигирки (проценты, в скобках – число видов).

Группа	Степные	Лесные	Прочие	Всего особей
Полужесткокрылые	93,8 (10)	1,0 (3)	5,2 (10)*	8208
Жужелицы	88,8 (11)	0,3 (2)	10,9 (2)**	6454
Долгоносики	94,2 (4)	2,0(1)	3,8 (7)	707

* – лугово-степные; ** – из них 10,8% – *Poecilus nordenskioldi*.

Таким образом, население беспозвоночных животных реликтовых термофитных степей северо-востока Азии очень резко отличается от населения горно-тундровых и редколесных ландшафтов, но имеет черты сходства с сообществами географически удаленных горных степей юго-востока Алтая.

Видовое разнообразие.

Подобно флоре, фауна и население беспозвоночных животных степных сообществ разительно отличаются от таковых окружающих ландшафтов. В свою очередь, фауны термофитных и гемикриофитных степей также различны. Основная особенность фауны термофитных степей бассейна Индигирки, где эти степи полно представлены по сравнению с бассейном Колымы, состоит в присутствии видов зональных и горных степей южной Сибири, Монголии, Казахстана и соседних с ними регионов. Такие виды есть среди жуков, полужесткокрылых, других насекомых и пауков.

Долгоносики наряду с жужелицами, листоедами, пилюльщиками и немногими другими группами жуков составляют основу палеонтологической летописи членистоногих животных в плейстоценовых отложениях Берингии (Киселев, 1981; Морган и др., 1986). Из 108 видов долгоносиков северо-востока Азии ныне в термофитных и гемикриофитных степях бассейна Индигирки и

Колымы, а также в тундростепях Чукотки найдено в общей сложности 36 степных, луговых и криоксерофильных видов. Среди них 12 криоксерофилов и 7 степных видов, населяющие степные и горно-степные регионы Восточной Сибири и имеющие отчетливо дизъюнктивные ареалы на северо-востоке Азии. Собственно степные участки в бассейне Индигирки населены практически исключительно степными же видами. Из 707 пойманных в ловушки слоников в июле – августе почти 95% приходится на 3 даурско-монгольских вида (*Stephanocleonus fossulatus*, *S. eruditus*, *Otiorhynchus cibrosicollis*) и восточносибирский *Conio cleonus ferrugineus*. Супердоминант *S. fossulatus* составляет 63% от собранных на всех участках.

Жужелицы. Среди более 160 видов жужелиц (Определитель..., 1998), известных в настоящее время на Северо-востоке, 16 имеют дизъюнкцию с основным ареалом, занимающим зональные или горные степи юга Сибири, Монголии, Казахстана (Берман, Моркович, 1979). В верховьях Индигирки на степных участках собраны 14 из них (Берман 2001), в том числе условный эндемик степей Индигирки – *Cymindis arctica*, описанный по нашим материалам, и тундрово-северо-таежный *Poecilus nordenskioldii*. Оба вида – заметные и широко распространенные элементы ископаемых фаун плейстоцена северо-востока Азии (Киселев, 1981). *C. arctica* относится к подроду *Mastes*, наиболее представительному в пустынных и степных районах Средней и Центральной Азии (Емец, 1974). *P. nordenskioldii* принадлежит также к пустынно-степному преимущественно азиатскому роду; лишь один его вид распространен в европейских степях; другой вид – *P. fortipes* – в зональных степях и на реликтовых участках верхний Индигирки и Колымы, и два вида – *P. nordenskioldii* и *P. nearcticus* (с берингийским ареалом) – только в субарктике. Таким образом, степные виды с дизъюнкцией ареала, *C. arctica* и оба вида *Poecilus* отражают былое распространение дериватов степных ландшафтов на севере Азии и последующее закрепление обсуждаемых видов на реликтовых степных участках, некоторых из них – в не свойственной представителям степных родов субарктической обстановке. По численности на разных степных склонах абсолютно преобладают 2–4 степных вида в сочетании с *C. arctica* и *P. nordenskioldii* с суммарной численностью 45 ос./м², что может рассматриваться в качестве рекорда для всех обследованных нами на северо-востоке Азии биотопов.

Среди 6454 собранных в ловушки особей 15 видов почти 80% – степные виды, 11% – *P. nordenskioldii*, около 5% составляет *C. arctica*; доля лесных видов ничтожна (0.3%).

Полужесткокрылые – наиболее представительная из рассматриваемых групп. На северо-востоке Азии в общей сложности обнаружен 41 лугово-степной, равнинно-степной и горно-степной вид этих насекомых. Почти половина общего числа приходится на равнинно-степные виды (18), тогда как вторая половина поделена между лугово- и горно-степными. Большая их часть,

вероятно, имеет дизъюнкцию с основным ареалом и встречается, главным образом, на степных участках.

В термофитных степях на Индигирке обнаружено 57 видов; из них лесные, луговые, болотные составляют около трети; однако участие этих видов в населении ничтожно. Среди собранных в почвенные ловушки 8208 особей 23 видов луговых – чуть более 2%, а лесных и болотных – малые доли процента.

Листоеды на термофитных участках верховий Индигирки представлены 6 степными видами; кроме того, два степных вида – *Colaphellus alpinus* и *Longitarsus violentus* – найдены на Колыме. *Ch. brunnicornis bermani* на степных участках в окрестностях пос. Балаганах на р. Нера (бассейн Индигирки) был необычайно многочислен: он составлял примерно треть от всех пойманных в ловушки жуков, абсолютная численность достигала 16.5 особи на 1 м².

Дневные бабочки, собранные на степных участках северо-восточной Якутии (22 вида), представлены 10 степными видами. Среди них типичные и массовые обитатели разнотравных и луговых степей (*Colias viluiensis*, *C. hyperborea*, *Oeneis nanna*, *Melitea menetriesi*), сухостепные (*Colias mongola*, *Melitea didyma*, *Triphysa phryne*) и горностепные (*Synchloe callidice*, *Lycaena eros*). На долю названных групп видов приходится более половины всех пойманных особей. Полизональные виды, встреченные на степных участках (*Papilio machaon*, *Pieris napi*, *Lycaena idas*, *Hesperia comma*), также мало связаны с коренными ландшафтами; они имеют оптимум в луговых степях, так что их присутствие и значительное обилие (36% всех собранных) на степных участках не случайны.

Прямокрылые – фоновые насекомые реликтовых степей Северо-востока. В ксерофитных безлесных сообществах в общей сложности выявлено 8 из 19 известных на Северо-востоке видов; 5 из 8 – полизональные виды, имеющие биотический оптимум ареала в степной зоне (*Aeropedellus variegatus*, *Decticus verrucivorus*, *Bryodema tuberculatum*, *Chorthippus biguttulus*), два – в лесостепи (*Chorthippus fallax*, *Metrioptera brachyptera*), по одному – в южной тайге (*Aeropus sibiricus*) и в лесной зоне (*Bohemarella frigida*). В населении ксероморфных сообществ доминируют сибирская кобылка (*A. sibiricus*) и якутский конек (*Ch. fallax*); суммарная численность до 2 ос./м². Здесь же встречаются единичные *B. frigida* и *B. tuberculatum*. За исключением кузнецов и двух последних видов вышеназванные саранчовые с незначительной численностью населяют самые разнообразные ксерофитные и мезоксерофитные местообитания, образуя, видимо, сплошной ареал без значительных дизъюнкций, простирающийся от южной Сибири.

Муравьи. На северо-востоке Азии известно 18 видов. Термофитные степи имеют резко уклоняющееся от зональных ландшафтов население. В бассейне Индигирки они заселены исключительно *Leptothorax muscorum*, не выходящим за их пределы. В бассейнах же Колымы и рек, впадающих в Охотское море, в теплых ксерофитных биотопах живет с огромной численностью тоже один, но

другой вид – *Formica lemani*. Крайне редко на степных участках встречается *F. candida*. Все три вида в пределах основного ареала широко валентны и не представляют интереса для целей настоящей работы.

Ногохвостки термофитных степей демонстрируют примерно такую же картину: среди 32 видов наряду с вселенцами из окружающих горных северо-таежных ландшафтов есть типичные тундровые (7) и степные (4) виды. По обилию содоминируют степные и тундровые ксерофильные виды или доминируют исключительно степные. Последние явно тяготеют к сухостепным ландшафтам на почвах каштанового ряда.

Среди других групп на сухостепной характер почв еще в большей мере, чем ногохвостки, указывают и другие черты населения беспозвоночных, в частности доминирование среди личинок двукрылых азилидно-теревидного комплекса при ничтожной численности личинок мух других семейств. С этим согласуются результаты микробиологических (Берман, Звягинцев, Гузева, 1976; Берман, Гришкан, 1993) и альгологических работ: среди почвенных водорослей термофитных степей северо-востока Азии доминирует формидиево-микроколиевый комплекс, характерный для сухостепных районов Центрального и Западного Казахстана, Кулунды и Центрального Тянь-Шаня.

Таким образом, участки термофитных степей не только по флоре высших растений, но и по почвенной микробиоте, включающей микроводоросли, микромицеты, ногохвосток, и мезофауну представляют собой в основном реликты, в широком смысле – южно-сибирских степей.

Гемикриофитные степи детально изучены нами в основном в окрестностях стационара «Абориген» и на правобережье Колымы между устьями рек Обо и Большой Сибирдик; рекогносцировочно – по р. Буркандя (приток р. Берелех в верхнем течении), во многих названных выше пунктах на Чукотке. Групповой состав населения этих степей по общему облику близок к таковому наиболее бедных вариантов термофитных степей с незначительным видовым разнообразием растительного покрова и максимальным иссушением почв.

Видовое разнообразие в гемикриофитных степях многократно меньше такового в термофитных. Фауна долгоносиков, обнаруженных здесь, не экзотична и представляет собой вариации комплекса видов, свойственного мезоксерофитным биотопам, обедняемого по мере увеличения сухости и снижения флористического разнообразия. Основу разнообразия жужелиц составляют степные *Harpalus lederi* и *H. pusillus* и мезоксерофильные виды, широко распространенные в северной тайге по сухим и теплым местам. Обитатели сырых и холодных зональных местообитаний практически не проникают сюда. Специфику фауны полужесткокрылых создают 4 горно-степных вида (*Antheminia eurynota remota*, *Phimodera kiborti*, *Aelia frigida*, *Polymerus ammosovi*) и 2 равнинно-степных (*P. laevilinea*, *Nabis nigrovittatus*),

поднимающихся высоко в горы по узким полоскам гемикриофитных степей. Из саранчовых в гемикриофитных степях, расположенных в пределах пояса редколесий, обычны *Chorthippus fallax*, *Aeropus sibiricus* и *Bohemanella frigida*, *Aeropedellus variegatus*. Вблизи или выше границы леса первые два вида отсутствуют или крайне редки, наиболее массовый вид – *A. variegatus*. Кроме того, обычна заходящая из горных тундр бескрылая *Primnoa polaris*. Суммарная численность саранчовых может превышать 1 ос./м². Муравьи в гемикриофитных степях не поселяются из-за неприемлемости и зимних (бесснежье, низкие температуры, их резкие перепады и т.д.) и летних условий, хотя могут заходить сюда на фуражировку. Также мы не нашли здесь листоедов и бабочек, кроме как обитающих в соседних мезофитных группировках. Важный элемент гемикриофитных степей – два вида нигде более не встречающихся многоножек (*Escaryus molodovae* и *E. krivolutskiji*, Geophilidae), обитающих в хрящеватом субстрате ниже границы дернины.

Подводя итог разделу отметим, что гемикриофитные степи по сравнению с термофитными резко обеднены фаунистически. Виды зональных степей проникают сюда в незначительном числе. Здесь найдено только 6 видов таких полужесткокрылых и 2 вида жужелиц. Однако гемикриофитные степи имеют свое четко выраженное «лицо». Специфику фауны создает присутствие двух видов геофилид, цикадки *Athysanella magadana* и паука *Xysticus rugosus*; все они нигде более не встречаются на территории региона. Кроме того, характерная черта гемикриофитных степей – максимальная численность ряда видов, известных из других местообитаний. Прежде всего, это – *Morychus viridis* (см. ниже), горностепные полужесткокрылые *A. e. remota* и *P. kibortii*, единично собранные в реликтовых степях Индигирки и Колымы и в массе обнаруженные в группировках с *Carex argunensis*. Очень высокой численности достигают также мезоксерофильные слоники *Hypera ornata*, *H. diversipunctata* и *Dactylotus tschuktsha*, жужелицы *Carabus kolymensis*, *C. odoratus*, *Notiophilus aquaticus*, клоп *Emblethis brachynotus*.

Сохранность энтомофауны плейстоценовых тундростепей в реликтовых степях. В какой мере фауна степных «островков» северо-востока Азии сохранилась относительно фауны плейстоценовых ландшафтов?

Таблица 2

Число степных видов в плейстоценовых отложениях и в термофитных степях.

Группа	Плейстоценовые отложения	Термофитные степи	Общих видов	Всего видов
Слоники	10	8	6	12
Листоеды	6	8	4	10
Жужелицы	2	18	1	19
Клопы	1	20	1	20
Всего	19	54	12	61

Сравнительное изучение фауны членистоногих животных из плейстоценовых отложений и с реликтовых участков показало, что палеонтологическая летопись весьма полно сохранила для нас фауну долгоносиков и листоедов и в крайне обедненном виде – фауну жужелиц, не говоря уже о менее хитинизированных насекомых, к примеру – полужесткокрылых. Незначительное число степных видов жужелиц в плейстоценовых отложениях, вероятнее всего – артефакт, связанный со сложностью идентификации останков видов в таких важных родах, как *Harpalus*, *Pterostichus* (*Derus*), *Amara* и др. Малая же представительность в четвертичных отложениях полужесткокрылых связана с их плохой сохранностью. Суммируя палеонтологические материалы и результаты изучения фауны членистоногих степных группировок, можно заключить, что плейстоценовые сообщества обладали значительным видовым разнообразием, не уступавшим таковому на степных участках в верховьях исследованных нами бассейнов рек. Более того, ныне в степной фауне северо-востока Азии нет некоторых крупных и по сему легко выявляемых степных насекомых (*Carabus sibiricus*, *Stephanocleonus incertus*, *Coniocleonus elisabethae* и др.), известных из плейстоценовых отложений приморских низменностей, свидетельствует о некотором обеднении разнообразия степных рефугиумов относительно их состояния в плейстоцене. Об этом же говорит присутствие ныне на степных участках и в плейстоценовых отложениях степных по происхождению видов, но не известных в зональных или горных степях юга Сибири. Таковы жужелицы *Cimindis arctica* и *Poecilus nordenskioldi*, также найденные ныне на степных участках. Оба вида в настоящее время благоустроены, о чем свидетельствует их очень высокая численность. Самый массовый жук плейстоценовых отложений – *M. viridis*, также был обнаружен на степных участках, за пределы которых он не выходит.

Длительная сохранность степных группировок с реликтовой фауной тем более удивительна, если помнить о занимаемых ими ничтожных площадях. Механизмы устойчивости степных изолятов и зональных сообществ коренным образом отличается уже тем, что восстановление нарушенных участков зональных степей, например, после пожаров, происходит за счет мигрантов из окружения (по принципу затягивающейся раны). Степные изолированные островки развиваются на протяжении длительного времени сами в себе. Из-за небольших размеров влияние изменений абиотической среды в той или иной мере затрагивает их целиком; соответствующие преобразования населения беспозвоночных животных сказываются одновременно по всей площади. В крайних вариантах воздействия, например, при пожарах, восстановление сообщества осуществляется исключительно из уцелевшей части населения. Иными словами, степные участки среди мерзлотных лиственничных редколесий представляют собой длительно изолированные острова. Быть может, необычайно высокая численность степных видов насекомых,

обитающих здесь, есть одно из следствий островного положения этих экосистем, так сказать – их островной экологии.

Сохранность реликтовых сообществ и микроклимат. Существование реликтовых степных группировок в обстановке северной тайги может свидетельствовать либо о реальном микроклиматическом контрасте, либо о специфическом составе входящих в степные экосистемы организмов, способных довольствоваться меньшей теплообеспеченностью. Совместные работы с климатологом А.В. Алфимовым однозначно показали, что степные группировки на северо-востоке Азии столь длительно сохранились на крошечных участках в чуждой географической обстановке северной тайги благодаря, главным образом, специфическим микроклиматическим условиям. Важнейшая особенность реликтовых термофитных степей – максимальная для Северо-востока теплообеспеченность: суммы положительных температур выше 0°C в первом сантиметре почвы составляют 2500°C. Максимальные температуры в июле на этой глубине превышают 50°C и нередко близки к 60°C; влажность верхнего горизонта почвы при этом падает до 6%, т.е. до границы точности метода. Подобные гидротермические условия соответствуют таковым горных степей юга Сибири. Таким образом, сообщества связанных с почвой организмов в термофитных степях функционируют, образно говоря, в изначально «привычной» для них климатической обстановке, при том, что температурные условия в воздухе отражают северное положение этих сообществ. Складывающийся микроклиматический градиент между степями и лесным окружением служит универсальным по отношению ко всем организмам мощнейшим изолирующим фактором.

В гемикриофитных сообществах суммы положительных температур почвы варьируют в очень широких пределах (850–2150°C на поверхности). Испаряемость в обоих типах степей близка и, как в истинно аридных образованиях, в июле составляет 200 мм, что соответствует условиям полупустынь, например нижней Волги. Особенно же важны для формирования микроклиматической обстановки и сложения сообщества гемикриофитных степей в целом зимние ветры. Будучи нередко шквальными, они не только сдувают снег, но и вместе с ним выносят за пределы экосистем мезофитные лишайники. Лишайники летом способствуют сохранению влаги и поддержанию более низких температур в почве, и в целом – обстановки, не приемлемой для ксерофитной растительности и сопутствующих организмов. Сильные ветры зимой, кроме того, повреждают древесные растения, а отсутствие снега способствует выхолаживанию почвы и, тем самым, отбору организмов по холодостойкости.

В целом же в континентальных районах ландшафтное распределение гемикриофитных степей контролируется сильными зимними ветрами и летней сухостью почв (дренаж и ветер), а термофитных степей – теплообеспеченностью. Термофитные степи и по термике, и по режиму

увлажнения имеют зональные аналоги, тогда как гемикриофитные – по климатическим параметрам представляют собой, видимо, уникальные экосистемы.

Сохранность реликтовых сообществ и трофический состав населения. Сохранности реликтового сообщества беспозвоночных животных помимо изолирующей роли микроклиматического градиента способствует также их трофический состав. Более 80–90% всех беспозвоночных, собранных в ловушки на разных участках, приходится на многоядные формы, благополучие которых зависит, прежде всего, от абиотической среды. Доля олигофагов среди изученных групп не превышает 3–4% численности населения.

Изоляция реликтовых сообществ и видообразование. Небольшие размеры степных участков и флюктуации климата в плейстоцене, по-видимому, ответственны также за малое число выявленных эндемичных форм. Видообразование в этих разобщенных сообществах, по-видимому, неоднократно прерывалось в периоды ксерофитизации расширением степных площадей: слияние мелких степных очагов в крупные или даже в единые зоны приводило к объединению начинавшего дифференцироваться генофонда и поглощению возникших форм начальных этапов видообразования. В то же время множественные степные реликтовые очаги в такие периоды служили, образно говоря, местными источниками ксероморфной биоты, обеспечивающими быструю колонизацию территории (подобно расплазанию и слиянию пятачков на промокашке) в противовес постепенной, медленной экспансии с юга из степной зоны.

Более глубокие пласти истории формирования степной биоты на северо-востоке Азии, вероятно, отражают выше упоминавшиеся виды рода *Poecilus* – *P. nordenskioldii* и *P. nearcticus*, распространенные ныне только в Субарктике. Не исключено, что второй вид уже утратил связи со степной биотой.

Энтомологические свидетельства природной обстановки в плейстоценовой Берингии. Изучение современного и прошлого распространения и экологии насекомых, хитин которых хорошо сохраняется в плейстоценовых отложениях, позволяет оценить некоторые характеристики природной обстановки (особенно климата) северо-востока Азии и Берингии в целом в холодные эпохи плейстоцена. Особенно важно, что анализ экологии насекомых позволяет уверенно констатировать «степную составляющую» тундростепей плейстоцена. Наилучшими своеобразными термометрами плейстоценового климата могут быть прежде всего строгие стенобионты, благодаря жестким требованиям которых к микроклимату (точнее – к гидротермическим условиям, в которых развиваются личинки) можно достаточно уверенно реконструировать микроклиматическую обстановку былых условий обитания на территориях, где найдены ископаемые останки. К числу многочисленных, легко собираемых и относительно хорошо изученных

нами видов относятся термофильные долгоносики рода *Stephanocleonus* и доминант гемикриофитных степей пилольщик *M. viridis*.

В настоящее время долгоносики *Stephanocleonus eruditus*, *S. fossulatus* и *S. foveifrons* обитают на степных участках долины верхней части бассейнов Яны и Индигирки (64–67° с.ш.); *S. fossulatus*, кроме того, проникает в верховья Колымы на степные участки (Берман, Алфимов, 1998; Берман, 2001). Все они имеют здесь северо-восточную границу распространения и дизъюнкцию с основным ареалом, лежащим в горных степях южной Сибири и центральной Азии. В плейстоценовых отложениях останки *S. fossulatus* и *S. eruditus* известны с обширной территории – от Лены до Анадыря, *S. foveifrons* – из низовий Индигирки, Колымы и с о-ва Айон. Эти бескрылые жуки развиваются на полянях и за пределами степных участков не встречаются.

Если предположить, что в плейстоцене 18 тыс. лет назад распространение долгоносиков в современных низовьях Колымы и Индигирки ограничивалось лишь склонами южной экспозиции, то минимально возможные средние температуры самого теплого месяца в названном регионе должны были составлять не менее 10–11°C; для почв сухих субгоризонтальных поверхностей еще выше (12–13°C). Таким образом, реконструируемые температуры в этих районах должны были быть выше ныне существующих и, следовательно, многократно превосходить почти все известные нам климатические оценки для позднего плейстоцена.

Феномен морихуса. Изложенной выше климатической реконструкции в некоторой степени противоречат результаты ландшафтной реконструкции, опирающейся на экологию другого стенобионтного насекомого-олигофага *M. viridis* (Coleoptera, Byrrhidae). Этот вид в такой мере многочислен в плейстоценовых отложениях, что можно говорить о «феномене морихуса». Он доминирует (до 59%!) среди остатков всех видов ископаемых насекомых в плейстоценовых отложениях почти всех опорных разрезов северо-востока Азии и, образно говоря, столь же характерен для плейстоцена, как мамонт или сибирский плаунок. Судя по обширности ископаемого ареала и частому появлению в значительных количествах в разные периоды плейстоцена, *M. viridis*, казалось бы, должен быть экологически пластичным видом, т.е. способным существовать в разных климатических и ландшафтных условиях. Однако это не так. Личинка жука облигатно связана со мхом *Polytrichum piliferum*, но только в группировках с *Carex argunensis*. В нашем районе эта осочка растет во всем высотном диапазоне (от 350 до выше 2000 м над ур. моря) на участках, хорошо дренируемых летом и бесснежных зимой. Подобные местоположения приурочены к осевым частям хребтов и увалов, к перегибам склонов, платообразным поверхностям и подобным им местообитаниям.

Таким образом, *M. viridis* – узкий олигофаг и строгий ксерофил, но с толерантностью к температурам среды. Высокая специализация позволяет

использовать его в качестве важного маркера условий плейстоцена, среди которых в первую очередь можно назвать:

- малоснежность и хотя бы периодические сильные ветры зимой;
- ксеротичность летней обстановки, менявшуюся по теплообеспеченности от криоксеротичной до микротермно-степной;
- господство в растительном покрове разреженных хионофобных группировок;
- варьирование состава группировок по соотношению степных и тундровых растений и населения беспозвоночных в зависимости от криогенного микро- и нанорельефа;

Выводы о малоснежности, ветренности, ксеротичности и варьирование теплообеспеченности не противоречат ранее полученным. Названные выше климатические характеристики можно распространять достаточно широко, так как на равнинах они общи для значительных территорий.

Есть еще более трудно преодолимое противоречие. Непременным элементом плейстоценовых фаун насекомых наряду со степными видами выступают тундровые виды жуков. Таковы жужелицы *Pterostichus agonus*, *P. costatus*, *P. sublaevis*, *P. rubripes*, *Curtonotus alpinus*, *Diacheila polita* и др. Все они ныне известны и с севера бореальной зоны, где встречаются по мерзлотным лиственничным редколесьям и болотам, и их экологические требования абсолютно не совместимы с условиями термофитных степей. Попытка объяснения этой ситуации распределением фрагментов разнородных экосистем – от степных до болотных на микрорельефе представляется нам правдоподобной, но в настоящее время недостаточно обоснованной материалом.

Реконструкция климата плейстоцена методом ОКД. Результаты реконструкции среды позднего плейстоцена, основанной на анализе современных условий существования единичных видов (термофильных долгоносиков рода *Stephanocleonus* и пилиульщика *Morychus viridis*), оказались не тривиальны и нуждались в проверке иными методами. С этой целью была предпринята попытка (впервые в России) применения метода «общего климатического диапазона» (ОКД или MCR), основанного на использовании ансамблей видов (Соопе, 1977). Были реконструированы температуры июля и января для отдельных периодов позднего плейстоцена по 18 современным степным и тундровым видам насекомых, встречающимся в различных комбинациях в ископаемых энтомофаунах Колымской низменности. Изучены два образца из отложений возрастом около 45 и 35 тыс. лет назад (каргинский межстадиал), еще два – из отложений сартанского ледникovья (их возраст соответственно 16–17 и 13–14 тыс. л.н.). Летние температуры в оба рассматриваемых периода оказались выше современных в точке находки ископаемых фаун на 1.0–4.5° в каргинское время (12.0–15.5°C) и на 1.0–2.5° в сартанское (12.0–13.6°C). При средних температурах июля около 13–14°C (что в

настоящее время соответствует редколесьям) совместное обитание степных и тундровых видов насекомых на арктических равнинах в позднем плейстоцене было возможно при экстремальной континентальности климата, обеспечивавшей резкое возрастание температурных градиентов между почвой и воздухом и высокую контрастность термических и влажностных условий на разных элементах мезо- и микрорельефа. Важнейшая черта полученного результата – его устойчивость; результат не изменится даже в случае изъятия из рассмотрения видов, определяющих значения конечных температур. Таким образом, применение метода Общего климатического диапазона не изменило значений температур, полученных с помощью реконструкции на основе изучения современной экологии долгоносиков рода *Stephanocleonus*. Полученные результаты подтверждают также возможность существования в плейстоцене особых климатических условий и сообществ, не имеющих полных современных аналогов.

Энтомофауна тундростепей восточной Берингии и свидетельства межконтинентальных обменов. Все вышесказанное касается лишь равнин к западу от современной Чаунской губы. Центральная и Восточная Берингия, вероятно, находилась в климатических условиях, отличных от описанных. Плейстоценовые ксерофильные комплексы насекомых Аляски и Канадского Юкона, называемые тундростепными (Matthews, 1982), резко отличны от Азиатских. Из ксерофильных видов здесь доминировали пиллюльщик из рода *Morychus* и долгоносик *Lepidophorus lineaticollis* (Matthews, Telka, 1997). Таксономическая принадлежность *Morychus sp.* и его отношение с азиатским *M. viridis* не выяснены, и есть основания полагать, что это разные виды. *L. lineaticollis* – вид с очень широкой экологической амплитудой, по нашим данным заселяющий в горах Канадского Юкона различные биотопы от степей до горных сухих тундр. Он не найден в отложениях северо-востока Азии (Киселев, 1981), но в современной энтомофауне Чукотки известен из нескольких точек с отнюдь не степной обстановкой.

Фундаментальная негативная черта плейстоценовых отложений Аляски и Территории Юкон – отсутствие азиатских степных видов долгоносиков. Столь же важно, что в Азии не обнаружен (ни в ископаемом состоянии, ни ныне) *Connatichela artemisiae*, облигатно ксерофильный вид, современный и плейстоценовый эндемик Территории Юкон (Anderson, 1984). Оба этих обстоятельства указывают на отсутствие степных трансконтинентальных обменов.

Об этом же свидетельствуют и результаты анализа общности современной фауны. Изученность степных сообществ северо-запада Америки, к сожалению, значительно хуже, чем северо-востока Азии. Мы рекогносцировочно обследовали на Аляске степные склоны близ Фербенкса и на участке долины Юкона от границы с Канадой вниз примерно на 100 км; в провинции Юкон

Канады – в горах, окружающих оз. Клюане, и в окрестностях городов Уайтхорс и Кармакс. Приведем краткий обзор полученных результатов.

Среди жужелиц, общих для северо-востока Азии и северо-запада Америки, есть 5 степных по происхождению видов (но разных подвидов), которых можно отнести к широким ксерофилам. В числе общих для оконечностей материков клопов, обитающих на степных участках, насчитывается 3 лугово-степных, 5 равнинно-степных и 1 горно-степной. Все они, будучи связанны со степной зоной в основной части ареала, глубоко проникают в пределы лесной зоны, где обитают на ксероморфных лугах, а многие из них – на сухих участках в горных тундрах. Фауны муравьев северо-востока Азии (18) и северо-запада Америки (22) не велики, и доля голарктов достигает от 1/5 до 1/3 их объема. Все 6 голарктических видов муравьев – характерные лесные обитатели, мало что дающие для понимания природы Берингии.

Фауна прямокрылых Аляски и Территории Юкон (Канада) содержит 20 видов (Vickery, 1997), на Северо-востоке известно 19 видов. Только 1 ксерофильный вид – *Bohemanella frigida frigida* – общий для двух регионов. Однако он полизональный, распространенный от степей до тундр. Таким образом, и среди прямокрылых нет видов, свидетельствующих о былых степных обменах в плейстоцене.

Среди шмелей северо-востока Азии и северо-запада Америки общих степных видов также нет (Купянская, 1995).

В весьма обширной голарктической фауне бабочек-совок (Noctuidae), насчитывающей 98 видов (Mikkola et al., 1991), лишь четыре могут быть отнесены к степным, причем три из них обычны в горных тундрах Сибири и только один (*Heliothis ononis*) найден пока исключительно в степных группировках.

Из мух-саркафагид через Берингов пролив прошли только те виды, чья северная граница распространения лежит не южнее лесотундры, а в основном к северу от границы древесной растительности (Городков, 1976).

Фауны пауков северо-востока Азии и северо-запада Америки насчитывают 560 и 502 вида соответственно (Marusik et al., 1992). Среди общих 233 видов доля обитателей ксероморфных биотопов удивительно мала – всего 9 (менее 4%). Только три из них – стенобионты, населяющие хорошо прогреваемые осыпи (2 вида) и криоксерофитные (1 вид) биотопы. Общих видов, связанных только со степями, не выявлено.

Как видно из предыдущего изложения, разные группы беспозвоночных животных дают значительно различающиеся свидетельства былых обменов и, тем самым, ландшафтной обстановки на мостах. На преимущественно лесные и тундровые связи указывает состав голарктической группы жужелиц; жуки-долгоносики – на лесные, луговые, в меньшей мере – тундровые; клопы – в основном на луговые, муравьи – преимущественно на лесные; саранчовые демонстрируют весьма слабую интенсивность обменов в целом. Степная

составляющая, общая для окончностей материков во всех группах, независимо от ее объема, мала – среди многих сотен видов беспозвоночных животных рассмотренных групп, общих для окончностей двух материков, лишь единицы (по одному виду клопов, бабочек и пауков) могут быть отнесены к истинно степным обитателям. Заметим, экология и распространение этих видов изучены недостаточно. Все прочие общие степные виды, также единичные, полизональны, основная часть их ареала лежит в зональных степях, но благодаря экологической пластиности они могут глубоко внедряться в лесную и даже тундровую зоны по мезоксерофитным лугам и другим сухим и теплым участкам. Нередко часть ареала в лесной зоне может быть больше таковой в степной. В силу сказанного их нельзя использовать в качестве индикаторов степной обстановки на путях возможной миграции.

Малому числу общих ксерофильных беспозвоночных животных не противоречат представления ботаников о миграции более 40 видов ксерофитных растений через Берингов мост (Юрцев, 1989). Беспозвоночные по сравнению со степными растениями обладают меньшей толерантностью к абиотическим условиям. Иными словами, степные растения прошли, а степные беспозвоночные не смогли. Дополнительным примером тому могут быть тундростепные группировки о-ва Врангеля, где степные виды беспозвоночных отсутствуют; в бассейнах же рек Амгуэма и Большая Осиновая (бассейн Анадыря) на Чукотке при весьма разнообразной степной флоре степные виды беспозвоночных лишь единичны.

Еще один аргумент, объясняющий отсутствие плейстоценовых трансконтинентальных миграций степной фауны, состоит в том, что термофитные степи не доходили в своем распространении до восточной оконечности Чукотки и не занимали пространства осущенного шлейфа.

Относительно путей трансконтинентальных миграций ксерофильных полизональных видов. Современное распространение широких полизональных ксерофилов с очевидностью показывает, что для их миграций в бореальных лесах достаточно небольших площадей сухих мест. Такая же ситуация могла быть и в четвертичном периоде. В частности, в позднем плиоцене–начале плейстоцена в таежных лесах тихоокеанского побережья Берингии трансконтинентально были распространены бореальные мелколиственные «пионерные» породы – белые березы, осины, успевшие за период изоляции (с конца миоцена?) дифференцироваться в Евразии и Америке на замещающие группы видов (Юрцев, 1974). Ныне в континентальных северо-таежных районах северо-востока осина – практически непременный спутник степных склонов, по периферии которых она образует рощицы невысоких (2.5–3.5 м) деревьев; и сами осинники – наиболее ксерофитные из всех существующих на северо-востоке лесных формаций. По подобным сообществам, как и по сухим лугам в долинах рек, могли мигрировать мезоксерофилы и широкие ксерофилы.

Предвидя возможные возражения, заметим, что обращение к верхнеплиоценовым или раннеплейстоценовым обменам мы не рассматриваем «в качестве последнего аргумента», как попытку объяснения малопонятных явлений плейстоцена еще менее обеспеченными палеонтологическими материалами более глубоких времен. Однако никто ведь не ставит под сомнение плиоценовый возраст лесных обменов в Берингии. Луговая же компонента фауны всегда сопровождает лесную. Поэтому мы не видим логических (и фактических) запретов на связь мезоксерофилов с лесными, особенно светлохвойными ландшафтами.

Обстановка на плейстоценовых мостах была, вероятно, иной, чем в современных зональных тундрах. Прямых свидетельств этому (типа материалов бурения морских осадков) не много, и об условиях на Берингийских мостах можно судить лишь по косвенным данным. В частности, весьма информативно отсутствие на северо-западе Америки (как и на всем континенте) дождевого червя *Eisenia nordenskioldi*, распространенного по всей Сибири; вид переносит крайне низкие температуры (до -34°C) на всех стадиях развития, сохраняется летом в почве при 4–6% влажности в инкапсулированном состоянии более 2 месяцев, способен развиваться не один год в большом диапазоне температур; важнейшее ограничение – pH почвы ниже 5. Таким образом, *E. nordenskioldi* – чрезвычайно широко валентный вид, способный колонизовать территории с экстремальными условиями. В плейстоцене (а может быть, и раньше) он уже был на северо-востоке Азии, свидетельством чему служит его обнаружение на о-ве Врангеля (140 км от побережья Чукотки) и о-ве Талан в Охотском море (8 км от побережья материка). Однако Берингийский мост *E. nordenskioldi* не преодолел, как это ни странно выглядит в связи с описанными выше его эколого-физиологическими адаптациями. Трудно представить себе ландшафты Центральной Берингии, в которых ни в одну из фаз формирования перешейка и ни в одном из его широтных ландшафтных подразделений (Юрцев, 1974), нигде, ни в каких его биотопах не могла бы существовать и продвигаться на восток *E. nordenskioldi*. Не свидетельствуют ли эти факты о крайней специфичности условий на «мостах»?

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Наблюдаемый в регионе диапазон экосистем (от горно-лесо-тундровых до реликтовых степных) определяется контрастом теплообеспеченности – различие сумм положительных температур в почве крутых южных и северных склонов достигает 3.6 крат на глубине 5 см и 400 – на 20 см. Реликтовые степные участки по теплообеспеченности сравнимы с зональными степями Южной Сибири, а лишайниковые группировки горных тундр соответствуют типичным тундрам Чукотки. На северных склонах и в других «холодных» экосистемах превалируют гипоарктические элементы, на южных степных – реликтовые плейстоценового возраста. Реликтовые степные виды

беспозвоночных животных существуют в своей «родной» обстановке, они не представляют собой широко валентные формы, способные колонизовать значительно уклоняющиеся от исходных условия.

2. Состав доминантов населения беспозвоночных животных в экосистемах континентальных районов северо-востока Азии изначально контролируется в наибольшей мере местоположением на рельефе и затененностью. Такая предсказуемость состава населения задается решающим влиянием условий дренажа; он, в свою очередь действует на характер мерзлоты (водоупорная или «сухая») и в значительной мере определяемую ею теплообеспеченность и напочвенный растительный покров. Затененность также оказывается на ослаблении теплообеспеченности – главном лимитирующем факторе большей части территории региона.

3. Выявленная система факторов, контролирующая уникальное пространственное смешение разнородных экосистем в ландшафтах Северо-востока и состав населения беспозвоночных животных, может быть экстраполирована на значительные пространства горно-таежных континентальных территорий. С севера на юг подобная ландшафтная ситуация прослеживается в пределах 8° широты при том, что различия же между северной и южной границами этой «гиперзоны» составляют по среднегодовым температурам менее 3°C, а по годовой сумме осадков 100–200 мм (Берман и др., 1990). К побережью Охотского моря и к западу от бассейна Колымы ситуация меняется.

4. Адаптивная стратегия муравьев к низким температурам определяется не только физиолого-биохимическими возможностями онтогенетических стадий исследованных видов, но и стереотипом их строительного поведения. Адаптивная стратегия видов может быть индивидуальной (видоспецифичная тактика) и независимой от родовой и даже подродовой принадлежности. Интегральный же адаптивный эффект реализации индивидуальных тактик, оцениваемый по численности гнезд и спектру населяемых биотопов, в ряде случаев практически одинаков у видов с принципиально разными физиолого-биохимическими возможностями.

5. Холдоустойчивость муравьев выступает мощнейшим фактором фауногенетических процессов наряду с недостатком летнего тепла для прохождения онтогенеза, биотическими отношениями и историческими причинами. Обеднение фауны муравьев рода *Formica* в верховьях Индигирки и Колымы не напрямую связано с низкими температурами воздуха зимой и недостаточной холдоустойчивостью самих муравьев; в большинстве случаев оно опосредовано действием льдистой (водоупорной) мерзлоты, препятствующей строительству гнезд на глубине, приемлемой для муравьев по температурным условиям.

6. В континентальных районах Северо-востока, как и на большей части Сибири, обитает лишь один вид дождевых червей – *Eisenia nordenskioldi*,

обладающий выдающимися физиолого-биохимическими адаптациями к низким температурам (зимует на любой онтогенетической стадии, переносит до -36°C) и летней засухе (способен находиться в капсулах свыше 2 месяцев, терять до 2/3 воды от исходного количества). Основной лимитирующий распределение на Северо-востоке фактор – низкий рН почвы (меньше 5,2).

7. Сибирский углозуб – универсально пластичное животное. Однако ключевой адаптацией, обеспечившей широкое распространение вида в холодных регионах, следует считать способность зимовать в поверхностных горизонтах почвы и переносить температуры вплоть до -40°C . Резистентность к холodu обусловлена высокой концентрацией криопротектора, роль которого выполняет глицерин, синтезирующийся при малых отрицательных температурах из гликогена. Зимние условия не служат ограничением при расселении этой амфибии в любой части Евразии.

8. Термофитные степные участки северо-востока Азии не только по флоре высших растений, но и по фауне и населению беспозвоночных животных представляют собой плейстоценовые реликты, дериваты тундростепей, демонстрирующие былые связи в основном с южно-сибирскими (в широком смысле) степями. Сохранившаяся здесь также ксерофильная почвенная микробиота (микроводоросли и микромицеты) и микрофауна (ногохвостки) позволяют говорить о степном биогеографическом статусе этих изолированных среди северной тайги и в большинстве случаев крошечных группировок.

Гемикриофитные степи северо-востока Азии с доминированием ксерофильных осочек (*C. argunensis*) благодаря присутствию пилюльщика *Morychus viridis* также могут рассматриваться как плейстоценовые реликтовые сообщества, сохранившиеся на климатически исключительно суровых (по отношению даже к рассматриваемой территории!) местоположениях.

9. Степные группировки на Северо-востоке обязаны столь длительной сохранности в чуждой географической обстановке северной тайги или тундр специфическим микроклиматическим условиям, аналогичным микроклимату горным степям юга Сибири. Сообщества организмов функционируют, образно говоря, в изначально «привычной» для них климатической обстановке. Ландшафтное распределение термофитных степей контролируется теплообеспеченностью, тогда как гемикриофитных – сильными зимними ветрами и летней сухостью почв.

10. Реконструированные по современной экологии жуков рода *Stephanocleonus*, обитающих на участках степей, и, независимо – методом «Общего климатического диапазона», средние июльские температуры воздуха составляли не менее $11\text{--}13^{\circ}\text{C}$, т.е. были близки к современным температурам в тех же точках ($10\text{--}11^{\circ}\text{C}$). Доминирование в ископаемых сообществах *M. viridis* позволяет реконструировать ландшафтную обстановку с крайне низкой продуктивностью растительного покрова, что противостоит представлениям об изобилии крупных травоядных мамонтовой фауны. Оба типа реконструкций

применимы к любым временам формирования отложений, в которых содержаться «опорные» виды жуков (т.е. начиная с раннего плейстоцена).

11. В плейстоценовых и современных фаунах беспозвоночных животных Азии и Северной Америки среди многих сотен видов рассмотренных групп нет общих азиатских степных и лишь единицы могут быть отнесены к общим из числа ксерофилов. Степные растения и позвоночные животные пересекали Берингов мост, тогда как для степных беспозвоночных он был не преодолим из-за меньшей толерантности к абиотическим условиям. Аляска и Канадский Юкон по беспозвоночным животным не могут рассматриваться как «тупик мамонтовой степи» азиатского типа.

По научному направлению диссертации опубликованы следующие работы.

(* отмечены статьи из перечня ведущих научных журналов и изданий ВАК)

1. * **Берман Д.И.** О регуляторном значении избытка хищника в стабилизации численности животных в биоценозах // Журн. общ. биол. 1964. № 4. С. 436-447.
2. * Гибет Л.А., Жмаева З.М., **Берман Д.И.** Птицы и их значение как прокормителей *Ixodes persulcatus* в природном очаге клещевого энцефалита в Калининской области // Зоол. журн. 1965. Т. 44. Вып. 2. С. 228-240.
3. **Берман Д.И.**, Кузьмин И.Ф., Тихомирова Л.Г. Роющая деятельность животных на равнинных пастбищах юго-восточной Тувы // Вопросы географии, сб. 69. Тр. ин-та географии АН СССР. 1966. С. 60-75.
4. * Гибет Л.А., **Берман Д.И.** К методике количественного учета мелких лесных птиц на больших территориях // Бюл. МОИП. 1966. № 5. С. 53-60.
5. * **Берман Д.И.** Карликовый пятипалый тушканчик – новый род и вид в фауне СССР // Бюлл. МОИП. 1967. № 5. С. 19-28.
6. **Берман Д.И.** О гнездовых колониях толстоклювого зуйка в южной Туве и юго-восточном Алтае // Орнитология. М., Изд. МГУ, 1967. № 8. С. 333-335.
7. **Берман Д.И.**, Колонин Г.В. Птицы высокогорий хребта академика Обручева (Восточно-Тувинское нагорье) // Орнитология. М.: Изд. МГУ, 1967. Вып. 8. С. 267-273.
8. * **Берман Д.И.** Численность дождевых червей в вертикальных поясах гор Южной Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1970. Т. 75. № 2. С. 153-155.
9. **Берман Д.И.** О пищевой потребности насекомоядных птиц и запасах кормов в горных тундрах Алтая // Орнитология. М.: Изд. МГУ, 1972. Вып. 10. С. 327-328.
10. **Берман Д.И.**, Злотин Р.И. Птицы степей Юго-Восточной Тувы // Орнитология. М.: Изд. МГУ, 1972. № 10. С. 209-215.
11. * **Берман Д.И.** О соотношении трофических групп в биоценозе разнотравно-лишайниковой горной тундры юго-восточного Алтая // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 3. С. 52-63.

12. Пивоварова Ж.Ф., **Берман Д.И.**, Волковинцер В.И. О флоре микроводорослей приполярных степей Якутии // Ботанические исследования в Якутии. 1975. № 4. С. 109-121.
13. * **Берман Д.И.**, Кононенко А.П. О паразитарном прессе на членистоногих в биоценозе сухой степи Ю-В Алтая // Экология. 1976. № 2. С. 102-104.
14. * **Берман Д.И.**, Кононенко А.П., Сарвиро В.Г. О зимней активности беспозвоночных животных в Горной Шории // Экология. 1976. № 5. С. 97-100.
15. Мартынова Е.Ф., **Берман Д.И.**, Челноков В. Г. К фауне ногохвосток (Collembola) южных отрогов Хасынского хребта // Компоненты биогеоценозов тундролесий северного Охотоморья. Владивосток. 1977. ДВНЦ АН СССР. С. 102-132.
16. * **Берман Д.И.**, Пивоварова Ж.Ф. О концентрации диатомовых водорослей в ризосфере степных полыней // Бот. журн. 1977. № 4. С. 588-591.
17. * **Берман Д.И.**, Пивоварова Ж.Д., Гельман В.Б. О неравномерности распределения почвенных водорослей под *Artemisia santolinifolia* Turcz. ex Bess. в степях северо-восточной Якутии // Бот. журн. 1978. № 5. С. 1196-1198.
18. * **Берман Д.И.**, Мордкович В.Г. Энтомологические особенности приполярных степей Якутии // Бюл. МОИП. 1979. Т. 84. № 1. С. 39-45.
19. Пивоварова Ж.Ф., **Берман Д.И.** Почвенные водоросли южных отрогов Хасынского хребта // Биол. круговорот в тундролесьях юга Магаданской обл. Владивосток, 1979. С. 125-133.
20. **Берман Д.И.**, Игнатенко И.В., Пугачев А.А. О торфонакоплении в интенсивно дренированных почвах Крайнего С-В СССР // Биол. круговорот в тундролесьях юга Магаданской обл. Владивосток, 1979. С. 134-145.
21. **Берман Д.И.**, Жигульская З.А., Лейрих А.Н. Особенности биологии и экологии муравьев у верхнего предела их распространения на хр. Большой Анначаг // Горные тундры хребта Большой Анначаг. Владивосток, 1980. С. 110-127.
22. **Берман Д.И.**, Мартынова Е.Ф. Челноков В.Г. Ногохвостки (Collembola) горной тундры хр. Большой Анначаг (фауна и пространственное распределение) // Горные тундры хребта Большой Анначаг. Владивосток, 1980. С. 152-173.
23. **Берман Д.И.**, Тихменев Е.А. О взаимоотношении энтомофильных растений и антофильных насекомых горной тундры хр. Большой Анначаг // Горные тундры хребта Большой Анначаг. Владивосток, 1980. С. 128-151.
24. * **Берман Д.И.**, Брюханов В.А., Гельман В.Б., Короткова Е.И. Пространственное размещение и взаимоотношения двух доминантов растительного покрова реликтовой степи С-В Якутии // Бот. журн. АН СССР. 1981. С. 556-559.

25. * **Берман Д.И.**, Жигульская З.А. Лейрих А.Н. Экология *Leptothorax muscorum* (Hymenoptera, Formicidae) в реликтовых степях бассейна верхней Индигирки // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 10. С. 1509-1517.
26. * **Берман Д.И.**, Лейрих А.Н., Михайлова Е.И. О зимовке сибирского углозуба *Hypobius keyserlingi* на Верхней Колыме // Журн. эвол. биох. и физиол. 1984. № 3. С. 323-327.
27. * **Берман Д.И.**, Жигульская З.А. Лейрих А.Н. Биотопическое распространение и холодаустойчивость *Formica exsecta* Nyl. (Formicidae) на северо-восточной границе ареала (верховье Колымы) // Бюл. МОИП. 1984. Т. 89, вып. 3. С. 47-63.
28. **Берман Д.И.**, Бударин А.М., Бухкало С.П. Фауна и население беспозвоночных животных горных тундр хребта Большой Анначаг // Почвенный ярус экосистем горных тундр хребта Большой Анначаг (верховье Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 98-133.
29. * **Берман Д.И.**, Лейрих А.Н. О способности дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Lumbricidae, Oligochaeta) переносить отрицательные температуры // Докл. АН СССР. 1985. Т. 285, № 5. С. 1257-1261.
30. **Берман Д.И.**, Бухкало С.П. Население почвообитающих беспозвоночных животных пояса редколесий бассейна Верхней Колымы // Пояс редколесий верхний Колымы (р-н строительства Колымской ГЭС). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 64-90.
31. **Берман Д.И.**, Фауна и население беспозвоночных животных тундростепных группировок острова Врангель // Биогеография Берингийского сектора Субарктики: Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 146-160.
32. * **Берман Д.И.**, Горголюк С.И., Нейфах А.А. Зависимость скорости эмбрионального развития от температуры у сибирского углозуба и тритона обыкновенного // Онтогенез. 1987. Т. 18, № 3. С. 247-256.
33. * **Берман Д.И.**, Жигульская З.А., Лейрих А.Н. Зимняя экология полярного муравья (*Formica gagatoides*) в верховьях Колымы // Зоол. журн. 1987. Т. 66, вып. 3. С. 373-384.
34. * **Берман Д.И.**, Чевризов Б.П., Бельгер В.А. Термоэклектор для почвенной мезофауны // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 7. С. 1056-1059.
35. Антонова Е.М., **Берман Д.И.** Дневные бабочки реликтовых степей Северо-Восточной Якутии // Насекомые луговотаежных биоценозов Якутии. Якутск, 1988. С. 57-59.
36. * **Берман Д.И.**, Жигульская З.А. Об отличиях жуков-пилюльщиков *Morychus viridis* и *M. aenus* и описание их личинок // Энтомол. обозр. 1989. Т. 69, вып. 3. С. 612-619.
37. * **Берман Д.И.**, Лейрих А.Н., Якимчук Н.В. Зимовка и связанные с ней особенности биологии темного тетрикса (*Tetrix fuliginosa*: Orthoptera,

- Tetrigidae) на Северо-Востоке СССР // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 9. С. 86-95.
38. **Berman D.I.** Ecology of *Morychus viridis* (Coleoptera, Byrridae), a mass beetle from Pleistocene deposits in the northeastern USSR. Arctic Research, Advances and prospects. Proceeding of the conference of Arctic and Nordic countries on coordination of research in the Arctic. Leningrad. Desember 1988. Part 2. M. "Nauka". 1990. Р. 281-287.
39. * **Берман Д.И.** Современные местообитания жука-пиллюльщика *Morychus viridis* и реконструкция природной среды плейстоцена СВ СССР // Докл. АН СССР. 1990. Т. 310, вып. 4. С. 1021-1023.
40. * **Берман Д.И.**, Алфимов А.В., Лейрих А.Н. Условия зимовки и холодаустойчивость амфиподы *Traskorchestia ditmari* (Derzh.) (Talitridae) на побережье Охотского моря // Биология моря. 1990. № 5. С. 31-36.
41. * **Берман Д.И.**, Алфимов А.В., Мажитова Г.Г. Гидротермические условия существования экосистем и их составляющих на верхней Колыме // Изв. АН СССР. Сер. геог. 1990. № 6. С. 15-28.
42. * **Берман Д.И.**, Алфимов А.В. Поплоухин А.А. Метод и аппаратура для изучения латерального стока в мерзлотных почвах // Почвоведение. 1990. № 4. С. 140-142.
43. * **Берман Д.И.** О местах и условиях зимовки сибирских углозубов (*Hynobius keyserlingii*) в горно-лесной Субарктике Северо-Востока Азии // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 7. С. 75-85.
44. * **Берман Д.И.**, Алфимов А.В. Контрастные экосистемы в континентальных районах Северо-Востока Азии // Докл. АН СССР. 1992. Т. 322, № 1. С. 196-199.
45. Alfimov A.V., **Berman D.I.** Microclimate of relict steppes of the Northeast of Asia and Pleistocene climate reconstruction // Current Research in the Pleistocene. 1992. Vol. 9. P. 71-73.
46. **Берман Д.И.** Экология жука-пиллюльщика *Morychus viridis* (Coleoptera, Byrrhidae) и реконструкция плейстоценовых ландшафтов на Северо-Востоке СССР // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. I-II. Владивосток, 1992. С. 30-63.
47. **Берман Д.И.**, Гришкан И.Б. Микрофлора кислых органогенных почв горной Субарктики Северо-Востока Азии // 1 Междунар. конф. "Криопедология". (Криогенные почвы: влияние криогенеза на процессы и особенности почвообразования). 10-14 ноября 1992, Пущино: Матер. конф. Пущино, 1992. С. 160-164.
48. * **Берман Д.И.**, Алфимов А.В. Микроклиматическая обусловленность существования степных экосистем в Субарктике // Бюл. МОИП. 1993. Т. 98, вып. 3. С. 118-128.

49. **Берман Д.И.**, Алфимов А.В., Мажитова Г.Г. и др. Экология бассейна реки Амгуэма (Чукотка). / Отв. ред. Берман Д.И. Владивосток: Дальнаука, 1993. Ч. 1. 235 с. Ч.2. 127 с.
50. **Берман Д.И.**, Дорогой И.В. Распространение короткоклювого зуяка (*Charadrius mongolus* Pall.) на Северо-Востоке Азии // Русский орнитол. журн. 1993. Т. 2, вып. 1. С. 55-59.
51. Alfimov A.V., G.G.Mazhitova, **Berman D.I.** Thermic control on soil formation in NE Asia and probable effects of Global Change // Proceed. of Intern. correl. meeting on permafrost affected soils. Canada-U.S.A., July 1993. 1994. p. 16-24.
52. Grishkan I.B., **Berman D.I.** Microflora of acid organogenic soils in the mountainous Subarctic region of North-Eastern Asia. // Joint Russian-American Seminar on Cryopedology and Global Change. Nov 15-16, 1992, Pushchino. Post-seminar Proceedings. Pushchino, 1993. P. 272-276.
53. * **Берман Д.И.**, Сапожников Г.П. Пространственная структура популяции сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) в бассейне Верхней Колымы // Экология. 1994. № 2. С. 79-88.
54. **Berman D.I.**, Marusik Yu.M. On *Bimastos parvus* (Oligochaeta: Lumbricidae) from Yucon Territory (Canada), with discussion of distribution of the earthworms in Northeastern North America and Northeastern Siberia. Megadrilogica, 5(10) 1994. P. 113-116.
55. * **Берман Д.И.**, Жигульская З.А. Холодостойкость и условия зимовки северных популяций муравьев // Успехи соврем. биологии. 1995. Т. 115, вып. 6. С. 677-691.
56. * **Берман Д.И.**, Жигульская З.А. Холодостойкость северных популяций муравьев // Докл. АН СССР. 1995. Т. 345, № 2. С. 272-275.
57. **Berman D.I.**, Zhigulskaja Z.A. Cold-resistanse of the ants of the North-east and the North-west of the Palaearctic Region // Acta Zoologica Fennica. 1995. No 199. P. 86-93.
58. **Berman D.I.**, Storozhenko S.Y, Kholin S.K. To the fauna and bionomics of grasshoppers of the southern Yukon, Canada // Far Eastern Entomologist. 1995. N 23. P. 1-8.
59. Ищенко В.Г., Кузьмин С.Л., Куранова В.Н., Тагирова В.Т., **Берман Д.И.**, Басарукин А.М. Глава III. Среда обитания. // Сибирский углозуб. Экология, поведение, охрана. М.: Наука, 1995. С. 33-54.
60. **Берман Д.И.**, Кузьмин С.Л., Ищенко В.Г. Глава IV. Зимовка. // Сибирский углозуб. Экология, поведение, охрана. М.: Наука, 1995. С. 54-64.
61. Ищенко В.Г., **Берман Д.И.** Глава IX. Структура популяций. // Сибирский углозуб. Экология, поведение, охрана. М.: Наука, 1995. С. 141-157.
62. **Берман Д.И.** Земноводные и пресмыкающиеся. Раздел 2. // Позвоночные животные Северо-Востока России. ИБПС ДВО РАН. 1996. С. 62-65.

63. **Берман Д.И.**, Жигульская З.А. Муравьи в сообществах кедрового стланика на северо-востоке России // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 6. Владивосток, 1996. С. 21-32.
64. * **Берман Д.И.**, Алфимов А.В. Реконструкция климатов позднего плейстоцена азиатской и центральной Берингии по энтомологическим данным // Вест. ДВО РАН. 1998. № 1. С. 27-34.
65. **Берман Д.И.** Амфибии. Сибирская лягушка *Pana amurensis*. // Красная книга севера Дальнего Востока России. Животные. М.: Пента, 1998. С. 73-78.
66. * **Берман Д.И.**, Алфимов А.В., Мажитова Г.Г., Прокопец М.Е. Роль ветра в дивергенции экосистем с мерзлотными и сезонномерзлыми почвами в северном Охотоморье // Почвоведение. 1998. № 5. С. 593-600.
67. * Elias S.A., **Berman D.I.**, Alfimov A.V. Late Pleistocene Beetle Faunas of Beringia: Where East Met West // Journal of Biogeography. 2000. 27. Р. 1349-1363.
68. **Берман Д.И.**, А.В. Алфимов, Г.Г. Мажитова, И.Б. Гришкан, Б.А.Юрцев. Холодные степи северо-восточной Азии / Магадан: ИБПС ДВО РАН. 2001. 183 с. ISBN 5-7442-1268-X.
- Из содержания: Берман Д.И. Введение. С. 5-11.
- Берман Д.И., Алфимов А.В. Глава 1. Климат и микроклимат. С. 12-32.
- Берман Д.И. Глава 5. Беспозвоночные животные. С. 96-161.
- Берман Д.И. Заключение. С. 162-172.
69. * Alfimov A.V., **Berman D.I.** Beringian climate during the Late Pleistocene and Holocen // Quaternary Science Reiews. 2001. N 1-3. V. 20. P. 127-134.
70. **Берман Д.И.** Тундростепи – вымершие ландшафты плейстоценовой Берингии. // Российская наука на заре нового века. Сборник статей лауреатов конкурса РФФИ. Изд. «Научный мир». М. 2001. С. 242-248.
71. * **Берман Д.И.**, Коротяев Б.А., Алфимов А.В. Материалы по фауне долгоносиков (Coleoptera: Apionidae, Curculionidae) горных степей провинции Юкон (Канада) в связи с плейстоценовой историей Берингии // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 11. С. 1321-1326.
72. * **Берман Д.И.**, Мещерякова Е.Н., Алфимов А.В., Лейрих А.Н. Распространение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae: Oligochaeta) из Европы в северную Азию ограничено недостаточной морозостойкостью // Докл. РАН. 2001. Т. 377. № 3. С. 415-418.
73. **Берман Д.И.** Тундростепи плейстоценовой Берингии и современные насекомые. // Природа. 2001. № 11. С. 22-33.
74. * **Берман Д.И.**, Алфимов А.В., Коротяев Б.А. Ксерофильные членистоногие в тундростепях урочища Утесики (Чукотка) // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 4. С. 444-450.
75. **Берман Д.И.** Идеальный приспособленец, или Адаптивная стратегия сибирского углозуба. // Природа. 2002. № 10. С. 59-68.

76. * **Берман Д.И.**, Лейрих А.Н., Алфимов А.В. Об устойчивости дождевого червя, *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) к экстремально низкой влажности почвы на Северо-востоке Азии // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 11. С. 1308-1318.
77. * **Берман Д.И.**, Мещерякова Е.Н., Алфимов А.В., Лейрих А.Н. Распространение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae: Oligochaeta) на севере Голарктики ограничено недостаточной морозостойкостью // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 10. С. 1-12.
78. * Алфимов А.В., **Берман Д.И.**, Шер А.В. Тундростепные группировки насекомых и реконструкция климата позднего плейстоцена низовий Колымы // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 2. С. 281-300.
79. **Берман Д.И.** Идеальный приспособленец, или Адаптивная стратегия сибирского углозуба // Российская наука: «Природой здесь нам суждено...» М.: Октопус, 2003. С. 184-200.
80. Алфимов А.В., **Берман Д.И.** Комплект материалов по гидротермическому режиму почв основных биотопов континентальных районов Северо-востока Азии (бассейн верхней Колымы, стационар «Абориген») Директория: ggd31_soiltemp_kolyma // International Permafrost Association Standing Committee on Data Information and Communication, comp. 2003. Circumpolar Active - Layer Permafrost System, Version 2.0. edited by M. Parsons and T. Zhang. Boulder, CO: National Snow and Ice Data Center/World Data Center for Glaciology. CD-ROM.
81. * Алфимов А.В., **Берман Д.И.** Распространение термофитных тундростепей и климат последнего ледникового максимума на Северо-востоке Азии // Криосфера Земли. 2004. Т. VIII, № 4. С. 78-87.
82. * Лейрих А.Н., Мещерякова Е.Н., **Берман Д.И.** Механизм холдоустойчивости яйцевых коконов дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Sav.) (Lumbricidae: Oligochaeta) // Докл. РАН. 2004. Т. 398. № 2. С. 275-278.
83. * Лейрих А.Н., Мещерякова Е.Н., **Берман Д.И.** Механизмы и экологические следствия холдоустойчивости коконов дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae, Oligochaeta) // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 8. С. 1-8.
84. * **Берман Д.И.**, Деренко М.В., Малярчук Б.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Мишчицка-Шливка Д. Генетический полиморфизм сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Amphibia) в ареале и криптический вид углозуба *S. schrenckii* из Приморья // Доклады РАН. 2005. Т. 403, № 3. С. 427-429.
85. * **Берман Д.И.**, Деренко М.В., Малярчук Б.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Мишчицка-Шливка Д.. Внутривидовая генетическая дифференциация сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata,) и

- криптический вид с юго-востока России // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 11. С. 1374-1388.
86. **Берман Д.И.** Как зимуют муравьи на Колыме. // Природа. 2006. № 3. С. 34-45.
87. * **Берман Д.И.**, А.Н. Лейрих, Е.Н. Мещерякова. О способности эмбрионов сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Amphibia) переносить отрицательные температуры. // Зоол. журнал, 2006. Т. 85, № 10. С. 1230-1235.
88. Алфимов А.В., **Берман Д.И.** Два полюса холода под снежным покровом Евразии. // Природа. 2006. № 6. С. 27-33.
89. **Берман Д.И.**, Алфимов А.В., Жигульская З.А., Лейрих А.Н. Экология и холодаустойчивость муравьев северо-востока Азии. Вестник СВНЦ ДВО РАН, 2007, № 2, с. 37-48