

АКАДЕМИЯ НАУК СССР



КОМАРОВСКИЕ
ЧТЕНИЯ
XIX

Б. А. Ю Р Ц Е В

ГИПОАРКТИЧЕСКИЙ
БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОЯС
И ПРОИСХОЖДЕНИЕ
ЕГО ФЛОРЫ



ИЗДАТЕЛЬСТВО
« НАУКА »

С. С. Сидоров

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМЕНИ В.Л. КОМАРОВА

КОМАРОВСКИЕ
ЧТЕНИЯ
XIX

Б. А. Ю Р Ц Е В

ГИПОАРКТИЧЕСКИЙ
БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОЯС
И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЕГО ФЛОРЫ

*Доложено на девятнадцатом ежегодном
Комаровском чтении
15 октября 1964г.*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА — ЛЕНИНГРАД
1966

*Комаровские чтения,
учрежденные
Президиумом Академии наук СССР
в память
выдающегося русского ботаника
академика
Владимира Леонтьевича КОМАРОВА*

Владимир Леопольдович Комаров всегда проявлял большой интерес к выяснению основных закономерностей географии растительного покрова. В частности, применительно к более северным территориям будет уместным подчеркнуть, что первый очерк растительности Якутии (как и первый список ее флоры) принадлежит перу Владимира Леопольдовича (Комаров, 1926). Особое значение имеют для нас работы В. Л. Комарова, посвященные изучению истории флоры, прежде всего его известный цикл монографий «Введение к флорам Китая и Монголии» (1908) — яркий образец ботанико-географического подхода к решению вопросов истории флоры. Не желая несколько умалить значение палеоботанического подхода, я все же должен отметить, что палеоботанические данные сами пугаются в ботанико-географической интерпретации. Для того чтобы на основе заведомо сборных списков ископаемых флор реконструировать реальные ландшафты прошлого, необходимо изучить законы сочетания видов современных флор в рамках современных ландшафтов.

Особенности ботанико-географического подхода к изучению флоры и растительности (а оба эти понятия отражают две стороны единого природного объекта!) можно свести к следующим положениям.

1. Рассмотрение любого объекта (будь то вид или природный комплекс видов) во всей географической полноте его проявлений и в ряду родственных явлений. Раскрытие географической природы явления — первый и необходимый этап ботанико-географического исследования. На данном этапе вскрываются связи объекта с современной физико-географической средой и выявляются такие его особенности, которые не могут быть объяснены современными условиями.

2. Исторический (и именно в этом смысле — генетический) подход к любому объекту, рассмотрение современного состояния растительного мира как момента его истории; при этом события прошлого интересуют нас в той мере, в какой они объясняют это современное состояние. Любая реконструкция истории в той или иной степени гипотетична; но она может быть достаточно надежной в случае множественного совпадения показаний независимых

групп фактов, в том числе относящихся к разным областям науки (геологии, палеогеографии, палеонтологии, биогеографии и т. д.). Собственные методы ботанической географии в восстановлении прошлого основаны на анализе современного состояния растительного мира, в первую очередь — морфолого-географической дифференциации и филогенетических отношений в разных таксономических группах и, кроме того, — особенностей современного распространения видов и их эколого-ценотических связей. Поэтому на втором (флорогенетическом) этапе ботанико-географического исследования систематики принадлежит ведущая роль. Однако наши предположения о происхождении того или иного явления останутся надуманными схемами, если они будут лишены солидной эколого-географической базы, полученной на первом этапе.

3. И при восстановлении истории, и при изучении современной географической дифференциации растительного покрова ботанико-географический анализ в принципе должен быть детализован до восстановления индивидуальной судьбы и индивидуального поведения каждого вида. Однако при этом каждый вид рассматривается не изолированно, а в своей природной связи с другими видами; особое внимание заслуживают облигатные связи между видами, представляющие собой тот клубок (завязавшийся в течение тысячелетий их сопряженной эволюции), распутывание которого может оказаться чрезвычайно плодотворным для флорогенетического анализа. Большой интерес с точки зрения флорогенетики представляет выявление и анализ флоро-ценотических комплексов (таких, как неморальный, темнохвойнотаежный и, как мы постараемся показать, гипоарктический олиготрофный), объединяющих виды, сходные не только (и даже не столько) по своему распространению, но и (в пределах территории, на которой они обитают совместно) по своему «эколого-ценотическому ареалу», т. е. по своей избирательной способности по отношению к различным местообитаниям. Приспособленность компонентов подобных комплексов к совместному существованию нередко оказывается весьма глубокой, разносторонней и устойчивой.

В соответствии со всем сказанным первый раздел нашего исследования посвящен обоснованию выделения Гипоарктического пояса, выяснению географического распространения флористических комплексов гипоарктического типа и анализу физико-географических условий, благоприятствующих их процветанию в определенной широтной полосе. Второй раздел содержит анализ основных систематических групп, входящих в состав гипоарктических комплексов. В последнем разделе обсуждается вопрос о происхождении гипоарктических ландшафтов современного типа и гипоарктических флористических (флоро-ценотических) комплексов.

1. ГИПОАРКТИЧЕСКИЙ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОЯС

Даже среди отечественных ботаников едва ли найдутся хотя бы двое одинаково трактующих зональное положение пространства, заключенного между настоящей Арктикой и типичной (средней) тайгой. Большинство авторов делят его примерно поровну — между тундровой зоной и таежной; некоторые же выделяют промежуточную, более или менее широкую полосу лесотундры в качестве самостоятельной зоны или зональной области (Цинзерлинг, 1932; Лесков, 1947; Норип, 1957, 1961, 1962, 1964; Пармузин, 1959; Кузякин, 1962). Конечно, критерии, на основании которых эти авторы разграничивают зоны, неодинаковы.

Одним из самых естественных критериев зональных рубежей является существенное обновление в широтном направлении состава активных видов, в частности массовый уход с водоразделов одних и выход на водоразделы других видов. Под активными видами я подразумеваю преуспевающий элемент флоры, противостоящий реликтовым ее элементам. Эколого-биологические свойства активных видов соответствуют общей ландшафтно-климатической обстановке данной территории, и это находит свое выражение в повышенной численности таких видов, значительной широте их экологической амплитуды, более равномерном распределении их по территории, — то есть в более интенсивном освоении этими видами данного ландшафта.

Если применить указанный критерий к интересующей нас широтной полосе, промежуточной между собственно Арктикой и типичной тайгой, окажется, что она обладает своим, специфическим набором активных видов, которые вне ее пределов либо отсутствуют, либо существуют в интразональных условиях.

Как известно, виды, наиболее характерные для северной окраины лесной зоны и южной части тундровой, А. И. Толмачев (1932) уже давно предложил называть гипоарктическими видами. Поэтому широтную полосу, в которой гипоарктические виды «преуспевают», занимают активные позиции в растительном

покрове и даже, как правило, господствуют на водоразделах, мы будем называть Гипоарктическим поясом (Юрцев, 1961, 1964а, 1964в).

Поскольку под северными широтами, за исключением высокой Арктики, материковые пространства резко преобладают по площади над водными, наиболее типичное выражение гипоарктические ландшафты получают именно в материковых провинциях Гипоарктики, к северу от основной территории таежной зоны Евразии и Северной Америки.

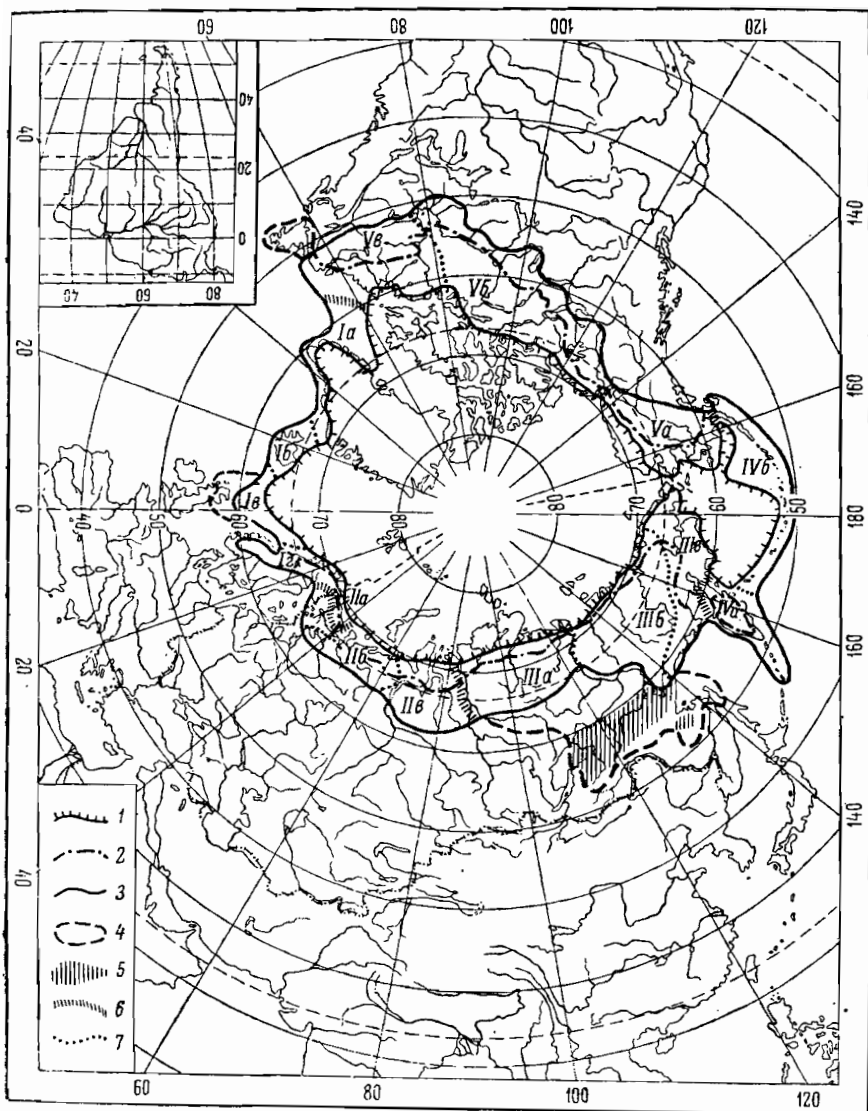
Если использовать термины, общепринятые в советской геоботанической литературе, то можно сказать, что в Евразии Гипоарктический пояс включает — с юга на север — следующие зональные полосы: северной тайги (редкостойных лесов и редколесий), собственно лесотундры (южной и северной), южных тундр (к западу от р. Оленека — кустарниковых, к востоку от Лены — преимущественно кочкарпопушицевых). К Гипоарктике мы относим и большую часть подзоны типичных (или мохово-лишайниковых) тундр, за исключением наиболее северных ее участков, где уже прослеживаются многие черты Арктического пояса. В частности, наиболее выдвинутый к северу отрезок этой подзоны — между Енисеем и Индигиркой — на нашей карте (рис. 1) показан как относящийся к Арктическому поясу, так как здесь позиции арктических и аркто-альпийских видов достаточно сильны и на равнинных водоразделах.

В Северной Америке к Гипоарктическому поясу относятся: 1) полоса «леса и пустошей» (Rowe, 1959) — то же, что «субарктическая зона» (Rousseau, 1952) или «субарктическая подзона» (Sjörs, 1963) — выделы, соответствующие северной тайге русских авторов; 2) полоса «лесотундрового перехода» (в смысле Rowe, l. c.) — то же, что «темиарктическая подзона» (Sjörs, l. c.), соответствует северной лесотундре русских авторов; 3) полоса кустарничково-осоково-мохово-лишайниковых тундр (Atlas of Canada, 1957) в пределах материковых районов Канады, за исключением лишь более северных участков побережья и островов Канадского Арктического архипелага.

Рис. 1. Схема провинциального разделения Гипоарктического пояса.

Провинции: I — Северо-Атлантическая (подпровинции: Ia — Южно-Гренландская, Ib — Исландская, Ic — Фарерских и Шетландских островов, Id — Северо-Скандинавская); II — Восточноевропейско-Западносибирская (подпровинции: IIa — Лапландская, IIб — Двино-Печорская, IIв — Западно-Сибирская); III — Северо-Ангаридская (подпровинции: IIIa — Средне-Сибирская, IIIб — Восточно-Сибирская (Верхояно-Кольмская), IIIв — Корякско-Охотская); IV — Северо-Тихоокеанская (Южно-Берингийская; подпровинции: IVa — Курило-Камчатская, IVб — Командоро-Алеутская); V — Канадская (подпровинции: Va — Юконская, Vб — Центрально-Канадская, Vв — Лабрадорская).

1 — северная граница Гипоарктического пояса; 2 — северная граница распространения редколесий на водоразделах; 3 — южная граница Гипоарктического пояса; 4 — более южные территории, сходные с Гипоарктикой по составу плакорных комплексов; 5 — область широкого распространения в горах северного Забайкалья и южной Якутии редкостойных лесов даурской лиственницы (северотаежного типа) и зарослей кедрового стланика; 6 — граница между провинциями; 7 — граница между подпровинциями.



Из сказанного ясно, что северная граница распространения редколесий на водоразделах (равно как и северная граница островного распространения редколесий, т. е., иными словами, северная граница леса) проходит в пределах Гипоарктического пояса, внутри него, подразделяя его на две основные полосы: гипоарктической тайги и гипоарктических тундр. При такой системе зонального деления северных областей граница леса уже не выступает в качестве зонального рубежа 1-го порядка, что резко противоречит укоренившимся у нас представлениям, разделяемым большинством авторов.

Правда, представление о глубоком генетическом родстве южных и типичных тундр, с одной стороны, северной тайги — с другой, можно считать вполне укоренившимся в отечественной литературе, благодаря трудам В. Н. Сукачева (1912), Б. Н. Городкова (1935 и др.), Б. А. Келлера (1938), Б. А. Тихомирова (1944, 19466), В. Б. Сочавы (1944а, 1944б и др.). Однако из отечественных ботаников только А. И. Лесков (1947а, 1947б) соединял узкую полосу предтундровых редколесий и подзону кустарниковых тундр в единую зональную область — кустарниковую, или лесотундровую, на том основании, что и здесь и там эдификаторами являются тундровые кустарники. В последнее время к примерно сходному выводу пришли Б. Н. Норин (1961, 1962, 1964) и зоогеограф А. П. Кузякин (1966); последний стал относить к зоне лесотундры, кроме подзоны северной тайги и собственно лесотундры, также подзону кустарниковых тундр, в том числе и область господства стлаников на Северо-Востоке Сибири. Более осторожны позиции Б. Н. Норина, который в зону лесотундры включает полосу северотаежных редколесий (но не всю подзону северной тайги!) и южную часть подзоны кустарниковых тундр (в пределах островного распространения редколесий), хотя он же допускает возможность включения в зону лесотундры всей полосы кустарниковых тундр.

Замечу попутно, что для Гипоарктического пояса в нашей трактовке эпитет «лесотундровый» слабо подходит, так как в этот пояс входят и обширные северотаежные пространства без тундровых участков, и обширные тундровые пространства к северу от предела редколесий.

Почему же большинство авторов приурочивает кардинальный рубеж — рубеж между зонами — к северной границе леса?

Прежде всего, северная граница леса — физиономически чрезвычайно «броский» рубеж. Но дело не только в этом. Северная граница леса в основных чертах совпадает с июльской изотермой $+10^{\circ}$ и с изолинией Каминского, севернее которой расположены пространства с высокой относительной влажностью воздуха в летние месяцы. Общеизвестно также, что полярная граница леса приближенно повторяет очертания северной береговой линии материка; несомненно, что она обусловлена климатически и

сигнализирует о существенном различии климата к северу и югу от нес. Далее, с исчезновением лесов исчезают и многие спутники деревьев и леса — различные виды грибов, эпифитных лишайников, насекомых, птиц, млекопитающих и т. д. Существенно изменяется состав жизненных форм в зональных сообществах, изменяется вертикальная и горизонтальная структура этих сообществ. Наконец, отсутствие леса накладывает глубокий отпечаток и на хозяйственную деятельность человека.

Однако жизненный оптимум деревьев, образующих северо-таежные древостой, лежит намного южнее пределов Гипоарктики; видовой состав деревьев Гипоарктики чрезвычайно обеднен по сравнению с соседними участками типичной (средней) тайги; он не специфичен для Гипоарктики и многократно меняется в долготном направлении. Более или менее специфична для этого пояса лишь северная раса *Betula tortuosa* Ledeb. s. l. (северная Атлантика), это своеобразное «кусто-дерево», в меньшей степени — северо-восточная раса *Larix dahurica* Turcz. ssp. *Cajanderi* (Mayr) Dyl.

Жизненная форма дерева в силу своих конституционных особенностей и в покое редколесий еще является фитоценологически наиболее сильной, однако исторически она приспособлена к иному сочетанию физико-географических условий. В Гипоарктике разрушается сомкнутый строй таежных древостоев; для гипоарктической, северной тайги характерны разреженные древостой V и ниже бонитета с сомкнутостью крош 0.1—0.4 и менее, с тонкими сбегистыми невысокими, часто искривленными деревьями, имеющими слабо развитые, узкие кроны, рано суховершиняющим, и т. д. Причиной разреженности древостоев отчасти является поверхностный характер корневых систем, меньшая мощность корнеобитаемого слоя (Тырников, 1951).

Семенные годы наблюдаются здесь значительно реже, чем в средней тайге (Сочава, 1940; Тихомиров, 1962a). В пределах пояса с юга на север древостой постепенно редуцируются, а затем исчезают. Угнетенность деревьев, разреженность, а потому и освещенность древостоев приводят к более пышному развитию растений нижних ярусов — яруса низких кустарников, яруса кустарничков, яруса мхов и лишайников — тех же, что господствуют и в гипоарктической тундре. Смешанные кустарничково-мохово-лишайниковые, кустарничково-моховые, кустарничково-лишайниковые покровы чрезвычайно характерны как для северных редколесий, так и для южных и типичных тундр. Важнейшие компоненты этих ярусов светолюбивы, наиболее пышно развиваются вне проекций узких крош деревьев и при сведении древостоя только усиливают свои позиции (в отличие от типичных таежных кустарничков и трав, ценологически зависимых от яруса деревьев). Наконец, в пределах полосы гипоарктической тайги больше площади занимают и безлесные участки (ерники, болота и др.).

Все это свидетельствует о том, что в Гипоарктике немногочисленные таежные виды деревьев существуют лишь благодаря широте своей экологической амплитуды и отсутствию более сильных конкурентов в лице несуществующих гипоарктических видов деревьев. Эволюционный же процесс, и в частности естественный отбор, в Гипоарктике (в том числе и в южных, облесенных ее районах) ископи был направлен не в сторону формирования новых, гипоарктических видов деревьев, а в сторону образования недревесных деревянистых видов — таких, как карликовая березка, низкорослые кустарничковые и кустарничковые пвы, и т. д.

Но и это не все. Северная граница леса — важный климатический рубеж. Однако климат воздушного слоя, в котором находятся кроны деревьев, существенно отличается от более теплого, менее ветреного климата приземного слоя воздуха — климата яруса кустарничков и низких кустарников (от 0 до 40—60 см). Показания метеостанций, с которыми мы сопоставляем зональные растительные рубежи, снимаются на высоте 2 м, следовательно, они приближаются к «климату низких деревьев» и далеки от «климата кустарничков». Поэтому зональное распределение растений нижних ярусов (которые в Гипоарктике слабо зависят от древесного яруса) должно отличаться — и действительно отличается — от зонального распределения деревьев. Деревья гораздо более чутко реагируют на холодные летние морские ветры. Поэтому в тех районах, где полярная береговая линия отступает к югу, как, например, в восточноевропейском секторе и на Чукотке, граница леса пересекает область распространения типично гипоарктических комплексов кустарничков и низких кустарников, полоса гипоарктической тундры насчитывает в ширину сотни километров. В бассейне Анадыря и Пенжины граница леса пересекает область распространения крупных ельников — кедрового, ольховникового, березового. В то же время в низовьях Лены и Оленека северные редколесья вплотную или почти вплотную подступают к Арктическому поясу. Таким образом, в полосе, где растения нижних ярусов «выходят из подчинения» у древесного яруса, северная граница леса уже не является универсальным зональным рубежом — в разных районах она контактирует с разными зональными комплексами растений приземного слоя. По-видимому, и в прошлом северная граница леса была в значительно большей степени подвержена широтным колебаниям, нежели граница пояса гипоарктических кустарничков и кустарников.

Интересно, что в более южных горных областях (например, в Центральных Альпах, Восточном Саяне) комплексы, сходные с гипоарктическими, также распространены вблизи верхней границы леса — ниже и выше последней (Лавренко, 1958; Малышев, 1963).

Для того чтобы лучше уяснить значение южной границы распространения редколесий и редкостойных лесов на водоразделах, разделяющей Гипоарктический и собственно Бореальный широтные пояса, следует вспомнить, что она одновременно является северной границей распространения на плакорах не только сомкнутых бореальных лесов (тайги), но и сомкнутых лесов вообще — т. е. фактической границей лесной зоны в целом. К югу от этого рубежа в областях с достаточно влажным климатом сомкнутые (тепловые) леса господствуют повсеместно вплоть до экватора, меняется лишь состав лесообразователей и их спутников (таежные комплексы → неморальные → субтропические → тропические). К северу от того же рубежа сочетание природных условий (при ведущем значении фактора летнего тепла) исключает возможность существования на водоразделах сомкнутых тепловых лесов в любых климатических провинциях, а такие теневыносливые лесные породы, как различные ели, уже не способны помешать процветанию светолюбивых кустарничков, низких кустарников, трав и лишайников в образованных ими разреженных насаждениях. Здесь кончается область безраздельного допотопического господства жизненной формы дерева, последняя впервые выпадает из числа преуспевающих жизненных форм. Не случайно поэтому, что и остальные рубежи, в своей последовательности соответствующие основным этапам деградации лесных древостоев (северная граница островного распространения сомкнутых лесов; северная граница островного распространения редколесий; северная граница распространения недеревесных форм роста видов деревьев), проходят в пределах Гипоарктического пояса.

Конечно, и для хозяйственной деятельности человека рубеж между Гипоарктическим и Бореальными поясами имеет первостепенное значение. К северу от него (в Гипоарктике) коренным образом меняются использование древесных насаждений и мероприятия по их охране и уходу за ними; в число занятий коренного населения входит оленеводство, и т. д.

Основные синузильные группы растений приземного слоя, характерные для Гипоарктики, суть: 1) деревянистые хамефиты — кустарнички и низкие кустарники (преимущественно олиготрофные светолюбивые виды верескоцветных и сережкоцветных); 2) зеленые и сфагновые мхи; 3) кустистые лишайники — так называемые ягели. Знакомство с ними мы начнем с группы деревянистых растений, включающей наибольшее число видов, специфичных для Гипоарктического пояса.

Исключительная роль кустарничков и низких кустарников в ландшафтах Гипоарктики (особенно на водоразделах) только подчеркивается скудностью, с которой здесь представлены травя-

нистые формы; на больших площадях иногда здесь можно встретить всего 2—3 вида трав. Лишь в поймах крупных рек и ложбинах стока разнообразие травянистых растений резко увеличивается. Настоящие аркто-альпийские, а тем более арктические виды трав здесь, как правило, отсутствуют на водоразделах, равно как и евтрофные бореальные луговые травы, что представляет одну из загадок Гипоарктики.

Если собственно таежную зону можно назвать поясом ели, то к Гипоарктике скорее подойдет название пояса карликовой березки *Betula nana* L. s. l. (последняя представлена здесь несколькими расами). Очень характерны ивы рода *Phyllicifoliae*, расы *Salix glauca* L. и др. Значительную роль играют верескоцветные — виды багульника, виды вороники, 2 вида андромеды, брусника, голубика, отдельные грушанковые, а из других групп — плауны, морощка.

Для гипоарктических кустарничков и низкорослых кустарников характерны маленькие годичные приросты побегов, значительная долговечность скелетных ветвей и их постоянное полегание, за которым часто следует придаточное укоренение (Полозова, 1964б). Малые приросты и длительное функционирование осевых органов можно рассматривать как эволюционное приспособление к «сведению баланса» энергии и дефицитных элементов питания в условиях пониженных летних температур и бедных почв. Быть может, именно поэтому среди гипоарктических кустарничков очень многие удержали такой архаичный признак, как вечзеленость. Эти растения, согласно данным Г. И. Поплавской и др. (1939), А. Т. Рахманиной (1964), отличаются от летнезеленых пониженной интенсивностью многих физиологических процессов, в частности транспирации. Благодаря малым приростам и полеганию ветвей гипоарктические кустарнички постоянно остаются в пределах утепленного приземного слоя, что важно и с точки зрения условий их перезимовки. Даже в южных районах Гипоарктики разреженность древостоев делает их ветродоступными, особенно в зимнее время; выступающие над поверхностью снежного наста тонкие живые веточки подвергались бы снеговой корразии. Поэтому большинство деревянистых растений Гипоарктики, даже таких рослых в летнее время, как березка Миддендорфа и кедровый стланик, являются хамефитами, т. е. приспособлены к перезимовке под защитой снега. У более рослых растений это достигается активным осенним пригибанием надземных стволиков при наступлении низких температур и отчасти под тяжестью снега; это «сезонные хамефиты».

Коренные экологические особенности гипоарктических хамефитов — светолюбие и олиготрофность, т. е. способность к нормальному развитию на бедных кислых выщелоченных почвах — будь то промытые или перевеянные пески, элювий графита или торфянистые подушки, накапливающиеся под липайниковой или мо-

ховой дерниной. Светолюбие сближает их с типичными арктиками и аркто-альпийцами и отличает от таежных кустарничков и таежного мелкотравья.

Способность гипоарктических кустарничков расти на бедных, «бесплодных» почвах находится в самой тесной связи с их симбиотрофностью — т. е. способностью получать дефицитные элементы питания посредством симбиоза с грибами-микоризообразователями.

Систематический состав гипоарктических кустарничков, среди которых преобладают представители верескоцветных (включая *Empetrum*) и сережкоцветных (*Betula*, *Salix*), не случаен. Для сережкоцветных, как и для хвойных, характерна эктотрофная и экто-эндотрофная микориза, наиболее эффективная с точки зрения обеспечения минерального питания на малопродуктивных субстратах; эндотрофная же микориза верескоцветных (в том числе и *Empetraceae*) наиболее, среди других типов эндотрофной микоризы, приближается к эктотрофной микоризе благодаря наличию облегающего корня рыхлого мицелиального чехла (Harley, 1959, и др.). Наконец, представители некоторых групп верескоцветных, именно грибы *Arbutaceae* [в частности роды *Arctostaphylos* и *Arctous* (Катенин, 1964)], семейств *Pyrolaceae* и особенно *Monotropaceae* также обладают экто-эндотрофными микоризами. Эктотрофную микоризу образуют и таежные деревья и крупные стланики южных районов Гипоарктики — ели, лиственницы, сосны, белые березы. Таким образом, к условиям Гипоарктики оказались наиболее приспособленными (а потому и захватили активные позиции на водоразделах) представители тех систематических групп, в которых способность к образованию микоризы типа эктотрофной возникла еще в рамках типично лесных (таежных и неморальных) ландшафтов. Не случайно флора шляпочных грибов — микоризообразователей тундры и лесотундры — это сильно обедненная грибная флора таежной полосы, в которой нет ничего специфически гипоарктического (Васильков, 1955). С выпадением хвойных деревьев состав микоризообразователей еще более обедняется, хотя обычный подберезовик, а южнее — белый гриб, подошник, красный мухомор образуют микоризу с расами карликовой березки и в подзоне типичных тундр. Подберезовик на севере исчезает вместе с карликовой березкой, виды же сыроежек встречаются еще севернее, образуя микоризу с арктическими и аркто-альпийскими стелюющимися явами, по-видимому, также с видами *Dryas*, *Arctous*.

В последнее время работами многих микологов (Шемаханова, 1962; Микориза растений, 1963) экспериментально установлено, что виды грибов — компоненты эктотрофной микоризы, как правило, нуждаются в простых формах углеводов, будучи не в состоянии самостоятельно разлагать растительный опад; углеводы они получают от симбионтов — деревьев или кустарничков.

На них угнетающе действуют некоторые специфические вещества, содержащиеся в торфах. Среди немногих исключений и паш подберезовик — *Kromholzia scabra* (Fr.) Karst., который способен расти на торфянистых почвах, в том числе и на болотах. Подберезовик выделяет в субстрат ферменты, разлагающие сложные циклоорганические соединения, в том числе клетчатку, лигнин. По-видимому, такой же способностью обладают и эндифиты микоризы верескоцветных (Harley, 1959).

В сомкнутых лесах (таежных и неморальных) отношения с микоризными грибами по-разному складываются у деревьев верхнего яруса, обеспеченных светом и снабжающих углеводами гриб-симбионт (микориза экто- и экто-эндотрофная), и у растений нижних ярусов, растущих в условиях затенения и пугающихся в дополнительных источниках энергии и углеводного питания; их микориза относится к типу эндотрофной, грибной компонент ее способен разлагать сложные углеводные соединения растительного опада. У бесхлорофильных орхидей этот источник углеводного питания становится единственным. С эволюционной точки зрения интересно, что в Гипоарктике, где условия для фотосинтеза (освещенность, содержание углекислого газа) благоприятно складываются для растений приземных ярусов, экто-трофную и экто-эндотрофную микоризу образуют многие кустарнички и низкорослые кустарники; бесхлорофильных микотрофных сапрофитов среди гипоарктических видов нет.

В экологической литературе с давних пор обсуждались причины так называемого ксероморфизма растений верховых болот, среди которых немало гипоарктических видов — кустарничков эрикоидного облика (багульник, андромеда, вороника и др.). [Правда, как уточнила В. К. Василевская (1954), от настоящих ксерофитов эти виды отличаются многими существенными признаками: крупноклетчатостью и рыхлостью хлоренхимы, слабым развитием проводящих элементов]. В последнее время М. С. Миллер (1963) экспериментально было показано, что развитие ксероморфных, эрикоидных черт у вечнозеленых кустарничков верховых болот стимулируется условиями, благоприятными для синтеза углеводов (обилие света) и неблагоприятными для белкового синтеза (бедность почвы доступными соединениями азота, низкие температуры и др.). Интересно, что большинство гипоарктических кустарничков характерно и для переувлажненных местообитаний (где они растут в сочетании со сфагнами), и для достаточно сухих с лишайниковым покровом — песков, гранитов.

Вкратце остановлюсь на характеристике двух других синузальных групп — лишайников и мхов Гипоарктики. И тем, и другим свойственны некоторые общие эколого-биологические особенности: потребность в снеговом укрытии в зимнее время; крайне медленный рост, не позволяющий им конкурировать (в этом отношении) с большинством сосудистых, особенно цветковых расте-

ний; вечная зелень; способность к обрастанию субстрата и образованию сомкнутых ковров, создающих специфические химические и физические условия; наконец, их способность усваивать минеральную пыль и воду из атмосферы и, как следствие, значительную независимость от химизма субстрата.

Антагонистами мхов и лишайников Гипоарктики являются сомкнутые травостой (будь то грушировки евтропных луговых растений, заросли высокотравья или травяной покров лесов неморального типа), а также сообщества широколиственных деревьев и кустарников, дающих обильный лиственный опад, обогащенный кальцием и другими основаниями.

Кустистые олиготрофные лишайники плакорных сообществ Гипоарктики — так называемые ягели — принадлежат к двум систематическим группам: секции *Cetraria* рода *Cetraria* и подроду *Cladonia* рода *Cladonia*. Среди них преобладают бореально-гипоарктические виды, собственно гипоарктических немного [пример — *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach.]. У лишайников особенно ярко проявляется независимость от химических свойств субстрата — они способны поселяться даже на подушках мхов, на медленно растущих стелющихся кустарничках, на коре и сучьях, на камнях. Ассимилируя «вспышками» — при смачивании слоевищ, лишайники могут переносить длительное иссушение, но зато малостойчивы к долгому вымоканию.

Мхи представляют более неоднородную в эколого-ценотическом и географическом отношении группу, включающую и «мезотрофные» таежные гипоаркто-бореальные виды [например, *Hylacomium splendens* (Hedw.) Br., Sch. et Gmb., *Pleurozium Schreberi* (Bridd.) Mitt. и т. д.], и олиготрофные гипоаркто-бореальные, и бореально-гипоарктические болотные (например, многие сфагны, *Polytrichum strictum* Sm.), и некоторые евтропные гигрофильные болотно-тундровые [например, *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske, виды *Aulacomnium*]. Для североатлантических пустошей характерен арктическо-высокогорный вид *Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. Мхи более чувствительны к увлажненности грунта и степени минерализации грунтовых вод; многие из них устойчивы к вымоканию. Если ягели большую роль играют на легких и щебнистых рыхлых и плотных горных породах, т. е. на лучше дренируемых субстратах, то мхи чаще преобладают на суглинистых и глинистых грунтах. При характерном для северных районов мелкобугристом нанорельефе мхи очень часто занимают микропонижения, лишайники — вершины бугорков.

В целом же можно сказать, что в Гипоарктике достигает своего максимума в плакорных условиях эдификаторная (средообразующая) роль синузий северных — гемикриофильных — кустарничков и низких кустарников, а также ягельных лишайников и микротермных групп мхов (я имею в виду сочетание достаточно высоких темпов прироста биомассы и крайне

замедленной минерализации отмерших частей, следствием чего является накопление органических подушек под лишайниково-моховым покровом). В то же время эдификаторная роль древостоя в Гипоарктике резко снижается — вплоть до полного выпадения древесного яруса. В редколесьях распределение лишайников и мхов, а отчасти и кустарничков вне проекций узких крон практически не контролируется древесным ярусом, обнаруживая, как и в тундрах, тесную зависимость от подвижного микро- и макро-рельефа (Сочава, 1957; Норин 1961, 1962).

Вкратце остановлюсь на сравнительной характеристике обоих соседних поясов — Арктического и Бореального.

Арктический пояс выделяется значительной ролью в плакорных сообществах арктических и аркто-альпийских евтрофных трав, полным выпадением не только деревьев, но и крупных кустарников; деревянистые растения представлены горизонтально растущими (шпалерными) летнезелеными формами; как правило, исчезают сфагновые мхи, увеличивается роль алекториновых лишайников, и т. д. В целом Арктический пояс можно назвать царством криофильных евтрофных трав и немногочисленных шпалерных летнезеленых кустарничков, а также довольно разнообразных по составу, но не играющих большой средообразующей роли споровых: мхов (преимущественно евтрофных), лишайников и папочевных водорослей. Арктический пояс включает арктические и высокоарктические тундры (последние целиком или частью нередко называют арктическими пустынями). Относимые нами к этому же поясу наиболее северные участки подзоны типичных тундр представляют собой переходное образование; в основном же типичные тундры имеют гипоарктический характер.

Бореальный (или собственно таежный) пояс по составу и строю плакорных (и многих внеплакорных) сообществ более сходен с Гипоарктическим поясом, нежели Арктический. Так, сходен набор древесных пород; в обоих поясах значительную роль играют таежные мхи и кустарнички (в том числе вечнозеленые); сходен и состав грибов-микоризообразователей. Однако в Бореальном поясе целый ряд древесных пород находит свой экологический и ценотический оптимум и образует сомкнутые древостои. С этим связана теневыносливость и даже тенелюбие типичных таежных кустарничков, многие из которых рядом своих биологических особенностей приближаются к травянистым растениям (группанки, некоторые плауны, линнея); менее специфичны для тайги виды черники; очень характерны также мелкие теплолюбивые травы, образующие тонкие подземные побеги — кислица, майник, седмичник, некоторые папоротники и др. Грибы-эндофиты эндотрофных микориз многих таежных кустарничков и трав (в частности,

орхидных) способны разлагать сложные циклоорганические соединения опада, которые служат дополнительным источником углеродного питания и энергии для обоих симбиоптов. Недаром из крохотных, слабо дифференцированных семян многих таежных грушанок и орхидных развиваются всходы, которые первые годы ведут подземный образ жизни, многократно увеличивая за это время свою биомассу. У некоторых же родов и видов таежных грушанок и орхидей это приняло форму микотрофного сапротрофизма и привело к редукции листьев, полной или почти полной утрате хлорофилла.

Наиболее близки к зональным гипоарктическим сообществам шпротропальные сообщества подзон средней и южной тайги, причисленные здесь к наиболее бедным и кислым почвам — лишайниковые боры на песках и гранитах, кустарничково-сфагновые верховые болота; здесь встречается целый ряд бореально-гипоарктических и гипоарктических видов. В свою очередь, некоторые таежные кустарнички и травы, заходя в климатически более мягкие районы Гипоарктики (например, в Мурманскую лесотундру), ведут себя скорее как мезотрофные (не олиготрофные!) виды — селятся в неглубоких ложбинах стока, на выпуклых частях и при подножье склонов, иногда — вблизи снежников (одновременно — при лучшем снеговом укрытии, лучшей защите от летних ветров, лучшем увлажнении).



Для того чтобы понять, почему в гипоарктических ландшафтах столь выдающуюся роль играют комплексы олиготрофных кустарничков, мхов и лишайников, необходимо в самых основных чертах проанализировать природные условия в материковых провинциях Гипоарктики. [Кстати отмечу, что на карте ландшафтного районирования земного шара в недавно увидевшем свет «Физико-географическом атласе мира» (1964) Е. Н. Лукашовой выделен Субарктический пояс, в основных чертах совпадающий с Гипоарктическим].

Холодный субарктический (Алисов, 1956) влажный и избыточновлажный (Климатический атлас СССР, 1960) климат является общей причиной угнетенного состояния деревьев в южных районах Гипоарктики и их исчезновения в северных. На пространстве от южной границы пояса до северной среднесуточная температура изменяется от 14—15° (в материковых провинциях) и даже 16° (в некоторых районах Сибири) до (7) 8—9 (10)°С. Летом повсеместны вторжения холодного и сухого арктического воздуха, более частые в Восточноевропейско-Западносибирской и Канадской провинциях; длительность безморозного периода нигде не превышает трех месяцев (в Восточной Сибири — двух). Зимы в Восточноевропейско-Западносибирской и особенно в Канадской

провинциях морозны и в то же время снежны; периодическое вхождение циклонов приводит к обильным снегопадам, преобладание морозной погоды способствует накоплению снега (от 60 до 80 см на севере Восточной Европы и Западной Сибири; до 100 см и выше — в Канаде). В ультраконтинентальных гипоарктических районах Восточной Сибири зимой царит антициклон с жестокими морозами (средние температуры января ниже $-36-38^{\circ}$; именно в Гипоарктике находятся такие полюса зимнего холода, как Верхоянск и Оймякон), снег выпадает почти исключительно осенью и весной, в небольшом количестве; зимнее выстуживание материка приводит к накоплению огромных запасов холода в виде толщи вечной мерзлоты, влияние которой (особенно льдистой мерзлоты) на жизнедеятельность корней, почвообразование и грунтовый сток велико и в летнее время, так как она обуславливает холодно-влажный гидротермический режим почвенной толщи. В притихоокеанских районах Восточной Сибири зимой доминирует сухой и морозный материковый муссон, прерываемый вторжениями местных циклонов, летом — прохладный и влажный океанический, усиленный циклонической деятельностью.

Простирание Гипоарктического ботанико-географического пояса наиболее полно согласуется с почвенно-геохимической зональностью северного полушария. Как показали почвенные исследования последнего времени, обобщенные В. О. Таргульяном (1966), Гипоарктика (особенно северная тайга и лесотундра) является поясом наиболее кислых, ненасыщенных почв. Согласно В. О. Таргульяну, главной причиной этого является холодно-влажный тип климата, обуславливающий резкую диспропорцию между замедленным освобождением оснований из породы и их ускоренным выносом. Положение усугубляется кислой реакцией и периодической высокой насыщенностью влагой лишайниково-моховой дернины, концентрацией корней в органогенном горизонте, поступлением основной массы опада на поверхность, что также облегчает выщелачивание. Распад органических продуктов происходит поэтому в сильнокислой среде и приводит к дифференциации их на две фракции: грубых органических остатков, образующих над поверхностью минерального субстрата органогенные подушки, и очень подвижных, агрессивных гумусовых кислот (фульвокислот, ульминовых), мигрирующих в глубь почвенной толщи и способствующих ее интенсивному выщелачиванию. Сильно ненасыщены здесь даже верхние горизонты почв, развитых на карбонатных породах. Для суглинистых и глинистых плакорных почв полосы гипоарктических редколесий и редкостойных лесов отмечается присутствие глеевого горизонта, что сближает их с типично тундровыми почвами, развитыми на плакорных суглинках (Иванова и др., 1964).

Почвы средней тайги, несмотря на более четкую выраженность в них морфологических признаков подзолообразования

(в меcце континентальных районах), все же менее кислы и насыщенны, более плодородны; однако резкий перелом в сторону дернового процесса наблюдается лишь в полосе хвойно-широколиственных лесов.

Исследования почвоведов за последнее десятилетие (Пономарева, 1951; Крейда, 1958; Таргульян, 1959, 1966; Михайлов, 1960, 1962а, 1962б; Ивапова, Розов и др., 1961; Караваева и Таргульян, 1963; Таргульян и Караваева, 1964, и др.) привели к парадоксальному на первый взгляд выводу: к северу от лесотундры почвы постепенно изменяются в сторону большей насыщенности основаниями, уменьшения кислотности, так что почвы высокой Арктики (так называемых полярных пустынь) являются нейтральными или слабощелочными даже на пекарбонатных породах! На плакорах выражены некоторые черты дернового процесса, хотя общая поглотительная способность почв невелика, а среди неподвижных фракций гумусовых кислот преобладают фульвокислоты (Караваева и Таргульян, 1963; Караваева и др., 1965). Общей причиной этих изменений, по-видимому, является уменьшение количества жидких осадков и сокращение сезонной продолжительности пребывания почвенной воды в жидком состоянии. Имеет значение также улучшение к северу аэрации плакорных почв вследствие относительного увеличения площади, занятой пятнами обнаженного грунта, усиления морозной трещиноватости, истончения мохово-лишайниковой дернины; на плакорах возрастает роль трав, в том числе злаков (*Alopecurus alpinus* Sm., виды *Poa*, *Deschampsia*, *Festuca* и др.). Этим, по-видимому, и объясняется своеобразная евтрофность настоящих арктических и аркто-альпийских видов, которые в Гипоарктике на водоразделах обычны только в районах поверхностного залегания карбонатных пород, в остальных же приурочены к пойменным группировкам, ключам, береговым обрывам — т. е. к более плодородным, лучше аэрированным участкам.

В связи со сказанным можно попытаться наметить принципиальную, качественную схему биологического круговорота в плакорных сообществах Гипоарктики.

Основные покровообразователи Гипоарктики — мхи и ягельные лишайники — по типу питания вполне автотрофны. Получая все необходимые элементы питания из атмосферы, они слабо зависят от степени плодородия субстрата; а это позволяет им селиться на самых разнообразных породах — от гранитов до выщелоченных известняков, в том числе и на бедных и кислых почвах Гипоарктики. Сказанное, конечно, не означает, что мхи и лишайники не способны усваивать минеральные соединения из сильно разведенного почвенного раствора в периоды переувлажненного состояния моховой и лишайниковой дернины; однако от прямого контакта с минеральными горизонтами почвы они, как правило, изолированы толстыми органогенными подушками.

Кустистые лишайники резко отличаются от мхов и от цветковых растений своей исключительно низкой зольностью, малым содержанием кальция, фосфора; их слоевища более чем на 90% состоят из углеводов (Кормовая характеристика растений Крайнего Севера СССР, 1964). Мхи, в том числе тасжные блестящие мхи и даже олиготрофные виды сфагнов (например, *Sphagnum fuscum* Klinggr.), характеризуются значительно более высокой зольностью, в заметном количестве накапливают основания. Так, на одном из верхних сфагновых болот с сосной в Финляндии в верхнем (0—30 см), живом слое дернины *S. fuscum* на 1 га содержалось 660 кг кальция, по 30 кг магния и калия, 20 кг натрия; зольность мха составляла 5.9%, pH — 4.2 (Kaila a. Kivckäs, 1956).

Гипоарктические кустарнички автотрофы только по типу углеводного питания; по типу же минерального питания они микотрофы. Симбиоз с грибами позволяет им накапливать в своих тканях в заметном количестве почти отсутствующие в почвенном растворе и в поглощающем комплексе почв основания и другие элементы питания (в том числе кальций, азот, фосфор; Кормовая характеристика растений Крайнего Севера, 1964). В качестве источников азота и фосфора многие микоризные грибы непосредственно используют сложные органические соединения (вплоть до аминокислот и гуминовых кислот; Harley, 1959; Шомаханова, 1962). Энергично поглощая из почвы ионы, микоризные грибы накапливают их в мицелиальном чехле микоризы и затем уже более медленно отдают корням (при понижении концентрации данных ионов в растворе). Экотрофные микоризы поэтому рассматриваются как «перехватывающие запасные органы, особенно в почвах с периодическим появлением элементов питания» (Harley, 1959; цит. по: Микориза растений, 1963); но таковыми и являются почвы Гипоарктики с характерным для них интенсивным необратимым выносом; перехваченные же мицелием элементы снова вовлекаются в биологический круговорот. Интересно, что, как показала Т. Г. Полозова (1964а), многочисленные микоризные корни *Betula nana* располагаются... в живом слое мохово-лишайниковой дернины, хотя для роста их крайне неблагоприятно частое пересыхание этого слоя. Бьёркманом (Björkman, 1956) и другими авторами было показано также, что обедненность почв доступными высшим растениям соединениями азота и фосфора стимулирует микоризообразование.

Таким образом, биологический круговорот в плакорных сообществах Гипоарктики минует фазу относительного накопления элементов питания в растворе и поглощающем комплексе почв; основания, попадающие в раствор, быстро выносятся из почвенного профиля.

Способные извлекать (через микоризу) необходимые элементы питания из органогенных подушек, гипоарктические кустарнички

как компонент кустарничково-мохово-лишайниковой дернины также достаточно автономны по отношению к степени плодородия минерального субстрата. Этим объясняется огромная регенерационная способность напочвенных покровов Гипоарктики, а также своеобразное пивелтирование ими нестрогы исходных условий произрастания. Быть может, именно поэтому Гипоарктика при всей бедности ее флоры выделяется обилием высокоактивных преуспевающих повсеместных видов, многие из которых обладают циркумполярным или почти циркумполярным ареалом.

Растения других типов питания в плакорных сообществах Гипоарктики более редки. К их числу относятся виды *Alnaster*, образующие корневые клубеньки (симбиоз с азотфиксирующими бактериями); паразитирующая на корнях ольховника *Boschnjakhia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.; один из полупаразитных однолетних видов мытника — *Pedicularis labradorica* Wirsing; насекомоядные жирянки (виды *Pinguicula*). Интересно, что у *Carex globularis* L., одного из характернейших растений гипоарктических редколесий и ерниковых тундр, микориза отсутствует, как и у многих других видов осок (Катенин, 1964); в данном случае ее отсутствие компенсируется образованием многочисленных длинных корней, глубоко проникающих в минеральные горизонты почвы, на значительном протяжении густо покрытых корневыми волосками (Полозова, 1964а). То же, по-видимому, имеет место и в случае *Rubus chamaemorus* L., *Eriophorum vaginatum* L. и др.

Типичные арктические и аркто-альпийские травы (и многие шпалерные кустарнички), по-видимому, неспособны довольствоваться временным, эфемерным поступлением в почвенный раствор элементов питания (нередко в органической, неусвояемой форме), пуждаясь постоянно в более высоком содержании в почвенном растворе и поглощающем комплексе почвы оснований, доступных соединений азота и фосфора. Это допущение позволяет объяснить почти полное отсутствие типичных аркто-альпийцев в плакорных сообществах Гипоарктики, приуроченность их здесь к известнякам или более богатым почвам долин, быстрое увеличение их роли к северу от Гипоарктического пояса.

Роль в питании высших растений фикомицетной эндотрофной микоризы, характерной для большинства травянистых растений, в том числе и для аркто-альпийских видов (Катенин, 1962, 1964), остается еще слабо изученной (Harley, 1959). Образование фикомицетной микоризы многими видами носит факультативный характер; нередко оно не исключает и образования корневых волосков тем же корнем; число выходящих гиф на единицу длины корня намного ниже, чем наблюдаемое в случае эктотрофной микоризы; иногда наружные гифы отсутствуют. У большинства тундровых крестоцветных, осоковых, ситниковых, гвоздичных, многих видов камнеломок и мытников микориза не обнаружена (Катенин, 1964). В то же время виды *Dryas* и все изученные арктические

евтрофные виды ив (в том числе *Salix reticulata* L., *S. polari* Wahlenb.) имеют эктотрофную микоризу (Hesselman, 1900; Катенин, 1964, и др.), образованную во многих случаях, по-видимому видами сыроежек (Васильков, 1955).

В Арктическом поясе увеличивается площадь незадернованных участков, а истонченная мохово-лишайниковая дернина, под которой не накапливается столь мощный органогенный слой, становится проницаемой для корневых систем евтрофных арктоальпийских трав; последние, однако, вследствие крайне суровых условий уже неспособны образовать здесь сомкнутые травостойки водоразделах. Следствием этого является устойчивое сосуществование в Арктическом поясе аркто-альпийских цветковых с мхами и лишайниками, выносливость которых к низким температурам в краткости вегетационного периода превосходит таковую у цветковых растений.

Таким образом, если по своим температурным условиям Гипоарктика является переходной полосой между Бореальным поясом и Арктикой, что выражается в закономерном ухудшении с юга на север жизненного состояния деревьев, в осветлении и постепенной редукции древесного полога, то по своим почвенно-геохимическим особенностям она является центральной полосой широкой области интенсивного выщелачивания коры выветривания (Таргульян 1963б); именно с этим связана специфичность состава активных видов Гипоарктики. В указанном отношении Гипоарктика не только не является переходом от типичной тайги к настоящей Арктике, но, напротив, ее поясное простираие создает дополнительный барьер, увеличивающий изоляцию арктической флоры в частности от флор высокогорий Гипоарктики. Однако частично эта изоляция нарушается долинами крупных рек, текущих с юга на север и дающих приют целой свите евтрофных сообществ (открытые группировки галечников, пойменные луга, луговинные ивняки и т. д.). Евтрофные сообщества в Гипоарктике развиваются также в ложбинах стока, в нижних частях вогнутых склонов — на гидроморфных пересушенных почвах, аккумулирующих часть элементов питания, выносимых с водораздельных пространств, а в ультраконтинентальных мерзлотных провинциях севера Восточной Сибири (и бассейна Юкона) — на сухих остепенных южных склонах.

До сих пор я говорил об основной — материковой части Гипоарктического пояса.¹ Здесь к югу от Гипоарктики четко выражен

¹ Ниже очень кратко охарактеризованы лишь основные подразделения Гипоарктического пояса — провинции (или сектора). Обоснование более дробных выделов, а также краткую порайонную характеристику природных условий и растительного покрова (в том числе состава активных элементов флоры) автор предполагает дать в специальной работе.

Бореальный, или собственно таежный, пояс, главнейшие лесообразователи которого общи с южными районами Гипоарктики. В материковой части Гипоарктического пояса мы выделяем три провинции (см. рис. 1): в двух из них, менее континентальных — Восточноевропейско-Западносибирской и Канадской — древесный ярус в редколесьях образован преимущественно видами елей с участием лиственниц и белых берез; в наиболее континентальной — Северо-Ангаридской — основной ландшафтной древесной породой является северо-восточная раса даурской лиственницы — *Larix dahurica* ssp. *Cajanderi*. Возражение может вызвать включение приморской Корякско-Охотской подпровинции в Северо-Ангаридскую провинцию, в остальном резко континентальную. Однако основные ландшафтообразующие формации Корякско-Охотской подпровинции — те же, что и в соседней Верхояно-Колымской подпровинции: сообщества кедрового стланика, березки Миддендорфа, кочкарные тундры и т. д. Зимой на основной части территории Корякско-Охотской подпровинции преобладают сухие и морозные северные и западные ветры с материка, почти повсеместно развита вечная мерзлота (наряду с подзолообразованием); в приморском климатическом режиме находится лишь узкая полоса побережья. Велика и историческая общность обеих подпровинций.

Для умеренно континентальных Восточноевропейско-Западносибирской и Канадской провинций и для Корякско-Охотской подпровинции характерна экспансия бореальных (в том числе и темнохвойнотаежных!) элементов к северу, наиболее четко выраженная в районах с более влажным и мягким климатом. Напротив, в резко континентальных районах Восточной Сибири наблюдается обратный процесс — «гипоарктизации» водораздельных сообществ так называемой среднетаежной полосы. Господство светлюбивой даурской лиственницы и интенсивное развитие вечной мерзлоты приводят здесь к доминированию на водоразделах под пологом лиственничников гипоарктических комплексов, несмотря на теплое, местами почти жаркое лето. Аналогичная картина наблюдается и в районе Охотского побережья вследствие других причин — охлаждения побережья летним муссоном. Экспансию к северу в Верхояно-Колымской подпровинции обнаруживают континентальные элементы флоры, в том числе и степные, однако они приурочены здесь к сухим южным склонам долин, к сухим пойменным галечникам и лугам и избегают плакоров.

Океанические провинции Гипоарктики — Северо-Атлантическая и Северо-Тихоокеанская (Южно-Берингийская) — существенно отличаются от материковых по своим природным условиям, составу активных видов, характеру растительного покрова; переходное положение занимает лишь Северо-Скандинавская подпровинция — в Северо-Атлантической и Курило-Камчатская — в Северо-Тихоокеанской провинциях. Типичными океаническими яв-

ляются Южно-Гренландская, Исландская, Фареро-Шетландская подпровинция Северо-Атлантической провинции, Командоро-Алутская подпровинция Северо-Тихоокеанской провинции.

На островах, целиком или почти целиком безлесных, круглый год господствует boreальный океанический воздух, поэтому лет здесь очень прохладное, неблагоприятное для роста деревьев; зимы же теплые, со средними температурами января 0° и выше с неустойчивым снеговым покровом (сказывается отепляющее влияние течений Гольфстрим и Куро-Сиво); годовое количество осадков большей частью колеблется в пределах 1000—2500 мм. Подчеркнем также гористый характер рельефа и широкое развитие здесь вулканических явлений в прошлом и настоящем (лавные поля, отложения плодородного пепла и т. д.), что в целом ослабляет эффект выпеселачивания. Именно преобладание плодородных пеплов и гористый характер рельефа вызывают столь широкое распространение на Камчатке евтрофных высокотравных каменистых берегов, которые, однако, отсутствуют на Северных и Средних Курилах и на крайне южной оконечности Камчатского полуострова. Значительная протяженность последнего несколько повышает континентальность его климата: зимой преобладают местные ветры с суши на море. В Центрально-Камчатской впадине наряду с каменистыми берегами и сообществами высокотравья широко распространены багульниковые лишайничники, а в окружающих горах — олиготрофные сообщества кедрового стланика на торфянистых мерзлотных почвах, верещатники и вороничники, а также горные ольховники на более богатых почвах без мерзлоты. Пестрое чередование олиготрофных и евтрофных формаций — характерная ландшафтная особенность Камчатского полуострова. На гипоарктических Северных и Средних Курилах (на юг до о. Чирной) господствуют заросли кедрового и ольхового стланика, верещатники с лишайниками и мхами; евтрофные луговые формации играют скромную роль. На Командоро-Алеутской гряде высокотравные сообщества и ольховники имеются только на крайних западных и восточных группах островов (в долинах); на выпуклых элементах мезорельефа склопов гор господствуют олиготрофные лишайниковые верещатники, в вогнутых частях — низкотравные луговины с участием камчатского рододендрона, арктической ивы и горпотудровых видов. Для Северо-атлантических островов (Исландия, Южной Гренландии, Фарерских и Шетландских островов, островов северной Норвегии) чрезвычайно характерно чередование олиготрофных травянистых пустошей [с господством дерновинных психрофильных злаков: белоуса, овсяницы, извилистого луговика, с присутствием лишайников, с участием травянистых растений кислых северных суходолов: *Anthoxanthum odoratum* s. l., *Succisa pratensis* Moench, *Potentilla erecta* (L.) Hampe, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., манжеток] и лишайниковых и моховых верещатников на более каме-

нистых, дренажных участках [где присутствуют (кроме Гренландии) *Calluna vulgaris* (L.) Hill., а южнее и *Erica cinerea* L.; из мхов — *Racomitrium lanuginosum* или *Hylocomium splendens*]. Евтрофные луговые и кустарниковые формации связаны с ложбинами стока, речными долинами. В Северной Скандинавии широкий пояс образуют редколесья и леса из *Betula tortuosa* s. l.; тот же вид встречается в Исландии и Южной Гренландии в наиболее защищенных местообитаниях (на Шетландских и Фарерских островах — *Betula pubescens* Ehrh. s. l.).

Таким образом, принципиально новым в океанических провинциях является активизация на водоразделах позиций травянистых олиготрофных ацидофильных (как правило, и микотрофных) растений, среди которых особую роль играют пустошные дерновиштные злаки. По-видимому, это объясняется прохладным туманным и влажным летом и затяжной теплой дождливой осенью, что в целом благоприятствует интенсивному кущению трав (злаков). Наряду с этим на водоразделах сильны позиции олиготрофных кустарничков, ягелей и мхов, так что в целом эти провинции заслуживают названия лугово-пустошных, а не луговых, как их предлагает называть Е. М. Лавренко (1948, 1951). Процветанию евтрофных луговых и отчасти кустарниковых сообществ в долинах и на вогнутых склонах благоприятствует отсутствие мерзлоты; выносимые с водоразделов основания частично аккумуляруются травами в отрицательных элементах рельефа.

Наконец, важно подчеркнуть, что в Северо-Атлантической провинции Гипоарктический пояс практически смыкается с Неморальным. Так, уже в Шотландии и на прилегающих безлесных островах (Гейбриды, Оркнейские) наряду с северными верещатниками в долинах встречается орешник, а в Шотландии и дуб, и т. д. Несмотря на отсутствие или скромную роль древесной растительности, бореализация флоры Гипоарктики в Северо-Атлантической провинции достигает своей кульминации, некоторые обычные спутники темнохвойной тайги, и прежде всего черника, широко распространены здесь вне тасжских формаций. Гипоарктический пояс на северных островах Западной Европы становится единственным представителем полосы бореальной (в широком смысле) флоры. Правда, северные буковые и дубовые леса Западной Европы нередко также отличаются достаточно кислыми почвами, а под дологом их обычны многие травянистые спутники темнохвойной тайги. Особенно близкое родство наблюдается между плакорными олиготрофными сообществами атлантической Гипоарктики и внеплакорными или вторичноплакорными верещатниками (Böcher, 1940, 1943) и белоуспиками неморальных приатлантических районов Западной Европы.

В области Берингова пролива материковые провинции Гипоарктики — Северо-Ангаридская и Канадская — почти смыкаются (а в эпоху существования Берингийской суши смыкались), океан-

ническая же Северо-Тихоокеанская (Южно-Берингийская) провинция располагается южнее. Для Северо-Тихоокеанской провинции весьма характерно, что в ней гипоарктические и океанические гольцовые олиготрофные виды фактически образуют единый флоро-ценотический комплекс.

Гипоарктический ботанико-географический пояс не следует целиком отождествлять с зональной полосой гипоарктических флор (Толмачев, 1932), хотя общее соответствие между ними безусловно должно иметь место. Первый устанавливается на основе выявления активного, процветающего в современных условиях элемента флоры, вторая — на основе анализа всего флористического списка. В частности, для гипоарктических конкретных флор в понимании А. И. Толмачева (1932, 1941) характерно резкое снижение общего числа видов с уровня 400—600 и более, свойственного собственно бореальным флорам, до 180—260 (300) видов; доминируют бореальные и гипоарктические виды, причем первые характеризуются большим разнообразием, вторые — массовостью и значительной ценотической ролью; небольшую, но устойчивую примесь образуют аркто-альпийские и арктические виды. Однако во флористическом списке роль ценотически наиболее значимого, активного ядра флоры (в пределах Гипоарктики особенно бедного по числу видов) может быть затуманена благодаря обилию бореальных видов, значительная часть которых встречается здесь в интразональных условиях (поймы рек и т. д.). Кроме того, в состав флоры входят и реликтовые элементы, отражающие условия мпувших геологических эпох.

На основании некоторых предварительных данных можно предположить, что, например, в Восточной Европе южная граница полосы гипоарктических флор несколько сдвинута к северу относительно припимаемых нами границ Гипоарктического пояса (Петровский и Ребристая, 1965), тогда как в Якутии вся подзона северной тайги характеризуется гипоарктическим типом флоры, а полоса арктических (умеренно арктических) флор местами начинается сразу к северу от северной плакорной границы распространения редколесий (низовья р. Лены).

По-видимому, первоначальное определение гипоарктического географического элемента (Толмачев, 1932) следует несколько дополнить, отнеся преимущественную приуроченность гипоарктических видов к широтной полосе, в которой исключительное ландшафтное значение (прежде всего на плакорах) имеют олиготрофные светолюбивые комплексы; полоса эта может быть достаточно четко охарактеризована климатически и почвенно-геохимически. Не следует упускать из виду, что к той же широтной полосе приурочено распространение целого ряда евтрофных ги-

поарктических видов, как континентальных, так и субокеанических и океанических; однако позиции этих видов в ландшафтах данной полосы иные и они образуют другие флоро-ценоотические комплексы.

Широтные подразделения в пределах Гипоарктического пояса еще не могут быть детально прослежены для всей его территории. Несомненно, что самым северным подразделением является полоса, в которой на водоразделах отсутствуют редколесья, древесные виды полностью утрачивают активные позиции; в долинах, вблизи снежников и т. д. усиливается роль аркто-альпийского и арктического элементов. Более широкая полоса северотаежных редколесий и редкостойных лесов в Восточной Сибири, например, может быть подразделена на две крупные полосы 2-го порядка: южную, в которой на водоразделах наибольшую роль играют олиготрофные бореально-гипоарктические виды, достаточно характерные и для интразональных сообществ подзон средней и южной тайги [*Ledum palustre* L., *Empetrum nigrum* L. s. l., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. и др.], и северную, в которой на водоразделах активизируются собственно гипоарктические виды [*Betula nana*, *B. exilis*, *Salix pulchra* Cham., *S. glauca* L., *Ledum decumbens* (Ait.) Small и т. д.]. Так, на триленской равнине в пределах распространения северотаежных редкостойных лесов и редколесий даурской лиственницы прослеживаются два зональных варианта, граница между которыми проходит севернее 70° с. ш. (Юрцев, 1961). Для южного характерно массовое распространение под пологом редкостойных лесов и редколесий *Betula Middendorffii* Trautv. et Mey. [присутствуют повсеместно *Pinus pumila*, *Alnaster fruticosa* (Rupr.) Ledeb.], *Ledum palustre*, по-видимому, также типических рас голубики и брусники; на повышенных сухих участках — *Arctostaphylos uva-ursi*; *Betula exilis* (и *Eriophorum vaginatum*) — только на болотах и в заболоченных лесах. Для северного варианта характерно замещение на водоразделах названных выше видов собственно гипоарктическими [*Betula exilis*, *Salix glauca*, *S. pulchra*, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina* (L.) Niedenz., мелколистные расы брусники и голубики]; почти одновременно исчезают ель, белая береза, рябина.

В Восточной Европе многие из названных выше бореально-гипоарктических видов (также черника) заходят в тундровую зону, ель, береза и рябина образуют границу леса. В этих условиях заслуживает изучения южная граница широкого распространения на водоразделах *Betula nana*, *Salix glauca*.

В Корякско-Охотской подпровинции самый существенный рубеж проходит между полосой «стланиковых тундр» из *Pinus pumila*, *Alnaster kamtschatica* (Rgl.) Czer., *Betula Middendorffii*, чередующихся с кочкарными осоково-пушицевыми тундрами слабо дренированных суглинистых равнин, и полосой южных тундр. В последней на суглинистых ровных водоразделах господ-

ствуют кочкарные и кустарничково-моховые тундры с *Betula exilis* и *Salix pulchra*, но без примеси *Betula Middendorffii*, а в лучше дренированных участках с глубоким снеговым покровом кустарничковые тундры (ерниковые — из *B. exilis*; ивняковые — и *Salix pulchra* и *S. Krylovii* E. Wolf; реже — тундры с ярусом пязкой *Alnaster fruticosa*). Южные тундры севернее постепенно сменяются полосой так называемых типичных тундр весьма сходного состава; ерниковые тундры в последней замещаются ерничковыми (со стелющимся ерником), с водоразделов исчезают тундры с ярусом ольховника, и т. д. В свою очередь, полоса стланиковых тундр, являющаяся как бы продолжением на равнине подгольцового пояса гор Северо-Востока Сибири, замещается к югу и юго-западу полосой лиственничных редкостойных лесов с ярусом стлаников.

По-видимому, в каждом крупном секторе Гипоарктического пояса имеются свои, специфические закономерности широтных изменений растительного покрова, которые должны быть выявлены и детально изучены на месте. Только после этого становится возможным обоснованно проводить аналогии между определенными широтными подразделениями разных провинций (секторов).

Предлагая выделять Гипоарктический пояс, я стремился показать зональный и притом циркумполярный характер распространения на плакорах олиготрофных бореально-гипоарктических комплексов, а также то, что северная граница более или менее непрерывного распространения редколесий на плакорах проходит внутри этого пояса. Я стремился также выяснить отношение этого пояса к климатической и почвенно-геохимической зональности северного полушария. В генеральном ботанико-географическом районировании Голарктики материковые провинции Гипоарктического пояса, по-видимому, должны быть объединены с соответствующими провинциями Бореального пояса, океанические же провинции — фигурировать в качестве самостоятельных единиц (как это и предложено Е. М. Лавренко, 1948). Гипоарктический пояс в этом случае будет представлять собою зональный ряд, объединяющий одноименные зональные полосы соседних областей или провинций Голарктики. Учитывая глубокие связи Гипоарктического пояса с типично тасжскими областями, быть может, имело бы смысл включить его как широтное подразделение высшего ранга в состав Бореальной зоны (в ее более широкой трактовке). При господствующей же в настоящее время системе зонального деления территорий на зону тундр и зону тайги целесообразно различать в них как зональные подразделения 1-го ранга подзону северной, или гипоарктической, тайги и подзону гипоарктических тундр.

Выше уже говорилось о том, что южная граница Гипоарктики является не только северной границей полосы постоянных (сомкнутых) бореальных лесов (тайги), но и северной границей всей лесной зоны. Не случайно имелись таежные лесные комплексы, наименее требовательные к летнему теплу (микротермные) и во флористическом отношении наиболее обедненные, образуют полярный предел распространения лесов на водоразделах. Гипоарктика же, с этой точки зрения, представляет пограничное, лежащее за пределом области сомкнутых лесов, полулесное и пелесное образование из бореального (т. е. таежного — в широком, ландшафтном смысле) материала, своеобразный полярный форпост широтного пояса настоящей тайги.

Прозревание гипоарктических комплексов приурочено к амплитуде природных условий, являющихся пессимальными для существования микротермных таежных деревьев, по благоприятствуя широкому распространению многих «экстразональных» элементов таежной зоны из числа недревесных растений. Связи гипоарктических ландшафтов и комплексов с таежными глубокими и многосторонними. Как мы увидим далее, исторически те и другие (как явления зональные) сложились почти одновременно в связи с общеземным похолоданием климата в позднем кайнозое; при своем становлении они имели во многом сходные истоки. Это «сестринские» образования.

Типично арктические ландшафты и комплексы продолжают тот же ряд общей перестройки растительного покрова при изменении условий в сторону предельных для жизни растений. Их преемственность с ландшафтами и растительными комплексами лесной зоны прослеживается уже с большим трудом и только через серии посредствующих звеньев; рельефно выступают их связи с альпийскими (в широком смысле слова, включая гольцовые) комплексами. Несмотря на большую молодость типично арктических комплексов, их экологическая самобытность относительно лесных комплексов несравненно выше, что объясняется в первую очередь резким отличием физико-географических (и педобиотических) условий, при которых протекает их эволюция.

В заключение уместно отметить, что предлагаемое мною зональное деление северных территорий на основе критерия состава активных (преуспевающих) элементов флоры выдвигается не в замен общепринятого деления этих территорий на зону тайги и зону тундр (которое я считаю также весьма естественным), а в дополнение к нему. Выше уже говорилось о том, как эти две разные системы широтного разделения северных территорий могут быть взаимно увязаны. Именно поэтому я и воспользовался не уже «запатым» термином «зона», а более нейтральным — «широтный пояс», менее употребительным в ботанико-географической литературе применительно к широтным выделам. Какая

из этих двух систем более универсальна и может претендовать на то, чтобы стать основной, покажет будущее. Обе они имеют право на существование, так как ни в коем случае не дублируют одна другую.

При любой системе районирования, если она строго следует определенным критериям, проводимые границы разделяют территории, которые в других отношениях оказываются более сходными между собой, и, наоборот, соединяют участки, которые по другим показателям должны быть разъединены. Выход — в создании взаимодополняющих друг друга систем разделения поверхности Земли на основе разных критериев. Только так мы сможем преодолеть чисто логическую категоричность проводимых нами рубежей, которую мы неизбежно навязываем природе. Эти разные системы, конечно, должны быть увязаны одна с другой, но увязаны не путем подгонки, взаимной подтасовки (как у нас иногда еще понимают «комплексное районирование»), а путем изучения существующих в самой природе соотношений между разными группами явлений. При этом основные природные рубежи сохраняют свое значение при разных подходах к районированию; однако степень существенности их при разных системах разделения может быть неодинаковой.

II. АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП, ВХОДЯЩИХ В СОСТАВ ПЛАКОРНЫХ ФЛОРО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ ГИПОАРКТИКИ

РОД *LEDUM* L.

Небольшой род, насчитывающий 7—9 видов, распространенных в холодно-умеренном и холодном поясах северного полушария, принадлежит к относительно примитивной трибе *Ledeae* Drude подсем. *Rhododendroideae* Drude (кроме *Ledum*, 2 монотипных рода — в Северной Америке, 1 род — в Андах, 2 монотипных рода в Японии — о. Хоккайдо; в отличие от *Ledum* — листопадные кустарнички). Эскиз системы рода дан А. И. Толмачевым (1953), разделившим весь род на 4 ряда: *Glandulosa*, *Pypoleuca*, *Latifolia* и *Palustria*. По Толмачеву, последовательность, в которой перечислены эти ряды, соответствует общему направлению эволюции багульников — от растений типа кордильерского *L. glandulosum* Nutt. (кустарника до 3 м выс., с пушковатыми побегами и очень широкими плоскими листьями, снизу зелеными, голыми или покрытыми кратчайшими трихомами) до узколистных эрикоидных кустарничков типа *L. palustre* L. или *L. decumbens* (Ait.) Small. Ареалы широколистных и узколистных видов багульника нами показаны на отдельных картах (рис. 2 и 3), составленных в основном по литературным данным с некоторыми уточнениями.

Слабым местом в системе рода, предлагаемой А. И. Толмачевым, является отнесение к одному ряду американского притихоокеанского *L. columbianum* Piper. и нашего дальневосточного вида — *L. hypoleucum* Kom. на основании наличия белого опушения на пижней стороне листовых пластинок у обоих видов. *L. columbianum* ближайше родствен *L. glandulosum*, о чем можно судить по отсутствию на побегах и листьях длинных рыжих железистых волосков и по характеру трихом на нижней стороне листьев; Хичкок (Hitchcock, 1956) считает его расой (подвидом)

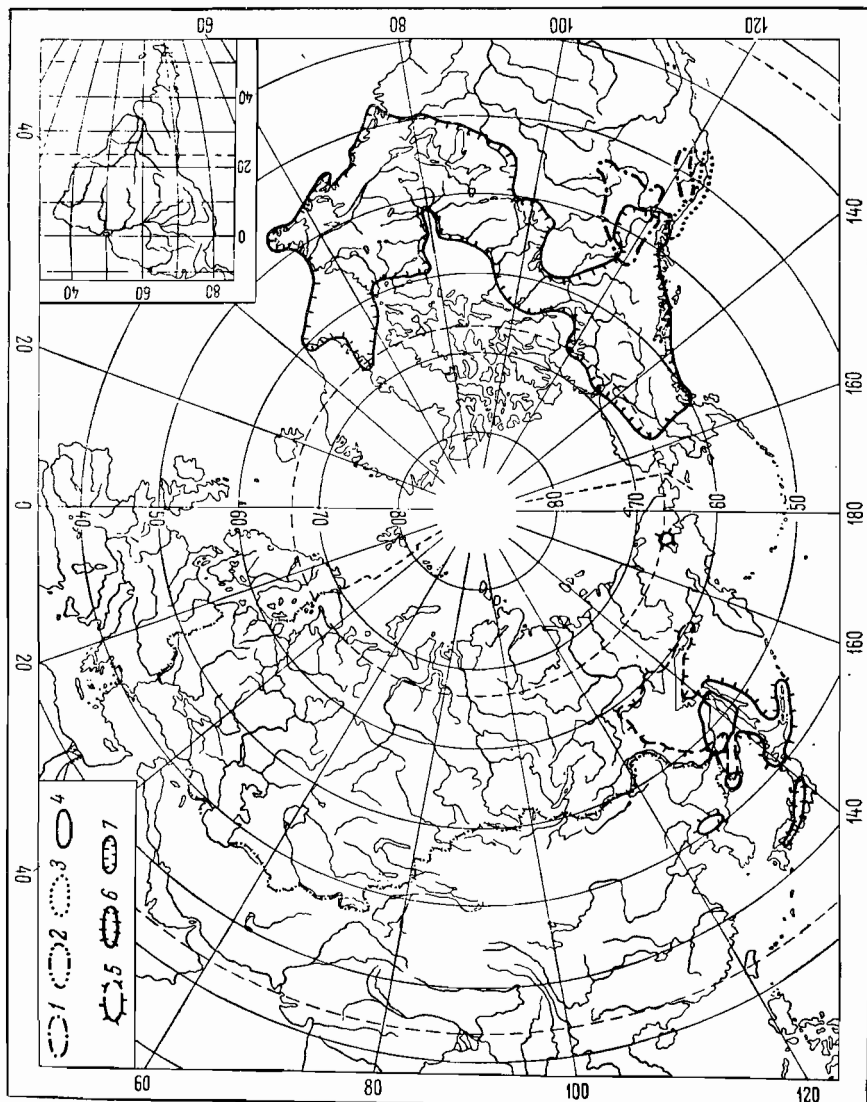


Рис. 2. Распространение широколистных видов рода *Ledum* L.

- 1 — *L. glandulosum* Nutt. s. str.;
 2 — *L. californicum* Kellogg (incl. *L. glandulosum* ssp. *olifacuum* C. L. Hitchc.); 3 — *L. columbianum* Piper (incl. var. *australe* Kuhn.); 4 — *L. hypoleucum* Toim.; 5 — *L. macrophyllum* Toim.; 6 — *L. nigrum* (Nakai) Toim.; 7 — *L. grosslandicum* Oed.

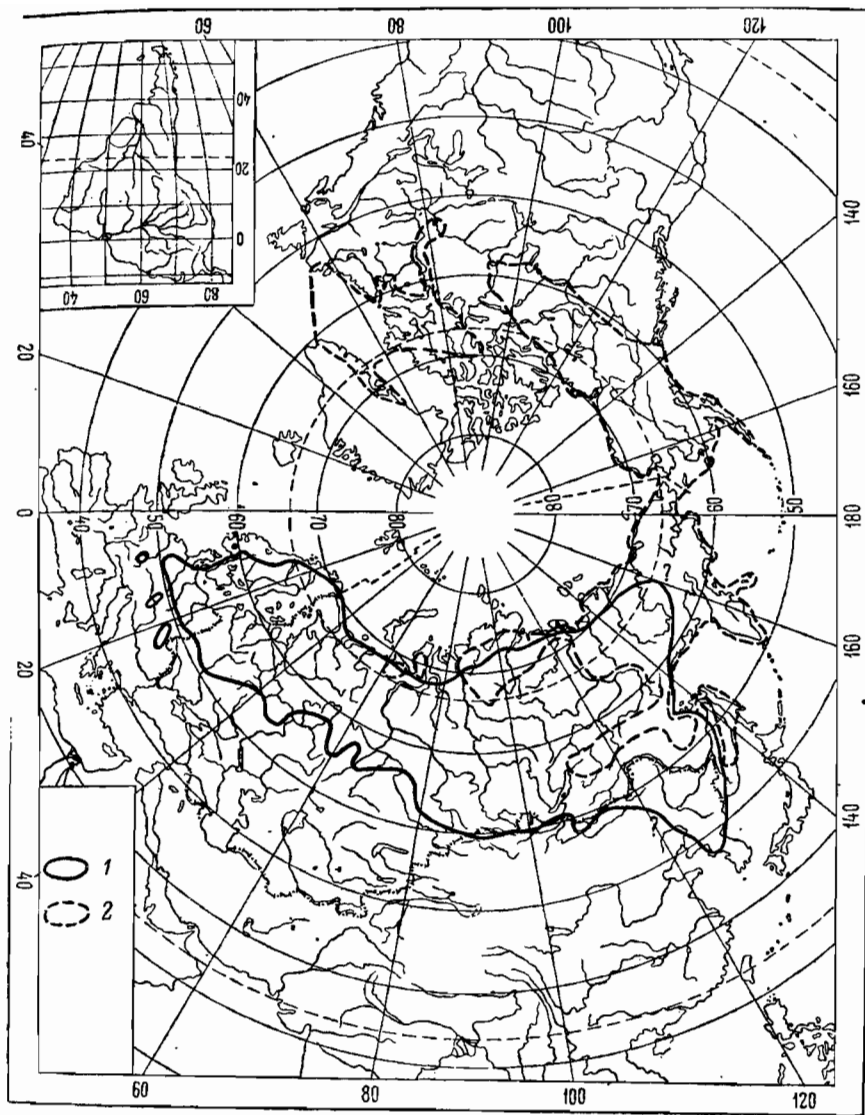


Рис. 3. Распространение узколистных видов рода *Ledum* L.
 1 — *L. palustre* L. (incl. var. *dilatatum* Wahlenb.); 2 — *L. decumbens* (Ait.) Small.

L. glandulosum. В свою очередь, *L. hypoleucum* близкородствен *L. macrophyllum* Tolm. и не очень резко от него обособлен; побеги и срединные жилки листьев (спизу) у обоих опушены рыжими железистыми волосками, белые трихомы нижней поверхности листовых пластинок *L. hypoleucum* лампого длинее таковых у *L. columbianum*. Растения с белоопушенными снизу (по плоскости) листьями встречаются не только в нижнем течении Амура, на Сихотэ-Алине и на западе Сахалина (как об этом пишет А. И. Толмачев), но и на о. Хоккайдо, вместе с *L. macrophyllum* s. str. (по Толмачеву), а также на о. Хондо — т. е. в пределах ареала *L. nipponicum* Tolm., причем форма листьев у «рыже-листных» и «белозеленых» форм здесь сходна.

Карийско-азиатские данные подтверждают большую примитивность широколистных видов — как лишенных рыжего опушения, так и несущих его; диплоидное число $2n = 26$ установлено для *L. glandulosum* и для *L. groenlandicum* Oed. (Löve et Löve, 1965), тогда как оба узколистных вида имеют $2n = 52$. Хичкоком (Hitchcock, 1956) обнаружены случаи гибридизации между *L. columbianum* и *L. groenlandicum* в полосе контакта их ареалов. Однако имеются указания на то, что тетраплоидные формы встречаются также среди широколистных багульников. Так, в составе тетраплоидного комплекса *Ledum* Лёве приводят восточноазиатский *L. palustre* ssp. *diversipilosum* (Nakai) Hara (один из синонимов японского широколистного багульника, трактуемого А. И. Толмачевым как *L. nipponicum* (Nakai) Tolm.; у этого растения встречаются формы и только с рыжим опушением нижней стороны листьев и со смешанным опушением — рыжим по главной жилке, белым — по плоскости). Кроме того, тетраплоидное число $2n = 52$ обнаружено супругами Лёве у высокогорной расы *L. groenlandicum* на горе Вашингтона (приатлантическая Северная Америка).

Род *Ledum* несомненно имеет горное кордильерское происхождение; в северных Кордильерах распространены все расы морфологически наиболее примитивного комплекса *L. glandulosum* s. l.: *L. glandulosum* s. str. (Скалистые горы и умеренно северные приморские цепи Кордильер); замещающий его в горах Сьерра-Невады *L. californicum* Kellog; приморско-низинный *L. columbianum*, сам распадающийся на две расы (var. *columbianum* и var. *australe* C. L. Hitchc.); узлокальной расой *L. glandulosum*, приуроченной к выходам серпентинитов в северной Калифорнии и смежных районах Орегона, является ssp. *olivaceum* C. L. Hitchc.

Наиболее подвижный тип в пределах комплекса *L. glandulosum* s. l. — *L. columbianum*, растение приморских сфагновых болот и, отчасти, разреженных песчаных боров (особенно его северная, типическая раса), наиболее примитивный — *L. glandulosum* s. str. (тычинок 10; коробочки почти шаровидные; листовые пластинки с округленным основанием и с почти не завернутым краем;

ширина их составляет не менее половины длины). Это — горный кустарник, распространенный в поясе темнохвойных лесов и в альпийском поясе — на болотах, вдоль берегов озер, по пересыхающим руслам горных потоков.

Развитие рода «шло от форм, приуроченных к значительно увлажненным горным местообитаниям, к формам равнинным, получившим широкое распространение вместе с развитием „холодных“ заболоченных лесных формаций в северных странах» (Толмачев, цит. соч., стр. 206—207); толчком послужило предледниковое поздненеогеновое похолодание климата, вызвавшее формирование ландшафта равнинной темнохвойной тайги, широкое развитие явлений заболачивания и т. д. Первоначальный выход на равнины, возможно, имел место в области азиатской Берингии, поскольку среди широколистных багульников, имеющих рыжее железистое опушение на побегах и, хотя бы частично, на листьях, только *L. hypoleucum* и, очень часто, близкие формы из Японии имеют белоопушенные спизу по плоскости листа.² Первоначальный равнинный таежноболотный тип *Ledum* сохранился в Северной Америке как обычное растение бореальных кустарничково-сфагновых болот и редколесий Гипоарктики (*L. groenlandicum*) и в Восточной Азии — в так пазываемых багульниковых болотистых лиственничниках более южных, немерзлотных притихоокеанских районов (*L. macrophyllum*, *L. hypoleucum*, характерный также для пезаболоченных горных лиственничников, и *L. nipponicum*; *L. macrophyllum* на юге переходит на гольцы, *L. nipponicum* обычно растет на гольцах).

Расселение предковой (более широколистной) формы *L. palustre* на запад, вероятно, также происходило до образования вечной мерзлоты по верховым болотам позднелицененовой таежной зоны в ее северной части (возможно, и в пра-Гипоарктике). В Финноскандии и Средней Европе *L. palustre* ведет себя как континентальный элемент (Böcher, 1943); в умеренно континентальных районах севера Восточной Европы вид очень обычен в гипоарктических тундрах и редколесьях, где переходит на более сухие местообитания. Спорадическое появление широколистной разновидности *L. palustre* (var. *dilatatum* Wahlenb.) в западной части ареала этого вида — отголосок его происхождения от широколистных растений типа *L. macrophyllum*. Напротив, в центральной и субарктической Якутии преобладающей является крайне узколистная форма *L. palustre* (var. *angustum* E. Busch), у которой край листовых пластинки завернуты книзу настолько, что остается открытой только срединная жилка, покрытая рыжим войлочным опушением, иногда же края смыкаются. Узколистная форма наиболее типично развита на таежных болотах и в заболоченных ред-

² Крайне необходимо исследование числа хромосом у дальневосточных невысокогорных широколистных багульников.

костойных лиственничниках с вечной мерзлотой, залегающей близко к поверхности; однако в горных лиственничниках и зарослях кедрового стланика на сухих каменистых склонах в тех же районах можно встретить и типичную форму *L. palustre*.

Если евразийский *L. palustre* — вид бореально-типоарктический, то восточносибирско³-североамериканский вид *L. decumbens* является скорее гольцово-типоарктическим растением. В Северной Америке и в приморских районах советского Дальнего Востока он — единственный представитель ряда *Palustria*; здесь он встречается начиная от кустарничково-сфагновых болот и заболоченных лиственничников лесной зоны вплоть до гольцов. В субарктической Якутии положение осложняется присутствием узколистной формы *L. palustre*, от которой *L. decumbens* не всегда четко отграничивается; однако на гольцах, в предтундровых редколесьях и в тундровой зоне здесь распространен вполне типичный *L. decumbens* — гемипростратный кустарничек с восходящими веточками, с листьями не только узкими, но и короткими (относительно более широкими, чем листья *L. palustre* var. *angustum*), нередко заостренными, снизу покрытыми густым красновато-рыжим войлоком, с малоцветковыми соцветиями и т. д.

По-видимому, тип *L. decumbens* сложился в приберингийских районах в эпоху перехода Берингии к лесотундровому и тундровому режиму (ранний плейстоцен?). Очень возможно, что предком его был не евразийский узколистный тип *L. palustre*, а более древний — один из широколистных видов багульников, существование которых в Палеоберингии не вызывает сомнений. С этой точки зрения интересно, что на побегах отрастания *L. decumbens* (в случаях повреждения кустарничка) нередко образуются короткие и широкие заостренные плоские листья, иногда почти не опушенные. По сравнению с сибирскими формами *L. palustre* это вид менее континентальный, в частности менее требовательный к летнему теплу. По-видимому, олиготрофные кочкарные кустарничково-сфагновые болота и тундры берингийского типа входили в круг первичных местообитаний *L. decumbens*, равно как и кустарничково-лишайниковые группировки (гольцового типа).

РОДЫ *ARCTOSTAPHYLOS* ADANS., *ARCTOUS* NIEDENZU ПОДСЕМ. *ARBUTOIDEAE* DRUDE, ТРИБА *ARBUTEAE* DRUDE)

Обзор видов рода *Arctostaphylos* дан Смолем (Small, 1914), разделяющим этот род на 4 более мелких рода; обзор видов рода *Arctous* сделал М. Н. Караваевым (1953). Первоначально наши северные виды *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu были описаны Карлом Линнеем в составе рода

³ С изолированными местонахождениями в районе Полярного Урала и на Ямале.

Arbutus. Род *Arbutus* несомненно является исходным типом в эволюции трибы; он объединяет 12 видов, преимущественно невысоких деревьев, обитающих на сравнительно сухих местообитаниях в западном секторе Древнего Средиземья в его широком понимании (Попов, 1927), т. е. включая засушливые районы Калифорнии и Мексики, на восток — до Южного Крыма, кавказского побережья и Малой Азии; в Центральной Америке и на юго-западе Северной Америки сосредоточено 10 видов (из 12).

Род *Arctostaphylos* сложился в области «американского Средиземноморья», где ныне сосредоточено около 50 видов этого рода (Small, l. c.; только 1 вид — *A. uva-ursi* — циркумполярный). Обособление рода было вызвано усилением аридности климата в связи с поднятием горных цепей Кордильер; большинство видов — крупные кустарники или невысокие деревья, участвующие наряду с вечнозелеными дубами в образовании чапаралей [вечнозеленых кустарниковых зарослей типа европейской макки («маквиса»)].⁴ Многие виды *Arctostaphylos* произрастают в области Кордильер — на скалах, в сухих сосновых лесах на песчаном или известняковом субстрате, на кратерах вулканов, поднимаясь до высокогорий. Именно в горах сложилась форма роста стелющегося вечнозеленого кустарничка, свойственная близким сородичам *A. uva-ursi* — например, *A. nevadensis* Gray (субальпийский пояс Каскадных гор и Сьерра-Невады: от штата Вашингтон до Калифорнии), *A. pumila* Nutt. (п-ов Монтерей в Калифорнии). Всего в «роде» (подроде?) *Uva-ursi* (Tourn.) Mill. насчитывается 24 вида, большинство которых — эндемики Калифорнии (Small, 1914). Только *A. uva-ursi* s. l. распространилась почти циркумполярно в тасжной зоне как типичное северное боровое растение. На протяжении своего обширного ареала растение обнаруживает песочпенную расовую дифференциацию, изученную еще недостаточно. Так, еще Бёхер (Böcher, 1954) подчеркнул, что восточносевероамериканская раса *A. uva-ursi* — кальцефит, отсутствующий в районах выходов кислых пород Канадского кристаллического щита, что резко контрастирует с поведением нашей толкнянки, например на Карельском перешейке. Кавказская раса (также кальцефильная) недавно описана С. Ю. Липшицем (1961) как самостоятельный вид. В пределах *A. uva-ursi* s. l. известны 2 хромосомных числа ($2n = 26$ и 52 ; Löve a. Löve, 1961).

Род *Arctous* является продуктом дальнейшего преобразования одной из стелющихся горных форм *Arctostaphylos*. Для рода характерна сочная костянка, укороченное соцветие (не кисть или метельчатая кисть), летнезеленые, осенью краснеющие и затем

⁴ Процессы редукции и склерификации при преобразовании типа *Arbutus* в тип *Arctostaphylos* затронули и строение плода, который у *Arctostaphylos* содержит всего лишь 1 семяпочку в каждом гнезде и представляет собою костянку (у *Arbutus* плод — ягода).

отмирающие, но не опадающие листья. Род насчитывает 4 вида, из которых в Восточной Азии представлены все 4, в Северной Америке лишь 2 (заходящих). Намечается 2 естественных ряда. К первому относятся 2 вида с некрупными прозрачными, красными и в зрелом состоянии плодами: 1) *Arctous erythrocarpa* Small [светлохвойно-таежные районы Восточной Сибири — растет в светлых лесах и ерниковых зарослях, обычно среди мхов, по долинам рек заходит в тундровую зону; в Северной Америке — почти по всей таежной зоне (Hultén, 1941—1950); положительно реагирует на обогащенность почвы кальцием]; 2) *A. ruber* (Rehd. et Wils.) Nakai (горы п-ова Корея, Западной Сычуани, Гапсыу, Цайдама — на скалах, в еловых лесах среди мхов и т. д.). Ко второму ряду относятся остальные 2 вида — с более крупными и жесткими плодами, незрелыми — матово-красными, зрелыми — черными; 3) *A. japonica* Nakai (гольцы Японии — о. Хоккайдо, о. Хондо; гольцы и приморские «верещатники» о. Сахалин, Курильских островов; южная оконечность Камчатки); 4) *A. alpina* (L.) Niedenzu [южная часть тундровой зоны и самая северная часть полосы редколесий — циркумполярно (Hultén, 1941—1950); также в горах Западной Европы, Восточной и Южной Сибири — до северной Монголии и Центрального Тянь-Шаня]. В Гипоарктике *A. alpina* ведет себя как гольцовое растение: характерно для сухих, относительно малоспежных участков; сочетается обычно с лишайниками или растет куртинами среди щебня (в гористых районах) или на песках; приурочена к бедным выщелоченным почвам. Сходное поведение в Гипоарктике обнаруживают *Pterochloë alpina* (Liljeb.) Roem. et Schult., отчасти — *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.

Тип *Arctous*, по-видимому, сложился на северо-востоке Азии, возникнув от одной из горных шпалерных форм *Arctostaphylos* (первое проникновение последнего рода в Азию!). Первичная дифференциация дала невысокогорный, сравнительно континентальный, красноплодный вид, более мезофильный и в то же время кальцефильный, и гольцовый (олиготрофный) черноплодный вид, впоследствии дифференцировавшийся на океаническую и субокеаническую расы.

Как установлено П. Г. Жуковой (1966) на материале с Западной Чукотки, *A. erythrocarpa*, как и *A. alpina*, является диплоидом с $2n = 26$.

СЕКЦИЯ *NANAE* RGL. РОДА *BETULA* L.

Выше уже говорилось, что Гипоарктика может быть пазвана поясом карликовой березки — настолько значительную роль в сложении ее растительного покрова играют виды ряда *Nanae* Sukacz. одноименной секции рода *Betula*. Т. Г. Полозовой (1964б, 1966) было показано своеобразие жизненной формы *B. nana* как характерного представителя биологической группы гипоарктических

гемипростратных кустарников; в частности, отмечались замедленность парастания и значительная долговечность основных (скелетных) ветвей и их подчеркнутая моноподиальность. У видов этого ряда удлиненные побеги никогда не заканчиваются тычиночной сережкой (как это имеет место у древесных и у всех остальных кустарниковых берез), последняя закладывается в верхушечной почке более слабых боковых укороченных побегов. Не менее своеобразны маленькие округлые листья видов ряда *Nanae*, зубчатые почти вдоль всего края, с непонятными жилками, и их крохотные сережки.

Как, где и когда возникли эти пигмеи в древнем роде берез, большинство из которых (в том числе и все архаические формы) — постоянные деревья? Для ответа на этот вопрос мы еще не располагаем необходимыми данными. Решение его затрудняется также запутанным состоянием систематики рода *Betula*, в котором гибридизация наблюдается между представителями не только одного ряда или секции, но и весьма отдаленных групп, в том числе между настоящими белыми березами и карликовыми березами ряда *Nanae*. В частности, данный вопрос нельзя решить без монографической проработки обеих секций, объединяющих недревесные виды берез — *Nanae* и *Fruticosae*.

Нередко подчеркивают отдельные якобы архаические признаки берез ряда *Nanae*: 1) слабое срастание прицветников с прицветничками («лопастей прицветных чешуй») в пестичных сережках; иногда боковых лопастей нет; 2) слабое развитие или отсутствие крыльев семени. Однако в данной группе эти признаки скорее связаны с общим замедлением ростовых процессов; не случайно они явно усиливаются у эволюционно более подвинутых форм секции *Nanae* (*B. Middendorffii* Trautv. et Mey. → *B. rotundifolia* Spach → *B. exilis* Sukacz. → *B. nana* L. → *B. tundrarum* Perf. → *B. Michauxii* Spach).

Следует учитывать также, что у всех берез (не исключая и одной из наиболее подвинутых групп — секции *Albae*) срастание прицветничков с прицветниками происходит только после конца цветения, когда те и другие начинают быстро удлиняться путем интеркалярного роста; при этом их растущие основания срастаются между собой и с осевой частью дихазия (Навашин, 1951), образуя прицветную чешуйку сложной природы. Интересно, что у всех видов ряда *Nanae* степень срастания лопастей весьма варьирует, а нередко один из прицветничков (морфологически пазухный — Навашин, цит. соч.) прирастает к прицветнику на значительно меньшем протяжении, нежели другой.

Как показано И. А. Перфильевым (1963) и Хульеном (Hultén, 1941—1950), у *B. tundrarum* и *B. exilis* встречаются растения, у которых в пестичных сережках недоразвиваются боковые цветки дихазиев, с чем коррелятивно связано отсутствие боковых лопастей прицветных чешуек; по Перфильеву, у этих же образцов на

семенах отсутствуют крылья. Этот комплекс признаков, аномальных для перечисленных видов, становится нормой для *B. Michauxii*.

Т. Г. Полозовой (1966) также выяснено, что в ходе внутрипочечного развития пестичной сережки *B. nana* первоначально формируются зачатки кроющих листьев (прицветников) центральных цветков дихазиев всей сережки (в условиях лесотундры — в июле), а затем уже начинают развиваться прицветнички и почти одновременно — пазушные цветки (в августе). В отдельных случаях прицветнички и боковые цветки дихазиев не успевают развиться. Согласно наблюдениям Т. Г. Полозовой, цельнобрактейные сережки, как правило, образуются на дочерних укороченных побегах, расположенных в морфологически верхней части долгорастущих (материнских) побегов. Встречен также куст *B. nana*, на котором в год наблюдений имелись только цельнобрактейные сережки, хотя на сохранившихся прошлогодних сережках брактее были трехлопастные.

Т. Г. Полозовой (1962) на примере *B. nana* также показано, что низкорослость кустарника, зимующего, как правило, под снегом, и запоздалое созревание его семян, опадающих в основном в период снеготаяния, способствуют переходу этого вида от распространения семян ветром, свойственного древесным березам, к разнесению их тальными водами. Возможно, что в связи с этим наличие крыльев у семян берез ряда *Nanae* перестало быть полезным признаком, контролируемым естественным отбором.

В отличие от видов секции *Fruticosae*, объединяющей растения евтрофных и мезотрофных болот, долинных луговых или травяно-кустарниковых сообществ, иногда — сухих оспенных склонов, виды секции *Nanae* наиболее характерны для олиготрофных условий и в той или иной степени кальцефобны. Многие виды белых берез также обычны в олиготрофных сообществах, однако их олиготрофность имеет факультативный характер. По совокупности морфологических признаков секция *Fruticosae* стоит ближе к секции *Albae*, нежели секция *Nanae*.

В секции *Nanae* пока известны только диплоиды (?) с $2n = 28$, в секции *Fruticosae* — диплоиды и тетраплоиды с $2n = 28$ и 56; в секции *Albae* — диплоиды и триплоиды (расы *B. verrucosa* Ehrh. s. l., $2n = 28$ и 42), тетраплоиды (расы *B. pubescens* Ehrh. s. l., $2n = 56$, в их числе и *B. tortuosa* Ledeb.) и гексаплоиды (американская белая береза *B. papyrifera* Marsh. s. str., $2n = 84$; Löve a. Löve, 1961).

По данным Л. А. Куррияновой (1965), пыльца *B. nana* и *B. exilis* весьма сходна с пылью кустарниковых берез секции *Fruticosae*, также американской *B. pumila* L. и древесных берез группы *B. verrucosa* s. l., но не *B. pubescens* s. l., сходной по пылью с видами секции *Costatae*.

На рис. 4. показано распространение видов берез ряда *Nanae*; последние имеют характер больших географических рас, образуют

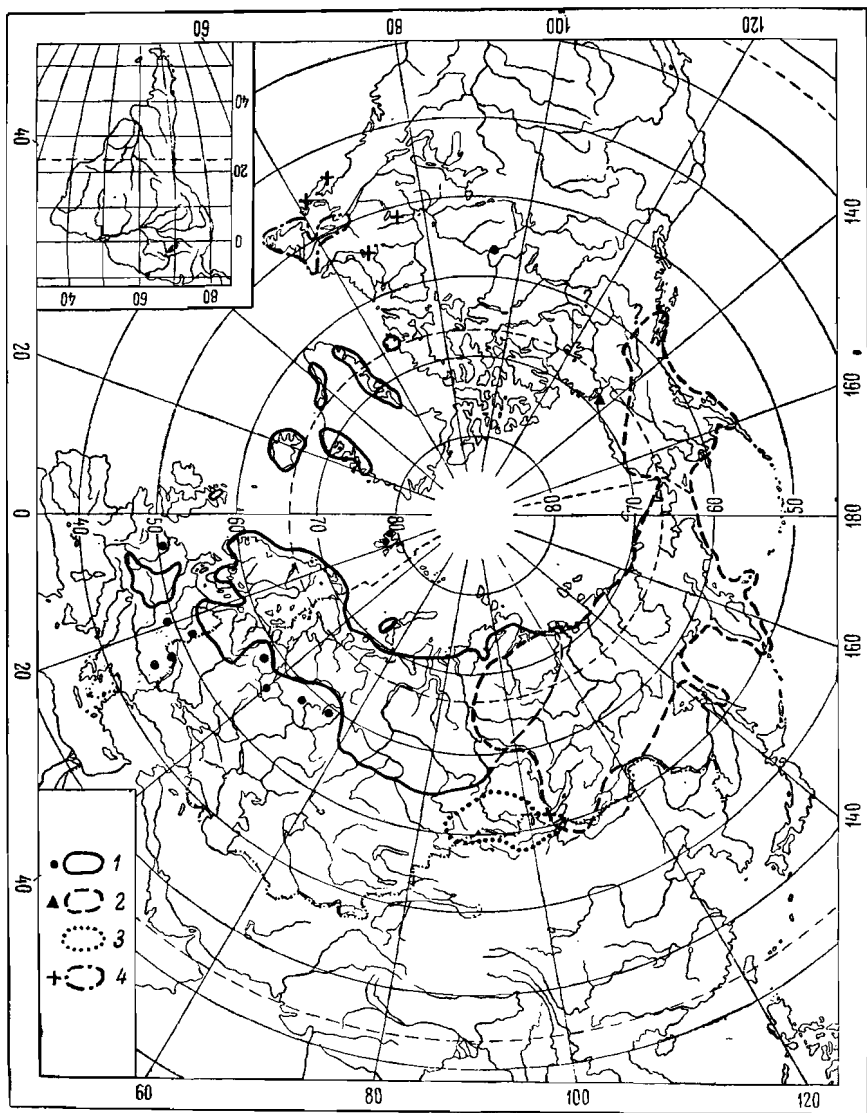


Рис. 4. Распространение видов ряда *Nanae* Sukacz. рода *Betula* L.

1 — *B. nana* L. (incl. *B. tundracum* Perfl.); 2 — *B. exilis* Sukacz.; 3 — *B. rotundifolia* Spach; 4 — *B. Michauxii* Spach.

многочисленные переходные формы в зонах контакта (или перекрытия) ареалов и многими авторами трактуются как подвиды *B. nana* s. l. (Hultén, 1941—1950). На карте не разграничены ареалы *B. nana* s. str. и *B. tundrarum* Perf. — более северной, почти исключительно тундровой расы, требующей дальнейшего изучения. Как недавно уточнено С. К. Черепановым (1966), «в чистом виде» *B. tundrarum* встречается на полярных островах (юго-западный Шпицберген, Колгуев, Южный остров Новой Земли, Вайгач), т. е. у крайней северных пределов распространения ряда *Nanae* в восточноевропейском секторе; южнее — на северном Канине, в Малоземельской и Большеземельской тундрах, на Полярном Урале и на севере Западной Сибири *B. tundrarum* встречается вместе с переходными формами к *B. nana*, на Таймыре — с таковыми же к *B. exilis*. В Исландии, Гренландии и в ряде точек северо-западной Канады встречается *B. nana*, а не *B. tundrarum*.

Типично гипоарктическими среди перечисленных рас являются *B. nana* и *B. exilis*; обе они высокоактивны и экологически вездесущи в более северной части полосы редколесий и в области лесотундры и южных (ерпиковых) тундр; в подзону арктических тундр почти не проникают; в основной части подзоны северной тайги, а также в средней и южной тайге (где довольно редки) приурочены к кустарничково-сфагновым болотам (марим) и к гольцам.

B. rotundifolia — преимущественно высокогорный кустарник юга Средней Сибири и гор северной Монголии; наиболее массов в подгольцовом поясе — в полосе одиночных угнетенных деревьев кедра или лиственницы, где обычно ассоциируется с олиготрофными кустарничками, лишайниками, мхам; характерен также для кустарничково-лишайниковых (с *Rhododendron parvifolium*, *Cladonia alpestris*) и кустарничково-моховых горных тундр, длинных ерпиков, моховых болот, лишайниковых и заболоченных кедровых и лиственничных лесов верхней части лесного пояса; типичен для более континентальных горных районов — в более влажных и многоснежных районах формация ерника замещается субальпийскими лугами и ивняками (Малышев, 1963). Разграничение *B. rotundifolia* и ближайшей к ней *B. exilis* пуждается в уточнении; по С. К. Черепанову (1966), долинные ерники таскюпского пояса в Восточном Саяне образованы именно последним видом.

B. Michauxii — эндемичный болотный кустарник о. Ньюфаундленд и соседних районов крайне восточной части приатлантической Северной Америки (низовья р. Св. Лаврентия, западная часть п-ова Лабрадор), морфологически наиболее подвинутый в пределах ряда *Nanae* и развивавшийся, по-видимому, независимо от *B. tundrarum* (отчасти параллельно) от общего предка (*B. nana* s. str.?). Обособление этого вида, как и многих других

со сходным распространением, авторы североамериканской флоры обычно связывают с существованием в данном районе рефугиума в эпоху материкового оледенения (Fernald, 1950, и др.). Вид характерен для олиготрофных и мезотрофных сфагновых болот слабо облесенной или необлесенной полосы атлантического побережья.

Кроме перечисленных таксонов, образующих ряд *Nanae* собственно, в секцию *Nanae* обычно включают еще 2 вида: *B. Middendorffii* Trautv. et Mey. и *B. glandulosa* Michx. (последнюю В. Н. Сукачев, 1911, считал возможным отнести к ряду *Nanae*, с чем трудно согласиться). В растительном покрове Северной Америки *B. glandulosa* явно «выполняет роль» карликовой березки евразийской Гипоарктики, как бы заполняя соответствующую брешь в почти циркумполярном ареале ряда *Nanae* (рис. 4). Лишь в бассейне Юкона ее ареал накладывается на область распространения преобладающей здесь *B. exilis*; по данным Хультепа (Hultén, 1941—1950), вдоль побережья Берингова пролива встречается одна *B. exilis*, а в более континентальной части бассейна Юкона появляется и *B. glandulosa*, которая здесь четко отличается от *B. exilis* и занимает другие местообитания (низинные болота). В Южной Гренландии также распространена *B. glandulosa* (океанический экотип), замещаемая в более северных районах западного и восточного побережий Гренландии более континентальной *B. nana*; здесь встречаются многочисленнее переходы между обоими типами, которые иногда приписывались за *B. exilis* и *B. tundrarum* (Черсианов, 1966). В бассейне Юкона точно так же происходит гибридизация между *B. glandulosa* и *B. exilis*. Кроме того, Хультеп высказывает предположение, что к востоку от бассейна Юкона вплоть до Гудзонова залива *B. exilis* и прогрессивно смешивается с северными популяциями *B. glandulosa* и потому не различается большинством американских авторов. Однако просмотр довольно обширного материала по *B. glandulosa* из Северной Америки, хранящегося в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), привел нас к другому заключению. Даже самые северные образцы березы из Канады (например, с Баффиновой Земли), габитуально весьма напоминающие *B. exilis*, а еще больше — *B. tundrarum* Perfl. (в том числе размерами, формой и зубчатостью листьев), по признакам прицветных чешуй и семян должны быть отнесены к *B. glandulosa*: чешуи со спинным бугорком, большей частью смолистые, с сильно расставленными боковыми лопастями; все лопасти более короткие; семена почти бескрылые или с узкими крыльями, обычно несколько расширяющимися кверху; листья с незубчатым клиновидным основанием; иногда имеется и восковой налет на веточках 2—3-летнего возраста. Более южные (но не высокогорные) образцы *B. glandulosa* отличаются от *B. exilis* также рослым габитусом, сильным восковым налетом на ветвях, нередко — более

крупными и вытянутыми мелкозубчатыми листьями (до обратно-эллиптически-эллиптических) и удлинненными (но не толстыми и также торчащими) пестичными сережками; тычиночные сережки не только боковые, но и верхушечные.

В целом *B. glandulosa* по многим признакам достаточно сходна с березами секции *Nanae* (по листьям — особенно с *B. Middendorffii*), но в то же время ее невозможно считать близкородственной какому-либо из видов этой секции. Другие признаки (в том числе признаки прицветных чешуек) сближают ее с видами секции *Fruticosae*. Особенно явно отношение к секции *Fruticosae* у приатлантической болотной кустарниковой березы Северной Америки — *B. pumila* L., которая в то же время достаточно родственна и *B. glandulosa*. Боковые лонасты прицветных чешуек *B. pumila*, как правило, тупые, широкие, сильно отклоненные; листья более крупные, часто удлиненные; побеги у типичной (приморской?) формы густо опушенные (почти войлочные); более близкая к *B. glandulosa* форма с бородавчатыми железками и коротким опушением на ветвях (*var. glandulifera* Rgl.), возможно, является самостоятельной расой.

Не образуют ли североамериканские кустарниковые березы самостоятельную, рано обособившуюся группу, представляющую как бы связующее звено между секциями *Nanae* и *Fruticosae*? Не свидетельствует ли существование этой группы о единстве происхождения всех кустарниковых берез?

B. Middendorffii принадлежит особое место в системе берез секции *Nanae*. Выше я постарался показать, что нет достаточных оснований для признания каких бы то ни было черт архаичности у представителей ряда *Nanae*; но если это так, то *B. Middendorffii* действительно является самым примитивным типом в пределах секции (как и полагал В. Н. Сукачев, 1911) благодаря большим размерам куста, более мощным стволикам с толсто отслаивающейся корой, более крупным листьям, широким, овальным или эллиптическим плодущим сережкам, слегка поникающим в зрелом состоянии, более широким крыльям семени, наличию верхушечных тычиночных сережек и другим признакам.

Некоторые авторы (Сочава, 1929; Попов, 1956; Бобров, 1961) склонны приписывать *B. Middendorffii* гибридное происхождение, поскольку этот вид имеет известное (впрочем, не особенно большое!) габитуальное сходство с несомненными гибридами между видами ряда *Nanae* и древесными березами секции *Albae* (*B. nana* × *B. tortuosa*, *B. exilis* × *B. kenaiica* и т. д.); эти гибриды довольно обычны в районах перекрытия ареалов родительских видов и почти по всем признакам (включая и жизненную форму) занимают промежуточное положение между ними. В основной своей области распространения на Северо-Востоке Сибири *B. Middendorffii* достаточно постоянна в основных морфологических признаках и не обнаруживает сходства с древесными березами.

Если для кустов гибрида *B. nana* × *B. tortuosa* характерно не очень большое число довольно мощных стволиков, *B. Middendorffii* — стлапиковидный кустарник, подчас образующий весьма обширные клоны (как и виды ряда *Nanae*). В южной части своего ареала (особенно в Забайкалье) *B. Middendorffii*, по-видимому, сама часто гибридизирует с белыми березами, проявляя несвойственный северным популяциям полиморфизм; гибридное происхождение, возможно, имеет описанная из Забайкалья *B. Penrietae* Sukacz. et V. Vassil. С *B. Middendorffii* В. Н. Васильев (1958а) сближает описанный им из Восточного Саяна вид *B. pseudo-Middendorffii* V. Vassil. Однако Л. И. Малышев (1965) показал, что это растение имеет гибридное происхождение и занимает по своей морфологии промежуточное положение между *B. rotundifolia* и местной расой *B. pubescens* (*B. sajanensis* V. Vassil.); оно характеризуется непостоянством признаков и в своем распространении приурочено к полосе контакта ареалов обеих родительских форм, из которых одна находится у своего нижнего предела, другая — у верхнего. Гибридогенным видом (*B. nana* × *B. tortuosa*), возможно, является описанная с Северного Урала *B. Sukaczewii* V. Socz. (Сочава, 1929; Черепанов, 1966), которую автор вида также сравнивал с *B. Middendorffii*.

B. Middendorffii — восточносибирский (неоангаридский; Юрцев, 1965) вид, ареал которого почти не выходит за пределы области распространения даурской лиственницы и во многом сходен с ареалом кедрового стланика. Разница обнаруживается в приморских районах: *B. Middendorffii* ограничено (и в не очень типичной форме) распространена на Камчатке, отсутствует на Курилах, Южном Сахалине и северных островах Японии, где кедровый стланник на гольцах обычен. В этих более южных приморских горных районах с океаническим климатом обычные экологические ниши *B. Middendorffii* заняты чуждыми ей формациями (в том числе каменноберезняками, сообществами высокотравья), тогда как *Pinus pumila* на выщелоченных каменистых склонах верхних частей гор не встречает здесь сильных конкурентов. Исключительную ландшафтную роль *B. Middendorffii* играет в полосе горных среднетаежных (Геоботаническая карта СССР, 1954) лесов даурской лиственницы, которые по составу нижних (мохово-лишайникового, травяно-кустарничкового и кустарничкового) ярусов фактически посят северотаежный (гипоарктический) характер (см. выше). Здесь, на западном и юго-западном макросклонах Верхоянского хребта, в южном Верхоянье, на Алдапском нагорье, в Становом хребте и в Северном Забайкалье, а на приленской равнине — до широты 70.5° *B. Middendorffii* — основной, самый массовый вид подлеска редкостойных лиственничников, как моховых, так и лишайниковых, на каменистых и на мелкоземистых субстратах; поднимается и на гольцы; *B. exilis* в этих районах встречается только на марях. Сходная ситуация наблю-

дается и в восточной части Верхояно-Колымской горной страны — в Колымском и Анадырском нагорьях, а вне области лесов и редколесий — в Анадырско-Пепжинской депрессии и на Корякском нагорье. Значительную роль играет вид и в подлеске кустарниковых (багульниковых) лишайничков низовой Амура и Северного Сахалина (вместе с широколиственными видами *Ledum*). Во внутренних районах Верхояно-Колымской горной страны (исключая крайне северные ее части и восточный макросклон хр. Орулган) *B. Middendorffii* обычна в подлеске лиственничных редколесий горных склонов — в долинных же и низинных (в том числе заболоченных) лиственничниках замещается *B. exilis*. В районе северной окопечности Верхоянского хребта *B. Middendorffii* встречается спорадически на сухих каменистых склонах и не достигает северной границы редколесий. В области Средне-Сибирского плато распространена до бассейна Хатанги⁵, произрастая здесь преимущественно на выходах траппов, в равнинных редколесьях же повсеместно замещена *B. exilis* (и формами, переходными от последней к *B. nana* s. l.); здесь *B. exilis*, не встречая конкурента в лице *B. Middendorffii*, продвигается значительно дальше к югу в водораздельных лиственничниках.

В более южных районах (например, в бассейне Алдана и в северном Забайкалье) *B. Middendorffii* особенно массова в подгольцовом поясе и непосредственно выходит на гольцы; севернее она и на гольцах (а часто уже в верхней части подгольцового пояса) замещена *B. exilis*.

Таким образом, ареалы *B. Middendorffii* и *B. exilis* на большом протяжении совпадают, хотя первая дальше проникает на юг, вторая — на северо-запад, север и северо-восток (вплоть до Юкона). При значительном сходстве в экологии обоих видов в районах совместного произрастания фитоценологически они, как правило, замещают друг друга (вероятно, вследствие конкурентных отпешений); *B. Middendorffii* все же, по-видимому, более теплолюбива и менее приспособлена к произрастанию на болотных почвах с застойным увлажнением и близким к поверхности залеганием вечной мерзлоты. В основном это горный вид, наибольшую роль в растительном покрове играющий в районах с глубоким снежным покровом в зимнее время.

По сравнению с *B. exilis* *B. Middendorffii* более характерна для лесных ландшафтов; однако ландшафты с господством даурской лиственницы — молодые, четвертичные (а в более южных районах Восточной Сибири, вероятно, позднечетвертичные). Областью первичного формирования этого вида (или предкового типа всей секции), возможно, явились нагорья Верхояно-Колым-

⁵ Имеются данные (пока не проверенные) об отдельных местонахождениях кедрового стланика в верхнем течении Оленека (Уткин, 1961).

ской горной страны (в плиоцене?); против Берингии как родины вида говорит отсутствие *B. Middendorffii* в Америке.

В истории берез секции *Nanae* существовали следующие основные этапы дифференциации: 1) предыстория — обособление предкового типа секции *Nanae* от предкового типа американских кустарниковых берез; 2) обособление предка *B. Middendorffii* от предкового типа ряда *Nanae* (более близкого к типу *B. rotundifolia*—*B. exilis*, нежели к *B. nana* s. l.); 3) обособление предка цикла *B. nana* s. l. от общего предка *B. rotundifolia* и *B. exilis*; 4) обособление *B. rotundifolia* от *B. exilis*; 5) дифференциация *B. nana* s. l. с обособлением *B. tundrarum* и *B. Michauxii*.

Для нас особый интерес представляет 2-й этап дифференциации. В. Н. Сукачев (1911) предполагает, что связующим звеном между *B. Middendorffii* и *B. exilis* (а стало быть, и другими гипоарктическими видами) является алтае-сайно-хангайская *B. rotundifolia*. Это предположение основывается на морфологических и географических соотношениях между названными тремя видами: *B. rotundifolia* по средней высоте кустов, размерам листьев и сережек, по ширине крыльев семян и другим признакам занимает среди них промежуточное положение, а ареал ее является замещающим по отношению к ареалу и *B. Middendorffii*, и *B. exilis*.

Однако в экологии *B. exilis*, вида преимущественно равнинного, приуроченного к области максимального развития вечной мерзлоты, трудно найти такие бы то ни было признаки горного происхождения (как и в экологии *B. nana*). С другой стороны, среди субальпийских кустарников Алтая и Саян *B. rotundifolia* по своим эколого-ценопотическим связям занимает обособленное положение и, согласно мнению Л. И. Малышева (1965), представляет во флоре Саян северный элемент. По данным Л. И. Малышева, во флоре высокогорий Саян более древними являются альпийские и субальпийские психрофильные элементы, образующие формации высокогорных лугов и ивняков; климат Саян в раннем и среднем плейстоцене был более гумидным. *B. rotundifolia* ограничено распространена в высокогорьях юга Сибири (только Средняя Сибирь) и севера Монголии и не имеет сородичей в более южных горных флорах Азии. Кроме того, на севере Восточной Сибири (на равнинах) пыльца берез секции *Nanae* известна с начала плейстоцена, а П. И. Дорофеев (Дорофеев и Межвилк, 1956) определил *B. nana* (s. l.) из плиоценовой (?) флоры р. Курейки вполне рецентного состава.

Поэтому наиболее вероятно, что предковый тип берез ряда *Nanae* сложился на равнинах северной окраины Ангариды и сравнительно рано — в связи с похолоданием ледникового периода — распространился до южных высокогорий Средней Сибири, где и сохранился в сравнительно слабо измененном виде; между тем северные популяции претерпели более значительную эволюцию

в связи с ландшафтно-климатическими переменами (становлением вечной мерзлоты и т. д.).

Дифференциация северного гипоарктического типа на умеренно континентальную, ныне более подвинутую расу (*B. nana*) и континентальную, слабее изменившуюся (*B. exilis*), по-видимому, также достаточно древняя (предледниковая?); оба типа с разных сторон проникли в Северную Америку, но их широкому расселению здесь препятствовала конкуренция аборигенного америкапского вида со сходной экологией — *B. glandulosa*. В то время как ход дивергенции *B. nana* и *B. exilis*, вероятно, нарушался неоднократно возобновлявшимся контактом между ними на пространстве между Енисеем и Оленском,⁶ оказавшиеся в условиях глубокой изоляции популяции *B. nana* на крайнем востоке приатлантической Северной Америки успели преобразоваться в весьма своеобразный, самостоятельный вид — *B. Michauxii*.

Сама *B. nana*, по крайней мере во второй половине ледникового времени, являлась характерным и массовым компонентом приледниковых «дриасовых флор» (Tralau, 1963) и таким путем проникла до Центральных и Восточных Альп и Карпат, где сохранилась на болотах лесного пояса. Возможно также, что к северу и северо-востоку от последнего Северо-Европейского ледникового щита на временно оставленных морем и не покрытых льдом пространствах также могли сохраняться популяции *B. nana*, постепенно преобразовавшиеся в *B. tundrae*. Однако смешение этого растения с *B. nana* на широком пространстве в послеледниковое время также задерживает их дивергенцию (и затрудняет морфологическое разграничение обеих рас). Интересно, что формы, напоминающие *B. tundrae* рядом признаков, в том числе формой и зубчатостью листовой пластинки, встречаются также среди крайне северных популяций *B. exilis* и даже *B. glandulosa* (не говоря уж о *B. Michauxii*).

КУСТАРНИКОВЫЕ ИВЫ ГИПОАРКТИКИ

Кустарниковые ивы являются не менее характерными компонентами гипоарктических флор (и гипоарктических ландшафтов), чем кустарниковые ивы берез ряда *Nanae*. Биологические и экологические различия между группой пойменных ив и остальными ивами в Гипоарктике выражены менее резко, нежели в собственно Бореальном поясе (Скворцов, 1966б). В более южных (преимущественно редколесных) районах Гипоарктики

⁶ Крайне восточные формы *B. nana* s. l. обнаружены в низовьях Оленка (Юрцев, 1962) у восточного предела распространения кустарниковых тундр в плакорных условиях; здесь растение интенсивно гибридизирует с *B. exilis*.

в поймах рек еще распространены высокие кустарниковые заросли или настоящие древесные рощи, образовавшиеся пойменными бореальными видами ив. Среди них расы *Salix viminalis* L. s. l., *S. dasyclados* Wimm., в Восточной Сибири также *S. udensis* Trautv. et Mey. (*S. sachalinensis* Fr. Schmidt) из секции *Vimen*. Из представителей остальных родов *Salicaceae* в поймах рек на Северо-Востоке Сибири обычны *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skv. и *Populus suaveolens* Fisch., здесь же распространены пойменные гипоарктические крупнокустарниковые виды ив *Salix kolymensis* O. v. Seem. (в Северной Америке — близкая раса *S. arbusculoides* Anderss.) и *S. alaxensis* Cov. Эти виды наиболее характерны для горных районов (как и *Chosenia arbutifolia*) и от бореальных пойменных ив отличаются более широкой экологической амплитудой; иногда встречаются и вне пойм — на щебнистых участках дольных террас, на щебнистых (не очень сухих) склонах.

В тундровых районах Гипоарктики (кроме некоторых наиболее южных участков) пойменные заросли ив, как правило, образованы теми же, преимущественно гипоарктическими, видами, что широко распространены и на водоразделах, и отличаются значительно меньшей высотой кустарникового яруса (в южных тундрах обычно 1—2 м).

Непойменные гипоарктические и бореально-гипоарктические кустарниковые виды ив можно подразделить на 2 группы: 1) собственно евтрофных видов (*S. hastata* L., *S. arbuscula* L., *S. lanata* L. s. l.); 2) факультативно олиготрофных видов, не требующихся к почвенному плодородию и нормально развивающихся на выщелоченных бедных и кислых почвах водоразделов (*S. phylicifolia* L., *S. pulchra*, *S. planifolia* Pursh, *S. glauca*). Обязательных же олиготрофных видов среди ив, по-видимому, нет.

В Гипоарктике факультативно олиготрофные виды ив очень обычны в водораздельных срниково-моховых, кустарничково-моховых и кочкарно-кустарничково-моховых тундрах (особенно *S. pulchra* в Северо-Ангаридской провинции); однако ценотическое господство ив в Гипоарктике (вне пойм) приурочено не к плакорам, а к проточпо увлажненным пизжим частям и подпожиям склонов пологих увалов и к ложбинам стока; кроме обильного проточного увлажнения, имеет значение также зимнее накопление снега в депрессиях рельефа. В Восточноевропейско-Западносибирской провинции, где почвы летом с поверхности протаивают глубже, ивняковые тундры занимают большие площади и играют большую роль в ландшафте, нежели в Северо-Ангаридской провинции. Хианофильность ив — причина того, что на отрицательных элементах рельефа ивняковые (кустарниковые) тундры довольно широко распространены даже в подзоне типичных тундр (например, на Ямале и на материковой Чукотке), где ерпиковые (кустарниковые) тундры уже отсутствуют. Приуро-

ченность ивняков к гидроморфным почвам, увлажняемым за счет почвенно-грунтового стока и обогащенным основаниями, выносимыми с водоразделов, является причиной того, что в ивняковых тундрах часто присутствуют растения низинных тундровых болот (*Carex stans* Drej. или *C. aquatilis* Wahlenb., *Eriophorum angustifolium* Roth и др.), северные луговые травы (виды *Trollius*, *Geranium*, *Parnassia* и др.), гигрофильные евтрофные мхи, а в горных районах Гипоарктики нередко и аркто-альпийские хианофильные евтрофные виды [*Thalictrum alpinum* L., *Ranunculus nivalis* L., *Salix reticulata* L., *Lagotis minor* (Willd.) Standl., *Parrya nudicaulis* (L.) Rgl., виды мытник, камнеломок]. С другой стороны, тундровые ивняки в климатически более мягких районах Гипоарктики дают приют целой свите тенелюбивых трав и кустарничков — таежных (виды *Majanthemum*, *Trientalis*, *Linnæa borealis* L. и др.) и неморально-таежных [*Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl, *Adoxa moschatellina* L.], а также омброфильным мхам (*Mnium* и др.).

Ниже приводятся сведения о родственных связях и расовой дифференциации гипоарктических кустарничковых видов ив, в основном по материалам работ А. Г. Скворцова (1961, 1966а, 1966б) и отчасти по его неопубликованным данным, любезно предоставленным им в мое распоряжение.

Большое значение для их правильной интерпретации имеют также общие выводы монографа рода *Salix* (Скворцов, 1966а) об истории развития этого рода. «... На рубеже мела и третичного периода были „готовы“ основные группы подрода *Salix*; они обитали, вероятно, преимущественно в тепло-умеренной зоне, и только немногие перешли в тропики. Тропические и субтропические ветви рода большого развития не получили; основное развитие пошло в сторону умеренного климата, в котором в третичном периоде широким многообразием развернулся подрод *Vetrix*; несомненно, к середине третичного периода должны были сформироваться все основные стволы этого подрода. Походоопасные севера Евразии во второй половине третичного периода вызвало отступление тепло-умеренных арктотретичных типов (в том числе примитивных секций подрода *Vetrix*) на юго-восток Азии, где они сохранились и поныне, но в то же время из арктотретичных корней развились многочисленные бореальные ветви; эти ветви во второй половине третичного периода образовали ряд новых групп секционного и подсекционного ранга. О том, что эти группы — относительно новые и развились в новых же центрах на севере Евразии, свидетельствует полное отсутствие ряда бореальных секций и подсекций в очаге консервации арктотретичных типов Ю.-В. Азии. Формирование секций подрода *Chamaetia* происходило, очевидно, из тех же общих арктотретичных корней, из каких развились и бореальные секции *Salix*, и в то же время, но в условиях высокогорий.

Ивовая флора Америки состоит из двух резко различных элементов: 1) древнейших групп тропическо-субтропического корня (*Humboldtianae* и *Longifoliae*) и 2) бореальных и арктических групп. Тепло-умеренный, арктотретичный элемент рода в Америке полностью отсутствует. Из этого неизбежно следует вывод, что, в отличие от Азии, где развитие рода шло непрерывно, в Америке оно было разорвано на два этапа, разделенных огромным промежутком времени. А отсюда опять-таки следует, что бореальную флору в Америке получила из Азии — в эпоху, когда в области Берингии уже наступило похолодание, и более теплолюбивые типы этим путем пройти уже не могли» (стр. 28—29).

Из филогенетических отношений внутри рода *Salix*, выявленных А. К. Скворцовым на основе изучения современной дифференциации рода, для нас особенно важны следующие.

1. Секции *Hastatae* (в гипоарктической Евразии — *S. hastata* L. и местами заходящий с юга бореальный вид *S. pyrolifolia* Ledeb.) и *Glabrella* [у нас — *S. jensenseensis* (Fr. Schmidt) Flod.] близко стоят к исходному типу подрода *Vetrix* (= *Capri-salix*) и через секции *Eriostachyae* и *Daltonianae* (Гималаи, Юго-Западный Китай) примыкают к более примитивному подроду *Salix* (= *Amerina*).

2. К *Glabrella* непосредственно близка секция *Arbuscella* (см. ниже).

3. От общего ствола с *Arbuscella* происходит группа родственных секций *Vimen* (в Гипоарктику по поймам рек заходят с юга *S. viminalis*, *S. Schwerinii* E. Wolf, *S. dasyclados*, *S. udensis*), *Subviminalae*, *Canae* и *Villosae* (см. ниже).

4. К *Hastatae* в свою очередь тесно примыкают секции *Daphnella* и *Lanatae* (см. ниже).

5. Секция *Glaucae* (см. ниже) входит в группу секций арктоальпийского подрода *Chamaetia*, также генетически близкую к древнему ядру подрода *Vetrix* (*Eriostachyae* — *Glabrella* — *Hastatae*).

Остановлюсь подробнее на ботанико-географической характеристике некоторых из вышеназванных секций.

Секция *Arbuscella* Duby

Объем секции расширен А. К. Скворцовым (1961) за счет включения секции *Phylicifoliae* Dumort., что оправдано благодаря наличию целого ряда связующих типов (*S. divaricata* Pall. из группы *Phylicifoliae*; *S. Saposhnikovii* A. Skv. и *S. Waldsteiniana* Willd. — из группы *Arbusculoideae*).

В Гипоарктике особенно значительную роль играют равнинные виды (*S. pulchra* и *S. planifolia*), непосредственно близкие к *S. phylicifolia* и образующие вместе с ней циркумполярный ряд.

S. phyllicifolia — бореально-гипоарктический вид, распространенный в гипоарктических, тасежных и подтаежных районах Восточной Европы и Западной Сибири (в более южной полосе доходит на востоке до Оби, севернее — до низовий Енисея); в Западной Европе встречается только на северных островах (север Британских островов, Фарерские острова, Исландия) и в Фенноскандии (кроме ее юго-западной части). Близкая раса — *ssp. rhaetica* (Anderss.) A. Skv. (*S. bicolor* Willd.; *S. Hegetschweileri* Heer) — в горах Средней Европы и Альпах; близкие же, но самостоятельные виды — в Пиренеях и на Центральном Французском массиве (*S. basaltica* Coste) и в горах Аджарии (*S. Kikodseae* Görr.). *S. phyllicifolia* достаточно обычна в тасежных районах (в сырых, заболоченных лощинах, по берегам водоемов, окраинам болот), по кульминация ее ценопической и ландшафтной роли приходится на Гипоарктику, особенно на полосу кустарниковых тундр; она — один из основных компонентов ивняковых тундр и так называемых тундровых ивняков (Вахтина, 1964). В подзону арктических тундр едва пропикает.

К востоку от Енисея *S. phyllicifolia* вполне замещается родственнейшим видом — *S. pulchra*, область сплошного распространения которого простирается на восток до бассейнов Юкона и Макензи (восточнее его в свою очередь замещает *S. planifolia*, неизвестная из Гренландии; в бассейне низовий Макензи ареалы обоих видов перекрывают друг друга). На севере Западной Сибири наряду с типичной *S. phyllicifolia* встречаются гибридные формы, переходные к *S. pulchra*; однако на Северном и особенно Приполярном и Полярном Урале и Пай-Хое вновь в изобилии появляется *S. pulchra*, которая по сравнению с растущей здесь же *S. phyllicifolia* занимает более открытые и малоспежные тундровые экотопы; взаимоотношения обоих видов в этой части Гипоарктики напоминают взаимоотношения *Ledum palustre* и *L. decumbens*. На Новой Земле *S. phyllicifolia* известна только из района Кармакульского залива, *S. pulchra* довольно обычна на Южном острове и переходит на Северный. Пропикновение *S. pulchra* и *L. decumbens* из закарпатской Сибири на Полярный Урал можно сопоставить с проникновением на Урал многих других континентальных тундровых ангаридских видов; часть из них имеет здесь островной участок ареала, с дизъюнкцией между Уралом и низовьями Енисея. Тождество уральских популяций с восточносибирскими свидетельствует либо о недавнем проникновении на Урал, либо о поздней и кратковременной изоляции.

Salix pulchra (в отличие от *S. phyllicifolia*) — настоящий гипоарктический или даже аркто-гипоарктический вид, местами проникающий в высокоарктические тундры (о. Новая Сибирь; о. Врангеля). Его распространение и экологическое поведение в Гипоарктике во многом сходно с таковыми *B. exilis*, с той разницей, что *B. exilis* почти не проникает в арктические тундры,

а южная граница массового распространения этого вида на водоразделах (в редкостойных лиственничниках) почти совпадает с южной границей ареала *S. pulchra*; на Северо-Востоке Сибири обе обычны и повсеместны. Кроме того, перекрытие ареалов *S. phylicifolia* и *S. pulchra* наблюдается на пространстве от Енисея до Урала, тогда как в случае *B. nana* s. l. (по Черепанову — *B. tundrarum*) и *B. exilis* оно имеет место между Енисеем и Оленокком. На Камчатке *S. pulchra* представлена особой расой — ssp. *parallelinervis* (Flod.) A. Skv. В горах Южной Сибири (от Алтая до Забайкалья, на юг до Хангая и Хэнтая, с островными местонахождениями в горах п-ова Корея) распространен более отдаленно родственный вид — *S. divaricata* Pall., сочетающий признаки *Phylicifoliae* с некоторыми особенностями *Arbusculoideae*; в лесном поясе Северного Забайкалья и на юге Джунджура — особая раса (ssp. *kalarica* A. Skv.). Наконец, в более влажных горах Северного и Центрального Тянь-Шаня произрастает еще 1 вид общего родства *S. phylicifolia* — *S. tianschanica* Rgl., образующий местами в субальпийском поясе густые высокие заросли на северных склонах.

S. divaricata, по данным Л. И. Малышева (1965), в Восточном Саяне наиболее характерна для подгольцового пояса (с захлещением в верхнюю часть лесного и нижнюю — гольцового). «Растет на берегах ручьев, реже в сырых редколесьях, мочажинах, лишайниковых тундрах и на каменистых лишайниковых склонах» (стр. 109). Участвует в образовании зарослей субальпийских кустарников, характерных для гумидных районов.

Нетрудно заметить, что положение ареала *S. divaricata* относительно ареалов *S. pulchra* и *S. phylicifolia* напоминает соотношение ареалов трех рас кустарниковых берез ряда *Nanae*: *Betula rotundifolia*, *B. exilis* и *B. nana*, причем южносибирский подгольцовый тип и в данном случае характеризуется более примитивными признаками по сравнению со своими северными сородичами. Однако аналога восточносибирской *B. Middendorffii* в данной группе нет, и горы Северного Забайкалья заселены южносибирским типом,⁷ проникшим также на п-ов Корея; больше и расстояние между областями распространения северных и южного видов в Средней Сибири.

В группе *Arbusculoideae*, объединяющей исключительно евтропные формы, можно выделить 3 подгруппы. К первой относятся: 1) *S. arbuscula* L. (горный европейский гипоарктический вид с прерывистым распространением от Шотландии и Фенно-

⁷ Значительное экологическое сходство *B. rotundifolia* и *B. Middendorffii*, по-видимому, не позволяет первому виду расселяться на территориях, «освоенных» его конкурентом. Поэтому, если предок *B. rotundifolia* проник на юг Сибири с севера (см. выше), это могло произойти только через Среднюю Сибирь — «в обход» области распространения *B. Middendorffii*.

скандии до о. Колгуев, известняков и гипсов рек Пинеги и Сотки, Приполярного и Северного Урала; изолированно — на горе Ирмель, Южный Урал; галечники, долинныя ивняки, субальпийские травяные ивняки); 2) ближайшая к *S. arbuscula* раса — *S. foetida* Schleich. (Пиренеи и Западные Альпы); 3) *S. kasbekensis* A. Skv. (субальпийский пояс Кавказа); 4) *S. dshugdshurica* A. Skv. (восточная часть Станового хребта, хр. Джугджур, южная часть Колымского нагорья; горные болота, заболоченные лиственничники, каменистые склоны с подтоком грунтовых вод). Оба последних вида несколько более обособлены.

Ко второй подгруппе относятся 2 родственные вида: *S. Saproshnikovii* A. Skv. (Алтай, северо-западная часть Восточного Саяна, западная часть Средне-Сибирского плато, включая Енисейский кряж; лесной и подгольцовый пояса, заходит в гольцовый, у ручьев, на болотцах, субальпийских лугах и ивняках, реже в черневой тайге) и *S. Waldsteiniana* Willd. (Восточные Альпы, северные Балканы).

К третьей подгруппе относятся, с одной стороны, *S. rhamnifolia* Pall. (*S. chlorostachya* Turcz.) — луговой кустарник юга Восточной Сибири и северной Монголии (изолированный фрагмент ареала в долине нижнего Енисея, где растет несколько отличающаяся форма), с другой стороны, — восточносибирский гипоарктический поименный горный вид *S. kolymensis* (от бассейна Хатанги до Чукотского нагорья, на юг до Алдана⁸) и ближайшая родственная ему североамериканская *S. arbusculoides* (от бассейна Юкона до Гудзонова залива).

По своей морфологии виды группы *Arbusculoideae*, по-видимому, более примитивны, чем *Phylicifoliae*; о том же говорят и результаты выборочных анатомических исследований А. К. Скворцова и М. Д. Голышевой (1966). В большинстве своем виды *Arbusculoideae* — горные растения, приуроченные к верхней части лесного пояса и к подгольцовому или субальпийскому поясу. В гумидных, более многоснежных горных районах они характерны для довольно широкого круга местообитаний и сообществ, в частности для субальпийских кустарниковых ивняков; локализация *S. kolymensis* в поймах горных рек, возможно, вторична (вызвана господством на водоразделах в мерзлотных районах олиготрофных комплексов).

Сложился ли тип *Phylicifoliae* также в горах или же он с самого начала формировался на северных равнинах, а южные горные представители этой группы образовались в результате расселения к югу в ледниковое время предков современных северных видов — решить сейчас трудно. Во всяком случае можно думать, что предок циркумполярного ряда северных равнинных *Phylici-*

⁸ В бассейне Алдана, по-видимому, произрастает особая раса *S. kolymensis*, обычная и на алданском макросклоне Верхоянского хребта.

foliae обособился от исходных горных популяций достаточно давно — вероятно, еще в дочетвертичное время, в эпоху завоевания древними горнотаежными породами северных равнин (Толмачев, 1954) и первичного обезлесения Арктики (Толмачев, 1964; Юрцев, 1964б). Широкая (зональная) амплитуда распространения *S. phyllicifolia* s. str. больше соответствует таковой гипотетического предка северных *Phyllicifoliae*; тип *S. pulchra* обособился уже в ледниковое время на неоледеневавших территориях севера Восточной Сибири. Напротив, *S. phyllicifolia*, как и *Betula nana*, ледниковые эпохи переживала к югу от области материкового оледенения, прошикнув таким путем к горам Средней и Южной Европы. Однако в отличие от *B. nana* *Salix phyllicifolia* не смогла выработать на северо-востоке своего ареала холодостойкой тундровой расы типа *Betula tundrarum*. Вероятно поэтому в сухие, континентальные фазы редукции ледового покрова последнего оледенения более агрессивной оказалась *Salix pulchra*, расселившаяся на запад до Урала, Пай-Хоя и Новой Земли, в то время как *Betula tundrarum* успела расселиться на восток до Таймыра и бассейна Олелека.

Комплекс *Salix glauca* L. s. l. (секция *Glaucæ* Pax)

Кроме комплекса *S. glauca* s. l., к секции *Glaucæ* относятся также следующие группы: 1) группа *S. arctica* s. l.; *S. arctica* Pall. s. str. — простратный кустарничек, распространенный в Арктике от Мурмана и Новой Земли через арктические Сибирь и Америку до Гренландии включительно; в приберингийских районах Гипоарктики распространена близкая раса — ssp. *crassijulis* (Trautv.) A. Skv. — кустарник до 1,5 м выс., участвующий в образовании субальпийских кивяков; на гольцах Южной Сибири — ssp. *torulosa* (Trautv.) A. Skv. — простратный кустарничек, очень близкий к арктическому типу; 2) локальная берингийская группа, объединяющая виды мелколистных стелющихся кустарничков приморской полосы (*Salix ovalifolia* Trautv., incl. *S. glacialis* Anderss.; *S. stolonifera* Cov.); близка к предыдущей группе; 3) группа горных, по-видимому, субальпийских кустарничков, распространенных в нагорьях Китая и в Гималаях; в СССР представлена тьяньшаньской *S. alata* Stschehl. (*S. Karelinii* O. v. Semt.); по мнению А. К. Скворцова, также непосредственно близка к группе *S. arctica*; 4) евразийский тундровый равнинно-арктический вид *S. reptans* Rupr., распространенный от восточного Мурмана до северного побережья материковой Чукотки; занимающий несколько обособленное положение в секции простратный или гемипростратный кустарничек, южнее — низкий кустарник; наиболее сходен с *S. glauca*, но отличается от всех видов секции крупными лопастными нектарниками; 5) *S. sphenophylla* A. Skv. (*S. cuneata* Turcz., non Nutt.), гольцовый простратный ку-

старпичек Северо-Востока Азии и северо-запада Северной Америки, и некоторые близкие океанические гольцовые виды Курил, Сахалина, Японских островов (*S. kurilensis* Koidz., *S. Nakamuraana* Koidz.; оба вида до исследований А. К. Скворцова было принято относить к группе *S. reticulata* s. l. секции *Chamaetia*), образующие самостоятельный, обособленный цикл.

S. glauca L. в Гипоарктике распространена циркумполярно; в Западной Европе встречается в Исландии, на Фарерских островах и на севере Фенноскандии; на равнинах севера Евразии ее южная граница, как правило, проходит севернее южной границы гипоарктической тайги, на севере едва заходит в подзону арктических тундр (кроме о. Врангеля, где обычна); сходны позиции вида и в Северной Америке. Кроме того, в верхних поясах гор *S. glauca* расселилась на юг до Южного Урала, Енисейского кряжа, гольцов Забайкалья, Хэнтея, северной части п-ова Корея (также известна с Шантарских островов и северной оконечности Сахалина); в Северной Америке значительную экспансию к югу вид обнаруживает в области Кордильер. Очень близкие, слабо обособленные расы *S. glauca* известны также из Альп (*S. glaucosericea* Flod.) и гольцов юга Средней Сибири и северной Монголии (Хангай).

В пределах основной, северной части ареала *S. glauca* также имеет место значительная географическая изменчивость; однако, переходы между различными типами настолько постепенны, а ареалы их настолько перекрываются, что выделить четкие таксономические единицы пока не удалось никому (см. синонимику *S. glauca*, сведенную А. К. Скворцовым, 1966б); по мнению Скворцова, ранга подвида заслуживает лишь гренландско-лабордорская раса [ssp. *callicarpaea* (Trautv.) Böcher = *S. cordifolia* Pursh] с широкими овальными листьями; однако очень сходные формы известны также с западного побережья Гудзонова залива и из Исландии. Растения севера Якутии часто выделяются крупнолистностью, густым опушением, хорошо развитыми прилистниками, длинными сережками; южносибирская раса — мелкими, слабо опушенными листьями без прилистников, короткими сережками.

По своей экологии *S. glauca* сходна с *S. pulchra*: обычна в гипоарктических редколесьях, является одним из основных компонентов ивняково-моховых тундр и долинных тундровых и подгольцовых (субальпийских) ивняков, характерна и для кочкарных тундр (север Якутии). Очень широкой экологической амплитудой отличается *S. glauca* и на северо-западе Северной Америки (Raup, 1959). Как правило, это низкий или средних размеров кустарник.

По-видимому, на протяжении сложной четвертичной истории вида в пределах его ареала не раз возникали локальные расы, однако последующее нарушение изоляции приводило к их сме-

шению, вторичному стиранию расовых границ; этому также способствовали экологическая пластичность, массовость, активные позиции вида в условиях Гипоарктики. Одна из таких рас, по видимому, некогда существовала на севере материковой Чукотки — к северу от горных ледников Алюйского, Анадырского и Чукотского нагорий. Местная форма (экотип) *S. glauca* отсутствует в олиготрофных тундровых группировках с ерником, гипоарктическими кустарничками, кочкарной пушицей, не встречается и в явняковых тундрах (где как бы замещена подгольцовым видом *S. Krylovii*), зато растет на сухих южных склонах (иногда окаймляя степные участки), в поймах горных рек, в дренадных тундрах на вершинах увалов, и т. д. Морфологически она отличается от типичной *S. glauca* черпой (а не коричневой) окраской прицветных чешуй. Если у материковых популяций этот признак непостоянен, то у популяции с о. Врангеля он вполне постоянен. Врангелевская популяция характеризуется, кроме того, стелющимся ростом (в центре острова встречается и кустарниковая форма), широкими листьями и многими исследователями принималась за *S. arctica* Pall. (в том числе Б. Н. Горюновым). На южном побережье острова местная популяция *S. glauca* является одним из основных доминантов пятнистых травяно-явняково-дренадных тундр, что для северного варианта арктических тундр представляет удивительную аномалию. Фактически здесь перед нами — молодая арктическая раса, образовавшаяся из гипоарктической северочукотской *S. glauca* после недавнего отделения о. Врангеля от континента. По своей ценотической роли (отчасти и по форме роста) эта раса как бы замещает отсутствующую на острове *S. arctica*.

В Северной Америке от Аляски до южного Лабрадора (на север до юго-западной части Канадского Арктического архипелага, на юг — по Кордильерам) распространен еще один (более редкий) гипоарктический вид, родственник *S. glauca* — *S. brachycarpa* Nutt. (incl. *S. niphoclada* Rydb.); видовая самостоятельность его пока не может считаться окончательно установленной, что признает и Раун (Raun, l. c.).

Секция *Lanatae* Коелше

Маленькая секция, состоящая из двух групп. Первую составляют расы *S. lanata* L. s. l., образующие почти циркумполярный гипоарктический ряд (перерыв в Гренландии), и североамериканский вид *S. Hookeriana* Barr. (тихоокеанский склон Скалистых гор, пояс хвойных лесов); вторую (монотипную) — *S. recurvigemma* A. Skv., подгольцовый кальцефильный континентальный североазиатский вид с прерывистым распространением от известняков и гипсов бассейна Северной Двины, Печоры и Камы, Полярного Урала, Най-Хоя до севера Средне-Сибирского плато, За-

падного Таймыра, Верхояно-Колымской горной страны, Чукотского нагорья и Джугджура, на юг — до высокогорий Южной Сибири, северной Монголии, Сихотэ-Алиня.

Западная раса *S. lanata* — ssp. *lanata* — встречается в Исландии, горах Шотландии, на севере Фенноскандии, Колгуеве, Вайгаче, Южном острове Новой Земли (на Северном — у Маточкина Шара), а на материке — от горловины Белого моря до Енисея. На пространстве от Енисея до бассейна Хатанги наблюдается переход от ssp. *lanata* к ssp. *Richardsonii* (Hook.) A. Skv. (*S. Richardsonii* Hook.), хотя «отголоски» признаков ssp. *lanata* чувствуются даже в шикшенских популяциях (сходную картину мы наблюдали в случае перехода от *Betula nana* s. l. к *B. exilis*). На Средне-Сибирском плато *S. lanata* s. l. известна на юг до бассейна Котуя, верховьев Олелека и Вилюя, а затем, после перерыва, появляется на гольцах Алтая и восточной части Восточного Саяна в форме, идентичной с восточноевропейско-западносибирской.⁹ *S. lanata* известна также с Баргузинского хребта, Стапового и Алданского нагорья, по здесь наблюдается переход к типу ssp. *Richardsonii*. Последняя в типичной форме распространена к востоку от Лены в тундровой зоне и в полосе северных редколесий, а также в Верхояно-Колымской горной стране (спорадически) и к востоку до Берингова моря (на юг до Камчатского перешейка); изолированно растет во внутренней части о. Врангеля (кусты высотой до 80 см). В Америке ареал ее охватывает всю территорию Аляски и Юкона, шикнее течение Макензи и далее север материковой Канады до Гудзонова залива, а также южную часть Канадского Арктического архипелага (от о. Банкса и о. Виктории до западной и средней части Баффиновой Земли; Raup, 1959). На побережьях Гудзонова залива, прибрежных частях и-ова Лабрадор, востоке Баффиновой Земли и о. Ньюфаундленд — ближайшая раса, *S. calcicola* Wieg.; взаимоотношения обеих рас напоминают отношения *S. glauca* ssp. *glauca* и ssp. *callicarpaea*.

Расы *S. lanata* s. l. менее далеко, чем другие гипоарктические виды ив, проникают на юг по равнинам; в полосе редколесий они растут преимущественно в поймах рек и ручьев. Рауп (Raup, l. c.) считает *S. Richardsonii* и *S. calcicola* аркто-альпийскими видами. Захождение *S. lanata* s. l. в подзону арктических тундр не может быть названо случайным, хотя на Таймыре она, как и *Betula nana* s. l., продвигается на север только до южных предгорий хр. Быррапта. Расы *S. lanata* s. l. отличаются меньшей пластичностью биоморфы по сравнению с *S. phylicifolia* s. l. или

⁹ По сообщению А. К. Скворцова, к востоку от собственно Скандинавии в составе популяций ssp. *lanata* преобладают формы с сильно развитой железистой зубчатостью краев листьев и прилистников, соответствующие типу *S. glandulifera* Flod. Однако отграничить их от преобладающего в Скандинавии типа даже на правах подвидов, по мнению Скворцова, нельзя.

S. glauca s. l. и к строго горизонтальному росту неспособны (последнее ограничивает их продвижение к северу); все они — ханнофильные евтрофные растения. Наилучшие условия *S. lanata* (ssp. *lanata*) находит в полосе южных (кустарниковых) тундр на склонах увалов, сложенных известковистыми суглинками, при их подножьях и в лощинах, также в долинах рек, а севернее — в ивняковых тундрах подзоны типичных тундр. В более малоснежных районах севера Восточной Сибири (включая Западную Чукотку) ssp. *Richardsonii*, как правило, растет в поймах рек. В северной (орулганской) части Верхоянского хребта эта раса довольно редка на малоснежном восточном макросклоне хребта и приурочена здесь к окраинам гигантских наледей (как в арктическая *S. reptans*); более обычной становится в перевальных долинах осевой части хребта, а на западном, богатом осадками склоне образует на низких террасах горных долин обширные заросли в рост человека (вместе с *S. Krylovii*). На юге Средней Сибири вид, как и *S. Krylovii*, известен из двух изолированных районов с гумидным климатом¹⁰ — с Алтая и из Восточного Саяна; в последнем, по данным Л. И. Малышева (1965), встречается прерывисто и только во влажных многоснежных районах; является одним из основных компонентов кустарникового яруса субальпийских ивняков.

Характер распространения и экология *S. lanata* s. l. свидетельствуют о том, что этот тип сложился на севере Евразии — в горах северной окраины материка или на равнинах его полярной кромки в период обезлесения Арктики, в обоих случаях при холодном гумидном климате, отсутствии вечной мерзлоты, обилии снега в зимнее время. По-видимому, древняя дифференциация гипотетической предковой формы секции *Lanatae* (горного североангардского кустарника, близкого к *Hastatae*) дала северный, более гумидный, ханнофильный (психрофильный — в смысле Малышева) тип предка *S. lanata* s. l. и *S. Hookeriana* и более южный, континентальный (криофильный) кальцефильный тип *S. recurvigemmis*. Первый почти достиг циркулярного распространения и рано проник в Скалистые горы Америки; второй на востоке не перешел границ Азии.

Конечно, этот вывод носит пока предварительный характер, так как, по сообщению А. К. Скворцова, *S. recurvigemmis* имеет ряд признаков, общих с секцией *Myrtosalix* (подрод *Chamaetia*), и ее секционное положение нуждается в дальнейшем исследовании. Уточнению подлежат и взаимоотношения секций *Lanatae* и *Hastatae* в Северной Америке.

¹⁰ Сходное бицентрическое распространение в горах Южной Сибири, по данным Л. И. Малышева (1965), имеют и многие другие психрофильные виды. Малышев объясняет это миграциями эпохи среднеплейстоценового оледенения, когда климат был более гумидным, а горы западной части Саян еще не достигли по высоте «гольцового яруса».

Секция *Villosae* Rouy

Олиготипная секция; к наиболее широко распространенному типу *S. Krylovii* s. l. принадлежат два вида: 1) *S. Krylovii* E. Wolf (*S. baicalensis* Turcz. ex Nasar.), невысокий подгольцовый кустарник Верхояно-Колымской горной страны, Джугджура, гор южной Якутии, Северного Забайкалья; изолированно, по в большом обилии встречается в гумидных, многоснежных горных районах южного Прибайкалья (Хамар-Дабан, восточная часть Восточного Саяна) и на Алтае; выход в Арктику приурочен к Хараулахским горам (редко, в районе губы Буорхая), к Северо-Алжуйскому хребту и Чукотскому нагорью, Анадырско-Пенжинской депрессии и Корякскому нагорью (т. е. районам распространения подгольцовых стланков в зональных условиях); 2) *S. helvetica* Vill. (Альпы; Западные Карпаты: Высокие Татры).

В гористых районах Западной и Центральной Чукотки (подзоны южных и типичных тундр) *S. Krylovii* принадлежит значительная роль в сложении растительного покрова. Здесь эта ива является основным компонентом кустарникового яруса мшистых тундр (вместе с *S. pulchra*), полностью замещая в них *S. glauca*. Многочисленные ботанико-географические, геологические и отчасти палеоботанические данные говорят о том, что горы Западной Чукотки лишь недавно (в голоцене) в связи с погружением обширной территории современной материковой отмели оказались в тундровой зоне; поэтому здесь повышенная роль принадлежит гольцовым и подгольцовым комплексам, пониженная — собственно арктическим.

В Верхоянском хребте *S. Krylovii* наиболее обильна в более многоснежных районах (см. выше), в малоснежных нередко отсутствует; та же картина наблюдается и в Восточном Саяне (Малышев, 1965).

S. Krylovii не обнаруживает приуроченности к пойменным условиям и более характерна для пойменных и низких надпойменных террас горных речных долин, днищ долин ручьев, депрессий склопов и т. д.; иногда встречается и в кустарничково-лишайниковых тундрах (подгольцовой и нижнегольцовой полос) с *Betula exilis*, *Rhododendron parvifolium*.

Определенное родство с *S. Krylovii*, по сообщению А. К. Скворцова, обнаруживает североамериканский равнинный бореальный вид *S. candida* Flügge ex Willd., распространенный от материковой части бассейна Юкона до Атлантического побережья; в тундровую зону не заходит; растет на болотах и сырых лугах (Raup, 1959).

К западу от области распространения *S. Krylovii* встречается другой равнинный представитель секции *Villosae* — *S. lapponum* L., сходный по общему распространению с *S. phyllicifolia*, по, по-

видимому, несколько более теплолюбивый и менее холодостойкий. В Западной Европе известен из гор Шотландии и северной Англии и почти из всех районов Фенноскандии (кроме южной Швеции); оторванно встречается в Пиренеях и более северных горах Средней Европы; в Восточной Европе и Западной Сибири распространен на равнинах по всей лесной зоне и в материковых тундрах; по-видимому, нигде не достигает северных пределов подзоны типичных тундр. Характерен для долин и сырых ложбин, растет в заболоченных лесах, на мокрых лугах, осоковых болотах, в долистных кустарниковых зарослях и т. д.

Боле обособленное положение в секции занимает *S. alaxensis* Cov. (*S. speciosa* Hook. et Arn., non Host) — преимущественно горный гипоарктический пойменный кустарник, обычно рослый (высотой до 4—5 м), с крепкими ветвями. Согласно замечанию А. К. Скворцова (1966), ареал этого вида совпадает с общей областью распространения восточносибирской *S. kolymensis* и западноамериканской *S. arbusculoides* из секции *Arbuscella* (см. выше), имеющих сходную экологию (горные долистные кустарники). Ареал *S. alaxensis* даже несколько шире: на западе он простирается до низовий Енисея, на востоке до Гудзонова залива, на севере (в Америке) — до южных частей о. Бафкса и о. Виктории, на юге (в Азии) — до Северного Забайкалья и Джугджура. В Верхояло-Колымской горной стране вид особенно массов в подгольцовом поясе; по долинам рек иногда поднимается до верхней части гольцово-тундрового пояса (горы Сунтар-Хаята).

Для предковой формы секции *Villosae* также наиболее естественно допустить североангаридское горное происхождение, с выходом производных (дочерних) форм на северные равнины одновременно со становлением тасежной зоны (в илиоцепе?). Отсутствие в настоящее время в данной секции равнинной гипоарктической расы с ареалом *Salix pulchra* или *Betula exilis* (от Енисея до бассейна Юкопа), возможно, объясняется меньшей холодостойкостью равнинных *Villosae*. *S. Krylovii* (также *S. helvetica*) и *S. alaxensis* сохранили приуроченность к горным условиям. Формирование *S. alaxensis* происходило одновременно и параллельно с формированием *S. kolymensis* из секции *Arbuscella*. *S. Krylovii* по своей экологии, а отчасти и морфологии ближе стоит к обоим равнинным видам, а в некоторых тундровых районах Северо-Востока Азии как бы заполняет разрыв в их «суммарном» ареале. Можно ожидать находок *S. Krylovii* в горах Шунтараны.

Подведем итоги. Современная дифференциация рассмотренных секций подтверждает общий вывод А. К. Скворцова об их североазиатском горном происхождении (в доледниковое время). Наиболее благоприятную для своего произрастания природную

обстановку современные гипоарктические виды (вне тундровой зоны) и их более южные расы находят в подгольцовом поясе (смежных частях лесного и гольцового поясов) горных массивов с гумидным климатом и с глубоким снежным покровом в зимнее время; здесь эти виды образуют обширные заросли с участием луговых и тундровых элементов. На северных равнинах этой обстановке наиболее близко соответствуют условия подзоны кустарниковых тундр умеренно континентальных районов севера Восточной Европы и Западной Сибири.

Если обезлесение Арктики в плейстоцене действительно происходило в обстановке умеренно холодного гумидного климата при еще не замерзающем Полярном бассейне (Толмачев, 1964) и одновременно с новым (неотектоническим) циклом поднятий горных областей Северной Азии, то на освободившихся от лесного покрова северных побережьях и верхних частях северных гор должны были возникнуть весьма благоприятные условия для становления жизненной формы субальпийских и гипоарктических (невысокорослых) кустарниковых ив и для развития формаций субальпийских и гипоарктических ивняков (на precisely увлажняемых днищах долины и ложбин, подножьях склонов и т. д.). Области первичного распространения данных формаций на полярных побережьях и на северных нагорьях местами непосредственно смыкались или же были связаны посредством речных долин; некоторые виды распространились и в северной части плейстоценовой таежной зоны (в сырых долинах рек, заболоченных лесах, на болотах и т. д.).

В отличие от берез ряда *Nanae* и многих вересковых гипоарктические евтрофные и мезотрофные виды ив более ограничены в своем продвижении по равнинам к югу (в глубь таежной зоны), так как не могут расти на олиготрофных торфяниках, а на открытых местообитаниях евтрофного ряда встречают более мощных конкурентов в лице быстро растущих бореальных кустарников (в первую очередь ив). Напротив, в Арктику они продвигаются дальше, чем гипоарктические вересковые и березы ряда *Nanae*; этому способствуют их большая ханофильность и их евтрофность. По-видимому, некоторые гипоаркто-субальпийские кустарниковые ивы явились родоначальниками тундровых стелющихся форм (*Salix arctica* ssp. *crassijulis* → ssp. *arctica*; возможно, предок *S. glauca* s. l. → *S. reptans*; более очевидный случай — возникновение молодой арктической расы *S. glauca* на о. Врангеля).

Кроме того, заросли кустарниковых ив довольно характерны как для субальпийского пояса высокогорий альпийского типа, так и для подгольцового пояса гольцовых высокогорий.

Из рассмотренных примеров с очевидностью вырисовывается закономерная повторяемость расовых рубежей в разных группах. Наиболее универсальное значение имеют следующие рубежи:

Урал—низовья Еписея—низовья Лены и Хараулахские горы—район Берингова пролива—горы Макензи (водораздел Юкона и Макензи)—район Гудзонова залива.

РОД *EMPETRUM* L.

Род необычайно характерен для гипоарктических ландшафтов; в Гипоарктике виды *Empetrum* обнаруживают очень широкую экологическую амплитуду. Вне Гипоарктики они также всюду предпочитают местообитания олиготрофного ряда; особенно устойчива связь некоторых *Empetrum* со сфагновыми верховыми болотами и лишайниковыми борами (перевейные, выщелоченные пески, скалы кислых пород) подзоны средней тайги, а также с прибрежными (в том числе дюнными) песками северной части Атлантического и Тихоокеанского побережий, где вороничные пустоши соперничают по своему значению с «верещатниками». В Гипоарктике (исключая приморские участки) формы *Empetrum* играют особенно значительную роль в северотаежной подзоне, а в пределах последней — в лишайниковых (ягельных) редколесьях, хотя в том или ином количестве они присутствуют и во многих других типах редколесий. Очень характерно присутствие *Empetrum* на гольцах таежной зоны в различных разностях лишайниковых тундр; представители рода имеются также на Кавказе (где вороника особенно обычна в области северного склона Большого Кавказа; часто отмечается в зарослях *Rhododendron caucasicum* Pall., на каменистых россыпях, скалах, откосах морей) и в горах Европы (Карпаты, Альпы, Пиренеи). В тундровой зоне собственно *Empetrum* не играет заметной роли и, как правило, приурочен к более южным участкам (подзоны южных и типичных — гипоарктических — тундр).

Empetrum — род с биполярным распространением (рис. 5); в умеренно холодном поясе южного полушария, в южной части чилийских Анд, на архипелаге Огненной Земли, Фолклендских островах и о-вах Тристан-да-Кунья встречаются только красноплодные ворошники (*E. rubrum* Vahl и близкие формы). Так, на Огненной Земле *E. rubrum* s. l. растет на прибрежных сфагновых торфяниках, в заболоченных низкорослых лесах из *Notofagus antharctica* (Forst.) Oerst. и на горных торфяниках и каменистых участках выше лесного пояса (Альбов, 1904), на о-вах Тристан-да-Кунья — на бесплодных каменистых участках, т. е. на местообитаниях, экологически глубоко родственных местообитаниям северных *Empetrum*, и в аналогичном климатическом (тепловом) поясе. Спутниками *Empetrum* на Огненной Земле нередко являются *Sphagnum magellanicum* Brid., *Cladonia rangiferina* (L.) Web. (Ahti, 1961), также *Carex magellanica* Lam., *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. s. l., едва отличимая от голарктической, и

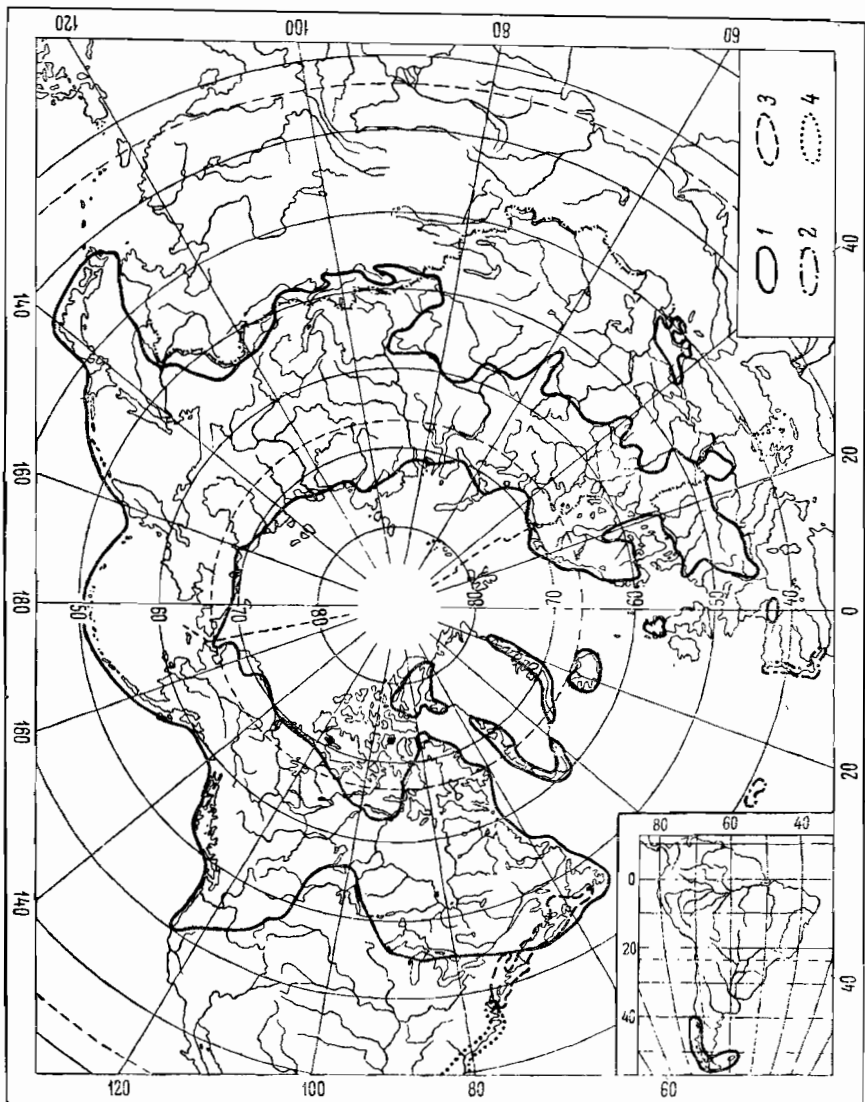


Рис. 5. Распространение родов сем. *Empetraceae* Lindl.

1 — род *Empetrum* L.; 2—3 — род *Sorbus* D. Don [2 — *S. alba* (L.) D. Don; 3 — *S. sorradii* Torr.]; 4 — род *Sorbaria* L. C. Richard (С. *ericksonii* Obs.). Не показано распространение *S. ericksonii* на побережьях и-ова Флорида и распространение рода *Empetrum* на о-вах Тристан-да-Кунья.

некоторые другие виды, местами входящие в его «свиту» и в северном полушарии (Roivainen, 1954).

В настоящее время наиболее полной систематической сводкой по роду *Empetrum* является монография В. Н. Васильева (1961), показавшего наличие сложной дифференциации внутри этого рода. К сожалению, крайние позиции автора в вопросе об объеме вида (признание за самостоятельные виды некоторых весьма критических, плохо отграниченных друг от друга форм) заставляют нас проявлять осторожность в использовании обширных материалов монографии для суждения об истории рода. Отметим только, что, кроме преобладающих в северном полушарии форм *Empetrum* с черными (в зрелом состоянии) ягодами, здесь имеются также красноплодные формы, приуроченные в основном к приатлантическим побережьям северной части Северной Америки (Löve, 1960); судя по данным В. Н. Васильева, красноплодные формы большей частью отличаются более густым и длинным опушением молодых побегов, а в южном полушарии — и значительной опушенностью молодых листьев.

Род *Empetrum* относится к олиготипному семейству *Empetraceae* Lindl., включающему, кроме того, еще 2 рода — *Ceratiola* L. S. Richard и *Corema* D. Don. Систематическое положение *Empetraceae* установлено далеко не окончательно; разные авторы сближают это семейство то с *Euphorbiaceae*, то с *Celastraceae* и *Vuxaceae* (порядок *Sapindales*), то с *Ericaceae*. Последняя концепция для нас особенно интересна в связи с глубоким сходством экологии и жизненных форм (эрикоидные кустарнички) *Empetraceae* и многих *Ericaceae*; она обосновывается строением пыльников, пыльцевых тетрад и некоторыми эмбриологическими особенностями *Empetrum*, эрикоидным типом микоризы *Empetraceae*; наконец, многие отличительные признаки *Empetraceae*, в целом не свойственные вересковым, можно встретить в отдельных группах последнего семейства. Таким образом, *Empetraceae* можно представить как древнее производное *Ericaceae* (семейства в основном антомофильного) с разнообразными признаками редукции в строении цветка, по-видимому, связанными со вторичным переходом к ветроопылению. Для выяснения происхождения рода *Empetrum* весьма существенно учесть географическое распространение, морфологические особенности и экологию остальных *Empetraceae* — *Ceratiola* и *Corema*.

Род *Corema* включает всего 2 вида: 1) *C. alba* (L.) D. Don (*Empetrum album* L.; западное побережье Пиренейского полуострова, Канарские острова); 2) *C. Conradii* Torr. (атлантическое побережье США, исключая п-ов Флорида, на север до южного берега о. Ньюфаундленд). Оба вида, судя по этикеткам, свойственны приморским дюшным ландшафтам, бесплодным пескам — растут в светлых борах, сосновых пустошах, верещатниках атлантического побережья.

Род *Ceratiola* — монотипный, с единственным видом *C. ericoides* Obs., растущим в южной части атлантического побережья США — Южной Каролине и Флориде — также в сосняках на сухих бесплодных дюнах. Таким образом, оба рода населяют очень ограниченные участки территории по обеим сторонам Атлантического океана, расположенные в основном к югу от области распространения *Empetrum*, свойственны другим ландшафтным зонам (например, субтропической растительности Флориды, зоне широколиственных лесов с участием отдельных вечнозеленых пород — в более северных районах атлантического побережья США), но в их пределах ограничены местообитаниями, экологически родственными местообитаниям более северного рода *Empetrum*. Дюнные пески морских побережий постоянно находятся в полосе непосредственного влияния климата моря с его более ровными и низкими температурами, его постоянными бризами и сильными ветрами, туманами, более высокой влажностью воздуха, частыми морозящими осадками. Дюнный рельеф (золотого происхождения) и механический состав грунта (крупные размеры частиц, обуславливающие низкую поглощающую способность почвы) в климатических условиях приморской полосы обеспечивают интенсивное выщелачивание, низкое плодородие и кислый режим почв подобных местообитаний, занятых обычно низкорослыми борами и пустошами; именно к этому сравнительно узкому диапазону условий и приурочено произрастание родов *Ceratiola* и *Corema*; вспомним также, что в более северных районах для рода *Empetrum* приморские бесплодные пески являются едва ли не основным местообитанием (по массовости, ценотической роли *Empetrum*). Отсюда сам собою напрашивается вывод, что первоначальное обособление и становление типа *Empetrum* было связано с приморскими дюнными ландшафтами северных побережий Атлантики. Этот тип местообитаний является очень древним, перманентно существующим, по крайней мере во внетропических широтах, с того времени, как существует деление на материки и крупные океанические массивы. Ландшафты приморской полосы вытянуты лентообразно, но при изрезанности береговой линии они также имеют колоссальную протяженность и площадь, известную территориальную цельность и непрерывность даже в историческом плане. В условиях равнинного рельефа эта узкая полоса может быть подразделена на 2 более узкие полосы: одна из них непосредственно контактирует с морем и является полосой засоленных грунтов; вторая — удаленная, с возвышенным рельефом — может быть названа полосой рассоления и выщелачивания; к ней и приурочено распространение *Empetraceae*. Там, где берега образованы горами, круто спускающимися к морю, первая полоса может выпадать, вторая — видоизменена, но все же четко выражена, особенно там, где берег образован выходами кислых пород (как это, например,

имеет место на побережьях восточной Канады, Гренландии и Фенноскандии). Вместе с тем постоянные ветры приморской полосы объясняют нам биологическую целесообразность ветроопыления, а следовательно, и черты упрощения и редукции в строении околоцветника, его невзрачный характер, превышение длины тычиночных питей и столбиков над длиной околоцветника, двудомность — все то, что мы и наблюдаем у *Empetraceae*. Так же находит свое объяснение и светолюбие *Empetraceae*. Если справедлива гипотеза о происхождении *Empetraceae* от *Ericaceae*, то первые представляют древнейшую ветвь *Ericaceae*, специализированную к условиям выщелоченных песков приморской полосы с их олиготрофной растительностью. Интересен в связи с этим вывод И. Д. Богдановской-Гиенэф (1946) о том, что первичным местообитанием *Empetrum* являлись бесплодные пески и открытые скалы.

У каждого из 3 родов *Empetraceae* сочетаются черты относительной примитивности с признаками подвижности. Примитивными признаками *Empetrum* являются многосемянность ягоды, трехмерность цветка, большее число тычинок (до 6); таковыми же рода *Corema* — трехмерность цветка и терминальное расположение соцветия (верхушечный полузонтик), что соответствует основному типу расположения цветка (или соцветий) у *Ericales* и родственных групп. Увеличение числа прицветничков у *Empetrum* связано с одиночным боковым расположением цветков и моноцидальным типом нарастания генеративных побегов; нижние прицветнички служат почечными чешуями зимующих генеративных почек. Примитивными признаками *Ceratiola* являются сухой плод и жизненная форма кустарника с прямыми побегами (сходная форма роста — у *Corema alba*).

С чем же связана столь различная судьба этих родов? Гипотеза об обособлении рода *Empetrum* на приморских местообитаниях олиготрофного ряда в более северной части атлантического побережья намечает путь к решению этого вопроса. Дело в том, что олиготрофные местообитания в целом глубоко чужды ландшафтам субтропического пояса и плакорным местоположениям умеренного пояса; зональные почвы субтропических и листопадных широколиственных лесов (и даже многих темнохвойно-таежных с примесью неморальных элементов) отличаются значительным плодородием, не говоря уже о почвах степей (континентального ряда). Большее распространение местообитания олиготрофного типа получают в таежной полосе; но плакорные позиции олиготрофные группировки захватывают именно в Гипоарктике — в полосе северной тайги, лесотундры и южных тундр (в Арктике собственно мы опять наблюдаем отход от олиготрофных условий).

Именно поэтому более северный тип *Empetrum* параллельно с общеземным похолоданием климата в конце третичного пе-

риода и особенно в плейстоцене, в отличие от обоих более южных, климатически более измененных сестринских родов, получил возможность широкого расселения в северном полушарии, а также (безусловно по горам!) проник и в южное полушарие; эдафические и климатические условия, при которых род обитает в субарктической и субантарктической полосе, подтверждают это. «Удобная» же и более простая гипотеза о тропическом происхождении *Empetrum* (Васильев, 1964) беспильна объяснить современное распространение рода, его экологию, его ландшафтные связи. Важно подчеркнуть также, что род *Empetrum* проник в южное полушарие вместе с целой «свитой» северных, внетропических видов — сосудистых, мхов, лишайников, многие из которых имеют немало общих черт экологии; отметим *Deschampsia flexuosa* s. l., *Vahlodea atropurpurea* s. l., *Phleum alpinum* s. l., *Carex microglochin* Wahlenb., *C. pyrenaica* s. l., *C. magellanica* [*C. irrigua* (Wahlenb.) Smith] и др. (Du Rietz, 1940; Roivainen, 1954). Вечнозеленость и эрикоидность *Empetrum* безусловно благоприятствовали (в перигляциальных условиях, при холодном и влажном климате) расселению *Empetrum* через тропические высокогорья.

Таким образом, история проникновения *Empetrum* в Гипоарктику рисуется нам совершенно иначе, нежели история ранее охарактеризованных родов; в частности, очень вероятно приатлантическое происхождение *Empetrum*.

На этом я заканчиваю детальный разбор морфолого-географической дифференциации отдельных систематических групп, включающих характернейших представителей плакорных комплексов Гипоарктики. Были рассмотрены далеко не все важнейшие группы. Быть может, следовало бы столь же детально рассмотреть подрод *Chamaemorus* рода *Rubus*, американский род *Kalmia*, гипоарктические расы бореальных видов рода *Lycopodium* s. l., рода *Pyrola*, *Vaccinium uliginosum* и *V. vitis-idaea*, род *Trichophorum*, группу *Rhododendron parvifolium* Adams — *R. lapponicum* L. из подрода *Osmothamnus*, секцию *Eriophorum* рода *Eriophorum* и многие другие группы. Но даже из рассмотренных выше примеров видно разнообразие путей формирования компонентов гипоарктических комплексов. Более определенное освещение вышеизложенный материал получит в следующем, заключительном разделе книги.

III. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОСНОВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ФЛОРЫ ГИПОАРКТИЧЕСКОГО ПОЯСА

Переходя к изложению широкой проблемы происхождения флоры Гипоарктики, я сразу должен ограничить свою задачу. Прежде всего речь будет идти о происхождении не всех элементов флоры пояса, поскольку количественно в ней даже преобладают виды смежных поясов — бореального и арктического, а именно о происхождении гипоарктического ее ядра — тех видов и комплексов, которые играют ландшафтную роль, занимают активные позиции на водоразделах Гипоарктики. Именно их судьба неразрывно слита с историей гипоарктических ландшафтов.

Второе ограничение: речь пойдет не о всей истории флоры Гипоарктики, а именно об ее происхождении, т. е. об ее древних истоках, основных периодах формообразования, а также о периоде становления гипоарктических ландшафтов типа современных. При отсутствии прямого палеоботанического ответа на все эти вопросы, ботанико-географические данные приобретают решающее значение. Что же касается флюктуаций позднеледникового и послеледникового времени, по которым для ряда районов накоплен значительный палеоботанический материал, то они имеют меньшее значение для решения вопроса о происхождении и возрасте гипоарктических растительных комплексов и гипоарктических ландшафтов как таковых.

По вопросу о возрасте гипоарктических ландшафтов, в частности северных редколесий и лесотундры, существуют две противоположные точки зрения. Согласно первой из них, высказанной Б. Н. Городковым (1935), лесотундровые и северотаежные ландшафты сложились уже к началу ледникового времени, южные и типичные тундры — их прямое производное. Во время экспансии ледников тундра и лесотундра отодвигались к югу, отступая перед фронтом ледников. Разделяя эту точку зрения в отношении европейской и западносибирской лесотундры, Б. Н. Норин (1961) считает, что лиственничные редколесья Северо-Востока Сибири переживали периоды наступления ледников на месте и по-

тому отличаются значительной древностью и как следствие — ценотической зрелостью. Мозаичное чередование тундровых и лесных участков в западной лесотундре, согласно этому автору, свидетельствует о молодости современных ландшафтов лесотундры.

Противоположную точку зрения высказал недавно А. И. Толмачев (1964) в статье «Теоретические вопросы изучения флоры Арктики». Приведу основные положения статьи по данному вопросу. «В отличие от тайги и в отличие от тундры — Арктики собственно, Гипоарктика имеет „свое лицо“ только в форме характерного сочетания флористических элементов, при ведущем положении видов, общих с обеими сопредельными флористическими областями (Арктической и Борсальной). Это и исключает возможность говорить о Гипоарктике как региональном подразделении Арктической флористической области, заставляет рассматривать гипоарктический тип флор как определенный зональный вариант флоры, повторяющийся во всех секторах северной суши. Но все это — признаки сугубо молодого флористического комплекса, безусловно более молодого и чем арктическая флора, и чем флора борсальная. Но такое образование не может быть исторически „переходным звеном“ на пути преобразования флоры одного типа во флору противоположного... С точки зрения флористической, лесотундра — молодое образование, возникшее в зоне контакта (кстати, довольно мобильной в отношении широтного положения) между сложившимся арктическим растительным комплексом и давно сложившимся таежным, очевидно, после того, как Арктика пережила время относительной изоляции от ландшафтов умеренного Севера в период наибольшего развития оледенений в субарктических широтах» (стр. 15).

Прежде чем изложить свои соображения по данному вопросу, я кратко назову основные палеоботанические факты, с которыми необходимо считаться при реконструкции прошлого Гипоарктики и ее характерных элементов. 1. В палеогене от умеренных широт и до Арктики повсеместно господствуют пеморальные листопадные и субтропические вечнозеленые комплексы евтрофного склада. В системе палеогеновых широтных зон собственно таежные, гипоарктические и арктические комплексы не находят места (Криштофович, 1941, 1958; Дорофеев, 1964). 2. По-видимому, в связи с общемировым похолоданием в миоцене в Европе субтропические комплексы замещаются пеморальными тургайского типа с участием темнохвойных пород; в плиоцене на Русской равнине уже господствует темнохвойная тайга, обогащенная пеморальными элементами (Сукачев, 1938; Дорофеев, 1963, 1964); тайга доходила до более низких широт, чем и в настоящее время (до Башкирии и Воронежской области). В горных районах Урала и Восточной Сибири (частично и Средней Европы) темнохвойные появились с конца олигоцена. Первые ископаемые флоры из горных районов Северо-Востока Сибири, в которых преобладают

темнохвойные (в том числе ели секций *Picea* и *Omorica*), кроме того, обильно представлены разнообразные сосны и лиственницы и некоторые широколиственные породы (прежде всего архаические формы берез), П. И. Дорофеев (1964) датирует миоценом, хотя некоторые исследователи приписывают более низкий возраст (эоплейстоцен). По-видимому, на севере Восточной Сибири зональнотаежные ландшафты утвердились значительно раньше, чем в Европе и Западной Сибири. 3. Олиготрофные компоненты таежных и гипоарктических ландшафтов, в частности, растения верхних болот (многие сфагны, вороника, кассандра, морошка, клюква, сабельник, кочкарная пушица), а также такое боровое растение, как *Arctostaphylos uva-ursi* (кроме того, *Calluna vulgaris*), на равнинах Европы появились значительно позднее обоснования здесь темнохвойной тайги — их остатки начинают встречаться начиная с первого межледникового (Богдановская-Гиенэф, 1946; Дорофеев, 1963). Лишь предки такого бореально-гипоарктического вида, как *Andromeda polifolia*, известны на равнинах Европы и Сибири уже с палеогена (Дорофеев, 1963, 1964). По-видимому, расселение большинства перечисленных видов происходило еще в плейстоцене, но осуществлялось в более северной полосе. 4. Многочисленные спорово-пыльцевые спектры из разных отделов плейстоцена бассейнов низовой Лены, среднего и нижнего течения Омолоя, Яны и Индигирки, изученные Р. Е. Гитерман (1963), дают основания для заключения о том, что в течение всего или почти всего плейстоцена здесь существовали гипоарктические ландшафты, имевшие много общих черт с современными. Так, пыльца древесных пород в среднеплейстоценовых отложениях из этих районов немногочисленна; из древесных пород отмечаются лиственницы, белая береза, лишь в единичных случаях и из более ранних отложений — ель; постоянно участие обильной пыльцы берез секций *Nanae*, также *Alnaster*, верескоцветных, в некоторых спектрах — спор сфагнов и плаунов. Датированный ранним или средним плейстоценом пыльцевой спектр Шагинского дола (Абыйская низменность; Гитерман, цит. соч.) имеет почти рецентный характер — с преобладанием пыльцы лиственницы, обилием пыльцы берез секций *Nanae* и *Albae*, ив, ольховника, обилием спор сфагновых мхов, плаунов, пыльцы верескоцветных, осок, злаков. Западнее из долины р. Курейки П. И. Дорофеевым и А. А. Межвилком (1956) описана флора, содержащая *Betula nana* s. l., *Dryas octopetala* L., *Andromeda polifolia*, L., *Alnaster fruticosus*, *Larix* sp., *Potentilla* sp. Авторы датируют ее плейстоценом, однако рецентный характер спектра дает основание предполагать скорее плейстоценовый возраст. В последнее время рядом исследователей (Васьковский, 1959, 1963, и др.) получены многочисленные карпологические и спорово-пыльцевые данные по плейстоценовым флорам более южных горных районов Северо-Востока, в частности хр. Черского и Колымского нагорья. Доказано, что в течение по крайней

мере большей части плейстоцена здесь уже отсутствовали экзотические хвойные типа *Pinus monticola* Dougl., но встречались *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr, *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., наряду с *Larix dahurica* и *Pinus pumila*. Первые три породы, ныне отсутствующие за Верхоянским хребтом, исчезли отсюда уже в позднем плейстоцене в связи с новым мощным циклом горных поднятий, который вызвал последнее горное оледенение на Северо-Востоке (зырянское) и сделал его климат еще более континентальным; одновременно кедровый стланик и даурская лиственница стали безраздельно господствовать в ландшафте.

Уже в свете приведенных палеоботанических данных едва ли можно поддерживать взгляд на гипоарктический тип ландшафтов и гипоарктические флоры как на сугубо молодое образование, возникшее в результате вторичного налегания в контактной зоне более древних таежных и арктических комплексов.

Но перейдем к рассмотрению ботанико-географических фактов, на основе которых можно подойти к ответу на поставленные ранее вопросы. При этом мы будем также опираться на примеры, подробно проанализированные в предыдущем разделе, и на аналогичные данные по другим группам, сведенные в известной работе И. Д. Богдановской-Гиенэф (1946).

1. Вопрос об истоках флоры Гипоарктического пояса. Если рассмотреть основной набор видов и систематических групп плакорных комплексов Гипоарктики и внеплакорных олиготрофных комплексов Бореального пояса и океанических провинций более южных поясов, то сразу бросится в глаза преобладание среди них резко обособленных в систематическом отношении типов, не имеющих близких сородичей. Таковы: 1) род *Empetrum*, да и все семейство *Empetraceae* (см. раздел II); 2) род *Oxycoccus* с 3 видами (4-й — гибридогенный); 3) олиготипный род *Ledum* (см. раздел II); 4) монотипный род *Chamaedaphne*; 5) род *Kalmia* с несколькими североамериканскими видами; 6) род *Andromeda* s. str. с 2 видами; ¹¹ 7) монотипный род *Calluna*, который, согласно Нордхагену (Nordhagen, 1937), представляет отдельную трибу *Calluneae* подсем. *Ericoideae*; 8) монотипный род *Nardus*, представитель монотипной же трибы *Nardeae*; 9) в олиготипный род *Avenella* иногда выделяют *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. и ее близких сородичей; 10) подрод *Chamaemorus* рода *Rubus* (с 2 видами: циркумполярным *R. chamaemorus* L. и эндемичным сахалинским *R. pseudochamaemorus* Tolm. с красными и в зрелом состоянии плодами; по данным Н. И. Демченко (1966), по пыльце оба вида морошки резко отличаются от всех

¹¹ В приатлантических районах бореальной Северной Америки олиготипные роды *Andromeda* и *Oxycoccus* представлены эндемичными видами *Andromeda glaucophylla* Link, *Oxycoccus macrocarpon* (Ait.) Pers., *O. palustris* Pers. ssp. *microphyllus* (Lange) A. et D. Löve. Здесь же встречается *Eriophorum spissum* Fern., близкий к *E. vaginatum* L.

оставшихся представителей рода *Rubus*); 11) олиготипная секция *Uliginosa* рода *Vaccinium* (Sleumer, 1941); 12) секция *Nanae* рода *Betula* (см. раздел II); 13) *Vaccinium vitis-idaea*; занимает обособленное положение в секции *Vitis-idaea* (Sleumer, l. c.); этот вид недавно предложено Н. А. Аврориным (1958) выделять как особый род *Rhodococcum*; 14) подрод *Cladonia* рода *Cladonia*; объединяет олиготрофные виды преимущественно северного полушария (Ahti, 1961a); 15) род *Arctous* (см. раздел II); 16) олиготрофные овсяницы из цикла *Festuca ovina* L. s. l., группирующиеся вокруг *F. ovina* s. str.; часть из них приурочена к борам и пустошам приатлантической Северной Европы.

Меньшая часть олиготрофных видов принадлежит к систематическим группам, в которых олиготрофные и евтрофные формы менее обособлены морфологически. Таковы, например, *Eriophorum vaginatum* L. s. l. с 3 расами (близкий сородич ее, *E. humile Turcz.* — высокогорное евтрофное растение Южной Сибири и северной Монголии, не образующее кочек), *Salix phylicifolia*, *S. pulchra*, *S. planifolia* — формы скорее факультативно олиготрофные, имеющие неолиготрофных сородичей (см. раздел II). Олиготрофные и неолиготрофные формы имеются в роде *Arctostaphylos* (см. раздел II), в роде *Erica* и некоторых других, среди деревьев — в роде *Pinus*.

Таким образом, среди олиготрофных элементов Гипоарктического пояса (в котором они зональны) и Бореального (где они интразональны) резко обособленных, самобытных форм имеется не меньше (если не больше!), чем, по Толмачеву (1954), среди спутников темнохвойной тайги. Эти формы, несомненно, вызревали уже в рамках палеогеновых и раннеогеновых ландшафтов, т. е. в то время, когда на равнинах и в низкогорьях вплоть до полярных пределов суши господствовали евтрофные комплексы.

На каких же территориях и в какой обстановке могло протекать древнейшее развитие олиготрофных растений?

Одним из древнейших очагов их развития являлись, по-видимому, более верхние уровни мезозойских горных цепей, окаймляющих с севера Тихий океан, особенно гор восточной окраины Лангарского материка, с характерным для них древним ритмом муссонов — зимних, дующих с охлажденного материка на море, и летних — дующих с моря на сушу. Здесь издревле существовал выше пояса неморальных лесов пояс темнохвойной тайги (Толмачев, 1954), над которым возвышались отдельные безлесные (гольцовые) массивы. Об этом говорит и повышенная концентрация в этих районах видов — спутников темнохвойных лесов, и, главное, концентрация на прытихоокеанских гольцах целого ряда высокообособленных эндемичных и субэндемичных родов, подродов, секций — в том числе из верескоцветных (род *Phyllodoce*, род *Cassiope*, род *Arctericia*, род *Bryanthus*, подрод *Therorhodium* рода

Rhododendron; Юрцев, 1964б). Именно здесь ландшафтную роль на высокогорьях (в том числе и в подгольцовых редколесьях) играют кустарничково-лишайниковые и кустарничково-моховые олиготрофные синузии с сочетанием гипоарктических и специфически гольцовых видов; экологически и биологически они также сходны с напочвенным покровом Гипоарктики.

Наконец, морфолого-географический анализ таких систематических групп, как род *Ledum*, роды *Arctostaphylos* и *Arctous*, группа листопадных секций рода *Vaccinium* (включая как таежную секцию *Myrtillus*, так и бореально-гипоарктическую, олиготипную — *Uiginosa*; Sleumer, 1941) и ряда других (Богдановская-Гипсэф, 1946), показывает, что именно в притихоокеанских горных районах концентрируются наиболее примитивные типы этих групп. Древние олиготрофные виды могли существовать здесь как в поясе горной темнохвойной тайги (особенно в верхней его части, в полосе редкостойных, угнетенных насаждений) — на каменистых субстратах, подвергавшихся интенсивному выщелачиванию, и на олиготрофных болотах, так и на гольцах, в условиях холодного влажного климата.

Другим типом ландшафтов, в пределах которых также еще в палеогене могли формироваться олиготрофные растения, были древние океанические побережья, в частности Атлантического океана, севернее полосы барического максимума.

Изрезанный, островной характер европейской суши благоприятствовал широкому распространению дюнных береговых ландшафтов, где в обстановке постоянных ветров с океана при повышенном количестве осадков на выщелоченных песках могли в субтропической, а позднее и в неморальной полосе существовать лишайниковые (клядопиевые) верещатники и боры. Именно на подобном типе местобитаниях и сейчас существуют к югу от бореального пояса южные *Empetraceae* — *Ceratiola ericoides* (Флорида) и оба вида рода *Corema*. В предыдущем разделе я постарался показать, что предок *Empetrum*, по-видимому, обособился впервые на побережьях более северных районов Атлантики и поэтому после образования циркумполярной полосы бореальных и гипоарктических ландшафтов получил возможность широкого расселения на водоразделах, тогда как более южные *Corema* и *Ceratiola* в неморальных и субтропических областях остались замкнутыми в узкие рамки полосы приморских дюн. Распространение *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. s. l. (олиготипный род *Avenella*) во многих чертах сходно с распространением всего рода *Empetrum*. Однако, помимо почти циркумполярного распространения в северном полушарии (*D. flexuosa* s. str.) и очень ограниченного — в субантарктической части Южной Америки, расы *D. flexuosa* s. l. известны в высокогорьях Северной и Экваториальной Африки и Юго-Восточной Азии. В самом подсем. *Ericoideae* одним из древнейших типов, несущим в то же время многие при-

знаки специализации, является монотипный европейский атлантический род *Calluna*.

C. vulgaris (L.) Hill. — одно из ландшафтных растений Северо-Атлантической провинции Гипоарктики и более южных европейских верещатников, где, кроме него, произрастает несколько видов рода *Erica*. По мнению ряда исследователей, и сам род *Erica*, и все подсем. *Ericoideae* имеет европейско-средиземноморское происхождение со вторичным мощным очагом формообразования в Капской области (Nordhagen, 1937—1938, и др.). Одним из древнейших европейско-атлантических олиготрофных типов является и *Nardus stricta* L., этот «монстр в мире злаков» (по выражению П. А. Смирнова). Возможно, что, помимо морских побережий, олиготрофные микротермные формы в палеогеновой Европе существовали и на каменистых выщелоченных местообитаниях на вершинах отдельных горных массивов. Интересно, что *Calluna vulgaris* и сейчас встречается на Азорских островах на вершинах высоких вулканических конусов. Наконец, весьма вероятно, что некоторые олиготрофные типы могли сложиться в интразональных сообществах палеогеновой Арктики — прежде всего на приморских дюнах и в верхних поясах гор. Одним из таких видов является, возможно, *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., — представитель монотипного рода.

2. Вопрос о первичных гипоарктических ландшафтах. Собственная история Гипоарктики как зонального пояса началась с обезлесения полярных побережий в связи с неогеновым похолоданием. Есть все основания считать, что оно совпало по времени с образованием темпохвойнотаяежной зоны на равнинах Евразии и Северной Америки (плиоцен), которое само по себе является важнейшим симптомом такого похолодания. Если более южные районы плиоценовой таяежной зоны были еще насыщены неморальным элементом, то в северных таяежных районах могло происходить расселение олиготрофных растений лишайниковых боров и сфагновых верховых болот, в том числе видов *Oxycoccus*, предка *Ledum palustre* (в Евразии), *L. groenlandicum* (в Северной Америке), *Chamaedaphne*, спустившихся на равнины вместе с тайгой, но не в составе таяежных ценозов. Что же происходило еще севернее?

А. И. Толмачевым (1964) недавно было высказано интересное соображение о ходе обезлесения полярных побережий. По Толмачеву, обезлесение полярных побережий должно было впервые произойти вследствие ухудшения температурных условий вегетационного периода еще до замерзания Полярного бассейна — при мягком снежном циклоническом режиме зим. Косвенным подтверждением этого являются плиоценовые (вплоть до раннеэоценовых?) находки в низовьях Лены и Омлоя ископаемых флор таяежного типа с преобладанием *Pinaceae*, в том числе и форм, близких к *Picea obovata* и *Larix dahurica*, но с участием

экзотических форм типа стробильных сосен, а по некоторым данным, и отдельных широколиственных деревьев (в том числе *Juglans cinerea* s. l.; Криштофович, 1958; Васильковский, 1963, и др.). Эти находки говорят еще о достаточно мягком характере зим, что исключает предположение о соседстве Ледовитого моря.

По мнению А. И. Толмачева, эти первичные безлесные полярные ландшафты должны были напоминать ландшафты Курильских островов или побережий Камчатки с разреженными березяками камчатско-курильского типа, притихоокеанскими крупнокустарничковыми ольховниками, мелкодревесными и кустарничковыми ивняками, т. е. ландшафты одной из океанических провинций Гипоарктики. Во всяком случае при указанном комплексе климатических условий у первичной равнинной северной границы леса ландшафты должны были приобрести гипоарктический характер; повсеместно происходило интенсивное выщелачивание почв водораздельных пространств.

Однако эти древние приморские гипоарктические ландшафты не могли не отличаться весьма существенно от ландшафтов современных океанических островных провинций Гипоарктики. Последние пыле круглый год окутаны океаническим воздухом, тогда как «в тылу» у древней пра-Гипоарктики существовали обширные матерки, охлаждавшиеся в зимнее время; следовательно, зимы и на побережьях были более холодные, временами морозные, но зато очень снежные и более устойчивые, летом же временами наблюдалось вторжение теплого континентального воздуха. Далее, на современных северных океанических островах наблюдается гористый рельеф вулканического происхождения с отложениями плодородных пеллов и т. д. (последнее обусловило столь широкое распространение на Камчатке камешноберезняков) — в пра-Гипоарктике рельеф был преимущественно равнинный, с преобладанием рыхлых осадочных пород. Наконец, как считают многие геологи, плиоцен был временем высокого стояния суши в области полярных побережий, когда шельфовые равнины не покрывались морем. Следовательно, первичные гипоарктические ландшафты существовали при более низком положении солнца в летнее время, при меньшей силе солнечного нагрева, при коротком периоде вегетации.

Поэтому, реконструируя первичные гипоарктические ландшафты, мы должны включить в них следующие сообщества. А. Олиготрофного ряда (кустарничковые и кустарниковые олиготрофные сообщества с покровом из гипсовых и сфагновых мхов — на суглинках, кустистых лишайников — на песках; кустарничково-сфагновые болота верхового и переходного типа). Б. Евтрофного ряда (луговые и болотистые кустарничковые ивняки — в поймах, на вогнутых частях склонов; низинные осоковые и пушицевые болота с покровом болотных мхов; луга; долинные

евтрофные лесные и крупнокустарниковые сообщества — возможно, *Alnastereta*, *Betuleta*; приморские литоральные сообщества с *Elymus mollis* Trin. s. l., *Lathyrus maritimus* L. s. l., *Leucanthemum* типа *arcticum*, *Mertensia maritima* L.). В составе кустарничков сочетались формы, общие и для олиготрофных интразональных сообществ северной полосы молодой таежной зоны, такие, как *Empetrum*, *Oxycoccus*, *Chamaedaphne*, возможно, *Ledum*, *Rubus chamaemorus*, с растениями типа *Phyllodoce coerulea* (L.) Bab., *Loiseleuria procumbens*, *Harrimanella Stelleriana* (Pall.) DC., *Cornus suecica* L. (с современными разрывами ареала в континентальных областях). На моховых болотах могла расти *Myrica gale* s. l. — вечной мерзлоты не существовало. В водораздельных кустарничковых сообществах северной оконечности Ангарида, вероятно, уже тогда получила распространение кустарниковая береза типа *Betula Middendorffii* — предок этого вида и ряда *Nanae* Sukacz. (если не прямой предок ряда *Nanae* s. l.; последнее было бы доказано, если бы подтвердился плодолоповый возраст находки этого вида на р. Курейке в районе хр. Пutorана). Здесь же могли расти кустарниковые ивы типа *Salix phylicifolia* и *S. glauca*, а в евтрофных ивняках — типа *S. lanata* s. l. По вопросу о том, была ли первичная лесотундра хвойной, таежной лесотундрой (как это имеет место сейчас в материковых провинциях Гипоарктики), существуют противоположные взгляды. Положительное решение этого вопроса прямо вытекает из гипотезы о первичном зарождении таежного ландшафта на территории Арктики, что принимается многими авторами. А. И. Толмачев, защищая гипотезу о горном происхождении темнохвойной тайги, выдвинул против первой точки зрения два основных возражения: 1) в раннетретичных высокоширотных ископаемых флорах темнохвойные отсутствуют или играют очень небольшую роль; 2) в составе современной арктической флоры нет следов таежной фазы. Если первый аргумент не вызывает серьезных возражений, то по поводу второго можно возразить, что обстановка под пологом темнохвойного леса (тепловой режим, выровненность температур, ровное распределение снега и т. д.) прямо противоположна природной обстановке, в которой существуют арктические растения; поэтому арктическая флора и не должна была унаследовать что-либо от темнохвойной тайги непосредственно. Не должна... но все-таки унаследовала, например, такие таежные виды мхов, как *Hylacomium splendens*, *Pleurozium Schreberi*. Интересно, что и в ультраконтинентальной области гипоарктических редколесий даурской лиственницы в бассейне Яны и Индигирки, где темнохвойнотаежное прошлое документируется палеоботанически, местами можно не встретить почти ни одного характерного спутника темнохвойной тайги! Что же касается Гипоарктики, то ее связи с темнохвойнотаежными комплексами прослеживаются непосредственно. Так, почти все характерные виды таежных плаунов и

многие — таежных грушанок отщепили на севере особые гипоарктические расы.

Резюмирую: маловероятно, что древняя Гипоарктика зародилась на территории таежной зоны, но очень вероятно, что контакт с тасжной зоной имел место с самых ранних этапов становления зональных гипоарктических ландшафтов. Гипоарктический пояс и Бореальный (тасжный) пояс — образования синхронные или почти синхронные.

3. Вопрос о возникновении гипоарктических ландшафтов современного типа. Основным толчком к возникновению гипоарктических ландшафтов современного типа послужило превращение лезамерзающего Полярного бассейна в замерзающий, а затем и в Ледовитый океан. Это решающее с точки зрения палеогеографии Севера событие, вероятно, произошло на рубеже плиоцена и плейстоцена, в преддверии ледниковой эпохи. Этому способствовала и большая ограниченность размеров Полярного бассейна при высоком стоянии суши; восточносибирско-американская часть Полярного бассейна, по-видимому, покрылась льдами раньше вследствие своей отгороженности хр. Ломоносова от притока теплых вод Атлантического океана, хотя этот приток временами мог быть и значительно более слабым, нежели в современную геологическую эпоху. Замерзание Полярного бассейна сделало более континентальным и зимний и летний климат полярных побережий, способствовало возникновению постоянной области арктического воздуха, морозного в зимнее время, холодного и со слабым абсолютным влагонасыщением — в летнее. На полярных побережьях и на субарктических континентальных низинах Восточной Сибири стала формироваться вечная мерзлота. Ответом на все это явились два главных события: 1) зарождение первичных арктических, или эоарктических, ландшафтов на месте первичных гипоарктических; 2) возникновение гипоарктических ландшафтов современного типа на территории северной окраины первичной таежной зоны. Таким образом, становление гипоарктических комплексов современного типа было синхронным становлению эоарктических, или первично арктических.

Первичные арктические растительные комплексы формировались прежде всего из евтрофных интразональных элементов древней Гипоарктики (растений евтрофных ивняков, долинных лугов, низинных болот и т. д.) и из гольцовых растений наиболее северных высокогорных массивов (особенно на Северо-Востоке Сибири, где древние ландшафты имели горнотундровый характер). Они унаследовали также некоторые плакорные элементы древней Гипоарктики (прежде всего из числа мхов и лишайников) и некоторые степные и континентальнополюсные (в том числе кальцифильные, например *Dryas*) элементы, проникновению которых в высокие широты благоприятствовало северное положение береговой

линии и континентальный характер климата Восточной Сибири. Добавлю, что данные о раннеплейстоценовом оледенении гор Северо-Востока Сибири, в частности Верхоянского хребта и хр. Черского, настолько неопределенны и спорны, что в настоящее время многие исследователи отрицают существование этого раннего оледенения (Баранова и Бискэ, 1964). Таким образом, во время общеземного похолодания, соответствовавшего первой ледниковой эпохе, связь флоры Эоарктики с южными высокогорьями через субарктические высокогорья Восточной Сибири, по-видимому, была достаточно широкой, однако существование к югу от Эоарктики своеобразного «гипоарктического фильтра» в виде полосы олиготрофных водораздельных сообществ препятствовало обмену. В межледниковые эпохи и во время термического максимума — в голоцене барьерная роль Гипоарктики усиливалась.

Одновременно со становлением арктических ландшафтов пояса гипоарктических ландшафтов была оттеснена к югу, в более континентальные районы; в нее преобразуются северные участки первичной тасжпой зоны. Именно к этому времени, по-видимому, было приурочено начало обособления гипоарктических рас многих тасжных видов плаунов и грушанок (*Lycopodium selago* s. l., *L. clavatum* s. l., *L. annotinum* s. l., *Pyrola rotundifolia* s. l. и др.). Уже тогда должна была резко обозначиться дифференциация Гипоарктического пояса на долготные провинции. В континентальных провинциях вымирают океанические элементы, которые и поныне сохранились в океанических провинциях. Успевшие широко распространиться в долготном направлении гипоарктические виды начинают распадаться на замещающие расы, отличающиеся своим отношением к континентальности климата; такие расы образовали *Salix phylicifolia* s. l., *Betula nana* s. l., *Salix lanata* s. l. и др.; одна из границ между расами большинства перечисленных видов приходится на район Енисея. Интересно, что бассейны Юкона почти во всех случаях населяют виды или расы, характерные и для Северо-Востока Сибири; кроме случаев, рассмотренных в предыдущем разделе, в качестве примера можно привести взаимоотношение в Северной Америке *Rhododendron parvifolium* Adams (вида, обычного и в Восточной Сибири) и *R. lapponicum* L. (проникшего также на север Западной Европы).

В климатически более мягких Восточноевропейско-Западносибирской и Канадской провинциях современные ландшафты, по-видимому, больше напоминают древние гипоарктические, несмотря на все флюктуации плейстоцена (оледенения, трансгрессии); эти флюктуации в наибольшей степени отразились на составе интразональных элементов; усилилась также роль темнохвойнотасжных элементов. Исключительно бедные, но устойчивые, способные к регенерации плакорные комплексы Гипоарктики претерпели сравнительно немного изменений, хотя оледенения заставляли временно отступать характерные их элементы к югу, где они из-

вестны в составе всех так называемых дриасовых ископаемых флор (Tralau, 1963); однако южные приледниковые ландшафты были гораздо более пестрыми. О том, что часть гипоарктико-ледниковые эпохи пережила на месте, на поледепевавших участках, говорит, в частности, существование к северу и северо-востоку от ареала западной расы *Betula nana* s. l. ее особой тундровой расы — *B. tundrae*, а на п-ове Лабрадор и в Ньюфаундленде — еще более своеобразной *B. Michauxii*.

На севере Восточной Сибири, за Верхоянским хребтом, гипоарктические комплексы существовали в наиболее спокойной обстановке; однако именно здесь они оказались наиболее преобразованными по сравнению с первичными гипоарктическими. По данным П. И. Дорофеева (1964; также — личное сообщение), неогеновые горные флоры хр. Черского отличались повышенным типовым разнообразием лиственниц, среди которых прослеживаются и вероятные предки даурской лиственницы. Параллельно с формированием вечной мерзлоты на севере Восточной Сибири усиливались позиции даурской лиственницы (Дылис, 1961); по-видимому, уже в начале плейстоцена она господствовала на северных низменностях в мерзлотных ландшафтах. Кроме лиственничных редколесий, широкое распространение получили сообщества кочкарной пушицы и сообщества *Betula exilis*. Во время роста долиньных ледников в горах Северо-Востока существование редколесий, а также других компонентов ландшафта (включая степные сообщества) в межгорных котловинах и на гипоарктических низменностях не прерывалось, что доказывается существованием в бассейне Яны термофильных эндемичных форм степного склада, имеющих близких сородичей — *Potentilla Tollii* Trautv. и др. Максимальным на Северо-Востоке, возможно, было позднечетвертичное, зырянское оледенение, совпавшее с поднятием хребтов на 300—500 (до 700) м; к северу от Верхоянского хребта вымерли последние виды темнохвойных деревьев, сибирская лиственница, сибирский кедр, сосна (Васьковский, 1963). По-видимому, с эпохой среднеплейстоценового оледенения было связано обособление к северу от горных ледников мелколистных рас брусники и голубики (Юрцев, 1961), а быть может, и *Larix dahurica* ssp. *Cajan-deri*.

Усиление континентальности климата Северо-Востока в начале плейстоцена, вызванное замерзанием Полярного бассейна и новыми поднятиями береговых хребтов, сделало зимний материковый муссон притихоокеанской полосы Восточной Сибири сухим и морозным. Следствием этого явилось постепенное исчезновение из приморских районов экзотических хвойных; приморская кедровая сосна типа *Pinus parviflora* Sieb. et Zucc. приспособилась к перенесению зимних морозных муссонов, выработав способность к осеннему полеганию стволов и ветвей и изменив форму роста; это открыло ее потомку — кедровому стланнику — путь в более

малоснежные и континентальные районы Верхояно-Колымской горной страны. На зональную арену кедровый стланик вышел в связи с затоплением Берингийской суши; по природе своей он — горное растение и скорее охотский, чем берингийский или ангарский элемент. Ископной берингийской гипоарктической формацией являются кустарничково-мохово-кочкарные тундры с господством *Eriophorum vaginatum*. Процветанию кочкарных тундр здесь способствуют морозные зимы (преобладание ветров из Арктики!), прохладное лето с повышенным выпадением осадков и, как следствие, — сочетание водоупора вечной мерзлоты со значительным влагонакоплением.

В районе северной Атлантики мощные подводные излияния лав в палеогене создали обширное базальтовое плато, осколками которого являются Исландия, Фарерские острова, о. Ян Майен (Einarsson, 1963); по некоторым данным, это плато просуществовало до начала плейстоцена включительно (Dahl, 1963). Позднеплейстоценовые находки морской фауны в Исландии говорят о климате, близком к современному; из сухопутных растений найдены ольха, ивы, береза (Schwarzbach, 1963).

Анализ состава современных амфиатлантических видов растений и животных (среди которых субарктические элементы явно преобладают) свидетельствует о том, что в основе своей гипоарктические ландшафты Северо-Атлантической провинции также достаточно древни. Обезлесение этих районов, вероятно, происходило через фазу березовых кривоствольных редколесий *Betula tortuosa* s. l. По подсчетам Даля (Dahl, l. c.) большинство современных амфиатлантических видов в Скандинавии характерно для пояса березовых лесов и редколесий из *Betula tortuosa*.

Интересно, что, по данным Гьяреволя (Gjaerøvoll, 1956), многие типичные амфиатлантические аркто-альпийские виды (также, как *Salix herbacea* L.) приурочены к кислым породам, что, по-видимому, говорит о почвенно-геохимической обстановке на последеневавших шельфовых участках северной Атлантики.

Таким образом, можно думать, что в основных чертах современное провинциальное расчленение Гипоарктического пояса сложилось уже к началу плейстоцена.

Таким образом, на вопрос о возрасте гипоарктических флористических комплексов и гипоарктических ландшафтов можно дать следующий ответ.

1. Возраст многих олиготрофных компонентов гипоарктических и бореальных флор не моложе палеогенового или раннеэоценового. В палеогене—раннем эоцене эти виды развивались в интразональных условиях на (локальных) выщелоченных субстратах в более верхних поясах гор и на древних океанических побе-

режьях. На этих специфических местообитаниях олиготрофные типы растений формировались из компонентов господствовавших в ландшафте вечнозеленых (субтропических и микротермных горных), а также листопадных, неморальных лесов. Не случайно среди бореально-гипоарктических кустарничков вечнозеленых форм еще больше, чем среди спутников темнохвойной тайги. Крайне изменившимися дериватами неморальных комплексов являются гипоарктические березки, ивы, голубика (Криштофович, 1958; Дорофеев, 1964). Однако до выхода на зопальную арену древнейшие олиготрофные растения претерпели длительную эволюцию вне исходных субтропических и неморальных комплексов.

2. Древнейшие гипоарктические ландшафты складывались с пачала плиоцена на побережьях Полярного бассейна по мере их обезлесения непосредственно к северу от полосы формирования ландшафтов тасжной зоны и одновременно с их формированием.

3. Гипоарктические ландшафты современного типа сложились к началу ледникового времени на территории северной окраины первичной тасжной зоны в связи с превращением Полярного бассейна в Ледовитый, изменением климата высокоширотной области от морского до континентального, формированием в пей типично арктических (эоарктических) комплексов.

ЛИТЕРАТУРА

- Аврорин Н. А. 1958. О роде Брусника — *Rhodococcum* (Rupr.), gen. nov. (*Vacciniaceae*). Бот. журн., XLIII, 12.
- Александрова В. Д. 1964. Арктические тундры СССР. Л.
- Алисов Б. П. 1956. Климат СССР. М.
- Алисов Б. П., И. А. Берлин и В. М. Михель. 1954. Курс климатологии. Часть. III. Климаты земного шара. М.
- Альбов Н. М. 1904. Опыт сравнительного изучения флоры Огненной Земли. Фито-географический этюд. М.
- Атлас СССР. 1962. М.
- Баранова Ю. П. и С. Ф. Бисквэ. 1964. Северо-Восток СССР. Из сер.: История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М.
- Баранова Ю. П. и П. И. Дорофеев. 1962. О возрасте нагаевской толщи. Докл. АН СССР, 145, 6.
- Бобров Е. Г. 1961. Илтрогессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири. Бот. журн., XLVI, 3.
- Богдановская-Гиенэф И. Д. 1946. О происхождении флоры бореальных болот Евразии. Мат. по ист. фл. и растит. СССР, II, М.—Л.
- Буданцев Л. Ю. и И. Н. Свешникова. 1964. Новейшие палеоботанические исследования в Арктике. Пробл. Севера, 8, М.—Л.
- Булгаков Н. П. 1964. О распространении льда в Беринговом море. Океанология, IV, 5.
- Василевская В. К. 1954. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад.
- Васильев В. П. 1941. Каменная береза (*Betula Ermani* Cham. s. l.) (Экология и денология). Бот. журн., XXVI, 2-3.
- Васильев В. Н. 1956а. Ботанико-географическое районирование Восточной Сибири. Уч. зап. Ленингр. пед. инст. им. А. И. Герцена, 116.
- Васильев В. Н. 1956б. Растительность Анадырского края. М.—Л.
- Васильев В. П. 1957. Флора и палеогеография Командорских островов. М.—Л.
- Васильев В. Н. 1958а. Байкало-Саянская область как один из главных поздних центров формирования рода *Betula* L. Тр. Инст. леса АН СССР, XXXVII, М.
- Васильев В. Н. 1958б. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. Мат. по ист. фл. и растит. СССР, III, М.—Л.
- Васильев В. Н. 1961. Род *Empetrum*. М.—Л.
- Васильков Б. П. 1955. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. М.—Л.
- Васьюковский А. П. 1958. Новые данные о границах распространения деревьев и кустарников — цепообразователей на крайнем Северо-Востоке СССР. Мат. по геол. и полезн. ископ. Сев.-Вост. СССР, 13, Магадан.

- Васильковский А. П. 1959. Краткий очерк растительности, климата и хронологии четвертичного периода в верховьях рек Колымы, Индигирки и на северном побережье Охотского моря. В сб.: Ледниковый период на территории европейской части СССР и Сибири, М.
- Васильковский А. П. 1960. Географические особенности почв лесной области крайнего Северо-Востока СССР. Краведч. зап., 3, Магадан.
- Васильковский А. П. 1963. Очерк стратиграфии антропогенных (четвертичных) отложений крайнего Северо-Востока Азии. Мат. по геол. и полезн. ископ. Сев.-Вост. СССР, 16, Магадан.
- Вахтина Т. В. 1964. Особенности развития основных видов кормовых кустарников тундровой зоны и использование их в оленеводстве. Автореф. дисс., Л.
- Вихирева-Василькова В. В., В. А. Гаврилюк и В. Ф. Шамурин. 1964. Надземная и подземная растительная масса некоторых кустарничковых сообществ Корякской земли. Пробл. Севера, 8, М.—Л.
- Воробьев Д. П. 1963. Растительность Курильских островов. М.—Л.
- Геоботаническая карта СССР. 1954. М.—Л.
- Геоботаническое районирование СССР. 1947. М.—Л.
- Герасимов И. П. и К. К. Марков. 1939. Ледниковый период на территории СССР. Физико-географические условия ледникового периода. М.—Л.
- Гитерман Р. Е. 1963. Этапы развития четвертичной растительности Якутии и их значение для стратиграфии. М.
- Горбацкий Г. В. 1964. Северная полярная область. Л.
- Городков Б. Н. 1946. Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области. Ежегодн. Тобольск. губ. муз., 27.
- Городков Б. Н. 1935. Растительность тундровой зоны СССР. М.—Л.
- Городков Б. Н. 1952. Происхождение арктических пустынь и тундр. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 8, М.—Л.
- Городков Б. Н. 1956. Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). В сб.: Растит. Крайн. Сев. СССР и ее освоен., 2, М.—Л.
- Горчаковский П. Л. 1962. К географии, экологии и истории формирования ареала вереска. Бот. журн., XLVII, 9.
- Григорьев А. А. 1956. Субарктика. Изд. 2-е, М.
- Гроссет Г. Э. 1959. Кедровый стланник. М.
- Дадыкин В. П. 1952. Особенности поведения растений на холодных почвах. М.
- Демченко Н. И. 1966. Морфология пыльца розоцветных. Автореф. дисс., Киев.
- Денисова Л. В. 1958. К морфогенезу извилистой березы. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биолог., LXIII, 5.
- Дервиз-Соколова Т. Г. 1964. Растительность крайнего востока Чукотского полуострова. Пробл. Севера, 8, М.—Л.
- Дорофеев П. И. 1963. Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. Мат. по ист. фл. и растит. СССР, IV, М.—Л.
- Дорофеев П. И. 1964. Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпоботанических исследований. Автореф. дисс., Л.
- Дорофеев П. И. и А. А. Межвилк. 1956. О плиоценовых отложениях и флоре с реки Курейки. Докл. АН СССР, 110, 3.
- Дылис П. В. 1961. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.
- Жукова П. Г. 1966. Новые хромосомные числа растений Северо-Востока Сибири. Бот. журн., LI, 10.
- Жуйкова И. В. 1958. Морфогенез пшадерного кустарника *Arctous alpina* (L.) Nied. в условиях Хибинских гор. Бот. журн., XLIII, 9.

- Зольников В. Г., Л. Г. Еловская, Л. В. Тетерина, Е. И. Черпак. 1962. Почвы Виллойского бассейна и их использование. М.
- Ивапов П. Н. 1948. Ландшафтно-климатические зоны земного шара. Зап. Всесоюзн. геогр. общ., нов. сер., 1, М.—Л.
- Ивапов П. Н. 1956. Климатические области Евразии. Уч. зап. Лепингр. пед. инст. им. А. И. Герцена, 116.
- Иванова Е. Н., Н. Н. Розов, А. А. Ерохина, Н. А. Погина, В. А. Посин и К. А. Уфимцева. 1961. Новые материалы по общей географии и классификации почв полярного и борсального пояса Сибири. Почвоведение, 11.
- Игнатько И. В. 1964. Об особенностях почвообразования в различных подзонах восточноевропейских тундр. Пробл. Севера, 8, М.—Л.
- Игошина К. П. 1964. Растительность Урала. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 16, М.—Л.
- Каравасев М. Н. 1948. Основные моменты развития растительного покрова Центральной Якутии с середины третичного периода. Докл. на I научн. сесс. Якут. п.-иссл. базы АН СССР, Якутск.
- Каравасев М. Н. 1953. Обзор видов рода *Arctous* Niedenzu. Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, XV, М.—Л.
- Каравасев М. П. 1958. Конспект флоры Якутии. М.—Л.
- Каравасева Н. А., И. А. Соколов, Т. А. Соколова и В. О. Таргульян. 1965. Об особенностях почвообразования в тундрово-таежных мерзлотных областях Восточной Сибири и Дальнего Востока. Почвоведение, 7.
- Каравасева Н. А. и В. О. Таргульян. 1963. К изучению почв тундр Северной Якутии. В сб.: О почвах Восточной Сибири, М.
- Катенин А. Е. 1962. Эндотрофная микориза у видов лилейных и лютиковых в Арктике. Бот. жури., XLVII, 9.
- Катенин А. Е. 1964. О микоризе арктических растений. Пробл. Севера, 8, М.—Л.
- Кац П. Я. 1948. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М.
- Келлер Б. А. 1938. Главные типы и основные закономерности в растительности СССР. Растительность СССР, I, М.—Л.
- Климатический атлас СССР, I. 1960. М.
- Клюкин П. К. 1959. Краткий климатический очерк крайнего Северо-Востока СССР. В сб.: Краеведч. зап., 2, Магадан.
- Колесников Б. П. 1946. К систематике и истории развития листовицид секции *Pauciseriales* Patschke. Мат. по ист. фл. и растит. СССР, II, М.—Л.
- Комаров В. Л. 1908. Введение к флорам Китая и Монголии. СПб.
- Комаров В. Л. 1926. Введение в изучение растительности Якутии. Тр. Комисс. по изуч. Якут. АССР, I, Л.
- Комаров В. Л. 1927—1930. Флора полуострова Камчатки, I—III. Л.
- Комаров В. Л. 1940. Ботанический очерк Камчатки. Камчатский сборник, I, М.—Л.
- Кормовая характеристика растений Крайнего Севера СССР. 1964. М.—Л.
- Краснов А. П. 1894. Из поездки на Дальний Восток Азии. Землеведение, I, 2—3.
- Крейда П. А. 1958. О почвах восточноевропейских тундр. Почвоведение, 1.
- Криштофович А. Н. 1924. Ископаемая ель Анадырского края. В сб.: Мат. по геол. Д. Вост., Владивосток.
- Криштофович А. Н. 1941. Палеоботаника. Изд. 3-е, М.—Л. [Изд. 4 е, 1957, Л.].
- Криштофович А. Н. 1958. Происхождение флоры Ангарской суши. Мат. по ист. фл. и растит. СССР, III, М.—Л.

- Крючков В. В. 1963. Некоторые теоретические и практические предпосылки преодоления безлесия тундры. Изв. Всесоюз. геогр. общ., 95, 1.
- Кузякип А. П. 1962. Зоогеография СССР. Уч. зап. Моск. обл. пед. инст. им. Н. К. Крупской, 109.
- Кузякин А. П. 1966. Схема зонально-ландшафтного райопирования лесотундры СССР. В сб.: Проблемы лесотундры в биогеографии и пути освоения лесотундровых территорий, М.—Л.
- Куприянова Л. А. 1965. Палинология сereжкоцветных. М.—Л.
- Лавренко Е. М. 1948. О принципах ботанико-географического расчленения Палеарктики. Бот. журн., XXXIII, 1.
- Лавренко Е. М. 1951. Возраст ботанических областей внетропической Евразии. Изв. АН СССР, сер. геогр., 2.
- Лавренко Е. М. 1958. На XI Международной ботанико-географической экскурсии в Восточных Альпах. II. Поясность растительности северных известковых Альп и Тироля. Бот. журн., XLIII, 2.
- Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. 1963. М.
- Лесков А. И. 1947а. Европейско-Сибирская кустарниковая (лесотундровая) область. В кн.: Геоботаническое райопирование СССР, М.—Л.
- Лесков А. И. 1947б. Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область. В кн.: Геоботаническое райопирование СССР, М.—Л.
- Липшиц С. Ю. 1961. Заметка о новой кавказской толочнянке — *Arctostaphylos caucasica* Lipsch. Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, XXI.
- Лукичева А. Н. 1963. Растительность северо-запада Якутии и ее связь с геологическим строением местности. М.—Л.
- Малаева Е. М. 1965. Верхнеплиоценовые—плейстоценовые флоры Северной Камчатки и их значение для стратиграфии и палеогеографии. Автореф. дисс., М.
- Малышев Л. И. 1960. Ошибочное мнение о произрастании кедрового стланика [*Pinus pumila* (Pall.) Rgl.] в Саянах. Бот. журн., XLV, 5.
- Малышев Л. И. 1963. Растительность Восточного Саяна в пределах Бурятской АССР. В сб.: Научные чтения памяти М. Г. Погова, Иркутск.
- Малышев Л. И. 1965. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.—Л.
- Марков К. К. 1960. Палеогеография. М.
- Микориза растений. 1963. М.
- Миллер М. С. 1963. О причинах ксероморфизма растений верховых болот. Уч. зап. Ленингр. пед. инст. им. А. И. Герцена, 249.
- Мишнев Н. А. 1963. Структура растительных ассоциаций (по материалам исследования чернично-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве). М.—Л.
- Михайлов И. С. 1960. Дерновые арктические почвы о. Большевик. Почвоведение, 6.
- Михайлов И. С. 1962а. Арктические почвы. Вопросы географии и геонезиса. Автореф. дисс., М.
- Михайлов И. С. 1962б. Почвы полярных пустынь и роль Б. Н. Горюкова в их изучении. Изв. Всесоюз. геогр. общ., 94, 6.
- Навашип С. Г. 1951. Об обыкновенной березе и о морфологическом значении халацогамии. Избр. труды, I, М.—Л.
- Науомов Е. М. 1963. Почвы южной части Магаданской области в пределах Охотского побережья. В сб.: О почвах Восточной Сибири, М.
- Норин Б. Н. 1957. Место лесотундры в системе растительных зон и проблема выделения лесотундрового типа растительности. В сб. Тез. докл. II Делегатск. съезда ВБО, 4, Л.
- Норин Б. Н. 1958. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре. В сб.: Растит. Крайн. Сев. СССР и ее освоен., 3, М.—Л.
- Норин Б. Н. 1961. Что такое лесотундра? Бот. журн., XLVI, 1.

- Норин Б. Н. 1962. О комплексности и мозаичности растительного покрова лесотундры. Пробл. бот., 6.
- Норин Б. Н. 1964. Проблема лесотундры и задачи ее комплексного стационарного изучения. Пробл. Севера, 8, М.—Л.
- Огуреева Т. Н. 1966. Ерники южной половины советского Дальнего Востока. Автореф. дисс., М.
- Окснер А. И. 1944. О происхождении биполярных лишайников. Бот. журн., XXIX, 6.
- Основные проблемы изучения четвертичного периода. 1965. М.
- Палеогеография и четвертичного периода. 1965. М.
- Пармузиц Ю. П. 1959. Северное редколесье Восточной Сибири как ландшафтная зона. В сб.: Мат. I Совещ. географов Сиб. и Д. Вост., 1, Иркутск.
- Перельман А. И. 1961. Геохимия ландшафта. М.
- Перфильев И. А. 1963. Карликовая березка архангельских тундр. Бот. журн., XLVIII, 8.
- Петров О. М. 1963. Стратиграфия четвертичных отложений южной и восточной частей Чукотского полуострова. Бюлл. Комисс. по изуч. четверт. периода, 28, М.
- Петровский В. В. и О. В. Ребристая. 1965. К характеристике флоры восточноевропейской лесотундры. Бот. журн., 1, 7.
- Полозова Т. Г. 1962. Семенное возобновление карликовой березки на востоке Большеземельской тундры. Бот. журн., XLVII, 9.
- Полозова Т. Г. 1964а. Корневая система карликовой березки *Betula nana* L. в восточноевропейской лесотундре. Бот. журн., XLIX, 3.
- Полозова Т. Г. 1964б. Биология и экология ерника (*Betula nana* L.) в восточноевропейской лесотундре. Автореф. дисс., Л.
- Полозова Т. Г. 1966. К биологии и экологии ерника *Betula nana* L. в восточноевропейской лесотундре. В сб.: Приспособление растений Арктики к условиям среды, М.—Л.
- Попомарева В. В. 1951. К познанию гумусо-иллювиального подзолообразовательного процесса. Уч. зап. Ленингр. унив., 140.
- Попомарева В. В. 1964. Теория подзолообразовательного процесса. М.—Л.
- Поплавская Г. И., С. И. Петрова и Е. П. Яшумова. 1939. Материалы по изучению экологии арктических растений. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт. отд. бот., LXVII, 3.
- Попов М. Г. 1927. Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. САГУ, 15, Ташкент.
- Попов М. Г. 1956. Эндемизм во флоре побережий Байкала и его происхождения. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения, М.—Л.
- Попов М. Г. 1959. Флора Средней Сибири, II. М.—Л.
- Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР. 1960. Магадан.
- Природные условия и районирование Камчатской области. 1963. М.
- Рассадина К. А. 1950. Цетрария (*Cetraria*) СССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II, Споровые растения, 5, М.—Л.
- Растительность бассейна реки Вилюя. 1962. М.—Л.
- Растительный покров СССР, I. 1956. М.—Л.
- Рахманина А. Т. 1964. Транспирация растений в некоторых сообществах восточноевропейской лесотундры. Пробл. Севера, 8, М.—Л.
- Родин Л. Е. и Н. И. Базилевич. 1965. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.—Л.
- Сакс В. Н. 1958. Некоторые соображения о геологической истории Арктики. Пробл. Севера, 1, М.

- Сакс В. Н. и Н. Н. Ланина. 1961. Новые данные по истории геологического развития Северного Ледовитого океана. Мат. по Аркт. и Антаркт., 1, Л.
- Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфологии растений. М.
- Серебряков И. Г. и М. Б. Чернышева. 1965. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных *Ericaceae*. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биолог., LX, 2.
- Скворцов А. К. 1961. Ивы секции *Phylicifoliae* Dumort. во флоре СССР. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биолог., LXVI, 4.
- Скворцов А. К. 1966а. Ивы СССР. (Систематика и география). Автореф. дисс., М.
- Скворцов А. К. 1966б. Род *Salix* L. — Ива. Арктическая флора СССР, 5, М.—Л.
- Скворцов А. К. и М. Д. Голышева. 1966. Исследование анатомии листа ив (*Salix*) в связи с систематикой рода. Acta bot. Acad. Sci. Hung., 12.
- Соколов И. А. и В. О. Таргульян. 1964. К характеристике охристых почв Камчатки. В сб.: Тр. II Сиб. совещ. почвоведов, Новосибирск.
- Соколова Т. А. и И. А. Соколов. 1963. О горно-таежных почвах Восточного Забайкалья. В сб.: О почвах Восточной Сибири, М.
- Сочава В. Б. 1929. О новой березе. В сб.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии, М.
- Сочава В. Б. 1940. О безлесии тундр. Тр. Лепингр. общ. естествоиспыт., LXVIII, 3.
- Сочава В. Б. 1944а. О происхождении флоры северных полярных стран. Природа, 4.
- Сочава В. Б. 1944б. Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. Сов. бот., 1.
- Сочава В. Б. 1956а. Лиственничные леса. В кн.: Растительный покров СССР, I, М.—Л.
- Сочава В. Б. 1956б. Закономерности географии растительного покрова горных тундр СССР. В сб.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения, М.—Л.
- Сочава В. Б. 1957. Тайга на северо-востоке Средне-Сибирского плоскогорья. Бот. журн., XLII, 9.
- Сочава В. Б. и Б. П. Городков. 1956. Арктические пустыни и тундры. В кн.: Растительный покров СССР, I, М.—Л.
- Сочава В. Б. и А. Н. Лукичева. 1953. К географии кедрового стланика. Докл. АН СССР, XC, 6.
- Стариков Г. Ф. 1958. Леса Магаданской области. Магадан.
- Стрелков С. А. 1964. История развития рельефа севера Сибири. Автореф. дисс., М.
- Сукачев В. П. 1910. Некоторые данные к доледниковой флоре севера Сибири. Тр. Геол. муз. Акад. наук, IV, 4, СПб.
- Сукачев В. П. 1911. К систематике сибирских берез. Тр. Бот. муз. Акад. наук, VIII, СПб.
- Сукачев В. П. 1912. Растительность верхней части бассейна р. Туингира Олекминского окр., Якутской обл. (Фитосоциологический очерк). Тр. Амурск. экзпед., 16, СПб.
- Сукачев В. П. 1924. К истории развития лиственниц. В сб.: Лесное дело, Л.—М.
- Сукачев В. П. 1938. История растительности СССР во время плейстоцена. Растительность СССР, I, М.—Л.
- Таргульян В. О. 1959. О первых стадиях выветривания и почвообразования на изверженных породах в тундровой и таежной зонах. Почвоведение, 11.
- Таргульян В. О. 1963. Миграция некоторых химических элементов с речными водами горно-таежных районов. Почвоведение, 6.

- √ Таргульян В. О. 1966. Почвенно-геохимическое разделение холодновлажных областей Евразии. В сб.: Проблемы лесотундры в биогеографии и пути освоения лесотундровых территорий, М.—Л.
- Таргульян В. О. и Н. А. Караваева. 1964. Опыт почвенно-геохимического разделения полярных областей. Пробл. Севера, 8, М.—Л.
- Тихомиров Б. А. 1941. О лесной фазе в последлениковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре. Мат. по ист. фл. и растит. СССР, I, М.—Л.
- Тихомиров Б. А. 1946а. К происхождению ассоциаций кедрового стланика (*Pinus pumila* Pgl.). Мат. по ист. фл. и растит. СССР, II, М.—Л.
- Тихомиров Б. А. 1946б. К филоценогенезу некоторых растительных формаций Арктической Евразии. Бот. журн., XXXI, 6.
- Тихомиров Б. А. 1946в. Пути формирования растительного покрова арктической Евразии в четвертичном периоде. Сов. бот., XIV, 5.
- Тихомиров Б. А. 1949. Кедровый стланик, его биология и использование. М.
- Тихомиров Б. А. 1952. Значение мохового покрова в жизни растений Крайнего Севера. Бот. журн., XXXVII, 5.
- Тихомиров В. А. 1962а. Безлесье тундры, его причины и пути преодоления. М.—Л.
- Тихомиров В. А. 1962б. Основные этапы развития растительного покрова Севера СССР в связи с климатическими колебаниями и деятельностью человека. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., LXXVII, 1.
- Толмачев А. И. 1927. О происхождении тундрового ландшафта. Природа, 8.
- Толмачев А. И. 1932. Флора центральной части Восточного Таймыра. I. Бюлл. Полярн. комисс., 8, Л.
- Толмачев А. И. 1939. О некоторых закономерностях распределения растительного покрова в Арктике. Бот. журн., XXIV, 5-6.
- Толмачев А. И. 1941. О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Сев. базы АН СССР, 8, М.—Л.
- Толмачев А. И. 1953. О сибирских представителях рода *Ledum*. Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, XV, М.—Л.
- Толмачев А. И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.—Л.
- Толмачев А. И. 1955а. Геоботаническое районирование о. Сахалина. М.—Л.
- Толмачев А. И. 1955б. К истории развития растительности открытых ландшафтов земного шара. В сб.: 2-я научн. сесс. сектора палеобиол. АН ГрузССР, Тбилиси.
- Толмачев А. И. 1959. О флоре острова Сахалина. Комаровские чтения, XII, М.—Л.
- Толмачев А. И. 1960. О происхождении арктической флоры (Когда, где и как возникла арктическая флора?). Вопросы ботаники, 3, М.—Л.
- Толмачев А. И. 1962. Основы учения об ареалах. Л.
- Толмачев А. И. 1964. Теоретические проблемы изучения флоры Арктики. Пробл. Севера, 8, М.—Л.
- Тыртиков А. П. 1951. Распределение корневых систем деревьев на северном предлесе лесов. Вестн. Моск. унив., 10.
- Тюлина Л. Н. 1957. Очерк лесной растительности верхнего течения р. Алдана. Тр. инст. биол. ЯФ АН СССР, III, М.
- Уткин А. И. 1961. Кедровый стланик на северо-западной окраине ареала в история его распространения. Тр. Инст. леса и древес., L, Красноярск.
- Физико-географический атлас мира. 1964. М.
- Ципзерлинг Ю. Д. 1932. География растительного покрова Северо-Запада Европейской части СССР. М.—Л.

- Черепанов С. К. 1955. Система рода *Alnus* Mill. s. str. и близких к нему родов. Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, XVII, М.—Л.
- Черепанов С. К. 1966. Сем. *Betulaceae* — Березовые. Арктическая флора СССР, 5, М.—Л.
- Швецов П. Ф. 1962. Геокриологические условия Верхояно-Колымской горно-низменной страны. В сб.: Многолетнемерзлые породы и сопутствующие им явления на территории Якутской АССР, М.
- Шемаханова Н. М. 1962. Микотрофия древесных пород. М.
- Шенников А. П. 1941. Луговедение. Л.
- Шумилова Л. В. 1962. Ботаническая география Сибири. Томск.
- Эйхвальд К. 1959. Подрод ежевик — *Cylactis* Rafin. Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы (монография). Уч. зап. Тартуск. гос. ун-в., 81, Тарту.
- Юзепчук С. В. 1929. К систематике рода *Dryas* L. Изв. Гл. бот. сада АН СССР, XXVIII, 3—4, Л.
- Юрцев Б. А. 1961. К характеристике подзоны северотаежных лиственничников в западной части бассейна р. Яны. В сб.: Мат. по растит. Якут., Л.
- Юрцев Б. А. 1962. Ботанико-географические наблюдения у северного предела распространения лиственницы на р. Оленек. Пробл. бот., 6, М.—Л.
- Юрцев Б. А. 1964а. Ботанико-географический очерк индигирского склопа горного узла Сунтар-Хаята (восточная Якутия). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 16, М.—Л.
- Юрцев Б. А. 1964б. О соотношении океанических и континентальных элементов в гольцовых флорах Восточной Сибири. Пробл. Севера, 8, М.—Л.
- (Юрцев Б. А.) Yurtsev B. 1964в. On the origin of the hypoarctic floristic complexes and their evolution in Pleistocene. In: X Internation. bot. congress, Abstract of papers, Edinburgh.
- Ahti T. 1961a. Taxonomic studies on Reindeer Lichens (*Cladonia* subgenus *Cladina*). Helsinki.
- Ahti T. 1961b. The open Boreal woodland sub-zone and its relation to reindeer husbandry. Arch. Soc. Vanamo, 16 (suppl.).
- Atlas of Canada. 1957. Ottawa.
- Björkman E. 1956. Über die Natur der Mykorrhizabildung unter besonderer Berücksichtigung der Waldbäume und die Anwendung in der forstlichen Praxis. Forstwissenschaft. Zbl., Jahrg. 9/10.
- Böcher T. W. 1940. Studies on the North-Atlantic heath-formation. I. The heaths of the Faroes. K. danske vid. selsk., Biolog. Meddel., XV, 3.
- Böcher T. W. 1943. Studies on the plant geography of the North-Atlantic heath formation. II. Danish dwarf shrub communities in relation to those of northern Europe. K. danske vid. selsk., Biolog. skrifter, II, 7.
- Böcher T. W. 1954. Oceanic and continental vegetational complexes in Southwest Greenland. Meddel. om Grønl., 148, 1.
- Böcher T. W. Phytogeography of Greenland in the light of recent investigations. In: North Atlantic Biota and their history, Oxford.
- Burgeff H. 1943. Problematik der Mycorrhiza. Die Naturwissenschaften, Jahrg. 47/48.
- Dahl E. 1963. Plant migrations across the North Atlantic Ocean and their importance for the paleogeography of the region. In: North Atlantic Biota and their history, Oxford.
- Dansereau P. 1959. Phytogeographia laurentiana. II. The principal plant associations of the Saint Lawrence Valley. Contrib. Inst. bot. Univ. Montréal, 75.
- Du Rietz G. E. 1925. Die regionale Gliederung der skandinavischen Vegetation. Svenska växtsoc. sällsk. Handl., VIII.

- Du Rietz G. E. 1940. Problem of bipolar plant distribution. *Acta phytogeogr. suec.*, 13.
- Einarsson T. 1963. Some chapters of the Tertiary history of Iceland. In: North Atlantic Biota and their history, Oxford.
- Fernald M. L. 1905. The North American species of *Eriophorum*. *Rhodora*, 7, 77.
- Fernald M. L. 1925. Persistence of plants in unglaciated areas of boreal America. *Mem. Amer. Acad. Sci.*, XV, 3.
- Fernald M. L. 1950. *Betula Michauxii*, a brief symposium. 1. *Rhodora*, 52, 614.
- Gjaerevoll O. 1956. The plant communities of the Scandinavian alpine snow-beds. Trondheim.
- Gröntved J. 1942. The Pteridophyta and Spermatophyta of Iceland. Copenhagen—London.
- Hadač E. 1949. The flora of Reykjavic peninsula, SW-Iceland. Copenhagen—London.
- Hagerup O. 1927. *Empetrum hermaphroditum* (Lge.) Hager. A new tetraploid bisexual species. *Dansk bot. ark.*, 5, 2.
- Hagerup O. 1933. Studies on polyploid ecotypes in *Vaccinium uliginosum*. *Heredit.*, XVIII.
- Hämäl-Ahti L. 1963. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia. Helsinki.
- Hare F. K. 1950. Climate and zonal divisions of the Boreal forest formations in eastern Canada. *Geogr. Rev.*, 40, Burlington.
- Harley J. L. 1959. The biology of mycorrhiza. London.
- Herzog Th. 1926. *Geographie der Moose*. Jena.
- Hesselman H. 1900. Om Mykorrhizabildningar nos arktiska växter. Bihang. K. sv. vet. Akad. Handl., 26, 2.
- Hitchcock C. L. 1956. The *Ledum glandulosum* complex. Leaflets of western botany, 8, 1.
- Hitchcock C. L., A. Cronquist and M. Ownbey. 1959. Vascular plants of the Pacific Northwest. Pt. 4: Ericaceae. Seattle.
- Hopkins D. 1959. Cenozoic History of the Bering Land Bridge. *Science*, 129, 3362, N. Y.
- Hultén E. 1927—1930. Flora of Kamtchatka and the adjacent islands. I—IV. Stockholm.
- Hultén E. 1933. Studies on the origin and distribution of the flora in the Kurile islands. *Bot. notis*.
- Hultén E. 1937. Outline of the history of arctic and boreal biota during the quarternary period. Stockholm.
- Hultén E. 1941—1950. Flora of Alaska and Yukon. I—X. Lund.
- Hultén E. 1949. On the races in the Scandinavian flora. *Sv. bot. tidskr.*, 43, 2-3.
- Hultén E. 1958. The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. Stockholm.
- Hultén E. 1960. Flora of the Aleutian islands and westernmost Alaska peninsula with notes on the flora of Commander islands. Ed. 2, Weinheim.
- Hultén E. 1962. The circumpolar plants. I. Stockholm.
- Hustich I. 1939. Notes on the coniferous forest and tree limit on the east coast of Newfoundland—Labrador. *Acta geogr.*, 7, 1.
- Hustich I. 1949. On the forest geography of the Labrador peninsula. *Acta geogr.*, 10, 2.
- Hustich I. 1951. The lichen woodlands in Labrador and their importance as winter pastures for domesticated reindeer. *Acta geogr.*, 12, 1.
- Hustich I. 1957. On the phytogeography of the Subarctic Hudson Bay Lowland. *Acta geogr.*, 16, 1.
- Johannesson B. 1969. The soils of Iceland. Reykjavik.

- Jørgensen C. A., Th. Sørensen and M. Westergaard. 1958. The flowering plants of Greenland. København.
- Kaila A. and J. Kivekäs. 1956. Distribution of extractable calcium, magnesium, potassium and sodium in various depths of some virgin peat soils. *Maatalonstieteellinen Aikakauskirja*, 28.
- Kellogg C. E. and I. I. Nygard. 1951. Exporatory studies of the principal soil groups of Alaska. Washington.
- Knapp R. 1965. Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika. Jena.
- Löve A. and D. Löve. 1961. Chromosome numbers of northwest and central European plant species. Göteborg—Uppsala.
- Löve A. and D. Löve. 1965. Taxonomic remarks on some american alpine plants. *Univ. Colorado stud.*, ser. biol., 17.
- Löve D. 1960. The red-fruited crowberries in North America. *Rhodora*, 62, 742.
- Meusel H. 1943. *Vergleichende Arealkunde*. 2. Berlin.
- Meusel H., E. Jäger und E. Weinert. 1965. *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. 1—2. Jena.
- Nordhagen R. 1937—1938. Studien über die monotypische Gattung *Calluna* Salisb. I—II. *Bergens Museums Årbok*, Naturvidenskapelig rekke, 4, 1937; 1, 1938.
- North Atlantic Biota and their history. 1963. Oxford.
- Polunin N. 1948. Botany of the Canadian Eastern Arctic. III. Vegetation and ecology. *Bull. Nat. Mus. Canada*, 104.
- Polunin N. 1951. The real Arctic: suggestions for its delimitation, subdivision and characterization. *J. Ecol.*, 37.
- Porsild A. E. 1951. Botany of southeastern Yukon adjacent to the Canol Road. Ottawa.
- Raup H. M. 1943. The willows of the Hudson Bay region and the Labrador peninsula. *Sargentia*, IV.
- Raup H. M. 1946. Phytogeographic studies in the Athabaska—Great Slave Lake Region. II. *J. Arnold Arboret.*, XXVII, 1.
- Raup H. M. 1947. The botany of southwestern Mackenzie. *Sargentia*, VI.
- Raup H. M. 1959. The willows of boreal Western America. *Contrib. Gray Herb. Harvard Univ.*, CLXXXV.
- Ritchie J. C. 1960. The vegetation of northern Manitoba. V. Establishing the major zonation. *Arctic*, 13.
- Roivainen H. 1954. Studien über die Moore Feuerlands. Helsinki.
- Rønning O. I. 1960. The vegetation and flora north of the arctic circle. In: *Norway North of 65*, Oslo.
- Rousseau J. 1952. Les zones biologiques de la péninsule Québec—Labrador et l'hémiarctique. *Canad. J. Bot.*, 30.
- Rousseau J. 1961. La zonation latitudinale dans la péninsule Québec—Labrador. Paris.
- Rousseau J. and M. Raymond. 1950. *Betula Michauxii*, a brief symposium. 2. *Betula Michauxii* Spach in Northeastern America. *Rhodora*, 52, 614.
- Rowe J. S. 1959. Forest regions of Canada. Ottawa.
- Schwarzbach M. 1963. The geological knowledge of the North Atlantic climates of the past. In: *North Atlantic Biota and their history*, Oxford.
- Sjör's H. 1963. Amphi-atlantic zonation, nemoral to arctic. In: *North Atlantic Biota and their history*, Oxford.
- Sleumer H. 1941. Vaccinioideen-Studien. *Engl. Bot. Jahrbücher*, 71, 4, Stuttgart.
- Small I. K. 1914. *Ericaceae*. In: *North Amer. Flora*, 29, 1. Lancaster.
- Spence D. H. N. 1960. Studies on the vegetation of Shetland. III. Scrub in Shetland and in South Vist, outer Hebrides. *J. Ecol.*, 48, 1, Cambridge.

- Tanner V. 1944. Outline of the geography, life and customs of Newfoundland—Labrador (the eastern part of the Labrador peninsula). Acta geogr., 8, 1.
- Tatewaki M. 1957. Geobotanical studies on the Kurile islands. Acta Horti Gotoburg., 21, Göteborg.
- The vegetation of Scotland. 1964. Edinburgh—London.
- Tralau H. 1963. The recent and fossil distribution of some boreal and arctic montane plants in Europe. Arkiv för botanik, ser. 2, 5, 3, Stockholm.
- Mc Vean D. N. 1961. Flora and vegetation of the islands of St. Kilda and North Rona in 1958. J. Ecol., 49, Cambridge.
- Mc Vean D. N. and D. A. Ratcliffe. 1962. Plant communities of the Scottish highlands. A study of Scottish mountain, moorland and forest vegetation. London.
- Zahlbruckner A. 1922—1940. Catalogus lichenum universalis. 1—10. Leipzig.
-

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
I. Гипоарктический ботанико-географический пояс	5
II. Анализ основных таксономических групп, входящих в состав плакорных флоро-ценотических комплексов Гипоарктики	31
Род <i>Ledum</i> L.	31
Роды <i>Arctostaphylos</i> Adans., <i>Arctous</i> Niedenzu (подсем. <i>Arbu-</i> <i>toideae</i> Drude, триба <i>Arbuteae</i> Drude)	36
Секция <i>Nanae</i> Rgl. рода <i>Betula</i> L.	38
Кустарниковые ивы Гипоарктики	48
Секция <i>Arbuscella</i> Duby	51
Комплекс <i>Salix glauca</i> L. s. l. (секция <i>Glaucae</i> Pax)	55
Секция <i>Lanatae</i> Koehne	57
Секция <i>Villosae</i> Rouy	60
Род <i>Empetrum</i> L.	63
III. Происхождение основных элементов флоры Гипоарктического пояса	69
Литература	83

Борис Александрович Юрцев

**ГИПОАРКТИЧЕСКИЙ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОЯС
И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЕГО ФЛОРЫ**

Утверждено к печати

Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова Академии наук СССР

Редактор издательства *М. А. Белкина*

Художник *Д. С. Данилов*. Технический редактор *Г. Л. Бессонова*

Корректоры *Н. И. Журавлева, Ф. Я. Петрова и Г. И. Яковлева*

Слано в набор 24/VIII 1966 г. Подписано к печати 19/XII 1966 г.

РИСО АН СССР № 13—93В. Формат бумаги 60×90¹/₁₆. Бум. л. 3.

Печ. л. 6 = 6 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 6,39. Изд. № 2868. Тип.

зак. № 1168. М-52183. Тираж 1400

Бумага типографская № 2. Цена 43 коп.

Ленинградское отделение издательства «Наука»

Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12