

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
МЕЖДУНАРОДНЫЙ НАУЧНЫЙ ФОНД

Ю.П.КОЖЕВНИКОВ

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ
СЕВЕРНОЙ АЗИИ
В ИСТОРИЧЕСКОЙ
ПЕРСПЕКТИВЕ

НПО "МИР И СЕМЬЯ-95"
САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
1996

Российская Академия наук
Русское Географическое общество
Международный научный фонд
проект 50029-БуЗ

Russian Academy of Sciences
Russian Geographical Society
The International Science Foundation
Proposal 50029- БуЗ

УДК 528.9:551.79(57)

Кожевников Ю.П. Растительный покров Северной Азии в исторической перспективе. — С.-Петербург: «НПО "Мир и семья-95"», 1996 г. — 400 с. с илл.

Yu. Kozhevnikov. Vegetational cover of Northern Asia in historical perspective. — St.-Petersburg: «SPC "World and Family-95"», 1996. — 400 p., ill.

Показаны некоторые стратегии ландшафтов во взаимодействии с растительным покровом. Обсуждаются концептуальные подходы в исследовании природы. Охарактеризованы особенности растительного покрова Приурало-Полярноуральского, Путорано-Таймырского, Анадырско-Чукотского ключевых регионов. В соответствии с ландшафтной динамикой эти особенности легли в основу актуалистских положений, которые использованы в реконструкции растительного покрова по палеогеографической схеме.

ISBN 5-90016-24-7

Ответственный редактор: доктор биологических наук Б.Н.Норин

Рецензенты: доктор биологических наук В.В.Украинцева,
доктор географических наук, академик В.Н.Адамснко,
доктор биологических наук В.С.Чупов.

© Ю. П. Кожевников, 1996

ВВЕДЕНИЕ

При неуклонно возрастающем антропогенном прессе на природу северных районов изучение растительного покрова этих районов приобретает все большее значение. Это обусловлено тем, что 1) растительный покров чутко отражает современную индивидуальность ландшафтов и более крупных пространственных единиц, 2) он хранит в себе следы прошлых перестроек, связанных с изменением климата, 3) он выступает как основа развития животного населения, а также животноводства, представляющего на севере единственную производительную силу сельского хозяйства, 4) он используется для прогнозирования изменений среды обитания при строительстве крупных инженерных сооружений, 5) растительный покров северных районов удобен для комплексного изучения природных режимов в связи с эволюцией среды и организмов, обитающих в этой среде, т. е. для познания стратегий живого вещества.

Каждый из перечисленных аспектов актуален сам по себе, так как ни по одному из них в настоящее время не существует исчерпывающих однозначных представлений. Взаимная связь этих аспектов тем более актуальна, так как на основе тенденций современного растительного покрова возможна проекция на его прошлое и будущее.

Проекция современного растительного покрова в его историю тесно сопряжена с данными палеогеографии, достигшей в настоящее время значительных успехов в области корреляций и реконструкции природных условий в разных временных интервалах кайнозоя. Было указано (Герасимов, Величко, 1982), что важным условием восстановления реального хода природных изменений в пределах крупных регионов является проведение сопряженного временного и пространственного анализа событий в различных природных областях с применением комплекса методов. Одним из методов является фитогеографический. Его значение всегда оценивалось высоко. В решении некоторых вопросов этот метод незаменим, например, при определении характера кормовой базы плейстоценовых травоядных животных. В своем обзоре Е. М. Лавренко (1981) отметил, что скудность палеоботанических данных для позднего вюрма СССР заставляет прибегнуть к ботанико-географическим данным для реконструкции флористического состава перигляциальных степей. Вместе с тем, современная биогеография, в том числе фитогеография, при анализе причин состояния изучаемых ею объектов неизбежно входит в область палеогеографии. Палеогеография расценивается как основа биогеографии (Therinus, 1977). Об-

разцовою конструкцией научной работы, в которой современные биогеографические показатели рассматриваются в историческом ракурсе, является труд Г. У. Линдберга (1972). Названный автор построил свою работу на: 1) анализе фауны, 2) анализе территории, 3) синтезе того и другого. Он не считал, что значимость биогеографических данных уступает таковой геологических данных. Наоборот, выводы биогеографического анализа могут инициировать соответствующие геологические исследования, которые в конечном счете подтверждают выводы биогеографии.

Без палеогеографических данных невозможна реконструкция растительного покрова во времени и в пространстве и, следовательно, не могут быть достоверно установлены время и условия миграций видов, причины их дифференциации, этапы формирования растительного покрова и многое другое. Основной методологической опорой ретроспективного анализа растительного покрова являются принципы актуализма и сходимости. По словам Е. Диви (1969), «палеоэкология плейстоцена есть не что иное, как распространение современных экологических условий на ближайшее геологическое прошлое» (с. 266). Принцип актуализма усиливается или ослабляется принципом сходимости, согласно которому палеособытие считается доказанным, если о нем однозначно свидетельствуют данные разных исследований в различных науках. Результат использования обоих принципов зависит от уровня знаний современных отношений в природе. Эти отношения составляют два дифференциальных аспекта: биотический, включающий взаимодействие рас, видов, различных категорий растительности, и абиотический, включающий взаимодействие рельефа и климата на различных геосистемных уровнях. Интегральный аспект изучения отношений в природе означает познание взаимодействия биотической и абиотической составляющих среды. Система знаний, обеспечивающая переход от интегрального аспекта отношений в природе к дифференциальному и обратно с достаточным основанием применима для актуалистских построений истории растительного покрова. Связь прошлого и настоящего растительного покрова позволяет более уверенно проецировать его будущее изменения.

Исследование природы является одной из фундаментальных задач науки с самого ее зарождения. С древнейших времен наука слагалась из двух функций: наблюдения фактов и истолкование их. По мере накопления фактов увеличивались и возможности истолкования их. При этом и то, и другое утрачивало однозначность, поскольку множество однородных фактов с неизбежностью порождают некоторую неопределенность как объективную закономерность.

Исследование природной среды с давних пор опирается на богатый ассортимент фактов, который непрерывно увеличивается, позволяя исследователям использовать ту или иную их выборку. Использование фактов нередко предопределено идейными установками. Как говорил А. Эйнштейн, «что имеем в теории, то и наблюдаем». Естественно, что в основе любых теорий является совокупность ранее известных фактов. Во многих случаях теория становится настоящим капканом для исследователя, особенно если она построена на произвольно избранных фактах, понимаемых как первоначальные, основополагающие. Под разными углами зрения любые факты изменяют свою определенность.

Исторические природные процессы всегда исследовались на фрагментарной основе. Это породило множество различных толкований по всем имеющимся вопросам. В настоящее время необходим синтез этих толкований, включающий рассмотрение исходных установок и освобождение от «оков» имеющихся теорий. В такой синтез включается весь набор противоречий как фактического материала, так и его интерпретаций.

За многие годы так много людей способствовало выполнению этой работы что перечислить всех трудно. Автор глубоко признателен всем спутникам в экспедици-

ях. Особенно я благодарен лицам, совершившим со мной сплавные маршруты: Н. К. Железнову (г. Анадырь), В. В. Рапоте (г. Норильск), Ю. Старикову и О. Алексеенко (г. Санкт-Петербург), А. Н. Реймерсу (г. Магадан). Большинство экспедиций было осуществлено благодаря Б. Н. Норину, включавшему меня в состав I Полярной экспедиции БИНа, когда никакой другой возможности проведения полевых исследований на севере у меня не было. Самые теплые чувства я храню к семье Горчаковых, в доме которых в пос. Эгвекинот (Чукотка) я дважды отлеживался в беспомощном состоянии (после нападения медведя и после перелома позвоночника). Я благодарен А. П. Хохлакову (г. Магадан), печатавшему мои статьи в провинциальных сборниках, и А. В. Галанину (г. Магадан), издавшему мою книгу во Владивостоке. Считаю долгом выразить признательность давно ушедшему из жизни проф. Б. А. Тихомирову, помогавшему мне в начале пути. Неизменную поддержку многие годы я получал от Центрального отделения Русского Географического общества, коему мой глубокий поклон. Эта книга, вероятно, никогда не была бы издана, если бы не финансовая поддержка Международного Научного Фонда. Мою признательность этому Фонду невозможно переоценить, тем более, что эта работа трижды (в Ботаническом институте РАН, на Географическом факультете Санкт-Петербургского государственного университета, в Центрально-Сибирском ботаническом саду в г. Новосибирске) не была допущена к защите в качестве докторской диссертации.

Цели и задачи

Первоначальной целью работы было полевое исследование различных регионов подчиненное одной задаче — сбору материала по различным составляющим природных процессов. Для следования принципу актуализма необходимо было установить, что возможно актуализировать. Для следования принципу сходимости требовался охват больших пространств с тем, чтобы установить степень современной сходимости явлений, связность процессов разного рода и выражения этой связности на земной поверхности. Главной смысловой установкой являлось многоступенчатое получение ответов на прежние, неоднозначно решаемые вопросы и постановка следующих вопросов непосредственно в полевых условиях. Геоморфологические объекты и растительный покров (в целом и по составляющим) рассматривались как главные, относительно стационарные показатели природных процессов.

Одной из задач было посещение трудно доступных районов ранее не исследованных в каком-либо отношении (особенно ботаническом). Ставились задачи подтверждения или опровержения тех или иных концепций, основанных на недостаточном или односторонне освещаемом материале.

Основными задачами работы были поиск природных механизмов неизвестных науке и разработка новых методологических подходов к исследованию растительного покрова и вообще природы.

Наиболее достоверную оценку состояния природы в настоящем и прошлом способен дать только синтез данных различных наук. Такой синтез означает интеграцию стратиграфических, геофизических, геоморфологических, климатических, ботанико-географических, палеонтологических и других данных, понимаемых как блоки схемы, которую необходимо привести в смысловое равновесие. Интеграция данных отвечает принципу сходимости и нередко приводит к иным сценариям по сравнению с построениями на базе одной или даже двух-трех смежных наук.

Необходимость интеграции означает не приоритет данного пути, а сочетание его с дифференциальными исследованиями, что далеко не всегда осознается. Интеграция и дифференциация — антиномии, отвечающие древневосточному прин-

ципу единства полярностей, а также универсальному принципу дихотомии. В историческое время оба принципа потеряли свое значение. Это особенно проявилось в марксизме, утратившем антиномию материи, несмотря на 1-ый закон диалектики. Политизированный материализм привел к утрате плюрализма знаний, идущего из древности и основанного на естественно-научных началах. Развитие науки, особенно в XX веке, обусловило возрождение принципа единства полярностей, выразившееся в слиянии противостоящих школ, концепций, направлений, что привело к подъему уровня знаний, а также утвердило необходимость плюрализма знаний. Н. Бор сформулировал принцип дополнительности.

В странах с коммунистическим режимом развитие знания шло односторонне, с сильным креном в дифференциацию и с направленным отбором. Это способствовало замкнутости областей знания и жесткости их формального аппарата. Замкнутость, понимаемая как специализация, привела к застою, т. к. получаемые результаты, выводы не могли быть проверены, обоснованы как непротиворечивые в рамках замкнутой системы понятий (одна из теорем К. Гёделя). Обоснование непротиворечивости может быть сделано только средствами смежных систем или более высокого системного уровня, что говорит о необходимости интеграции понятийных систем или специализированных областей знания, особенно имеющих общий источник происхождения. В ботанике таким источником является растительный покров. На нем основаны все ботанические науки. в настоящее время дифференцированные до полной утраты контактов. Их изоляция обусловила смещение задач исследования. Например, в систематике основной задачей стало написание и переписывание «флор» разных территорий или обработок отдельных родов с отдельной территории. Такая работа должна расцениваться не как самоцель, а только как «подготовка инструментария» для изучения стратегий растительного покрова. Самоизоляция ботанических наук не позволяет им использовать достижения смежных наук и тем самым совершенствовать исходные понятия. В систематике это проявляется на ключевом понятии «вид», в развитии которого игнорируются представления популяционной генетики. Понятие «вид» варится в соусе самой систематики, преимущественно на ограниченном коллекционном материале, в результате чего утрачивается смысл составления «флор», т. к. с помощью их ключей часто невозможно определить растения. Геоботаника замкнута на выяснение ценотических отношений, хотя давно понятно, что необходимо исследовать абиотическую компоненту среды, в которой покоятся причины следствий растительных объединений. Очевидно жесткость мышления привела в геоботанике к однозначности в понимании некоторых стратегий например, детерминированности сукцессий, образующих ряды. Выясняется, однако, что отношения между предыдущим и последующим этапами развития конкретного участка неоднозначны, т. к. растительность трансформируется в интегральной системе с участком, т. е. как компонента геосистемы. Ботаническая география, объектом исследования которой является растительный покров (интегральное природное образование), не имеет общепризнанных концепций, хотя именно растительный покров таит в себе все стратегии живого вещества и отражает фундаментальные процессы неживой природы. В нем обнаруживаются, вероятно, все существующие полярности в их единстве: волновые и корпускулярные свойства (соответственно континуализм — дискретность), дифференциация — интеграция, консерватизм — изменчивость, определенность — неопределенность, случайность — закономерность и т. д.

Современные ботанические исследования базируются преимущественно на сборе данных, которые по С. Биру, представляют собой новейшую разновидность загрязнения окружающей среды (в данном контексте интеллектуальной). Их можно тасовать как колоду карт и затем раскладывать пасьянс для гадания. Более целе-

сообразен направленный поход к сбору и обработке материалов, исключаящий приверженность к какой-либо концепции, но базирующийся на «золотой середине» концептуальных полярностей с сознанием того, что их слияние повышает знание на более высокую ступень. Еще более высокая интеграция знаний достигается фреймовым подходом. Фрейм представляет целостную картину какого-либо явления со всеми его связями. Он может быть построен как граф с легендой или как блоковая схема, узлы которой или блоки представляют отдельные проблемы, которые фрейм стягивает в целостный каркас исследования. В систематике, например, блоки фрейма представляют данные: 1) популяционные, 2) экологические, 3) географические, 4) система рода, 5) — допустим, 9) то же для близкородственных родов, 10) филогения, 11) палеогеография, 12) история расселения и дифференциации. Последовательность этапов исследования особой роли не играет, т. к. фрейм можно начать строить с любого узла и манипулировать узлами пока на основе существующих данных не образуется структура без противоречий.

Фреймовый подход обеспечивает целостное экономное знание. Его реализация в решении крупных ботанических проблем, таких как история растительности, эволюция таксонов, антропогенное влияние на растительный покров и др., требует интеграции специалистов разного профиля, с разным видением проблемы.

Материал и методика

Северная Азия в данной работе является понятием весьма условным, в географическом отношении представляющим северную окраину азиатского материка. Условность этого понятия состоит в том, что, включая подзону северной тайги в северную Азию, мы не обсуждаем положение южной границы названной подзоны и отличия северной тайги от средней. Наше внимание сосредоточено на взаимоотношениях подзоны северной тайги (как окраинной части таежной зоны) с зоной лесотундры и последней с тундровой зоной или Арктикой в широком смысле. Понятие «северная Азия» аналогично понятию «Внутренняя Азия», введенному Э. И. Равским (1972) для обозначения части азиатского материка с условным ограничением этой части.

Фактический материал, положенный в основу этой работы, собран в течение 25 лет (1970—1995). Районы полевых исследований (рис. 1) находятся в разных ча-

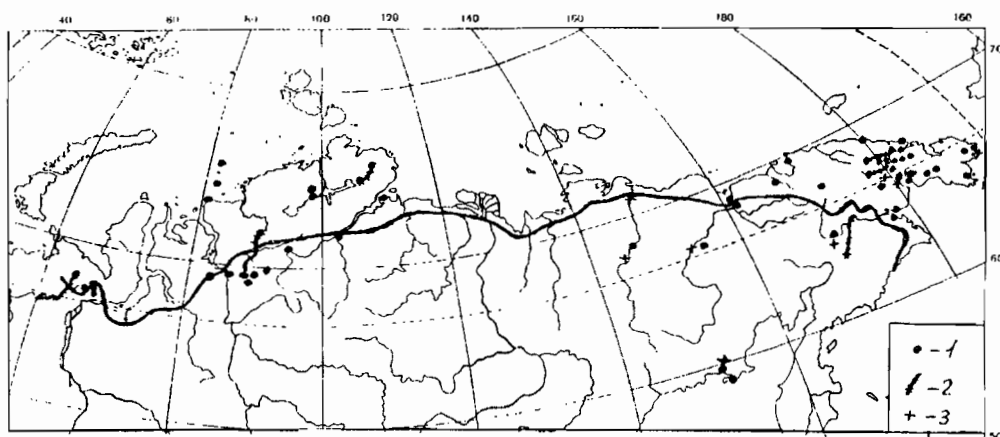


Рис. 1. Районы полевых исследований: 1 — стационарное изучение, 2 — сплав по реке, 3 — кратковременное изучение. Унифицированная граница Арктики (см. 2.1).

стях северной Азии (Чукотка, Анадырский край, юг Магаданской области, Колыма, Индигирка, Таймыр, Путорана, Полярный Урал). Кроме того изучено северное европейское Приуралье, тяготеющее по растительному покрову к Сибири. Полевая методика применялась разная. В одних случаях, особенно в первые годы исследования растительного покрова проводились по методу конкретных флор. При этом непосредственно в поле проверялась сущность метода (см. I.1). В других случаях исследования проведены длинномаршрутными передвижениями с пересечением зональных рубежей. Совершенно 6 сплавов по рекам протяженностью от 150 до 500 км. Во время сплавов остановки для сбора материала делались в перспективных, судя по характеру рельефа, районах продолжительностью от одного до нескольких дней в зависимости от полученных в первом маршруте данных. Всего маршрутом пройдено более 10000 км.

При полевых исследованиях собиралась различная информация, имеющая отношение к существованию и истории растительного покрова. Наряду с выявлением флоры описывались топологические подразделения ландшафта разного ранга и существующие в них сочетания растений, давались характеристики растительного покрова в целом на обследованной территории и по частям, оценивался климат в целом и его ландшафтная дифференциация, изучался рельеф и его происхождение, выявлялся местный состав орнитофауны (что способствовало оценке фитогеографических рубежей и суждениям об истории растительного покрова), в некоторых районах Чукотки и Путораны были выполнены инструментальные исследования микроклиматов с целью установления стратификации температурно-влажностных условий и их зависимости от характера подстилающей поверхности.

Обработка полевых сборов и наблюдений включала различные взаимозависимые аспекты (рис. 2), отражающие условия существования местной флоры в данном ландшафте. Объединение флористики и геосистемологии (ландшафтоведения) было предложено выделить в качестве особой отрасли фитогеографии — экологической флористики, основные задачи которой отражает рис. 2 (Кожевников, 1978д, 1979г, 1982в). Не все этапы данной схемы были реализованы мной во всех изученных районах поскольку одному человеку такая работа не под силу. Однако выводы, полученные в одних районах, позволяли сделать общие заключения, касающиеся и других районов.

Район, принимаемый за обстоятельно изученный, исследовался 10—14 дней. После этого срока поступление новой информации снижалось до уровня, при котором дальнейшее пребывание в районе рассматривалось нецелесообразным. Геоморфологические наблюдения проводились с ориентацией на соответствующую литературу. Обычно собственные наблюдения склоняли к той или другой точке зрения, если их существует несколько. Например, характер плейстоценовых оледенений многих регионов до сих пор является предметом дискуссии, и фитогеограф, решающий проблему заселения территории растениями, должен придерживаться какой-то одной точки зрения.

Большое внимание при полевых исследованиях уделялось внутри- и межпопуляционной изменчивости растений, что привело к генетической концепции вида, в основе которой лежат законы Г. Менделя и закономерности популяционной генетики. Характер их проявления обычно обусловлен экологически и исторически, что влечет за собой связное изучение биологических, физико-географических и палеогеографических проблем. Координация в решении этих проблем являлась методологическим стержнем данной работы. Она позволяет более реалистично представить жизнь растений и их предков в непрерывно изменяющейся среде. По словам L. Croizat (1962), «Plantlife is a geological layer of the earth» (жизнь растений (существующий растительный покров) — это геологический пласт Земли).

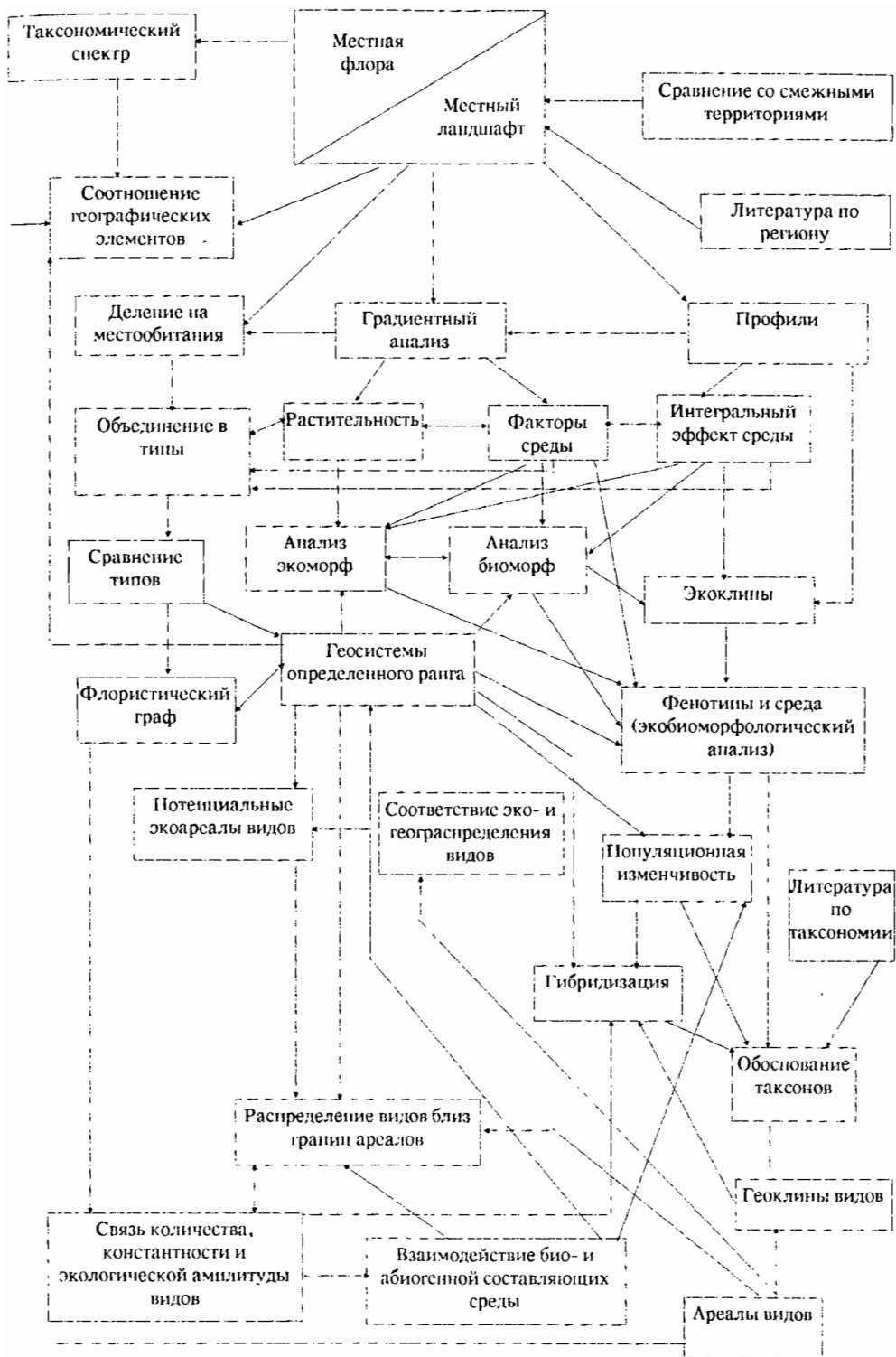


Рис. 2. Структура экологической флористики (рабочая схема).

Исторический аспект работы основан на сопоставлении трех крупных регионов: Анадырско-Чукотского, Путоранско-Таймырского, Приурало-Полярноуральского. Каждый из этих регионов включает фрагменты трех зон: тайги, лесотундры и тундры, обширные равнинные и горные территории. Названные регионы являются в данной работе ключевыми, так как в них установлены последовательные зональные изменения растительного покрова. Однако использованы данные и по другим регионам, изучавшихся нами, а также обширные литературные сведения.

Современное состояние ключевых регионов сложилось исторически, и поэтому специфические особенности их растительного покрова имеют историческую информативность. Однако история растительного покрова не может быть реконструирована только на основе современных особенностей этого покрова. Необходимы палеогеографические данные. «Палеогеографическая обусловленность направленно проявляется в формировании элементов ландшафтов и в настоящее время» (Суздальский, Загорская, 1974 : 38). Вместе с тем, понимание событий прошлого далеко неоднозначно. По любой палеогеографической проблеме существует не менее двух и притом нередко взаимоисключающих решений. Поэтому требуется анализ и отбор адекватных данных на основе принципов актуализма и сходимости. Это было сделано в специальной работе (Кожевников, 1992), в которой освещены представления многочисленных авторов, касающиеся истории не только северной Азии, но и других регионов, а также материков или даже всей Земли, когда речь идет о событиях планетарного масштаба (похолоданиях, трансгрессиях, движении плит и т. д.). Естественно, что история северной Азии была тесно сопряжена с историей окружающих ее территорий. В некоторых регионах происходили процессы, аналогичные таковым в северной Азии (например, развитие оледенений и дегляциация в Европе и Северной Америке). В этой книге дискуссии опущены. Принимаемые положения по возможности увязаны с историей растительного покрова.

Современные особенности ландшафтов северной Азии представляют фон для исторических интерпретаций, поэтому они освещены первоначально. Затем следует погружение вглубь прошлых периодов как они установлены в палеогеографии.

Компановку книги следует воспринимать как фрейм, поскольку ее разделы не связаны линейной последовательностью, а зачастую имеют по несколько связей между собой. Не имело смысла помещать описательный материал по регионам до изложения концепций о геосистемах и виде, поскольку при описаниях использованы соответствующие представления, которые, однако, формировались при сборе материала в природе, разумеется, с опорой на соответствующую литературу. Некоторые разделы по современным аспектам растительного покрова и динамике ландшафтов дополняют региональные характеристики растительного покрова, но мне казалось важнее то, что они являются иллюстрациями концепций. Почти каждый раздел современности содержит историческое толкование явлений и, наоборот, в разделе о собственно истории растительного покрова постоянно упоминаются, как опорные, современные факты. Сознание способно работать синтетически, но изображение синтезируемых компонентов на бумаге требует какой-либо очередности. Динамика в том и заключается, что настоящее постоянно сопоставляется с прошлым. Если это делается по немногим параметрам, картина воспринимается легко, но когда сопоставляется множество параметров, да еще и в их взаимодействии, то динамика утрачивает привычный механический смысл, превращаясь в образные модели, реальность которых в окружающей действительности чувствами не постигается. Примером такой модели является спиралоидная дуплекс-сфера (Шмелев, 1990), о которой дальше будет сказано.

І. ТРАДИЦИОННЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

1.1. Понятие о конкретной флоре

Введенное в 1931 г. А. И. Толмачевым понятие «конкретная флора» (КФ) получило широкое распространение среди отечественных ботаников. Оно было введено как новый метод сравнительно-флористических исследований, пример чего показал сам Толмачев (1932—35). Ограничение территории КФ является произвольным, но, как считал автор этого понятия, требуется охват всех местообитаний в некоторой повторности. При этом появление ранее отсутствовавших видов расценивается как выход за пределы территории КФ, площадь которой, согласно Толмачеву, может варьировать от 100 до 1000 км². Однако рекомендаций относительно числа вновь появляющихся видов Толмачев не дал. Ситуация осложняется тем, что, кроме появления ранее отсутствовавших видов, исчезают некоторые ранее присутствовавшие.

Понятие КФ обсуждалось в дальнейшем неоднократно в специальных работах (Толмачев, 1941, 1970; Юрцев, 1975 и др.; Шмидт, 1980 и др.) и на совещаниях (Юрцев, Сафронова, 1975; Теоретические..., 1987; и др.). Во многих работах было указано, что авторы пользовались методом КФ (Малышев, 1968 и др.; Ребристая, Шмидт, 1972; Юрцев, 1973 и др.; Кожевников, 1973а и др.; Шмидт, 1976 и др.; Флора Путорана, 1976; Ребристая, 1977; Сергиенко, 1986; и мн. др.). Это означает сравнение нескольких КФ с использованием каких-либо способов для целей районирования или установления флорогенетических связей. Однако собственно конкретные флоры никогда не были охарактеризованы на полевом материале по критериям Толмачева (сам он этого также не сделал). Сущность метода фактически состоит в тщательном выявлении видового состава на территории с радиусом, определяемым физическими возможностями передвижения исследователя. Соответственно вопрос о границах каждой КФ, а отсюда и об ее объеме всегда был в значительной мере субъективным.

Неудовлетворенность исследователей понятием КФ привела к попыткам модифицировать его, например, рассматривать в качестве элементарного флористического района (Юрцев, 1975). Однако новые рекомендации сохраняют ту же неопределенность, что и старые, как только дело касается границ КФ. Главное затруднение, которое не было осознано флористами, заключается в том, что критерии, избранные Толмачевым для определения территории КФ, являются не флористическими, а ландшафтоведческими или геоботаническими («совокупность видов, ее (КФ, Ю. К.) слагающих, распространена на всем протяжении, занимаемого флорой района, образуя лишь различные группировки и занимая отдельные части его в зависимости от чисто местных особенностей каждого участка; участкам, одинаковым по условиям, должны в пределах района соответствовать одни и те же комбинации видов...», — писал Толмачев, 1931 : 119). Участки или станции (местообитания) соответствуют в ландшафтоведении фациям, являющимся самыми дробными подразделениями географического ландшафта (Берг, 1945; Солнцев, 1949, 1967; Мильков, 1964; Сукачев, 1949; Арманд, 1952, 1967, 1975; Миллер, 1974). Фации слагают ландшафты, которые не повторяются в пространстве, следовательно, для обоснованного использования фаций (как участков, одинаковых по условиям) при выявлении КФ следует ограничиться одним ландшафтом (или его частью, если он очень пространен). Попытки увязать понятие КФ с ландшафтными категориями имелись (например, Лукичева, Сабуров, 1971), но не получили всеобщего призна-

ния, хотя именно по этому пути следует ожидать развития метода КФ. В то время, когда этот метод был предложен, ландшафтоведение только зарождалось.

Обусловленность флоры ландшафтом подтверждается уровнем ее богатства на островах. Чем остров больше, тем флора на нем богаче, поскольку разнообразнее ландшафт даже в том случае, если остров не имеет развитого рельефа. Зависимость числа видов от площади изучали многие авторы, преимущественно при геоботанических исследованиях. В арктической флористике эту зависимость изучал Р. Бешел (1969). По его данным, при расширении площади наступает момент, когда резко снижается увеличение числа видов. Он назвал эту минимальную площадь геонем, указав, что в умеренной зоне размеры геона составляют около 100 км², а севернее уменьшаются из-за увеличения роли микросред и микротопографии. Концепция геона оказалась родственной понятию КФ, хотя между ними имеются и существенные различия, так как понятие «геон» складывалось при последовательном расширении территории, а в понятие «КФ» заложено сужение территории до некоторого минимума.

Как отмечал А. И. Толмачев (1932—35), флора это не механическая совокупность видов, но закономерно сложившийся их комплекс. Она представляет набор сцепленных видов. Их сцепленность обусловлена климатом. Благодаря этой сцепленности возможна типология флор, подобно тому как в геоботанике существует типология сообществ. Флористическая сцепленность всегда оказывается более рыхлой, чем фитоценологическая, вследствие того, что ее определяют более далекодействующие, более общие факторы, связь которых более расплывчатая. В настоящее время можно утверждать, что КФ столь же не механическая совокупность видов, сколь и механическая, так как большинство видов совершенно не связаны друг с другом и произрастают там, где имеются соответствующие условия и куда попали их диаспоры.

Параллельный анализ КФ и рядов фаций в переходной полосе между континентальной и океанической Чукоткой позволил сделать следующие выводы (Кожевников, 1979г): 1) в смежных географических ландшафтах (или расположенных поблизости друг от друга, при условии их геоморфологической непрерывности) имеются ряды (серии) фаций, которые включают отдельные сходные по режиму среды выделы со сходной растительностью и набором видов; 2) соседние ландшафты имеют некоторые специфические для каждого из них выделы и, соответственно, различные виды; 3) изменения набора видов в рядах аналогичных фаций в соседних ландшафтах обычно не превышают флористических различий ряда (серии) выделов фаций одного ландшафта, однако причины флористических различий фаций одного типа в пределах ландшафта и межландшафтных иные (соответственно: случайность и географическая закономерность); 4) варьирование встречаемости стено-топных видов происходит в разных рядах фаций в смежных ландшафтах, но не обязательно во всех фациальных рядах и без связи с другими рядами; 5) на разных концах трансекты длиной 100—200 км, направленной вдоль климатического градиента и непрерывной в геоморфологическом отношении (например, вдоль широкой долины) на аналогичных фациях существуют сходные наборы видов, включающие несколько специфических видов (на каждом конце имеется своя группа специфических видов), вместе с тем в целом краевые КФ существенно различаются, тогда как отличия их от промежуточных КФ меньше; наиболее богатыми специфическими видами районами являются те, которые находятся на границе климатических подразделений территории; 6) различия краевых КФ на трансекте часто обусловлены видами, имеющими в данном районе малые дизъюнкции в распространении; 7) большая часть видов КФ является редкими и спорадическими и по мере расширения исследуемой территории одни виды появляются, другие исчезают.

Таким образом, различия КФ обычно определяются фаціальными отличиями. Это особенно четко прослеживается при сравнении территорий КФ, на которых имеются, например, пески или известняки, с территориями, на которых эти фации отсутствуют. Разобшенность выделов фаций связана с их варьированием в пределах рядов в каждом ландшафте. При стыковке ландшафтов различные ряды фаций изменяются неодновременно. Фации одного ландшафта в виде языков и островков вдаются в смежный ландшафт постепенно трансформируясь в нем. Это обуславливает более резкие флористические различия между фациями одного ландшафта, чем между смежными ландшафтами. Поэтому линейные границы ландшафтов являются лишь весьма приближенным отражением на картах и планах ситуации в природе, а в действительности они не существуют даже на разделе крупных орографических единиц. Соответственно и суждения о границах КФ носят эклектический характер, тем более, что они никак не устанавливались на местности. КФ — это флора территории одного типа ландшафта, исследованная детально радиальными маршрутами, не имеющая определенной площади и представляющая ландшафтно и исторически обусловленную выборку видов в данном регионе. О площади выявления КФ (ее минимум-ареале) можно говорить лишь не учитывая полностью фракцию стенотопных видов, поскольку эта фракция постоянно изменяется в рядах фаций вследствие их экологической и геоботанической дифференциации, а также случайности попадания диаспор.

Хотя существование зависимости числа видов от площади очевидно, во флористике отсутствуют критерии, позволяющие различать подразделения флор, в том числе КФ. Понятие о репрезентативной площади во флористике также не разработано. Весьма сходные неясности в отношении репрезентативной площади при установлении классификационных единиц имеются и в геоботанике. В. Н. Сукачев (1938), например, писал: «...тот наименьших размеров фитоценоз, который уже позволяет на основании изучения его судить о всех характерных признаках ассоциации, т. е. позволяет составить правильное представление о составе, сложении и строе ассоциации и характере внутренних в ней взаимоотношений, может быть назван площадью выявления данной ассоциации». Из этой цитаты следует, что знание об ассоциации должно предшествовать установлению площади выявления этой ассоциации. Однако понятие о минимальной площади, которую S. A. Cain (1944) определил как «наименьшую площадь, на которой сообщество может сформировать его типичный набор видов и структуру», сыграло видную роль в статистической экологии (Ashby, 1948). Согласно D. W. Goodall (1952), представления о минимальной площади и постоянстве детерминантов никогда не использовались в процессе разграничения ассоциаций, хотя любая классификация растительности имеет нижнюю предельную площадь, на которой выражены все признаки ассоциации. По J. Braun-Blanquet (1913), это — площадь, на которой не появляются новые виды.

Разные ассоциации имеют неодинаковую площадь выявления, и даже одна и та же ассоциация различается по этой площади в разных ландшафтных условиях. На периферии своего ареала ассоциация расстраивается флористически и изменяется структурально, так что площадь ее выявления увеличивается.

КФ, как известно, не картируют, наподобие ландшафтов или единиц растительности, но их используют при флористическом районировании, определяя их сходство и различие (Шмидт, 1976). Каждая КФ при этом представляет точку на карте и, по существу, А. И. Толмачев (1931) развивал представление о КФ как о «пятне» на земной поверхности без определенных границ, наподобие «очагов» Ю. К. Ефремова (1960), который писал, что районирование должно начинаться с «очагирования». И если рубежи при наличии сложных связей с неполной корреляций действительно не могут быть вполне комплексными, то «очаги» фиксирующие

лишь существование разнородных единств и их примерную локализацию могут именно благодаря отсутствию линейных рубежей отразить фактически существующую действительность по всему комплексу признаков на каждой ступени деления.

Согласно М. Г. Попову (1963), «конечной целью природного районирования является установление таких территориальных выделов на поверхности земной суши, которые характеризовались бы однородными флористическими комплексами и были бы однородными экологически как жизненная среда» (с. 21). Но установить такие однородные выделы можно только путем ландшафтного их изучения, а не по флоре. Попов (1963) подчеркивал, что понятие об однородном природном районе и флористическом комплексе связанным с этим районом необходимо для флорогенетики как «изложению реальной эволюции растений».

Все эти рекомендации логичны и естественны. Однако аналитические методы выявляют новые проблемы, решение которых не увязывается с исходной логикой по обнаружению границ однородных выделов, т. е. не выявляется сама однородность. Так, аналитически флористические рубежи обнаруживаются там, где они ничем не обозначены. Такие рубежи выявлены при последовательном флористическом сопоставлении высотных ступеней в горах Путорана (Ухачева, Кожевников, 1984, 1987). Эти невидимые рубежи в сочетании с видимыми являются основой для заключений о высотной динамике флоры. Метод ступенчатого анализа, разработанный и примененный в разных горных системах В. Н. Ухачевой (1978, 1982 и др), может быть использован и на равнинных территориях при расширении «очагов».

При сопоставлении КФ однородной территории также получаются неожиданные результаты. Были использованы данные А. И. Толмачева (1932—35) (послужившие ему при обосновании понятия «Эоарктика») для последовательного сопоставления по уравнению F. W. Preston (1962) в контексте его биогенетической теории (Кожевников, 1984—85в). Анализ показал, что несмотря на однородность территории Эоарктики и обилие общих видов в разных ее частях, КФ, сравниваемые Толмачевым, формировались независимо, вопреки его выводам. Этот пример лишний раз подчеркивает, что одни и те же данные могут дать совершенно несходные результаты при их обработке. Эоарктика — это природная область, а не флористическое единство. Флоры разных ее частей формировались в сходных условиях, при участии многих общих видов, но достаточно независимо друг от друга. Их визуальное сходство объясняется конвергенцией при общем ландшафтном сходстве, которое сложилось под давлением одних и тех же факторов климата и общей истории.

Исходя из представления о природной однородности и ее флористическом отображении, не имеет значения, говорим ли мы об Арктике или о небольшой территории, рассматриваемой как территория КФ, которая, по словам Толмачева, неделима. В действительности тезис о неделимости территории КФ опровергается на той самой территории, на которой понятие КФ было сформулировано (Кожевников, 1984—85б). Если бы Толмачев в свое время поднялся по р. Бикаде выше распространения песков, он сразу установил бы, что значительная часть видов в этом районе связана именно с песками, т. е. фациально обусловлена.

Можно, конечно, утверждать, что территории с песком и без них представляют разные КФ, но это не меняет дела, поскольку в любом случае выявляется фациально обусловленное различие. При этом большое значение имеет общая площадь специфических фаций. Это подтверждается в самых разных районах с самыми разными ландшафтными составляющими.

Частичная «ландшафтная опора» при изучении КФ в настоящее время производится. Так, флору специфических в данном ландшафте урочищ иногда выделяют

как парциальные флоры (Экосистемы... 1981; Юрцев, Секретарева, 1983; и др.), входящие в КФ всей обследованной территории. Подобным же образом и вся территория любой КФ может быть представлена как совокупность парциальных флор различного масштаба, что подразумевает проведение геосистемного анализа. При этом начальным этапом геосистемного анализа является выделение и группирование местообитаний (фаций), урочищ и т. д. В результате и сама территория КФ приобретает значение геосистемной категории, а ее сопоставление с другими КФ с установленной геосистемной структурой дает большую информацию об истории растительного покрова.

Современную экологию следует рассматривать в понятиях концепции об уровнях организации (Odum, 1959). Одум отметил, что исследования на одном уровне помогают исследованиям на другом уровне, но не объясняют явления его. Было показано (Норин, 1984), что в исследовании растительного покрова целесообразно различать три уровня: фитоценологический (предмет изучения — фитоценозы, установление ценотических связей), экологический (предмет изучения — ландшафтные экофоны в нашем понимании (см. 2.6), установление распределения видов по различным средам), флористический (предмет изучения — КФ, установление связей флор различных территорий и их историческое обоснование). Это подразделение уровней исследования согласуется с геосистемным анализом, под которым понимается иерархическое изучение растительного покрова ландшафтных подразделений постепенно увеличиваемой территории. В принципе расширение территории может быть сколь угодно большим и захватывать различные зоны.

В традиционном понимании названные уровни исследований подразумевают самостоятельность, так как каждый из них достаточно трудоемок и преследует свои цели. Изучение фитоценозов практически не сочетается с изучением экологии ландшафта и еще менее связывается с задачей выявления всей флоры, значительную часть которой представляют редкие виды, обитающие в экстразональных условиях (на галечниках, на скалах и т. д.). Представляется, однако, что именно сочетание разных уровней исследования способно выявить внутренние процессы в растительном покрове. Сама фокусировка географических (макромасштабных) явлений в экологические (микромасштабные) является одним из таких процессов. В нем имеются такие гностические проблемы как фактура границ, площадь выявления, элементная насыщенность, структурная стабильность и др. Эти проблемы существуют и в фитоценологии и в экологии, и во флористике. В геоботанике установлено, что многие вопросы не имеют однозначного решения.

Поскольку среда обитания находится в постоянном движении, то естественно полагать, что и растительный покров нестатичен. Какие-то процессы направлены на его стабилизацию, а другие — на его эволюцию. Флористические показатели часто довольно четко указывают на характер происходящего процесса. К таким показателям относится приуроченность видов, особенно дифференциальных (находящихся близ географического предела своего распространения, реликтовых и др.), их численность и жизненность растений.

Изучение динамики растительного покрова способствует пониманию динамики климата, особенно в регионах с редкой сетью метеостанций. Вместе с тем, мы начинаем лучше понимать события прошлого, так как многие из них так или иначе оставили следы в растительном покрове.

Флористика тесно связана с систематикой растений, так как элементами обеих наук являются виды. В зависимости от понимания категории вид результаты флористических сопоставлений могут быть разными, так при детальном понимании видов их число во флорах оказывается существенно больше, чем при недробном понимании. Различное отношение к категории вид связано с психологией исследовате-

лей, широтой их научных интересов и целями полевых исследований. Если задачей ставится только максимально полное выявление состава видов на данной территории, то исследователи часто имеют склонность к дробному пониманию видов, так как список получается обширнее. К дробному пониманию склоняются исследователи, работающие преимущественно с коллекционным материалом, который всегда очень ограничен по сравнению с природным материалом. Популяционная систематика и флористика входят в арсенал методов познания растений с большим трудом и ее результаты не находят отражения в новейших «флорах» и «определителях».

Любой флорист сталкивается в своей работе с проявлением внутривидовой изменчивости в пределах сравнительно небольшой территории. Природные наблюдения, таким образом, всегда склоняют к политипической концепции вида. Согласно Э. Майру (1947), уже применение термина «варietet» связано с представлением о том, что только тип вида является типичным. Довольно нередко флорист сталкивается со случаями, когда неясно к какому виду должны быть отнесены «сомнительные» экземпляры и только нахождение «хороших» образцов убеждает его в том, что такой-то вид в данной флоре имеется. Однако при экологическом подходе, когда флористически характеризуются различные местообитания, такие затруднения не снимаются и требуют разрешения.

Экологическая направленность изучения флоры все еще не получила должного воплощения в практических исследованиях. Но именно такая направленность соединяет в единый комплекс знаний флористические, популяционные, геоботанические, ботанико-географические, палеогеографические аспекты. Возникают и новые представления об эволюции таксонов. Эволюция растений происходила и происходит сопряженно с эволюцией ландшафтов, среда которых непрерывно изменяется. Более древнее таксономическое и пространственное обособление связано с более древними ландшафтами. Причинами изменений ландшафтов являются как сугубо земные факторы, так и космические, например, ультрафиолетовая радиация, влияющая на облик растений в зависимости от ее напряженности, а также являющаяся мутагенным фактором. Изменения среды обитания формировали жизненные формы (Серебряков, 1955 и др.; Хохряков, 1975, 1984 и др.) и это был один из путей увеличения таксономического разнообразия растений. В настоящее время приходится сталкиваться с тем, что в разных условиях среды один и тот же вид может быть представлен разными жизненными формами. Однако путь формирования нового вида через изменение жизненной формы ранее существовавшего вида, видимо, не является основным, так как число жизненных форм значительно меньше числа видов.

Изменения среды обитания постоянно оказывали влияние на общую численность растений одного вида, на структуры локальных популяций и на их локализацию, на динамику форм в пределах популяций разного ранга. Все это способствовало либо стабилизации вида, либо его трансформации. Стабилизация обеспечивалась либо за счет внутренних структур при относительном постоянстве морфологических свойств, либо за счет увеличения морфологического разнообразия. Поэтому имеются виды с огромными арсалами, но практически не варьирующие (например, *Loiseleuria procumbens*) и виды с поразительной изменчивостью (например, *Dryas octopetala*). Заметим, что видов со значительной изменчивостью внешних признаков несравненно больше, чем видов слабо изменчивых.

Последовательность основных этапов флористического исследования можно представить следующим образом: 1) изучение распределения видов по элементарным ландшафтам и их роли в целом растительном покрове, 2) выявление систематического состава флоры района, 3) выделение и характеристика географических элементов флоры, 4) флорогенетический анализ в связи с историей ландшафтов и

растительного покрова. Первый и, большей частью, второй этапы связаны с работой в поле.

1.2. О фитоценологическом и фитотопологическом направлениях в геоботанике

Геоботаника с давних пор развивала два подхода: смыкающийся с абиотической составляющей среды (фитотопология) и отмежевывающийся от нее (фитоценология), хотя было отмечено, что «тесная зависимость растительности от условий местообитания — одна из аксиом классической геоботаники» (Василевич, 1983 : 192). С точки зрения представителей первого направления, местообитание является таким же признаком растительности, как и сами растения. Этот взгляд разделяли многие отечественные и зарубежные исследователи (Раменский, 1925 и др.: цит. по 1971; Clements, 1928; Du Rietz, 1929; Weaver, Clements, 1929; Сукачев, 1928 и др.; Brawn-Blanket, 1932 и др.; Соболев, 1950 и др.; Ниценко, 1961 и др.; Куваев, 1968 и др.; Александрова, 1971 и др.; и мн. др.). С позиций фитоценологов, растительность характеризуется и описывается по ее структуре, функции, составу, динамике (Самбук, 1937; Kuchler, 1951; Danscreau, 1951, 1957, id. et al., 1966; Уранов, 1955; Шенников, 1964; Норин, 1968 и др.; Ипатов, 1971; Миркин, Розенберг, 1978; Работнов, 1978 и др.; Галанин, 1989; и мн. др.). Существуют различные ценобиотические взаимодействия и процессы, изучение которых породило множество понятий (Миркин и др., 1989). Утверждалось, что растительный покров — это особый вид материи (Ипатов, цит. соч.).

Во многих фитоценологических работах проблема связи растительности с абиотической компонентой среды так или иначе затрагивалась или, по крайней мере, высвечивалась. Так, автор концепции фитогенного поля А. А. Уранов (1955) ввел понятие об экологическом потенциале данного вида в данном месте, который может быть оценен по продуктивности растений.

По мнению многих геоботаников межвидовая ассоциированность отражает экологию местообитаний и ее можно определить площадочным методом (Precscny et al., 1980). Однако по замечанию E. Fager (1957), какой бы метод группирования не использовался, сами группируемые объекты вносят субъективизм (как, например, размер пробной площади, число и характер избранных местообитаний), а это оказывает влияние на структуру групп и дает неоднозначные ответы. Однако площадочным методом можно определить собственно межвидовую ассоциированность, что весьма существенно, поскольку в фитоценологических исследованиях ассоциированность обычно принимается *argiōi*.

Во многих работах показано, что синтаксономические единицы связаны с показателями абиотической составляющей среды (Poore, 1955; Baadsvik, 1974; Bjordalen, 1980; Willems et al., 1981; Bridgewater, 1981; Gurnell, 1981; Looman, 1981; Разумовский, 1981; и др.). К. Е. Кононов (1978), изучавший травяную растительность поймы Лены, сначала описал абиотическую среду, которая, по его словам, определяет биологические явления. В докторской диссертации Кононов (1982) отметил, что «одним из основных достоинств системы Браун-Бланке является ее экологичность» и показал на многочисленных примерах с определением достоверности результатов связи сообществ и ассоциаций с факторами среды. В работе этого автора показан типично фитохорологический подход к классификации растительности, так как с фитоценологических позиций его синтаксоны совершенно не обоснованы. Вместе с тем его данные весьма показательно демонстрируют первостепенную значимость абиотических факторов. Это обстоятельство способно навести на

мысль, что синтаксоны Кононова сформировались исключительно под давлением абиотической составляющей среды.

С. М. Разумовский (1981) описал и показал на схеме замещение майникового ельника кисличным ельником. Собственно речь идет о замещении майника кислицей. При этом, как подчеркивает автор, выпадает словый подрост, характерный для майникового ельника и отсутствующий в кисличном ельнике. На схеме видно, что майниковый ельник находится в понижении, занятом слоем торфа, а кисличный — на повышении без пласта торфа. Зона замещения, по мысли автора, приходится на уклон, где торф истончается и сходит на нет. Таким образом, один и тот же ельник покрывает два типа субстрата, находящихся в связи с рельефом и обладающих различной почвенной растительностью под общим древесным ярусом. Из того, что краевая полоса торфа занята кислицей и на ней погиб подрост, на наш взгляд, совершенно не следует вытеснение кислицей майника, а также и елового подростка, как это утверждает Разумовский. Он потому и рассматривает этот случай, как редкий, что в нем сочетаются невазимо связанные явления. Подрост погиб по какой-то неустановленной причине, а что касается отношения майника и кислицы, то скорее первый вытесняет вторую, а не наоборот. Ведь чтобы смена, как ее представляет Разумовский, была экогенетической, по его же определению, необходимо, чтобы она была результатом саморазвития растительности, т. е. чтобы исчез торфяной пласт. Однако совершенно очевидно, что в результате саморазвития растительности в данном случае торф не исчезнет, а скорее распространится на место, где его еще нет, а это связано с климатической ситуацией.

Во всяком случае можно видеть, что попытки представлять динамику растительности только как результат ее саморазвития так или иначе упираются в среду обитания. Пренебрежение этим обуславливает введение таких немыслимых понятий как «замещение и раздвоение биополей» (Разумовский, 1981) и развития этих идей, т. е. ложного истолкования наблюдаемых фактов. Нельзя не согласиться с С. М. Разумовским, что представление о закономерностях динамики растительного покрова складывается индуктивным путем, т. е. от частного к общему, хотя более целесообразно сочетание этого пути с дедуктивным. Однако здесь вступают в силу психологические особенности исследователей: то, что дано одному, не дано другому. Изменить свой стиль мышления человек, как правило, не может. Он даже зачастую не догадывается, что его мышление строится не так, как у других.

Но сам по себе индуктивный путь не дает гарантий того, что найденные частности действительно отображают нечто более общее, т. е. представляют закономерность. Ботаническая литература переполнена фактическими данными частного порядка, которые авторы преподносят как закономерности.

Сам стиль мышления фитоценологии закладывался и развивался преимущественно в умеренных широтах на равнинных территориях, где автономность растительного покрова достаточно выразительна. Поэтому динамика растительности представлялась лишь как результат взаимовлияний растений и далее их ансамблей. Если и говорилось, что взаимовлияние может происходить через среду обитания, то последняя рассматривалась только как проводник, а не как самостоятельное образование, оказывающее собственное влияние на все, что с ним связано и, прежде всего, на растительность. Основной предпосылкой фитоценологии являлся именно ценобиоз, который во многих ситуациях не требовал доказательства, т. к. был очевиден — в сомкнутой, многоярусной растительности растения сами определяют видовой состав и степень участия каждого вида. Флористическая школа классификации растительности на том и основывалась. И хотя этой школе приписываются большие достижения, можно сказать, что в понимании стратегий растительного покрова за 80 лет своей истории ее результаты более, чем скромны. Впрочем и другие

геоботанические школы, за исключением таковой Ф. Клементса, ограничивали круг своих задач описанием статического многообразия растительности, основываясь на различных показателях. Заслуга Ф. Клементса в том и состоит, что он осознал необходимость исследования динамики растительного покрова как основы классификации растительности. Поэтому естественно, что его подход к проблемам растительного покрова не был оторван от абиотического фона, на котором развивается растительный покров. В этом контексте совсем не важно, что генеральные идеи Ф. Клементса, в частности, о моноклиматке, многим исследователям казались несостоятельными.

По-видимому, сама география исследований Ф. Клементса привела его к рассмотрению динамики растительности и влияния на нее косной среды. Наряду с лесами и прочей сложной растительностью он изучал пустыни, скрэбы и другие районы, где растительность находится в явном подчинении условиям среды. При этом ни о каком ценнообразии не может быть и речи и на первый план выступают связи «среда—растение».

То же самое наблюдается в Арктике и в высокогорьях. Неслучайно среди сводок описания арктической и высокогорной растительности (Городков, 1938; Britton, 1966; Blyss, 1981; Александрова, 1983; Горные..., 1986; и др.) нет основанных исключительно на фитоценологическом подходе потому, что это противоречило бы наблюдаемому — зависимости растительности от окружающей среды.

В открытых ландшафтах, в которых наряду с сильно разреженной растительностью существует и сомкнутая (в отдельных местоположениях), в последней обнаруживается, что как по сложению, так и по видовому составу однотипных сообществ существует такой уровень вариабельности, при котором не имеет смысла говорить о ценологических отношениях, их нет. Растения образовали участок сплошного покрова благодаря случайности попадания их диаспор на участок с благоприятными для них условиями. Подобная же ситуация обычна и в лесах. Поэтому фитоценологический подход правомерен не во всех случаях даже сомкнутого покрова, не говоря уж о разреженной растительности.

Любая растительность может находиться в двух состояниях: равновесном и неравновесном, что обуславливается окружающей средой. В зависимости от состояния реализуется синэргетическая закономерность, заключающаяся в том, что в равновесном состоянии системы сколь угодно сложные ее компоненты ведут себя независимо, т. е. они словно не замечают друг друга почему и названы гипнонами («сомнамбулами») (Пригожин, Стенгерс, 1986). Авторы указывают, что «переход в неравновесное состояние пробуждает гипноны и устанавливает когерентность, совершенно чуждую их поведению в равновесных условиях» (с. 240). В неравновесном состоянии система ощущает малейшие воздействия на нее, тогда как в равновесном состоянии ее могут вывести из себя только очень сильные воздействия. В однородной растительности эта ситуация очень хорошо читается по наборам видов. Если растительность равновесная, для нее свойственно флористическое однообразие. В аналогичной неравновесной растительности обычны нерегулярные виды и всевозможные их сочетания. В одном крупном массиве леса на равнине обнаруживаются те и другие участки. Легко видеть, что участки с неравновесной растительностью расположены на периферии или отличаются микрорельефом, т. е. связаны со средой. Однако и равновесные на данный момент участки являются таковыми в связи со средой. При сопоставлении однотипной растительности в аналогичных экотопологических условиях проследивается фазность или различные степени соотношения равновесности—неравновесности. Фазность связана как со свойствами самой растительности, так и со средой, в которую она включена. Поэтому фитоценологическая проблематика безусловно существует. Однако в противопоставлении

фитоценологии (фитосоциологии) и фитотопологии важную роль сыграла недооценка степеней влияния растений между собой и с абиотической составляющей среды. Точно измерить эти степени, очевидно, в наше время невозможно, но нужно исходить из того, что влияние абиотической составляющей среды первично и во многих случаях заметно превалирует над биотической составляющей в современных ландшафтах. Возможно поэтому некоторые исследователи объединяли фитоценологический и фитотопологический аспекты геоботаники. Так, В. Б. Сочава (1947) считал, что ландшафту присущ свой качественный состав растительных ассоциаций при определенной системе экологических связей. Совершенствование этого представления привело В. Б. Сочаву (1971, 1974, 1979) к теории геосистем. Начало синтетического подхода к изучению растительного покрова выразилось в учениях об экосистемах (Tansley, 1935) и о биогеоценозах (Сукачев, 1944, 1947, 1949). Этот подход был основан на осознании взаимозависимости всех природных компонентов. Следует заметить, что основоположники синтетического подхода выросли на почве классической геоботаники. Хотя С. М. Разумовский (1981) расценивал выход «из рамок геоботаники» как «попытку перескочить через ступеньку», на самом деле проблема обозначается иначе. Динамический подход, которому призывает следовать С. М. Разумовский, может быть реализован лишь на фоне среды обитания. Движение невозможно исследовать вне какой-либо системы координат, а особенно такой, которая и порождает это движение.

2. СОВРЕМЕННЫЕ АСПЕКТЫ ЛАНДШАФТОВ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

2.1. Граница Арктики

Вопрос об отграничении Арктики с юга или, что то же самое, о северной границе Бореальной области исследователи решали на основе климатических и/или фитогеографических показателей (Polunin, 1951; Медведев, 1952; Норин, 1961; Горбацкий, 1964, 1967; Григорьев, Будыко, 1956; Young, 1971; Александрова, 1971, 1977; Семенов, Сиско, 1974; Юрцев и др., 1978; Tuukkanen, 1980; Атлас Арктики, 1985; и др.). В качестве фитогеографического показателя принималась северная граница леса, а когда было установлено, что она имеет размытый характер, предлагались различные критерии, позволяющие относить полосу предтундровых редколесий к Бореальной области, в то время как острова леса оставались в Арктике (Elliott-Fisk, 1983). Было установлено, что не существует простого климатического показателя, значение которого совпадало бы с южной границей Арктики, определяемой по фитогеографическим показателям. Это подтверждало представление, развитое еще Брокман-Ерошем в начале текущего столетия, о том, что полярная и субальпийская границы леса в разных частях Земного шара определяются комплексом факторов среды, а не каким-либо одним, ведущим (Tansley, 1920). К тому же, сопоставляя пределы распространения деревьев с климатическими показателями, мы имеем дело с климатическими индикаторами, а не с действительными факторами, определяющими их пределы (Tuukkanen, 1980). Можно добавить к этому, что в разных регионах полярную границу леса исторически образуют разные виды, толерантность которых относительно климата различна. Кроме того, растительность многих северных островов не лесная, хотя может быть бореальной. Острова нередко создавали проблему: относить их к Арктике или нет. Если в отношении Исландии вопрос решался практически однозначно — это не Арктика, то о. Св. Лаврентия не был включен в Арктику, поскольку по «Физико-географическому атласу мира» (1964) был покрыт «бореальной растительностью приморских лугов» (Семенов, Сиско, 1974). Разумеется никакой бореальной растительности там нет и остров отнесен не просто к Арктике, но к высокой Арктике (Young, 1971; Кожевников, 1973б).

Граница любого образования должна определяться по собственным признакам этого образования, а не по внешним показателям. Этому требуют системные принципы, в частности, целостность образования. Целостность Арктики представляет растительный покров — сочетание различной тундровой растительности и арктических видов растений, особенно тех, которые распространены от северных пределов суши до южных пределов сплошных тундр, т. е. не учитывая «острова» тундр в окружении бореальной растительности. Лесотундра не относится к Арктике, поскольку набор видов в ней преимущественно бореальный даже в том случае, когда лесная ее составляющая выражена крайне слабо как в средней части р. Анадырь. Конкретное положение границы Арктики в ключевых регионах по растительному покрову будет показано ниже. Здесь же отметим, что, несмотря на большую или меньшую расплывчатость, граница Арктики прослеживается очень хорошо по растительному покрову, если опора делается на арктические показатели, а не бореальные. Растительный покров выступает интегральным индикатором природного процесса тем большей значимости, чем обширнее территории. Поэтому в определении зональных границ он наиболее показателен, что всегда и использовалось. Вместе с тем, Арктику, как природную область со многими составляющими, определяет климат. Поэтому ее граница должна быть согласована с каким-либо климатиче-

ским выражением. Это позволяет видеть динамику природных процессов в прошлом относительно современной климатической границы, особенно при сопоставлении разных регионов, по остаточной (островной) растительности, сохраняющейся

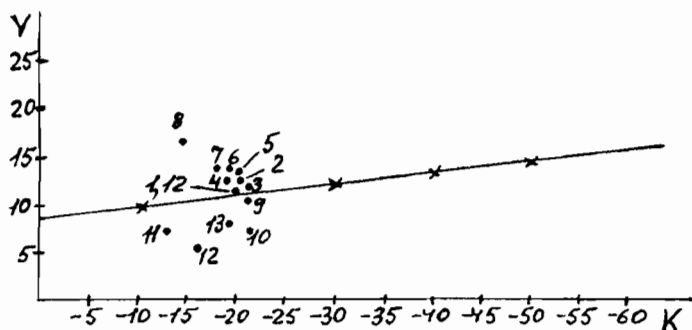


Рис. 3. График Норденшельда для Полярного Урала и Приуралья: 1 — Воркута, 2 — Усть-Воркута, 3 — Елецкая, 4 — Адыва-вом, 5 — Абезь, 6 — Петрунь, 7 — Усть-Уса, 8 — Котлас, 9 — Хальмерью, 10 — Колгуев, 11 — мыс Меньшикова (Новая Земля), 12 — Рай-Из, 13 — Пол. Урал.

ся благодаря дифференциации климата по геосистемам. Отсюда вытекает и необходимость геосистемного подхода.

Согласно А. А. Величко (1980а), при переходе из одного качества в другое наиболее подвижен климат, затем растительность. Если эти компоненты считать репрезентативными, то можно полагать, что резкие глобальные перестройки природной среды происходят за несколько столетий. Таким образом, природная среда обладает высокой лабильностью. А. А. Величко полагает, что можно выделить 3 размерности таких изменений: макромасштабные (отвечают циклу), мезомасштабные (происходят в пределах полуцикла и вызывают лишь миграционные изменения природной среды) и микромасштабные (имеют устойчивый вековой характер). В любом случае изменения растительного покрова отстают от изменений климата. Поэтому фиксируя современное положение полярной границы леса (а также определенные геоморфологические процессы) и климатическую границу Арктики, мы получаем информацию о предыдущих этапах развития природной среды в данном регионе.

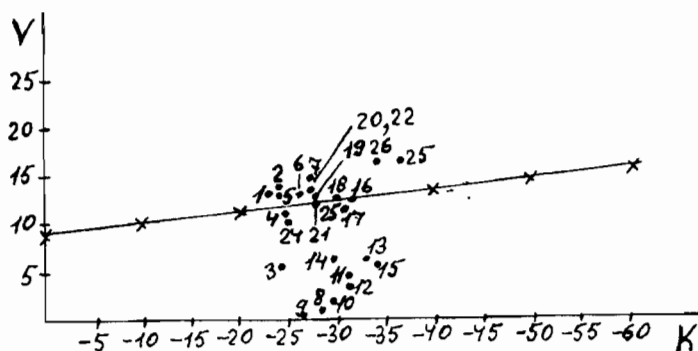


Рис. 4. График Норденшельда для Таймыра и севера Западно-Сибирской низменности: 1 — Ямбура, 2 — Салехард (аэропорт), 3 — Дровяной мыс, 4 — Новый Порт, 5 — Яр-Сале, 6 — Тазовское, 7 — Сидоровск, 8 — Краснофлотские острова, 9 — о. Визе, 10 — мыс Челюскин, 11 — устье Таймыры, 12 — бух. Прончищевой, 13 — оз. Таймырское, 14 — мыс Входной, 15 — мыс Косистый, 16 — Волочанка, 17 — Кресты, 18 — Лама, 19 — Дулинка, 20 — Норильск, 21 — Надежда, 22 — Потапово, 23 — Усть-Енисейский порт, 24 — Медвежий ручей, 25 — Тура, 26 — Виви.

Климатическая граница Арктики определяется по уравнению Норденшельда (Polunin, 1951): $V = 9 - 0.1 K$, где V — среднемесячная температура самого теплого

месяца, К — самого холодного. На графике уравнение имеет вид прямой, выше которой находятся бореальные пункты, ниже — арктические. Для наших ключевых регионов графики представлены на рис. 3—5. Данные по климату взяты из «Справочников по климату СССР» (1968, 1969, 1970). Во всех трех регионах видно, что южнотундровые пункты находятся над прямой линией, т. е. относятся к бореальной области. Получается, что в Приуралье южная граница Арктики находится между Воркутой и Хальмерью, ст. Пол. Урал не относится к Арктике, хотя находится в подзоне южных тундр, на Зап. Таймыре Усть-Енисейский порт вместе с Дудинкой оказывается в бореальной области, тогда как фитогеографическая граница Арктики проходит между ними, на Чукотке пос. Угольная попадает прямо на линию Норденшельда, хотя также находится в подзоне южных тундр.

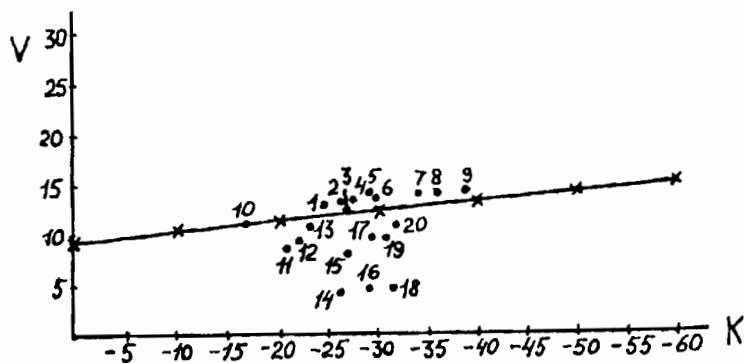


Рис. 5. График Норденшельда (с поправкой) для Чукотки: 1 — Канчадан, 2 — Снежное, 3 — Березово, 4 — Танюрер, 5 — Марково, 6 — Сталино (Мухоморное), 7 — Еропол, 8 — Островное, 9 — Усть-Олой, 10 — Угольная, 11 — Уэлькаль, 12 — Эгвекинот, 13 — Анадырь, 14 — Шмидт, 15 — Певек, 16 — Айон, 17 — Серевальная, 18 — Рау-Чуа, 19 — Чаун, 20 — Илирней.

Очевидно нужно учитывать недостаточность климатических данных во времена Норденшельда (средина второй половины прошлого века), так как их и теперь нельзя считать достаточными. Но наиболее существенно то, что эти данные могли измениться, тем болсс, что современное

представление о древесной растительности в низовьях Енисея не соответствует тому, что наблюдали Норденшельд и ботаники его экспедиции (Liljequist, 1993). По их наблюдениям, лиственница не распространялась севернее Дудинки. Они отметили также в этом районе обилие высокотравных лугов, существующих поныне. Что же касается лиственничных редколесий, то остается вопрос: действительно ли их не было севернее Дудинки, т. к. путешествуя по реке их можно не увидеть. Ясно, что Норденшельд при составлении своего уравнения руководствовался известными ему данными, но почему Усть-Енисейский район не попадает по его уравнению в Арктику (точнее, находится на самой границе Арктики) остается загадочным. Надо полагать, что это вызвано отсутствием в то время климатических данных по этому району. Даже в наше время эти данные можно рассматривать как приблизительные.

Как бы то ни было, Норденшельд нашел сравнительно простой способ климатического отграничения Арктики, хотя по современным показателям в уравнение прямой необходимо внести поправку. Из всех графиков (рис. 3—5) следует, что если постоянную «9» в уравнении Норденшельда заменить на «10», то линия будет весьма адекватно разделять арктические и бореальные пункты в соответствии с растительным покровом этих пунктов. Разумеется при этом необходимо обращать внимание на высоту метеостанции над уровнем моря. Воркута отходит к Арктике

(тундровой зоне), отделяясь на графике прямой от Усть-Воркуты и Елецкой. Ст. Полярный Урал также отходит к Арктике вместе с Усть-Енисейским портом, Надеждой. На Чукотке Угольная выступает в Арктику. Таким образом, поправка постоянной в уравнении Норденшельда с «9» на «10» оправдана в Европе и Азии, хотя имеются и неувязки. Так, растительный покров окрестностей Волочанки в центре южного Таймыра относится к окраине северной тайги, а по климату этот район отходит к Арктике (рис. 4). В этом несоответствии проявляется подвижная зависимость между климатом и растительностью, о которой пишет А. А. Величко (см. выше). В таком случае она имеет прогностическое значение и о ней будет еще упомянуто в соответствующем разделе (7). Здесь же важно подчеркнуть, что в соответствии с той же подвижной зависимостью не следует ожидать идеального соответствия между климатической и ботанико-географической границами Арктики. Та степень соответствия, которая выявилась на графиках (рис. 3—5), т. е. в совершенно различных регионах, позволяет говорить об унифицированной границе Арктики. Она показана на рис. 1. В горных районах она проведена по пределам сплошной лесной растительности в межгорных долинах. Уточнение положения границы особенно касается территорий изученных автором в полевых условиях (Урал — Приуралье, Таймыр, Чукотка — Анадырский край) (Кожевников, 1977б, 1982в, 1984—85б, 1988в).

Показанное положение границы Арктики в Азии является одним из результатов этой работы и свидетельствует о том, что в существующей литературе граница Арктики не унифицирована (проводится на разных участках по разным соображениям). Помимо того, что она проводится по разному, неунифицированная граница Арктики не может выступать в качестве репера для оценки динамики растительного покрова в пространстве.

Определив таким образом Арктику, мы тем самым определяем и Субарктику, как территорию, находящуюся южнее Арктики. Понятие «Субарктика» весьма условное (Atkinson, 1981), т. к. южная граница Субарктики может пониматься и как соответствующая граница лесотундры, и как южная граница северной тайги, которых в природе фактически не существует. Неопределенность понятия «Субарктика» не устраняется при попытках заменить его другим термином.

2.2. Гидротермический индекс и его связь с растительным покровом

Характеризуя флористическую зональность Арктики, S. Young (1971) использовал суммы среднемесячных положительных температур, определенные значения которых послужили ему для выделения 4 флористических зон (Кожевников, 1973б). Применение температурного показателя вегетационного периода, а не годового, весьма целесообразно, поскольку именно в вегетационный период количество тепла определяет особенности растительного покрова. Как известно полюс холода находится в таежной зоне, т. е. зимние температуры для растительности менее важны, чем летние. Однако температурный фактор, использованный Янгом, оказался неадекватным показателем для проведения границы Арктики. Если в одних регионах определенные его значения совпадали с переходом арктического растительного покрова в борсальный, то в других регионах эти же значения оказывались глубоко в борсальной области. Поэтому S. Young включил в Арктику север Камчатки и Командоро-Алеутскую гряду, которые по растительности невозможно отнести к Арктике.

Кроме того, хотя температурный показатель вегетационного периода важен при анализе растительного покрова, он не отражает провинциальные особенности

этого покрова. Поэтому автором был предложен гидротермический индекс $g = P/A$, где A — сумма положительных среднемесячных температур, P — сумма осадков за период со среднемесячными положительными температурами (в мм) (Кожевников, 1979б, г).

Первоначально индекс использовался для северо-восточной Азии. На данных

по этой территории были изучены свойства этого индекса и установлены его значения для категорий климата. Следует отметить последовательность климатических изменений северо-восточной Азии, что обусловило определение значений индекса в соответствии с прочими показателями климата и особенностями растительного покрова. Как будет показано ниже, в более западных регионах последовательность значений g относительно растительного покрова нарушена.

Индекс показывает количество осадков на 1° среднемесячной температуры в данном районе, т. е. является показателем континентальности — океаничности

климата. Покомпонентная связь g с A и P (рис. 6) показывает, что для одного и того же значения g амплитуда A может составлять 25° , а амплитуда P — до 150 мм, т. е. g больше зависит от осадков, чем от температуры.

На графиках (рис. 7, 8) представлены отношения компонентов индекса для Чукотки и юга Магаданской области. За основу взято убывание суммы температур. На рис. 7 хорошо выделяются три типа климата: резкоконтинентальный, океанический и переходный (субконтинентальный). Континентальность некоторых более северных пунктов выше, чем лежащих на той же долготе южных пунктов. Объясняется это тем, что в районах южного побережья Чукотки выпадает вдвое больше осадков, чем на северном ее побережье (Мельникова, 1970).

На рис. 9 график построен по убыванию количества осадков. На нем видно, что значения индекса образуют две группы пунктов: 1) восточное побережье, 2) северное побережье. Между группами нет резких различий, так как к группе восточных пунктов (слева на рис. 9) примыкают пункты Сердце-Камень и о. Колючин, находящиеся на северном побережье, а также Уэлен, относящийся к обоим побережьям. При принятом на графиках соотношении количества осадков к сумме температур (5:1) заметно, что в океанических пунктах кривая осадков идет над кривой темпе-

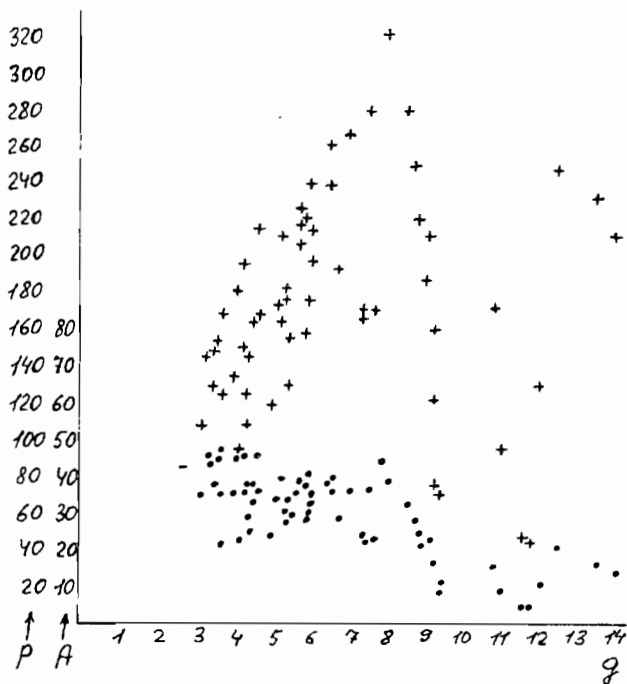


Рис. 6. Связь гидротермического индекса g с суммой среднемесячных положительных температур (A) (точки) и с количеством осадков за период с положительными среднемесячными температурами (P) (крестики).

ратур, а в континентальных пунктах — под нсю. Исключения составляют пункты Илриней и Канчалан, из которых первый расположен на выс. 425 м над ур. м. в бассейне Малого Анюя, а второй — близ устья р. Канчалан в пределах Нижне-Анадырской низменности, т. е. возможно некоторое океаническое влияние.

На всех графиках также видно, что гидротермический индекс больше зависит

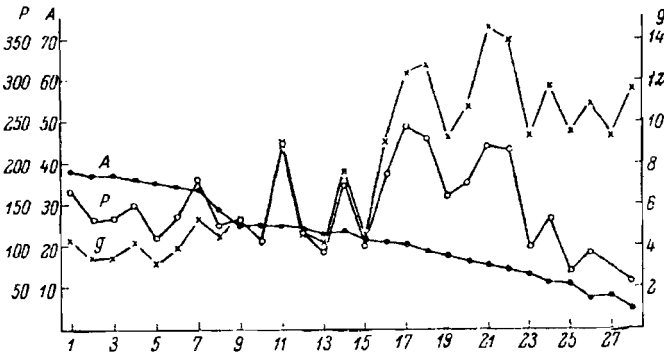


Рис. 7. График соотношения изменений A, P и g на Чукотке.

A — критерий Янга (сумма положительных среднемесячных температур), P — количество осадков за период с положительными среднемесячными температурами, g — гидротермический индекс. Пункты расположены в порядке убывания критерия Янга. 1 — Марково, 2 — Омолук, 3 — Усть-Олой, 4 — Европа, 5 — Островное, 6 — Ташюер, 7 — Канчалан, 8 — Анадырь, 9 — Перевальная, 10 — Илриней, 11 — Эгвекинот, 12 — Амгуэма, 13 — Красноармейский, 14 — Амгуэма-87, 15 — Певек, 16 — Иультин, 17 — Лаврентия, 18 — Ратманова, 19 — Сердце-Камень, 20 — Уэлеп, 21 — Провидения, 22 — Чаплино, 23 — Ванкарем, 24 — Колочин, 25 — Айон, 26 — Шмидт, 27 — Валькарай, 28 — Врангеля.

от количества осадков, чем от суммы температур. Это связано со свойствами самого индекса, в котором числитель значительно превосходит знаменатель и подвержен большим относительным изменениям (самая малая величина суммы температур составляет 12 % от самой большой, а самая малая величина осадков — 25 % от самой большой). Северное побережье характеризуется и малым количеством осадков и малой суммой температур. На

южном и восточном побережьях оба эти показателя возрастают. Величина индекса на побережьях Чукотского п-ова, относимого по фитогеографическим признакам к берингийской Чукотке, остается относительно высокой. На побережьях континентальной Чукотки величина индекса резко падает. Анадырь и Певек имеют соответственно g 4.4 и 4.5, т. е. практически одинаковый. В Анадыре, расположенном южнее Певека на 640 км (но также на морском побережье) сумма положительных среднемесячных температур на 7° выше, а сумма осадков больше на 25 мм, чем в Певеке. Таким образом, оба компонента индекса g в Анадыре больше, чем в Певеке, при одинаковой величине g. Это свидетельствует о зависимости g только от степени континентальности климата, что подтверждается следующим сопоставлением.

Анадырь и Провидения расположены на одной широте, но в Анадыре $g = 4.4$, а в Провидения 14.6. С другой стороны, величина g в Марково отличается от анадырской всего на 0.1, хотя по фитогеографическим признакам эти пункты находятся в разных зонах. Однако в Марково наблюдается самая большая в Чукотском национальном округе сумма положительных среднемесячных температур (рис. 7), но количество осадков здесь аномально велико, тогда как в Анадыре оно неожиданно мало. В данном случае очевидна роль рельефа. Над Анадырем влагонесущие потоки не задерживаются, уходя на запад над Нижнеанадырской низменностью в континентальные районы. В последних происходят ливневые дожди, тогда как в приморских пунктах обычны моросьные дожди.

Почти совпадение анадырского значения g с марковским свидетельствует о континентальности климата Анадыря, хотя он и расположен на морском побережье. Фитогеографические данные согласуются с такой оценкой.

На величину g оказывает существенное влияние высота местности над уровнем

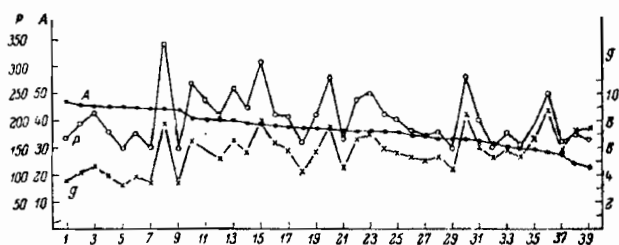


Рис. 8. График соотношения изменений A , P и g на юге Магаданской области.

Пункты расположены в порядке убывания критерия Янга. 1 — Балыгычан, 2 — Таскан, 3 — Среднекан, 4 — Эльген (совхоз), 5 — Сугой, 6 — Стрелка, 7 — Корколон, 8 — Талон, 9 — Сеймчан, 10 — Ушгар, 11 — Палатка, 12 — Вакханка, 13 — Магадан (аэропорт), 14 — Мадаун, 15 — Пестрая Дресва, 16 — Оротукан, 17 — Хатынах, 18 — Гижига, 19 — Наяхан, 20 — Нагаева (бухта), 21 — Омсукчан, 22 — Берелех, 23 — Талая, 24 — Аркагала, 25 — Ола, 26 — Мелководная, 27 — Кулу, 28 — Джека Лондона (оз.), 29 — Кегали, 30 — Завьялова (о-в), 31 — Тайгонос, 32 — Омсукчан (сопка), 33 — Атка, 34 — Кедон, 35 — Стоковая нижняя, 36 — Усть-Армань, 37 — Лабазная, 38 — Стоковая верхняя, 39 — Бутугычар (рудник).

моря, укрытие хребтами и т. д. При оценке связи растительного покрова с индексом g на Чукотке учитывались общий характер растительного покрова, наличие реликтовых видов и их сообществ, прогрессирующие черты флоры и растительности, география фитоценозов. Сопоставление различных районов привело к выводу, что значения индекса менее 6 указывают на континентальный климат, а более 9 — на океанический. Значения в интервале 6—9 свидетельствуют о переходном (субконтинентальном) климате, область

распространения которого на Чукотке показана на рис. 10.

В континентальных условиях мало выражены криогенные образования, т. е. мерзлотные процессы проявляются слабо по сравнению с океаническими районами. Они наблюдаются преимущественно в верхнем поясе гор, который подвержен океаническому влиянию. Четким индикатором режима среды являются летние снежники. В континентальных районах такие снежники распространены лишь в верхнем поясе гор, тогда как в океанических районах они обычны и на нижних гипсометрических уровнях. На территории с субконтинентальным климатом криогенные образования и низовые снежники вполне обычны, но наряду с урочищами, в которых они широко представлены, немало урочищ, где они практически отсутствуют или обнаруживаются как редкость.

Согласно принятым как эталонные значения g на Чукотке, на юге Магаданской области (рис. 8) нет районов с океаническим климатом,

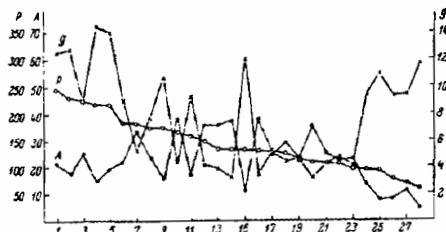


Рис. 9. График соотношения изменений A , P и g на Чукотке.

Пункты расположены в порядке убывания количества осадков: 1 — Лаврентия, 2 — Ратманова, 3 — Эгвеквиот, 4 — Провиденция, 5 — Чаплино, 6 — Иультин, 7 — Канчалан, 8 — Амгуэма-87, 9 — Уэлен, 10 — Марково, 11 — Сердце-Камень, 12 — Еропол, 13 — Танюрер, 14 — Усть-Олой, 15 — Колочин, 16 — Омолон, 17 — Илирней, 18 — Анадырь, 19 — Амгуэма, 20 — Островное, 21 — Перевальная, 22 — Певек, 23 — Красноармейский, 24 — Ванкарем, 25 — Шмидт, 26 — Валькарай, 27 — Айон, 28 — Врангеля.

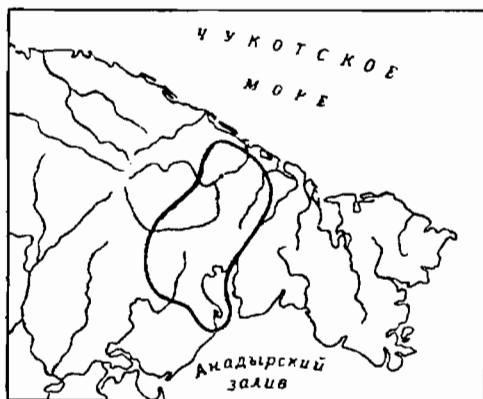


Рис. 10. Область субконтинентального климата на Чукотке.

а субконтинентальные значения g имеют районы на морском побережье или высоко в горах. Соответствующую роль играют в ландшафтах криогенные образования и летние снежники.

Индекс g был использован Э. Г. Матисом (1981, 1982) для обоснования периодического изменения районов (геомов, в его тогдашнем понимании), представляющих ячейки, образованные пересечением зональных и секторных

рубежей северо-восточной Азии. Позднее тот же автор (Матис, 1986) развил теорию геобиомов (элементарных пространственных секторно-поясных единиц), которые были охарактеризованы на основе данных 207 метеостанций «Азиатской Берингии». Для каждого района (геобиома) автор получал среднее арифметическое из величин g по всем метеостанциям на территории данного района. В результате он составил весьма показательную матрицу, ячейки которой, соответствующие районам, образовали закономерные ряды и столбцы, отражающие изменения континентальности климата в северо-восточной Азии. Матрица послужила Матису формой для нанесения распространения всех известных насекомых в этом регионе.

Наиболее континентальным районом ($с g = 3.6$) является, по Матису, территория объединяющая средние течения рек Яны, Индигирки и Колымы. Вряд ли можно согласиться с тем, что эту территорию следует рассматривать в качестве единого района, да еще и называя ее северным тундролесьем, тогда как это — северная тайга. К востоку и к северу континентальность климата закономерно убывает. На Новосибирских островах $g = 13.9$, т. е. очень близкий к значению Командорских островов (13.6). На о. Врангеля $g = 10.1$.

Таким образом, климат арктических островов является оксаническим, а не континентальным, как считали некоторые ботаники на основании находок континентальных видов растений. Впрочем, физико-географы показали это уже давно (Горбачкий, 1964; Михайлов, 1974; и др.). Находки континентальных элементов растительного покрова в обстановке оксанического климата свидетельствуют о прошлых этапах развития этого покрова и о современной климатической дифференциации в связи с рельефом, что и показывают острова.

Когда к одному району относится один или даже группа островов, усреднение значений g не исказит особенно природную картину. Однако усреднение значений g для крупных районов, объединяющих весьма несходные территории, дает неверное представление о климате этого района. Так, район АзIX, включающий у Матиса Колючинский и Канчаланский подразделения, имеет $g = 9$. Но, как отмечалось выше, в Анадыре $g = 4.4$. Складывать это значение с таковым о. Колючин, где $g = 12$ и определять арифметическую среднюю не имеет никакого смысла, поскольку названные пункты находятся в разных зональных условиях. То же самое на Колыме: в Черском (северная тайга) $g = 2.3$, т. е. близок к величине g в Среднеколымске (2.7) в глубине северной тайги, а в Амбарчике (тундра на морском побережье) $g = 6.3$. У Матиса оба пункта отнесены к одному району с $g = 4.6$.

На таблице 1 показаны компоненты индекса g и сам индекс для Таймыра, Путораны и арктических островов. На мелких северных островах океаничность кли-

мата достигает огромных значений, как например, на о. Визе, расположенном на 79° с. ш. Этот эффект складывается из малого количества осадков и ничтожных положительных температур. Абсолютная океаничность климата существует в районах, где отсутствуют положительные среднемесячные температуры (поскольку на ноль делить нельзя). Высокая океаничность наблюдается на территориях, относимых к полярным пустыням (Александрова, 1971, 1974; Короткевич, 1972; Арктические..., 1979), в том числе на материке (мыс Челюскин).

Таблица 1

Показатели континентальности — океаничности климата на Таймыре—Путоране и соседних островах

Метеостанция	Высота над ур. м. (м)	Сумма осадков (P)	Сумма температур (A)	Величина индекса (g)
о. Визе	10	42	0.5	84
о-ва Краснофлотские	8	42	1.5	34
м. Челюскин	12	56	2.3	24.3
устье Таймыры	9	78	8	9.8
бух. Прончищевой	15	92	7.9	11.6
оз. Таймырское	11	103	12.8	8
мыс Косистый	20	104	12.8	8
Усть-Тарей	21	137	19.9	7
Волочанка	37	155	29.4	5.3
Кресты	29	158	24.9	6.3
Лама	100	287	34.2	8.3
Дудинка	16	183	31.4	6
Норильск	66	197	33.3	6
Надежда	230	223	26.7	8.3
Потапово	43	198	33.8	8.8
Усть-Енисейский порт	25	172	29.3	5.5
Медвежий ручей	473	274	22.1	12.4
Тура	188	229	48.5	4.7
Виви	109	208	48.7	4.3

Как известно, на Таймыре лесная растительность заходит на север дальше, чем в других северных регионах мира. Обычно это связывали с повышенной континентальностью климата. Однако, судя по индексу g, оценки континентальности на Таймыре такие же как на Чукотке. Океанические значения ($g > 9$) наблюдаются на побережьях или на значительной высоте.

Большинство пунктов имеет субконтинентальные значения как принято на Чукотке. И здесь мы сталкиваемся с любопытным явлением. Если на Чукотке в пределах территории субконтинентального климата распространены типичные тундры с реликтовыми массивами ольховника, то на Таймыре соответствующие значения g, имеют пункты, с одной стороны находящиеся в лесотундре (Дудинка, Потапово и др.), с другой — в тундровой зоне (оз. Таймырское, мыс Косистый и др.), а оз. Лама находится в подзоне северной тайги. Озеро Лама, имеющее площадь 6720 м² (Путоранская... 1975), очевидно, само влияет на значение g, увеличивая в окрестностях количество осадков. В других пунктах метеостанции также находятся под влиянием обширных водных пространств (оз. Таймырское, р. Енисей). В любом случае летние температуры понижены тогда как количество осадков

больше зависит от близости гор и экспозиции метеостанции по отношению к ним. Однако если сопоставить Волочанку и Усть-Енисейский порт, то хорошо видно, что значения в этих пунктах очень близки при практически одинаковой сумме положительных среднемесячных температур. Но в районе Волочанки существует северная тайга, а в районе Усть-Енисейского порта — тундра. Это уже отмечалось в предыдущем разделе в связи с подвижной зависимостью между климатом и растительным покровом. Различная зональная ситуация при близких значениях обобщенного климатического показателя свидетельствует о неравновесности растительного покрова в каком-то из сопоставляемых районов, которая, однако, поддерживается компенсаторными механизмами. Вопрос в том: в каком направлении следует ожидать изменение растительного покрова. В случае сопоставления Волочанки и Усть-Енисейского порта с учетом результата по уравнению Норденшельда можно с большей определенностью сказать, что неравновесным является растительный покров района Волочанки и он будет преобразовываться из северотаежного в тундровый (точнее он уже находится в процессе этого преобразования, о чем говорит прогрессирующая деградация редколесий и лесов).

Наиболее континентальные пункты (Тура и Виви), находящиеся на юге Путораны, можно сказать уже в глубине северной тайги, имеют такие же значения g , как северотаежные пункты в Чукотском национальном округе.

Для расчета g мы берем средние многолетние показатели климата, которые складываются из колебаний значений в каждом пункте. Эти колебания можно представить на оси времени, проходящей через каждую точку перпендикулярно плоскости графика. Они содержат весьма показательную информацию. Приведем некоторые годовые изменения g для севера Таймыра и прилегающих островов.

На о. Тройном (архипелаг Известий ЦИК) g имел следующие значения: 1980 — 41, 1986 — 10.3, 1987 — 18, 1988 — 60, 1989 — 53.3, 1990 — 11.4, 1991 — 18.

На о. Русском: 1986 — 68, 1987 — 40, 1988 — 24, 1989 — 358, 1990 — 33.

На о. Андрея: 1980 — 15, 1988 — 16, 1989 — 32, 1990 — 3, 1991 — 2.3.

На мысе Челюскин: 1980 — 66, 1986 — 31, 1987 — 24, 1988 — 30, 1989 — 41, 1990 — 36, 1991 — 38.

В бухте Прончищевой: 1986 — 7.4, 1987 — 5.5, 1988 — 10, 1989 — 19, 1990 — 6.7, 1991 — 4.6.

В Усть-Тарсе: 1986 — 3.8.

На станции Пясины: 1986 — 3, 1988 — 2.4, 1989 — 6.5, 1990 — 3.

Эти данные показывают, что: 1) в океанических условиях (на удаленных от материка мелких островах) g подвержен большой амплитуде колебаний, тогда как в глубинных районах (Пясины) суши его значения изменяются несравненно меньше, 2) изменчивость значений g на удаленных островах остается в области показателей океанического климата, тогда как на близких к суше островах (о. Андрея) значения g , во-первых, меньше, чем на удаленных островах, и, во-вторых, они сдвигаются в область субконтинентальных и даже континентальных показателей, 3) на северном побережье (мыс Челюскин) g остается в области океанических значений, но уже в бухте Прончищевой годовые его значения колеблются от океанических до континентальных показателей, 4) в Усть-Тарсе, находящейся в глубине подзоны типичных тундр, достигаются континентальные значения g , что нигде не происходит на Чукотке.

Высокая океаничность климата в Арктике означает суровые условия обитания. Так, на о. Тройном (архипелаг Известий ЦИК в Карском море) $g = 25$. В 1992 г. на этом острове зафиксированы самые высокие летние температуры воздуха 3.3° и 3.2° (11 и 12 июля), в то время как на почве — 0.1 — 0.2° . На следующий день температура почвы повысилась до 2.3 — 4° при температуре воздуха от 1.4° до 2.7° . На ост-

рове отмечаются постоянная высокая относительная влажность и наземная облачность часто с ветром 15—18 м/сек. Суровый климат о. Тройного обуславливает очень бедную флору сосудистых растений — всего 17 видов.

На о. Диксон океаничность ниже ($g = 10.3$). Соответственно растительный покров значительно разнообразнее, а флора включает около 90 видов. На мысе Ванкарсм (Чукотка) $g = 9.3$ и флору составляют 110 видов.

Наиболее континентальные условия в Северной Азии существуют на северо-востоке Якутии. В бассейне Колымы отмечены значения g : в Среднеколымске — 2.7, в Черском — 2.3, в Островном (на Малом Анюе) — 2.1. Все эти районы находятся в таежной зоне. Их флоры составляют 250 и более видов. Однако в зоне тайги связь объема флоры уже не столь прямо пропорциональная как в зоне тундры, вследствие сильной конкуренции растений.

Дальнейшее сопоставление значения индекса g на севере Западной Сибири, Полярном Урале и в северо-восточной Европе (табл. 2) показало, что субконтинентальные его значения имеют пункты, находящиеся в глубине северной тайги (Абезь, Петрунь, Сивая Маска и др.). Вместе с тем, субконтинентальные значения g дают также лесотундровые и тундровые пункты (Усть-Воркута, Воркута, Елецкая, Полярный Урал). Обычно это связано с высотой в пределах первых сотен метров. Но при высоте местности порядка 100 м различий может и не быть. Так, Усть-Воркута и Сивая Маска находятся соответственно в лесотундре и северной тайге и мало различаются по высоте. Незначительно их различие и в величине g , находящейся в области субконтинентальных значений по чукотскому эталону. Их различие по суммам положительных температур также невелико (1043° и 1122°).

Таблица 2

Показатели континентальности — океаничности климата на севере Западной Сибири, Полярном Урале и в северо-восточной Европе

Метеостанция	Высота над ур. м. (м)	Сумма осадков (Р) (мм)	Сумма температур (А)	Величина индекса (g)
Рай-Из	870	285	15.3	18.6
ст. Полярный Урал	182	335	31.5	10.6
Воркута	182	283	30.8	9.2
Елецкая	113	275	33.5	8.5
Хальмер-10	216	217	26.2	8.3
Усть-Воркута	91	223	33.5	6.6
Сивая Маска	96	252	35.8	7
Адзъва-Вом	67	258	37.6	7
Абезь	62	235	37.2	6.3
Петрунь	58	255	38.4	7.4
Хановой	—	224	—	—
Инта	—	306	—	—
Усть-Уса	77	227	42.2	5.4
Усть-Цильма	70	271	46.7	5
Архангельск	4	295	54.5	5.4
Ходавариха (устье Кары)	11	151	23.5	6.4
Салехард	17.5	206	37.9	5.4
Ямбура	10	196	35.8	5.5

В районе Рай-Из существует пояс древесной растительности до высоты около 100 м на самой горе и до высоты около 200 м на противоположной стороне долины

р. Сось. Климат в пределах этого пояса континентальный, но метеостанции в нем нет. Метеостанция Рай-Из находится на платообразной вершине горы с прерывистой тундрой. Сумма положительных температур там всего 510° . Ямбура расположена на одной широте с Рай-Из в устье Оби, в пределах лесотундры, а возможно, редкостойной тайги, как и Салехард. Оба эти пункта имеют континентальное значение g , такое же как в Усть-Усе и Архангельске, расположенных в глубине таежной зоны. В Ямбуре сумма положительных температур составляет 1104° , в Салехарде — 1159° , в Усть-Усе — 1315° , в Архангельске — 1700° . Континентальность в глубине европейской тайги не достигает значений g не только таежных районов крайнего северо-востока Азии, но и лесотундровых и даже южнотундровых, таких как Анадырь.

Выявилась закономерность, что не только на Чукотке, но и вдоль всего северного побережья, количество осадков в приморских пунктах меньше, чем в удаленных от моря. Так, в Ходаварихе количество летних осадков составляет 151 мм. При сумме положительных среднемесячных температур 23.5° оно дает $g = 6.4$. Почти такой же g имеет Абезь в нескольких сотнях километров от побережья, где сумма летних осадков — 235 мм, а компонент $A = 37.2$. Увеличение средних температур естественно повышает сумму положительных температур. В Ходаварихе она составляет 752° , а в Абези — 1178° , почти столько, сколько в Адзья-Воме (1176°), находящемся юго-западнее Абези, еще глубже в тайге, хотя индекс g в Адзья-Воме оказывается более океаничным и равным таковому в Сивой Маске, расположенной севернее Абези.

Суммируя результаты, отмечаем, что значение $g = 6.3-6.4$ на Чукотке, в Амбарчике соответствует подзоне типичных тундр. На Таймыре оно наблюдается в Крестах, в подзоне южных тундр, куда еще заходит лиственница. На северо-востоке Европы это значение g имеет, с одной стороны Абезь, в глубине северной еловой тайги, с другой — Ходавариха в подзоне типичных тундр. Таким образом, один и тот же показатель субконтинентального климата (на грани с континентальным по чукотскому эталону) при движении на запад обнаруживается все более южнее. Пределы древесной растительности на северо-востоке Европы находятся в более океанических условиях, чем на Таймыре, а таймырские пределы древесной растительности — в более океанических условиях, чем в Чукотском национальном округе. С этим связано то, что древесная растительность в этих регионах образована различными видами деревьев.

Закономерное смещение или, точнее сказать, рассеяние субконтинентальных значений g в более южные зональные категории связано с атлантическим переносом влагонасыщенных воздушных масс, которое прослеживается до Таймыра и Путорана. По всей видимости, этот перенос усилился в субатлантическое время, а особенно за последние столетия, о чем свидетельствуют засфагновывание плакорных лесов на севере Европы и Западной Сибири, усиление паводковой деятельности рек, увеличение снежного покрова на северных окраинах суши, связанное с усилением нивации, общее ухудшение климата на арктических побережьях и островах, фиксируемое по прогрессирующему обеднению флор континентальными видами. Последнее следует не только из состояния популяций находящихся на грани исчезновения видов, но из прямых сопоставлений данных, полученных более 100 лет назад, и современных (например, по о. Диксон).

Потенциально, древесная растительность в северных районах от Приуралья до Путорана и Таймыра, существует преимущественно за счет автокоррелятивных связей. Если ее уничтожить, то ее восстановления не произойдет, что и наблюдается в местах повальных рубок несколько десятилетий назад. В таких местах (со сто-

ком) формируется сплошная мохово-лишайниковая дернина, исключая развитые смян. На бессточных участках образуются болота разного типа.

Благодаря автокорреляции происходили продвижения полярной границы лесов на север, что будет показано ниже. Здесь важно отметить, что гидротермические отношения на севере Азии в сочетании с приведенными наблюдениями не свидетельствуют в пользу точки зрения об увеличении температур в результате парникового эффекта (особенно в высоких широтах, как это вытекает из расчетов в работах М. И. Будыко (1971, 1974, 1980, 1984 и др.), Ю. А. Израэля (1979) и др. Наоборот, ландшафтные процессы на севере Азии указывают на тенденцию похолодания. Об этом, прежде всего, говорит современное формирование ледников в горах Быранга и на Чукотке. Увеличение CO_2 в атмосфере, по-видимому, компенсируется соответствующим поглощением углекислоты водами Северного Ледовитого океана и северными частями Тихого и Атлантического океанов.

Гидротермические отношения в ландшафтах существенно зависят от рельефа и его исторической динамики.

2.3. Современное поднятие гор на севере Азии

Тектоника оказывает на природные процессы огромное влияние, в значительной мере обуславливая геоморфологические перестройки и климатические связи. Ее роль особенно резко проявляется в горных системах.

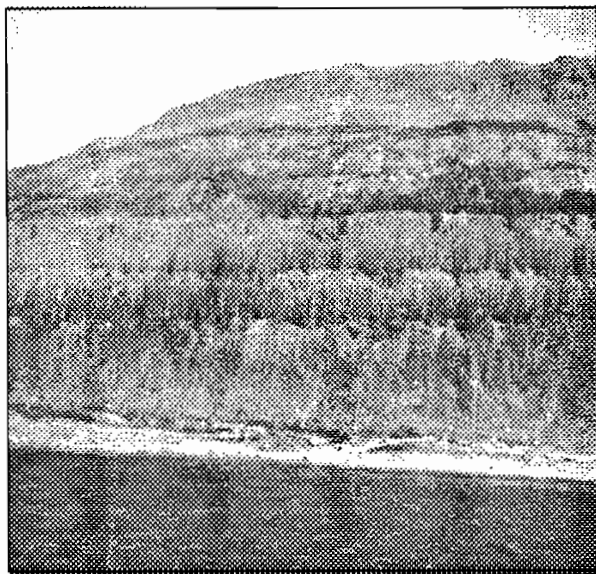


Фото 1. Ступенчатый склон на оз. Лама (плато Путорана).

Имеется большой набор признаков, свидетельствующий о происходящем поднятии всех гор северной Азии. К нему относятся: соотношение разновозрастных участков земной поверхности с поверхностными морскими отложениями, выгибание склонов гор с образованием останцов и курумов, ступенчатые склоны (фото 1), а также морщинистые в верхней части (фото 2, 3), формирование и расширение каньонов (фото 4, 5), а также многообразных трещин на разных высотных уровнях, самоосушение крупных озер, увеличение стока рек, фиксируемое по количеству переносимого

ими материала, осушение верховий фьордов, образование стен в нижних частях гор и гигантских прилавок у подножий гор, погребение швов аккумулятивных образований и коренных пород осыпями.

При полевых исследованиях признаки поднятий в горах обнаруживаются постоянно и в сочетании с разновозрастными и разнотипными ледниковыми отложе-

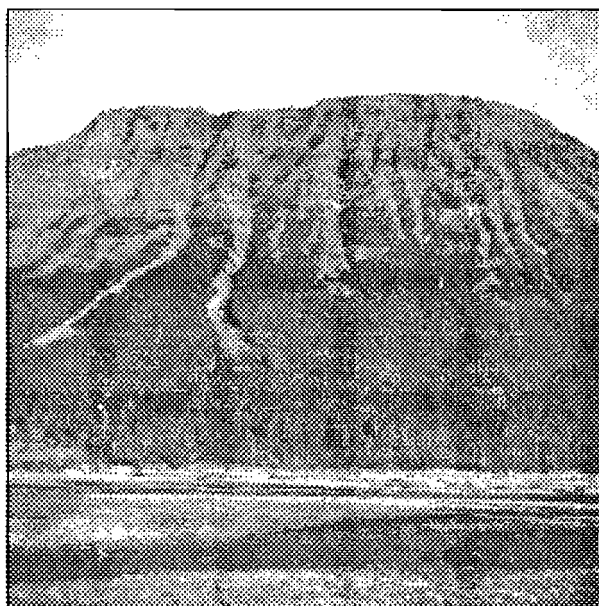


Фото 2. Морщинистый в верхней части склон в горах Путорана.

ниями в конечном итоге слагают динамическую картину рельефа за последние миллионы лет. На Чукотке среднеплейстоценовая (самаровская) морена подстилает галечниковую толщу с прослоями ила во многих обрывах высоких амгуэмских террас. Зырянские конечные морены обнаруживаются по внешнему обрамлению межгорной долины, вмещающей долину Амгуэмы. Таким образом, галечниковые отложения поверхности высоких

террас относятся к казанцевскому периоду, т. е. это отложения Борсальной трансгрессии. Они прослеживаются по днищам межгорных долин на всем Чукотском полуострове и далее на запад в бассейне Амгуэмы, где переходят в водно-ледниковые отложения.

На левобережье Амгуэмы близ гор в средней части реки поверхность рыхлой толщи поднята до 300 м над ур. м. и выше (фото б). А. П. Никольский отмечал на восточной Чукотке террасы с морскими галечниками на высоте более 200 м (Сакс, 1948). На такой же высоте они находятся на правобережье Амгуэмы, свидетельствуя о 100-метровом перепаде уровня генетически однородной поверхности по разные стороны долины, имеющей ширину несколько километров (в районе 123-го км трассы Эгвекинот—Иультин). Район, следовательно, является сейсмически опасным из-за внутренних напряжений, могущих спонтанно разрядиться.

Объяснение наличия морских отложений на столь значительных высотах имеет однозначный ответ. Море не могло подняться до таких уровней, следовательно, в казанцевское время на еще большую высоту была опущена оконечность крайнего северо-востока Азии под изостатическим давлением покровного самаровского оледенения (Hopkins, 1972). О том, что это

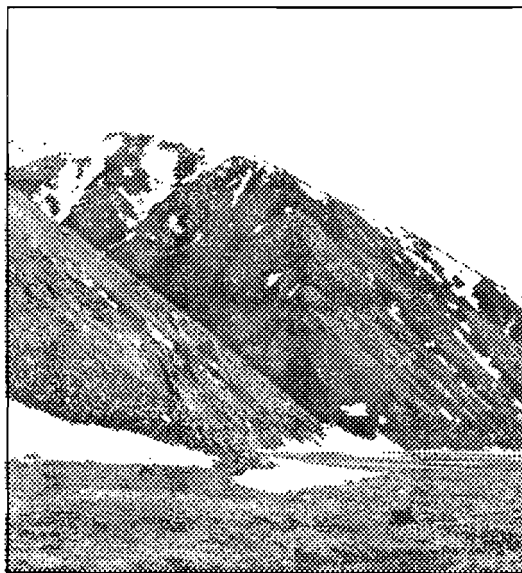


Фото 3. Морщинистость склонов в горах Бырранга. Видны также останцы.

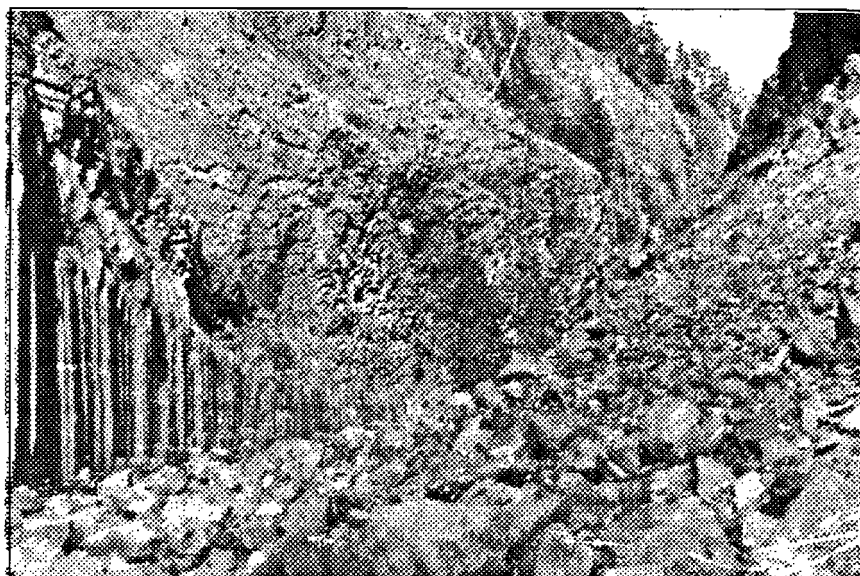


Фото 4. Базальтовый каньон близ оз. Аян (плато Путорана).

оледенение было покровным, а не полупокровным как считал О. М. Петров (1965), свидетельствует эрратический хорошо окатанный материал (валунники), обильно представленный на вершинных плато всего Чукотского нагорья. Сами эти плато являются результатом выравнивания огромной толщей льда. Самаровские ледники образовали гигантские трогии на Чукотке длиной до 100 и более километров. Чтобы такие ледники текли, а не лежали на месте, необходимо, чтобы в области питания

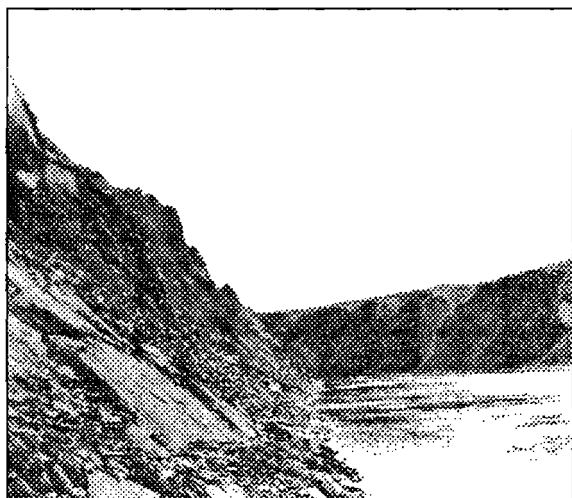


Фото 5. Каньон с р. Амгуэмой (Чукотка). Слева отчетливо выгнутый склон горы. Справа высокая цокольная терраса с отложениями Бореальной трансгрессии наверху.

их мощность достигала, по крайней мере, несколько сотен метров. Это следует из того, что современный уклон днищ долин часто очень мал, а скорость скольжения ледника по ложу составляет около 10 % скольжения верхнего слоя льда по нижним, как установлено для ледника Атабаска на Аляске (Патерсон, 1972). Если исходить из этих показателей, то получается, что движение ледников на Чукотке происходило в основном не путем гравитации, а путем скольжения верхних слоев льда по нижним. Следовательно, в области питания ледники постоянно росли и благодаря этому двигались по до-

лиам. Они выходили на осушенные шельфы по тектоническим впадинам, склоны которых обрабатывались льдом. В настоящее время эти впадины представляют фьорды, на выходе из которых, на морском дне лежат затопленные морены (Каплин, 1959).

Самаровские моренные отложения, обработанные на поверхности Борсальной трансгрессией местами образуют две смежные ступени с высотной разницей около 20 м. Эта ступенчатость возникла в результате размыва самаровских отложений при стаивании льдов либо этого же периода, либо более позднего (зырянского). Однако скорее всего она возникла в результате неравномерного блокового поднятия, так как более высокая ступень причленяется к склону горы, а более низкая находится в долине. В различных регионах существуют одни и те же признаки поднятия и их аналогичная сопряженность с ледниковыми отложениями, которые, однако, могут иметь иной возраст.



Фото 6. Слоистость морских отложений (Борсальной трансгрессии) в верхней части высокой амгуэмской террасы. За размываемым участком на переднем плане виден степной.

В горах Быранга останцы морских отложений прослежены до слияния рек Б. Боотанкага и Левли, но они встречаются и выше по Боотанкаге. Они образованы преимущественно галькой. Тот факт, что морские отложения в долине Боотанкаги имеют облик останцов, можно истолковывать их размывом во время таяния сартанских

ледников. Поэтому останцы морских отложений относятся, скорее всего, к каргинскому периоду. Современная их поверхность находится на высоте около 100 м, тогда как в Северо-Сибирской низменности каргинские отложения занимают уровни около 200 м. Из этого сопоставления следует, что низменности, по крайней мере, на отдельных участках могут подниматься быстрее, чем горы. Это, между прочим, свидетельствует о том, что низменность покрывалась мощной толщей льда.

Связь оледенения с интенсивностью голоценового поднятия гор весьма однозначная: там, где оледенение было более мощным, горы поднялись выше. Это позволяет положительно отнестись к гляциоизостатическому фактору, тем более, что в последние годы получены многочисленные данные как по территориям покрывавшимся льдами в прошлом (Былинский, 1979, 1980, 1983; Траат и др., 1982; Гросвальд, 1983б; Никишин, 1984; и др.), так и по Антарктиде (Короткевич, 1972; Волокитина, 1979; Живаго, 1981; Wellmann, Tingey, 1981; и др.) подтверждающие значение этого фактора. Вместе с тем получены также данные об осушении шельфов южных окраин Азии в периоды оледенений (Nair, Hashimi, 1980; Kazuhiro, 1980; Чои и др., 1982), где компенсационная гляциоизостазия не могла иметь существенной роли, поскольку там не было мощных покровов льда. Следовательно,

гляциоизостазия в северных регионах может рассматриваться как в значительной мере побочный фактор, но имеющий направляющее по знаку значение в новейших тектонических движениях суши, как это предполагалось еще Д. Г. Пановым (1946), а позднее Б. И. Кошечкиным (1979, 1981, 1984).

Сопоставление геоморфологических показателей Чукотки и гор Южной Сибири, охарактеризованных В. Н. Олюниным (1978), позволяет предположить, что в голоцене центр Чукотского нагорья, а также некоторые его окраины, в частности приамгузская против пос. Иультин, поднялись не менее, чем на 100 м, т. е. средняя скорость поднятия составляет 1 см/год. Такая же скорость поднятия указана для центра плато Путорана (Полькин, 1957, по: История..., 1981). Возможно, что отдельные части Полярного Урала поднимаются с подобной скоростью (например, Красный Камень), хотя в целом для этой страны скорость поднятия меньше, чем для Путораны и Чукотки. Интенсивные поднятия происходят и в горах Бырранга.

Поднятие горных систем имеет большие последствия. Прежде всего, оно сопровождается интенсивными геоморфологическими перестройками. Как в океанических, так и в континентальных районах Чукотки многие подсклоновые насыпи-прилавки являются каменными глетчерами, т. е. имеют ледяное ядро. На Аляске каменные глетчеры многократно и обстоятельно описаны, тогда как о чукотских каменных глетчерах нет даже упоминаний. Характерные каменные глетчеры распространены у подножий гор, обрамляющих зал. Креста. Они образовались в результате стока поверхностных вод в толщу крупнокаменных отвалов со склонов гор и продолжают нарастать, в результате чего насыпи-прилавки интенсивно расширяются. Их внешний край быстро удаляется от гор. Ширина прилавков с каменными глетчерами достигает 200—300 м. Их поверхность имеет крупнобугристый облик из-за протаяк льда и просадок камня. Некоторые каменные глетчеры образуются при засыпании сверху фирновых снежников. Начальная стадия образования такого глетчера наблюдалась нами в верховьях р. Канчалан на высоте 300—400 м. Огромный фирновый снежник здесь был наполовину завален обломками горных пород и в глубине, вероятно, уже имелся лед.

Возможно, что каменные глетчеры на Чукотке являются реликтовыми образованиями, и крупные провалы в них образовались во время климатического оптимума в голоцене. Несомненно, однако, что их образование и разрастание происходит и в наши дни, что связано с интенсивным движением крупнокаменистого материала по склонам гор в результате их поднятия. Такие каменные глетчеры отличаются по характеру своего образования от описанных в горах Южной Сибири (Ивановский, 1981; и др.) тем, что в образовании последних участвует морена. Подобные каменные глетчеры на Чукотке также встречаются, например, в долине Амгузмы, где бурным обнаружены громадные толщи погребенных льдов. Однако в глубине Амгузмо-Куветского массива ямчатый рельеф на поверхности наклоненных моренных поверхностей, по-видимому, свидетельствует о разрушении многих каменных глетчеров вследствие поднятия и последовавшего усиления циркуляции надмерзлотных вод.

С поднятием изменяются все ландшафтные связи в горах, особенно, когда преобладание местной циркуляции воздушных масс сменяется на преобладание дальнего их переноса. В таком случае растительный покров начинает перестраиваться, причем по соседству формируются контрастные биогеоценозы. Так, в районе выхода Амгузмы из гор на северную равнину поднятие гор с недавних пор обусловило сильные завихрения воздушных масс с Чукотского моря, что привело к значительным снежным надувам зимой. О том, что это началось недавно говорит тот факт, что нивальные условия существуют на склоне горы с максимально развитой кустарниковой растительностью спадающему в долину р. Шумного. Формирование

снежников в западинах привело к локальным отмираниям кустарников и к формированию луговинно-нивальной растительности в нивальных нишах, которые постепенно расширялись. Теперь эти ниши окружены словно бордюром ивняками из *Salix lanata*, *S. pulchra*, *S. krylovii*. Подобные ниши имеются даже в основании склона в долину р. Шумного, ниже южнотундрового острова. В условиях долинной геосистемы, под хорошо прогреваемым склоном существование нивальных депрессий парадоксально. В конце лета снега здесь уже нет и субстрат представляет тонкий слой сухого ила, из которого торчат камни. Растительность хорошо развита, имея покрытие до 90 %. Ее составляют *Carex tripartita*, *C. nesophila*, *Saxifraga nelsoniana* ssp. *porsildiana*, *Stellaria irrigua*, *Oxyria digyna*, *Poa paucispicula*, *Ranunculus pygmaeus*, *Salix stellaris*, *Artemisia tilesii*, *A. arctica*, *Trisetum spicatum*, *Alopecurus alpinus*. Немного мхов. В основании депрессии набор видов продолжают куртины *Salix chamissonis*, *Gentiana glauca*, *Saxifraga hyperborea*, *Ranunculus nivalis*. Можно сказать, что это классический набор видов нивального биогеоценоза или двух биогеоценозов.

При достаточной длительности поднятия, сопровождаемого вторжением океанических воздушных масс, растительный покров долин трансформируется в иную зональную категорию. Детальный анализ двух параллельных долин на Чукотке показал, что при общем поднятии территории в одну долину стали поступать оксанические массы воздуха, тогда как в другой их поступление сдерживалось целым рядом причин (Кожсвников, 1984—85и, 1989б). Растительный покров первой долины перешел из категории южных (кустарниковых) тундр с островной бореальной растительностью в категорию типичных тундр с островной южнотундровой растительностью за приблизительно 2000 лет.

Поднятие гор по перечисленным признакам отмечено на Колымском нагорье и по северному горному обрамлению Охотского моря, в Верхоянье, на Анадырском плоскогорье, на Таймыре и Путоране, на Полярном Урале. Как уже упоминалось, поднимаются не только горы, но и некоторые равнины. На Таймыре залегающие поверхностно каргинские морские отложения в среднем течении р. Пясины находятся на выс. 200 м. Если на Чукотке реки во многих местах врезаны в толщу самаровской донной морены, а отложения бореальной трансгрессии во многих местах лежат на поверхности, то на Таймыре реки врезаны в толщу зырянской (теперь муркунской) донной морены, а на поверхности во многих местах Северо-Сибирской низменности обнаруживаются отложения каргинской трансгрессии (Антропоген Таймыра, 1981). Таким образом, с каргинского времени Таймыр поднялся выше, чем Чукотка, что резонно связывать с принципом гляциоизостазии и более мощным оледенением Таймыра в зырянское время. Конечные морены этого периода, образованные ледником с гор Бырранга, находятся близ северной оконечности оз. Пясино, т. е. ледник покрывал весь Таймыр.

2.4. Геоморфологические процессы

Геоморфологические образования среди прочих ландшафтных составляющих отличаются стационарностью. Однако они находятся в состоянии постоянных преобразований. Геоморфологические процессы анизотропны, что обуславливает асимметрию форм рельефа, а также их зональные и секторные варианты (Короткий, Скрыльчик, 1979).

Климат во все времена определял многие или все стороны природы. Его влияние на рельеф настолько велико, что возникла особая наука — климатическая геоморфология. Исходное положение климатической геоморфологии заключается в признании того, что элементы климата весьма постоянны в течение достаточно

длительного интервала времени в каждом регионе; они управляют ходом геоморфологических процессов и в конечном итоге приводят к определенному спектру (набору) форм рельефа (Douglas, 1980). Автор указал также на значение экстремальных метеорологических явлений, которые способны произвести в сотни раз большие изменения в рельефе, чем денудация средней скорости. Поэтому климатическая геоморфология должна учитывать катастрофические изменения.

Динамика рельефа связана прежде всего с температурой и осадками (Seuffert, 1981), т. е. с теми же факторами, что и растительность. Не все авторы признают состоятельность климатической геоморфологии. Некоторые полагают, что преобладавшая в недавнем прошлом идея климатической обусловленности геоморфологии ландшафта теперь считается односторонней, поскольку значительные перестройки ландшафта при практических постоянных климатических условиях свидетельствуют о наличии разных причин этих перестроек (Thorpes, 1983). Действительно, в северных районах в основе ландшафтных перестроек часто прослеживаются тектонические движения. Они изменяют условия стока рек, обуславливая образование тарынов, вызывают закладку ложбин на склонах и последующее «перепиливание» горных складок в процессе нивации и т. д. Однако если принимать во внимание крупные интервалы времени, соответствующие оледенениям и межледниковьям, то концепция климатической геоморфологии вполне естественна, поскольку в каждый из этих интервалов формировались специфические формы рельефа, образующие новые сочетания, прежние формы подвергались большей или меньшей деструкции и трансформации. Так, во время межледниковий морены отчасти размывались трансгрессией. В них вмывались чужеродные органические компоненты (пыльца, споры, диатомовые водоросли и пр.).

Как в различные климатические периоды геоморфологические процессы характеризовались спецификой для каждого периода, так и в современных условиях климат немало определяет их особенности, т. е. геоморфологические процессы связаны с зональностью. Геоморфология родственна фитогеографии в том, что и там, и здесь прошлое тесно сплетено с настоящим, и там, и здесь связи столь многообразны, что общепризнанной схемы событий прошлого до сих пор не существует.

Геоморфологический анализ необходим для понимания ледниковой истории. Он нередко имеет первостепенное значение перед другими методами, например, литологическим или палеонтологическим (Астахов и др., 1986). Некоторые геоморфологические образования являются прямым свидетельством определенных ландшафтных условий в прошлом. К таким образованиям относятся, например, трещинно-камовые формы рельефа в верхних частях склонов плато Путорана, являющиеся свидетельством покровного оледенения плато в позднем плейстоцене, несмотря на существование противоположной точки зрения (Путоранская..., 1975).

Геоморфологическая характеристика островов Карского моря однозначно свидетельствует об ошибочности представления о шельфовом центре оледенения Западной Сибири, как это утверждается в ряде работ (Астахов, 1978, 1979, 1981а, б; Гросвальд, 1980, 1983а, б; Архипов и др., 1980б). Остров Свердруп образован целиком рыхлым материалом ледниковой аккумуляции (напорная гряда), тогда как на архипелаге Известий ЦИК следы оледенения отсутствуют. Следовательно, созданный напорную гряду о. Свердруп ледник тек с Таймыра, с чем согласуются и мощные борозды выпахивания на о. Диксон. Кроме того, о несостоятельности представления о карском шельфе, как центре оледенения Западной Сибири, говорит находка юрибейского мамонта на п-ове Гыдан, погибшего 10000 ± 70 лет назад (Ukrainitseva, 1993; и др.). Если бы существовал шельфовый центр оледенения, то 10000 лет назад льды еще не освободили бы северную окраину Западной Сибири. Правда, в более поздней публикации В. И. Астахов (1990) сообщает, что на Восточ-

ном Ямале и Гыдане на самых верхних ледниковых отложениях лежат льдистые лёссовы с датировками от 16 до 30 тыс. лет назад. Вместе с тем отмечено покровное оледенение в позднем валдае на южном Ямале. Морена лежит поверх серии дат 26—42 тыс. лет назад. К тому же В. И. Астахов считает ее результатом Южно-Карского или Новоземельского (!) ледникового щита. Это альтернативное предположение можно расценивать как легкое отступление от идеи шельфового центра оледенения. Если эта самая морена простирается до Енисея (где в районе Дудинки на левобережье имеются приповерхностные моренные валунники), то вопрос о поздневалдайском покровном оледенении севера Западной Сибири с центром на Новой Земле решается положительно. Доводов, отрицающих такую возможность, сообщение В. И. Астахова (1990) не содержит.

Многие черты современных ландшафтов зависят от геоморфологических структур прошлого, а в некоторых случаях определяются ими. В то же время в современные геоморфологические процессы одного типа вовлекаются формы земной поверхности разного происхождения. Кроме того, в разных своих частях эти формы подвергаются разным воздействиям и развиваются неодинаково. Например, выполаживание склонов, как образованных ледниковым и другим рыхлым материалом, так и коренных, происходит анизотропно вследствие различных сочетаний климатических факторов. На ручье Киргилях в разрезе II надпойменной террасы определен возраст ископаемой почвы на глуб. 6.5—6.9 м 28.7 ± 0.2 тыс. лет и на глуб. 4.8—5 м 29.8 ± 0.7 тыс. лет. Места взятия проб находятся друг от друга на расстоянии 140 м (Шило и др., 1983). Менее древняя почва находится, таким образом, глубже, что свидетельствует о разной степени погребения почв склоновыми отложениями. Интенсивность движения субстрата на склонах зависит от многих факторов: от характера самого субстрата, от микро- и вообще климата, от тектоники и наличия растительности.

В противоположность аридной в перигляциальной зоне активно проявляются процессы постоянного массового смещения материала (преимущественно в верхней части склона) и обрушения, сопровождающегося гравитационной сортировкой. Склоны гор, обращенные к северу, обычно более крутые и более прямые, чем склоны, обращенные на юг. Это связано с более интенсивным прогреванием южных склонов и, соответственно, более глубоким залеганием мерзлоты. В засушливых странах, наоборот, более крутыми и более прямыми склонами являются южные (Churchill, 1981). На севере различие в температурном режиме обуславливает развитие мезо- и микрорельефа на южных склонах, тогда как северные склоны (фото 7) обычно крупнообломчатые осыпные — курумы. В формировании курумов ведущая роль принадлежит крутизне склона, но на степень подвижности влияют также наличие мелкоземистого заполнителя в нижнем слое курума, увлажнение и, в меньшей степени, температура (Хмельва, Шевченко, 1980). Таким образом, в существовании курумов видна саморегуляция: они зависят от крутизны и ее же обуславливают.

На о. Элсмир получены данные по относительным горизонтальному и вертикальному перемещению грунта, при пересчете на единицу площади. В условных единицах они представляют соответственно: флювиальные процессы 0.5 и 0.05, ледники 39 и 8, камнепады 31 и 73, поверхностный срыв 2 и 2, оползни (без оползней, обусловленных боковой эрозией) 3 и 4, сели 17 и 15, солифлюкция 2 и 1 (Barsch, 1983). Таким образом, в перемещении грунта в районах ледников наиболее интенсивно происходит вертикальное перемещение путем камнепадов. По-видимому, это справедливо и для неледниковых горных районов, испытывающих современное поднятие, в частности на Чукотке, плато Путорана и Полярном Урале. .

В период существования материковых ледников мощные осыпания камней со склонов на лед обеспечивали образование морен и их горизонтальный перенос на различные расстояния (иногда сотни км). В условиях межледниковий вертикальное перемещение обломочного материала обуславливало формирование каменных глетчеров у оснований склонов и курумов на самих склонах. Согласно В. Б. Выркину (1978), развитие курумов следует считать одним из ведущих процессов криоморфогенеза. Однако они образуются не только в Арктике и Субарктике, но и в южных горах в лесном поясе, например, на Тянь-Шане, что обусловлено поднятием гор и усилением подвижности материала на их склонах. Характерная черта движения курумов — временная и пространственная неравномерность смещения обломочного материала, связанная с сезонностью развития криогенных процессов и многолетними колебаниями состояний курумовых тел с различными величинами напряженности (Выркин, 1978). Параллельно с курумами образуются останцы-кекуры, высота которых является показателем интенсивности склоновых процессов.

В горах Торнгат (Лабрадор) установлено, что останцы сохраняются и под ледниками. Они не являются лишь плейстоценовыми и не могут использоваться для определения границы распространения последнего оледенения. Точно так же существование в прошлом нунатаков и соответствующих форм рельефа и продуктов выветривания коренных пород не обязательно свидетельствует об их плейстоценовом

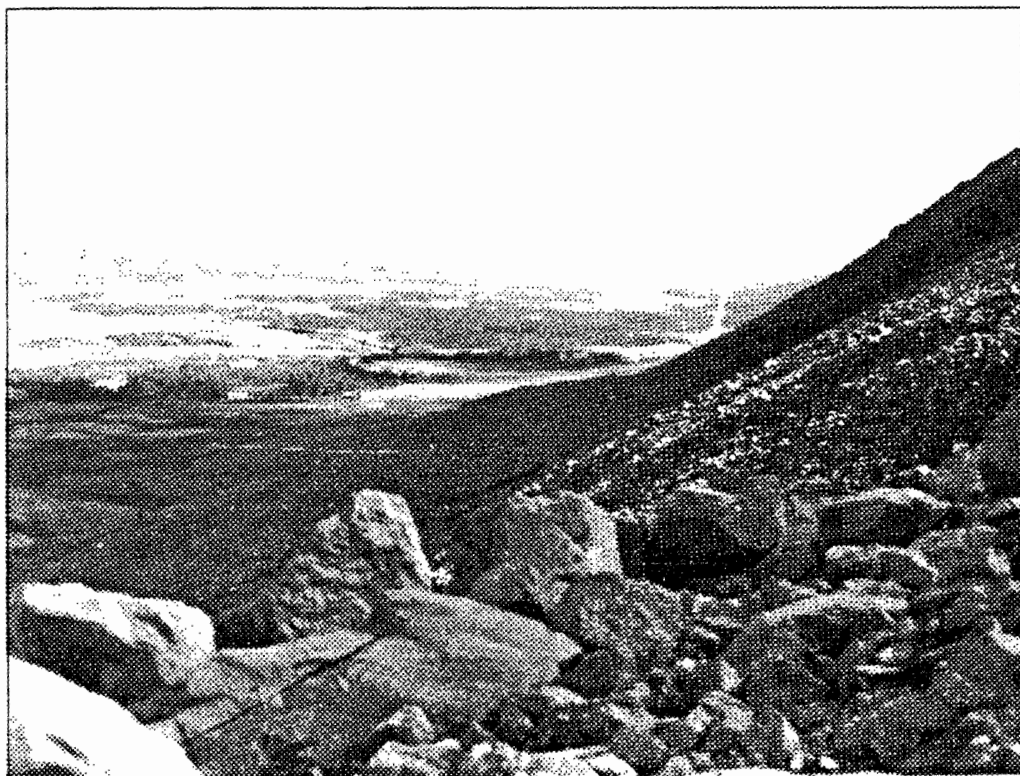


Фото 7. Нижняя часть выпнутого склона поднимающегося Красного Камня на Полярном Урале. Курумы. Восточные предгорья с выходом долины р. Сось в Западно-Сибирскую низменность. Леса из сибирской лиственницы и сибирской ели:

возрасте (Gandoff, 1983). Некоторые образования, по мнению автора, являются доледниковыми, а другие — голоценовыми.

Действительно, скалистые останцы иногда существуют на практически горизонтальных поверхностях. Надо полагать, что их возникновение вызвано какими-то особыми денудационными процессами в отличие от склоновых и, возможно, они древнее плейстоцена, просуществовав подо льдами, неподвижными в данном месте.

В перигляциальных условиях в Скалистых горах было установлено на уклонах около 36° , что движение обломков пород имеет разную скорость в разных геоморфологических условиях. В одной долине они передвигались со скоростью от 13 до 88 см в год, а на перевале — от 0 до 13 см в год. При перемещении материала происходит его перемешивание и погребение (Gardner, 1979).

В горах, испытывающих поднятие, движение материала по склонам происходит очень интенсивно. Поднятие сопровождается образованием морщин и разломов, а склоны приобретают характерный струйчатый облик благодаря осыпям. У их подножий образуются гигантские прилавки, иногда с озерами (фото 8). Подобные процессы происходят в разных природных условиях и, очевидно, их не следует относить к категории перигляциальных.

Применение понятия «перигляциальный» к современным ландшафтам на неледниковых территориях кажется неправомерным из-за иных климатических условий по сравнению с ледниковым периодом. Для обозначения соответствующего состояния современных гор и плато в высоких широтах был предложен термин «параперигляциальный» (Cui, 1983).

В арктических и субарктических районах, а также в высокогорьях на горизонтальных поверхностях нередки каменные моря или поля, представляющие россыпи обычно крупных валунов. Каменные поля имеют различное происхождение. Наиболее обычные из них те, которые образовались при вымывании мелкозема — тилля (Dionne, 1978). В некоторых случаях установлено (например, в горах Торнгат), что каменные поля — это типичные моренные отложения, преобразованные затем криогенными процессами (Gandloff, 1983). Такие каменные поля имеются и в северной Азии, где они широко распространены на плоских вершинах гор, нагорных террасах и часто представляют поверхности высоких надпойменных террас. В последнем случае они почти не переработаны криогенными процессами, и мелкозем из них не вымыт. Постепенно они скрываются под сплошной дерниной и на них образуются подзолистые почвы. Эти почвы на моренах формируются за время менее 1000 лет (Ellis, 1980).

Значительные изменения в современных ландшафтах нередко происходят в результате кумуляции мелких изменений в ходе обычных процессов, когда они превышают некоторый критический уровень или «порог» чувствительности ландшафта (Brunsden, Thornes, 1979). Например, при интенсивном поднятии гор гравитационные силы в определенный момент начинают преобладать над силами сцепления и происходят обвалы, в результате которых ровный склон превращается в ступенчатый: скалы и осыпь под ними. Обычно одни изменения обуславливают другие. При длительном совместном воздействии поднятия, гравитации и нивации происходит как бы перепиливание узких горных складок, а в массивах гор возникает распадки с постепенно поднимающимся днищем.

Результатом поднятия является также образование разрывных форм (каньонов, участков долин, проходов и т. д.). Такие формы весьма обычны во всей северной Азии, но наиболее они распространены на плато Путорана, сложенном базальтами, и в горах Бырранга.

Одним из наиболее мощных преобразователей современного рельефа являются текучие воды. Во время снеготаяния происходит интенсивный плоскостной смыв,

благодаря которому имеет место массовое перемещение мелкозема и растительных остатков. В результате плоскостного смыва на склонах заполняются ложбины и обнажаются монолитные коренные породы, а у подножий склонов накапливаются и постепенно увеличиваются шлейфы. Формирующиеся на склонах ручьи вырабатывают долинки. На горизонтальной поверхности рыхлой плейстоценовой толщи, широко распространенной в Арктике и Субарктике, рельеф создан преимущественно текучими водами от таяния снегов и при дождях, образующими временные водотоки, постепенно становящиеся постоянными.

Интенсивная перестройка рельефа осуществляется реками. Процессы размыва берегов и террас нередко носят катастрофический характер в половодье. Так, за 12 дней Индигирка на наших глазах «съела» несколько метров террасы выс. 3 м. На многих реках I терраса представлена лишь мелкими фрагментами, т. е. почти полностью размывта. Мощные разливы рек связаны с переносом огромного количества материала, слагающего в долинах мезо- и микрорельеф, который, отлагаясь в русле, вынуждает реки меандрировать.

Образование тарьнов происходит по разным причинам и, видимо, неизбежно является параперигляциальным процессом, поскольку тарьны встречаются в бореальной зоне как в континентальных, так и в оксанических районах. Чаше их

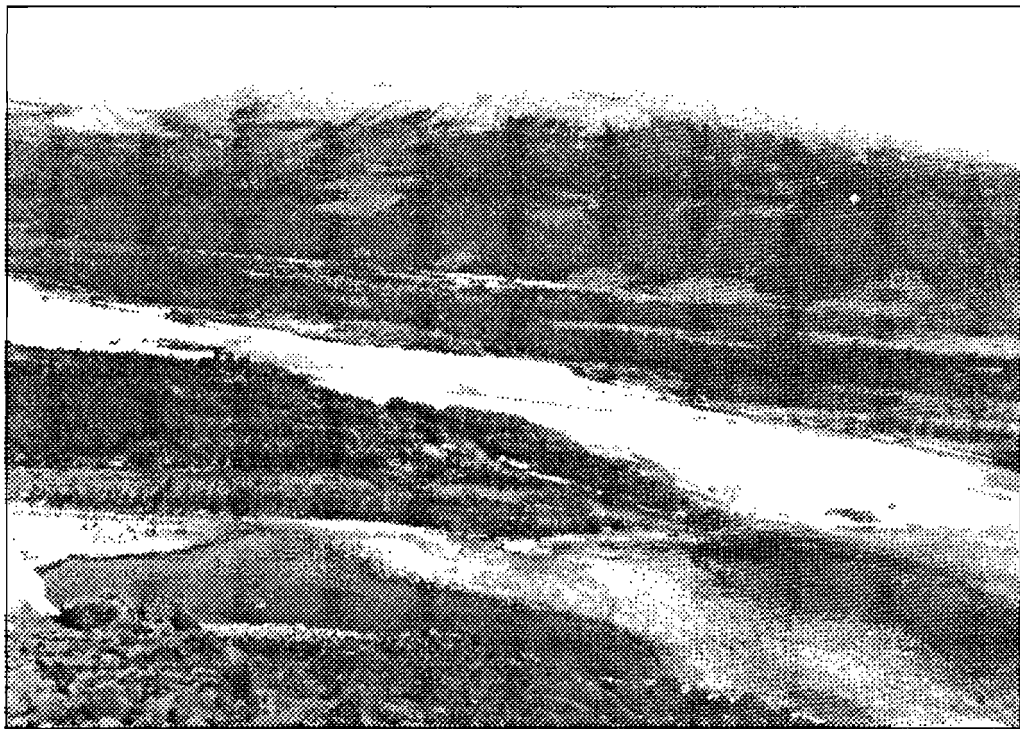


Фото 8. Огромный прилавок с озером (вид сверху) под склоном Красного Камня в долину р. Собы. Лесной пояс с пропелшинами болот на противоположной сниженной стороне долины. Высота пояса 150—200 м. Сглаженность гор льдами, тсукушими на восток (вправо).

образование связано с условиями изменившегося речного стока вследствие концентрации наносов, подпруживающих русло. При этом образуется множество мелких протоков, вода в которых быстро замерзает в то время как сверху продолжает прибывать. В результате накапливается толща льда — тарын.

В течение голоцена моренные и другие покровные отложения на равнинах и в депрессиях подверглись размыву, сносу, расчленению. В результате эрозионного расчленения рыхлых толщ возникали отдельные возвышенности — останцы высоких уровней. Формировался различный аллювий. Его многообразие можно свести к четырем типам: горному, подгорному, равнинному и дельтовому (Чистяков, 1985). В долинах рек флювиогляциальные и моренные отложения часто переслаиваются (Васильев, 1980). Ранес отложенные водные осадки позднее могли перевеиваться и формировать дюны.

Пески интенсивно образовывались в периоды трансгрессии. И в современных условиях выходы коренных пород в приливной зоне обуславливают образование валов из песка (Lambiase, 1978—1980). Это происходит также на крупных озерах и происходило в прошлом на подпруженных ледниками озерах. Береговые валы в приливно-отливных зонах формируются либо напором льдин, перемещающих местный материал, как например, на побережьях Лабрадора, либо при оседании льдин, содержащих приносной вмёрзший материал, как например, в эстуарии р. Св. Лаврентия (Guilicher, 1981).

Полагают, что существование в бореальных районах структурных форм микрорельефа (пятен, бугорков, пирамид, образованных обломочным материалом) является индикатором перигляциальных условий в прошлом (Dionne, 1981). Однако образование такого микрорельефа происходит в разных природных условиях и далеко неоднозначно. В сухих резко континентальных районах, например, в степном Забайкалье также наблюдается морозобойное растрескивание грунтов (Баженова, 1980). При этом указано, что на многолетнемерзлых породах образуется полигональный микрорельеф. На Тянь-Шане мелкие медальоны возникают даже в верхней части лесо-луго-степного пояса, но они здесь вскоре зарастают, тогда как в альпийском поясе увеличиваются и соединяются друг с другом, однако длительное существование их в первозданном виде невозможно (Тараканов, 1982). Автор показал, что грунт в них начинает охлаждаться и промерзать раньше и быстрее, чем на задернованных участках. Вследствие этого миграция влаги интенсивнее осуществляется в пятнах, причем подсос воды должен происходить не только из глубины, но и из-под дернины. Поэтому после промерзания грунт под дерниной должен быть суше, чем в пятнах. Образование стебелькового льда и льдистой корки грунта будет наблюдаться в пределах пятен и у их краев. Поэтому у их границ часто возникают задиры дернины или ее отторжение. По сравнению с соседними задернованными участками в пятне-медальоне активнее происходит вымораживание обломков к поверхности.

В формировании криогенного структурного микрорельефа наиболее важным фактором является количество влаги в грунтах (Чигир, 1979). Автор установил, что особое значение для формирования, развития и деградации структурных образований, а также склоновых процессов в целом имеют аномально влажные или сухие годы и периоды. Многие из криогенных процессов (и образований) в такие периоды могут протекать и развиваться скачкообразно. При этом могут проявляться процессы, которые не наблюдаются в обычных условиях иногда в течение длительного периода. При аномальном иссушении возможно растрескивание на правильные полигональные отдельности этих отложений в результате летнего иссушения. В последующие годы возникшие в аномальный период трещины могут возобновляться при меньшей льдистости и более слабом иссушении деятельного слоя, пред-

определяя сортировку материала и образование правильных форм микрорельефа на обширных площадях. В годы с высокой влажностью — льдистостью деятельного слоя в связи с резким возрастанием подвижности мелкозема на склонах отсортированные круги могут скачкообразно перейти в стадию отсортированных полигонов, последние — превратиться в отсортированные гирлянды, которые, в свою очередь, — в отсортированные полосы, резко увеличится скорость криогенного крипа, курумов и т. д.

Северная Азия прошла сложное тектоническое развитие и многие элементы ее геоморфологии обусловлены тектоникой. К их числу относятся крупные озера, заполняющие тектонические впадины. Эти озера обычно проточные. Многие озера образовались в результате подпруживания речного стока в межгорных долинах моренами, например, оз. Пясино — одно из крупнейших озер северной Азии (длиной 96 км). Уровень многих тектонических озер повысился благодаря подпору мореными толщами.

Происхождение отдельных озер до сих пор остается дискуссионным. По поводу оз. Эльгыгытгын на Чукотке существует три варианта: отмершая кальдера, просадка на границе контакта разных геологических свит, метеоритная воронка (Природа..., 1993). Существует большое разнообразие озер по форме и по площади на месте впадин, заполненных водами тающих ледников, а также современными осадками, которых выпадает больше, чем успевает испариться. Избыток осадков над испарением приводит к тому, что при благоприятных условиях стока озера образуются в формирующихся бессточных впадинах, например, термокарстовых просадках. Такие впадины часто выработаны в поверхностной рыхлой толще. На наклонных участках толщи встречаются гирлянды озер, располагающихся друг над другом. Мерзлота препятствует просачиванию воды из них. Однако в сравнительно небольших озерах уровень воды может значительно колебаться.

Озера встречаются на самых разных элементах мезорельефа, вплоть до весьма высоких горных седловин. Развитие озер на возвышенных элементах рельефа ускоряет их расчленение и денудацию.

Термокарстовые озера очень характерны для низменных ландшафтов, в которых имеются ископаемые жильные льды. Массовое вытаивание этих льдов происходит на морских побережьях. Мелко врезанные «повторно-термокарстовые озера периодически дренируются, вновь возникают через несколько сотен лет и, разрастаясь, занимают новые участки суши. Термоэрозийная деятельность их намного превышает деятельность равнинных рек; они разрушают водоразделы, междуречья и перестроивают речные долины» (Томирдиаро, Крохин, 1970 : 205). Согласно этим же авторам, коэффициент озерности на низменностях северо-востока Азии может достигать 50%. Такое же значение этот коэффициент имеет в низменных районах Таймыра.

Интенсивный термокарст нередко встречается на склонах в речные долины, образованных рыхлой толщей. Вытаивание жильных льдов на равнинах, особенно приморских приводит к образованию крупных ложбин, т. е. к расчленению рельефа. На северном побережье Аляски 50—70% общей длины береговой линии составляют четвертичные отложения со льдом, которые размываются прибоем и аккумулируются в виде береговых барьеров (Owens et al., 1981). Побережья северной Азии также наполовину или более своей протяженности образованы рыхлыми, льдистыми отложениями. Прибой, конечно, играет существенную роль в разрушении побережий, однако главная роль в этом процессе принадлежит вытаиванию жильных льдов. Вдоль края высоких приморских террас формируется своеобразный ландшафт байджерахов. Поверхности байджерахов постоянно обновляются. На них образуется богатый ассортимент локальных сочетаний факторов среды. Берега быстро

отступают. На южной Аляске в устье зал. Айси-Бэй берега отступили на 1.5 км за период 1900—1975 гг. (Hauges et al., 1977). На севере Азии интенсивное отступление берегов оценивается по косвенным признакам. Так, близ Пинакуля (Восточная Чукотка) размыв высокой террасы привел к тому, что кладбище на террасе оказалось в зоне разрушения. Еще в 1970 г. над обрывом торчали гробы захоронений 30-х годов. Ясно, что кладбище было заложено на значительном удалении от края террасы и никому в голову не приходило, что гигантская масса грунта высотой несколько десятков метров исчезнет в море. Бани, поставленные в 50-х годах на высоких террасах, теперь либо зависли на краю обрыва, либо обрушились. Известно несколько островов превратившихся в банки. Огромные косы, бары, пересыпи возникли в результате разрушения берегов вдоль всех побережий. Разрушению приморских окраин суши, а также небольших островов способствует их опускание, происходящее в результате компенсации поднятия глубинных районов Северной Азии.

В районах с преобладанием обнаженных субстратов происходят весьма сходные процессы. Так, в южной Гренландии (район Нарссак, 61° с. ш.) на выс. 600—900 м существует тот же самый параперигляциальный комплекс (Schulke, 1981), что и на Аляске (Britton, 1966), а также на Чукотке, Таймыре и Полярном Урале, а также в субарктических горных системах, таких как плато Путорана. Во всех этих районах распространены структурные грунты (каменные полигоны диам. 2—4 м, каменные полосы, полосы мелкозема и др.), ячеистые грунты (системы трещин с ячейками шириной 20—30 см), поля кочек (высота 30—50, диам. 50—80 см), «булыжные мостовые», щебнистые покровы. На склонах крутизной 6—18° развиты солифлюкционные ступени высотой до 60 см и лопасти. Обычны ниши нивации диам. 20—30 м и более. Встречаются участки криопедиментов (ширина 2—3, длина 10—30 м) у подножья скал. Трогообразная форма и ориентировка крупных долин определяются геолого-тектоническими условиями, а мелкие долины (врезанные на 1—3 м) от них не зависят.

Наиболее разнообразные геоморфологические процессы происходят в оксанических районах южной Арктики и в тех из них, в которых сочетаются отдельные высокие горы, среднегорье и обширные понижения. В этих же районах существует большое разнообразие форм рельефа из продуктов ледниковой аккумуляции и прямого воздействия ледников (бараньи лбы, гляциодислокации, термокарст на участках остаточных мертвых льдов). Разнообразие макроформ рельефа положительно коррелирует с многообразием микроформ.

Процесс пятнообразования идет и на щебнистых и даже крупнокаменистых грунтах (Уошборн, 1988). Образующиеся кольца сортированного материала являются ни чем иным, как аналогами голых пятен в пятнистых тундрах. Их различие заключается только в материале выпираемом на поверхность. Выпираемый плавун часто поднят над окружением в виде бугров.

На восточно-европейском севере выделено пять основных типов пятнистых тундр: трещиноватые, золовые, солифлюкционные, эрозионные, пучинные (Игнатенко и др., 1967). Распространение этих типов имеет зональные особенности в геохимическом отношении. Так, в подзонах арктических и типичных тундр почвы пятен карбонатны и слабощелочны. В подзонах кустарниковых тундр и в лесотундре почвы пятен имеют рН в области кислых значений, но количество солевого кальция такое же как и в типичных тундрах, впрочем меньше 1 мг/экв. на 100 г почвы. Позднее те же типы пятнистых тундр были установлены на Чукотке (Игнатенко и др., 1987). Эти типы, а также различные переходные их варианты к полигональным тундрам, существуют во всей северной Азии, но, наибольшее разнообразие пятнистых тундр наблюдается в районах с оксаническими и субконтинентальными

значениями *g*. В резко континентальных районах роль пятнистых тундр заметно снижена. В этих районах преобладают эрозионные типы поверхностных процессов.

Пятнистые тундры являются специфическими образованиями тундровой зоны, хотя иногда голые криогенные пятна встречаются и в северных редколесьях (Тихомиров, 1957). Древесно-кустарниковая растительность оказывает скрепляющее действие на почвы. Тем не менее, если сложились соответствующие условия, то голые пятна возникают и под древесно-кустарниковой растительностью. В зоне лесотундры на Таймыре, где древесно-кустарниковая растительность обычно приурочена к увалам, под ней местами встречаются участки словно перепаханные от обилия голых пятен.

Можно, однако, считать, что распространение и многообразие особенностей формирования пятнистых тундр является ярко выраженной зональной чертой раз-

вития ландшафтов, в количественном выражении зависящей от гидротермических отношений.

Полигональные поверхности распространены на севере Азии очень широко и занимают разные гипсометрические уровни: от надпойменных террас до плоских вершин низких сопок. Их ландшафтная роль возрастает в более северных районах. Полигональное расчленение грунтов особенно характерно для полярных пустынь, к которым относят территории, свободные

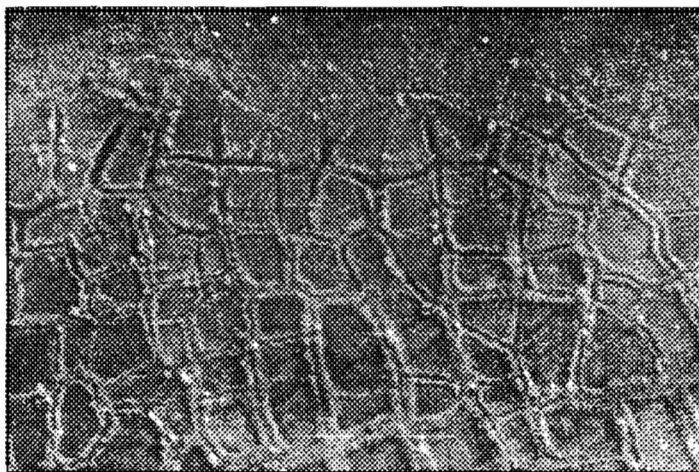


Фото 9. Полигональная поверхность севернее р. Хатанги (вид с вертолета).

от ледников со среднегодовым количеством осадков меньше 25 мм и средней температурой самого теплого месяца меньше 10° (Певе, 1980). В некоторых субарктических районах полигональные участки являются реликтовыми. Например, к северу от р. Хатанга единая полигональная поверхность в южной части имеет на валиках древесную растительность, а в северной она лишена деревьев (фото 9). Следовательно флуктуации предела распространения деревьев здесь происходили уже во время существования полигональной поверхности, занимающей сотни квадратных километров. Ясно, однако, что и в современных условиях процесс формирования полигонов очень интенсивен.

Одной из причин образования бугров и холмов является подземное развитие льда, в результате чего возникают гидролакколиты (пинго). В подзоне северной тайги пинго являются остаточными образованиями со времени более холодного периода. Они встречаются, например, в междуречье Майн-Анадырь. Разрушающиеся пинго обнаруживаются в южных тундрах, например, в районе Крестов на р. Пяси-не (Западный Таймыр) и даже в типичных (на Чукотке). Их разрушение (как и

возникновение) обусловлено меняющимися по разным причинам условиями грунтового стока вод. Иногда они разрушаются сбоку приблизившимся ручьем, обнажившим лед ядра.

Большое геоморфологическое значение в Арктике имеют снежники и обусловленные ими нивальные процессы. Распространение снежников и их распределение в ландшафтах отражают физико-географическую дифференциацию северной Азии. По особенностям аккумуляции снега и динамике его стаявания можно судить о локализации ядер и динамике развития плейстоценовых льдов.

Снежники способствуют углублению впадин, в которых они образуются (Солнцев, 1949). Небольшие возвышенности, на склонах которых образуются снежники, постепенно разрушаются по типу педипленизации, т. е. сбоку (Башенина, 1960) (фото 10).

Отмечалось, что процессы, связанные со снежниками очень разнообразны по характеру и интенсивности, что говорит о неопределенности понятия «нивация» (Тюгюп, Hall, 1980). Авторы отметили существенную роль химического выветривания горных пород снежниками. В зависимости от климата движение почв на склонах различается. В гумидном климате растворение частиц почвы — более интенсивный процесс, сильнее способствующий отступанию склонов, чем поверхностный смыв или сползание (Young, 1978). Это относится и к внутриландшафтной дифференциации, т. е. к микроклиматам. Нивация есть процесс гумидного микроклимата при низких температурах. Когда этот процесс начнется на почвенном слое, то последний интенсивно растворяется и выносится; затем следует разрушение коренной породы ложа снежника, причем интенсивность физического выветривания горных пород возле снежников в 1.5—3.5 раза превосходит фоновую (Выркин, 1980).

Н. А. Солнцев (1949а) предложил следующий генетический ряд: случайный снежный покров — весенний снежник — летний снежник — перелетовывающий снежник — фирновый снежник — эмбриональный ледничок — настоящий ледник. Все звенья этого ряда по отдельности имеются во всех рассматриваемых регионах, уменьшаясь количественно в сторону ледников.

На азиатском северо-востоке наибольшая площадь, занятая ледниками, приходится на Корьякское нагорье. На втором месте находится Камчатка, за ней следует хр. Черского (Авсюк, Сватков, 1971). Максимальное современное оледенение, таким образом, наблюдается в бореальной области с гумидным климатом. Подобная же ситуация существует и на северо-западе Сев. Америки, где оледенение развито значительно сильнее, чем на северо-востоке Азии. В хр. Брукса на Аляске ледников довольно много, в то время, как на Чукотке имеются лишь реликтовые ледники, а также формирующиеся в настоящее время в ложбинах на склонах гор,



Фото 10. Моренный холм, разрушаемый многолетним снежником сбоку (горы Бырранга).

например, на горе Кымыней. На хр. Брукса на северном макросклоне находится 74 % каменных глетчеров и 97 % ледников, которые спускаются до выс. 2000 м, тогда как на южном макросклоне — до 1600 м (Ellis, Calkin, 1979). Авторы считают, что более низкое положение края ледников на южном макросклоне связано с большим количеством осадков.

Формирование ледников на Чукотке также происходит в основном на южных склонах, но это связано с зимними ветрами, дующими с севера, в результате чего на южных склонах гор концентрируется огромное количество снега. Это четко прослеживается с воздуха в весенне-раннелетний период, когда на вытянутых широтных горных цепях огромное число мощных снежников находится на южной стороне. Эмбриональные навейные леднички встречаются близ северных побережий.

В верховьях притоков Индигирки ледники сохранялись еще в 40-х годах. На кряже Буордах выс. 2900 м один из них достигал 3—4 км в длину (Попов, 1947). Автор отметил отступление и исчезновение ледников названного кряжа и горного узла Сунтар-Хаята, полагая, что они являются остатками некогда обширных альпийских ледников. Он, однако, не указал прямо, что имеет в виду сартанский период.

На Таймыре ледники существуют в восточной части гор Бырранга. Эти ледники быстро сокращаются, хотя самый крупный из них (Неожиданный) еще очень велик (Таймыро-Североземельская область, 1970). В последние годы установлено, что ледники в горах Бырранга не только сокращаются, но и формируются заново, например, в окрестностях долины р. Большая Боотанкага (Кожевников, 1995). Это — эмбриональные ледники, чаще находящиеся в цирках, но некоторые из них приурочены к глубоким ложбинам на склонах в узких долины, причем на малых высотах.

Если процесс нивации тесно связан с местным физико-географическим процессом и является индикатором последнего, то процесс заболачивания единообразен во всех частях Арктики независимо от особенностей местных климатов, хотя прослеживаются и зональные особенности болотообразования, связанные с развитием растительности. Интенсивность заболачивания, как и образование озер, связано с избыточностью осадков при низкой испаряемости. В высокой Арктике преобладают минеральные, мелкополигональные болота с сетью ледяных клиньев, но имеются и моховые болота, а также тампы. В умеренной Арктике разнообразие болот увеличивается в связи с большей фитомассой. Различаются проточные и застойные болота. Первые приурочены к шлейфам гор или другим элементам рельефа с наклонной поверхностью. Вторые занимают впадины и равнины. В поймах рек обычны болота сезонно проточные (во время паводка).

Многие болота имеют такой же микрорельеф как тундры: пятнистый, бугорчатый, валиковый, полигональный. Существует множество переходных вариантов между болотами и тундрами, как правило, в результате заболачивания тундр. В южных тундрах уже нередки торфяные болота, площади которых прогрессивно увеличиваются в лесотундрах и северной тайге.

В северных лесах Скандинавии, Аляски, Лабрадора описаны торфяники, поверхность которых состоит из вытянутых поперек направления наклона торфяника массивных валиков, поднимающихся на 15—20 см над открытой водой мочажин. На основании изучения болот южного Лабрадора и северной Миннесоты предложен механизм формирования такого рельефа: 1) начальная аккумуляция торфа на склоне в условиях подпора грунтовых вод; 2) развитие линейной структуры поверхности торфа за счет объединения отдельных мочажин; 3) последующее расширение мочажин вследствие разложения торфа на их дне и бортах вплоть до формирования линейных озер с дном из минерального субстрата. Уничтожение валиков между озерцами приводит к формированию большого озера. Уничтожение самого нижнего по склону валика вызывает спуск озера и на его обсохшем дне снова может

произойти накопление торфа и формирование грядово-мочажинного рельефа (Foster et al., 1983). Торфяные бугры образуются, когда мощность торфа достигает 50 см (Seppala, 1982). Описанный механизм действителен и для североазиатских районов, причем не только лесных, но и тундровых. Однако в северной тайге существуют специфические крупногрядово-мочажинно-озерные болотные массивы, перманентно безлесные, которые являются реликтовыми, хотя и измененными по сравнению с первоначальным обликом. Они существуют со времени окончания ледникового периода благодаря погребенным линзам льда, которые в одних местах вытаивают, а в других образуются вновь (Кожевников, 1988в).

В северной тайге весьма обычны верховые болота, несмотря на близость мерзлоты. Развитие этих болот, чаще всего кочкарных, приводит к отмиранию леса, остающегося долгое время в облике сухостоя.

Таким образом, болотообразование, как и другие процессы, имеет зональные особенности. Абиотическая и биотическая компоненты в нем связаны в неделимое единство, но их относительное значение меняется в зависимости от широты. В литературе можно встретить сведения, что в криогенной зоне, т. е. на гольцах и в тундрах растительность влияет на склоновые процессы более глубоко, чем в других зонах, но, это влияние — преимущественно косвенное, заключающееся в создании термических условий благоприятных для развития мерзлоты (Васютина, Кусков, 1980). Формирование сомкнутой растительности преграждает доступ тепла вглубь склона, в результате уровень мерзлоты поднимается и склоновые процессы перестраиваются: гравитационное движение обломочного материала сменяется течением грунтов (солифлюкцией). В несравненно большей степени на воздушно-грунтовой теплообмен влияет болотная дернина, образование которой обуславливает поднятие мерзлоты, что стимулирует расширение болота и его консервацию с одновременным развитием. Именно поэтому в северной тайге существуют огромные массивы болот, возникшие еще в конце ледникового периода. На них полностью сменилась растительность, хотя сами по себе болота изменились незначительно, благодаря автокорреляции.

Следует подчеркнуть также существенную флористическую дифференциацию болотообразования одного типа по секторам или провинциям. Так, сплавинобразование, как единообразный процесс, в разных частях Субарктики осуществляется в значительной мере различными флористическими комплексами.

Растительный покров в Арктике практически не оказывает влияния на геоморфологические процессы, а только адаптируется к ним. Это хорошо видно по формирова-



Фото 11. Полоса елового леса с березой по краю надпойменной террасы р. Усы ниже пос. Сейда (подзона северной тайги). Массой корней край террасы поднят на 0,5 м. За узкой полосой леса тянется болото.

нию медальонов, которое с одинаковой интенсивностью происходит как на голых щебнистых поверхностях, так и на скрытых растительностью, нередко весьма развитой, образующей дернину. Уже в зоне лесотундр роль криогенных процессов существенно снижена по сравнению с Арктикой. Если в Арктике концентрация снега при ветровом переносе происходит исключительно по условиям рельефа, то в зоне лесотундр в перераспределении снега значительное участие принимает растительность, в результате чего снег покрывает большую часть земной поверхности, тогда как в Арктике многие участки остаются обнаженными всю зиму.

Еще большее значение растительность приобретает в северной тайге, где она становится геоморфологическим фактором. Близ края надпойменных террас древесная растительность (фото 11) поднимает уровень поверхности за счет объема корней на 0.5—1 м. В результате происходит заболачивание террасы уже в нескольких метрах от ее края (Кожсвников, 1988в). Этот процесс развивается за период около 200 лет, если этому не препятствует река, подмывая террасу.

На р. Десне также установлено, что прирусловый лес весьма существенно влияет не только на пойменный процесс на том отрезке меандрирующей реки, на котором лес размещен, но и на соседние безлесные участки прирусловой поймы, расположенные по отношению к лесу вверх и вниз по течению (Лесовская, 1980).

Таким образом, в северной Азии следующие процессы имеют ведущее биогеоморфологическое, в понимании Ф. Н. Милькова (1952), значение: 1) размыв и перетолжение грунтов реками; 2) движение материала по склонам, вызванное разными причинами; 3) нивация; 4) заболачивание; 5) развитие озер; 6) расчленение и планация рельефа вследствие тектонических и денудационных процессов.

Все процессы тесно связаны и взаимообусловлены, но их течение часто имеет в глубокой своей основе движения земной коры, стремящейся к изостатическому равновесию. Однако в некоторых случаях формирование рельефа не зависит от тектоники, например, образование нивальных ниш, миграции тундровых озер и т. д. Каждый геоморфологический процесс происходит в определенной системе рельефа и все вместе процессы образуют динамику ландшафта, трансформируя рельеф. Эта динамика связывает прошлое с настоящим, поскольку определенные взаимоотношения форм рельефа сложились еще в периоды оледенений и во время таяния ледников. Так, одной общей для разных горных систем последовательностью форм рельефа и фаций является следующая. На выходе многих долин во всех северных горных системах находятся конечные морены. Они промыты тальными водами ледников и вымытый из них песок образует зандры ниже по уклону. Фациальная последовательность, отражающая этот процесс, была описана Ю. П. Селиверстовым (1957) на Алтае. Очевидно, что она распространена везде, где существовали движущиеся ледники. При этом, чем массивнее были ледники, тем обширнее зандровые поля. Как правило, они представляют в настоящее время высокие надпойменные террасы в расширениях межгорных долин и на равнинах, куда выходят долины. По большей части зандровые поля покрыты тундровой дерниной или болотом, но в отдельных местах с ветровой эрозией пески обнажены и образуют своеобразный ритвинно-бугристый микрорельеф или дюны. Песчаные террасы интенсивно размываются, и песок уносится вниз по реке, где отлагается по берегам и более низким надпойменным террасам. Во время половодий растительность последних нередко захоранивается слоем песка. На равнинах, уже в значительном удалении от гор, пески являются одним из основных субстратов, которым сформированы различные элементы рельефа. В местах обширных зандровых полей, например, в среднем течении р. Пясины на Таймыре, во время сильных ветров возникают песчаные бури, сравнимые со среднеазиатскими.

Описано множество геоморфологических явлений в западной, особенно, американской и канадской литературе, аналогов которых в Северной Азии неизвестно. Некоторые представления развиваемые западными авторами о геоморфологических процессах не могут быть приняты как односторонние или неверно освещающие проблемы. Об отдельных из них шла речь в более специальной работе (Кожевников, 1992).

Геоморфологические процессы в значительной степени определяют экологические ресурсы ландшафтов.

2.5. Холоценолитическая концепция

Живые организмы реагируют прежде всего на общий экологический фон места поселения, но путем сопоставления разных районов обитания можно определить лимитирующий их фактор. Так, *Cnidium cndiifolium* близ Среднеколымска обычен на сырых лугах и на речных галечниках, хотя растет и на остепненных южных склонах высоких гряд. На Чукотке он не встречается на влажных местах со сплошной растительностью. Различие местообитаний определяется температурным лимитом, необходимым для вида. Если на Чукотке этот лимит достигается лишь на сухих местообитаниях, то на Колыме в пределах тасежной зоны тот же лимит существует на сырых местообитаниях, где общее количество тепла значительно превосходит таковое на Чукотке. Та часть тепла, которая уходит на испарение все же не снижает остающееся количество тепла ниже предела существования данного вида.

Аналогичных примеров «регионального смещения местообитаний вида» может быть приведено очень много. Все они свидетельствуют об экологической замещаемости, в основе которой лежат компенсаторные эффекты отдельных экологических факторов по принципу Ле Шателье. Взаимодействие этих факторов направлено на стабилизацию участка в изменяющейся среде, но в то же время участок стремится к равновесию с окружением. «Для того чтобы динамическая система в целом находилась в равновесии в данном состоянии, необходимо и достаточно, чтобы каждая часть находилась в равновесии в этом состоянии при условиях, заданных ей другими частями» (Эшби, 1964). Экологическое равновесие достигается, таким образом, во взаимодействии внутренних и внешних взаимодействий составляющих среды.

Определяя на местности значения факторов, легко убедиться, что и в пределах однотипных участков эти значения различаются. Поэтому существует представление о репрезентативной точке местообитания по данному фактору (Ханвелл, Ньюсон, 1977). Для разных факторов репрезентативные точки на одном и том же местообитании не совпадают. Таким образом, в пределах гомогенных, с точки зрения ландшафтоведа, геоботаника и эколога, участков существует изменчивость с несовпадающими фокусами разных параметров. Такой участок фактически представляет собой матрицу значений разных факторов или облако их волновых взаимодействий. Эти значения, по-видимому, постоянно перестраиваются, оставаясь, однако, в некоторых пределах, обеспечиваемых гомогенным пространством. Это пространство, очевидно, зависит от внешних факторов, главным образом, от климата и рельефа, преобразующего климат. Заметим, что и сам климат является интегральной функцией взаимодействия отдельных элементов (температуры, влажности и т. д.). Рельеф выступает как дифференцирующий трансформатор климата, создающий из одного общего множество частных интегральных совокупностей факторов. Легко видеть, что суммарное значение отдельных факторов намного превосходит параметры этих факторов в общем климате, если брать только его. Так, на многих участках достигаются такие приземные температуры, которые никогда не наблюдаются в общем климате. Микроклиматические градиенты в Арктике сопоставимы

с зональными различиями факторов, особенно температурных. Однако эти градиенты скрадываются взаимодействиями факторов и их влияние на органический мир относительно незначительно.

Среда обитания включает абиотическую и биотическую составляющие. Каждая из них имеет эдафическую и климатическую компоненты, разделенные земной поверхностью. Подавляющее большинство растений адаптированы к этим компонентам, имея надземную и подземную части, обладающие некоторой автономностью, но остающихся частями целого — растения.

Можно сказать, что сухопутный растительный мир и развился как ловушка, еще больший интегратор энергий, чем абиотическая среда. А поскольку интеграция энергетических факторов сопровождается дифференциацией этого процесса в связи с рельефом, то и растительный покров подчинен этой стратегии.

Абиотическая и биотическая составляющие среды находятся в материальном и энергетическом взаимодействиях благодаря прямым и обратным связям, обеспечивающим их направленность к динамическому равновесию. Вместе взятые они представляют интегральное множество факторов среды в инвариантном состоянии. Инвариантны многие перестройки растительного покрова (Сочава, 1971, 1974, 1979, 1980), что опять же обусловлено наследованием стратегий абиотических факторов.

Все факторы среды абиотической составляющей, судя по их отдельным параметрам, изменяются по-разному в различных местообитаниях, но в целом их изменчивость непрерывна. Другими словами, весь набор значений какого-либо фактора в данной местности как бы многократно разбит на части, каждая из которых характерна для определенных участков, перемешанных между собой. Это свойство может быть использовано для ординации элементов ландшафта или только растительного покрова по любому фактору, которая будет характеризовать статичную его дифференциацию, т. е. без свидетельств о предыдущих этапах развития и без тенденций будущих изменений. При этом ординация, построенная по одному фактору, не будет иметь ни малейшего сходства с ординацией по другому фактору. Например, ординация однотипных участков земной поверхности по фактору температуры земной поверхности (будь она с каким-либо напочвенным растительным покровом или голый грунт) оказывается совсем иной по сравнению с ординацией этих же участков по фактору влажности, или фактору суточных амплитуд температур, или любому другому фактору, имеющему самодовлеющее значение.

Строя множество ординаций, можно получить и множество интерпретаций экологических связей растений. Среди них могут быть отражающие действительность. Однако в большинстве случаев ординации, которые строятся традиционными способами по заданному фактору не могут быть верными, поскольку не учитывают другие факторы, т. е. компенсаторные явления их взаимодействий.

Несходные ординации получаются также тогда, когда они строятся по характеру растительности. Например, ординация, построенная по относительной роли видов на местообитаниях или в сообществах, совершенно не сходна с ординацией той же выборки, построенной по абсолютным показателям участия видов (Кожевников, 1981а, 1984—85б, 1993а) (см. 2.10).

Взаимодействия факторов среды и растений, как между собой, так и со средой, создают грандиозную расплывчатую систему экологических ситуаций. Это хорошо видно на любых трансектах, расположенных рядом, не говоря уж об удаленных друг от друга. Принцип однофакторной ординации с целью познания этой системы может быть использован только при осознании того, что получаемая информация искажена и является лишь первоначальной, очень приблизительной и более или менее перспективной для познания закономерностей природных взаимодействий в масштабе человеческих ощущений. Различие ординаций по разным показателям

свидетельствует о взаимовлиянии (взаимоскажении) всех факторов среды. Степень этого взаимовлияния выступает как индуцированный фактор, увеличивая многообразие связей внутри пространственных единиц и между ними.

Существующие в природе закономерности в одних ситуациях проявляются очень четко (можно сказать в чистом виде), а в других они завуалированы внешними факторами. Связь числа видов с площадью однотипных фаций отмечалась в разных природных условиях и в разных классах фаций. Она более четко проявляется в тех условиях, в которых абиотическая составляющая среды доминирует над биотической. Там же, где биотическая составляющая среды превалирует над абиотической (в лесах, в зарослях кустарников, на мощной моховой дернине) число видов значительно меньше связано с площадью отдельных контуров. Биотический фон вносит нивелирующее влияние в абиотический фон.

Связь числа видов с площадью местообитаний или элементов растительности аналогична феномену известному под названием «островной эффект», поскольку фактически местообитания представляют собой островные участки одного комплекса факторов среды среди участков с другими комплексами этих факторов. Для разных однотипных комплексов факторов существуют очевидно количественные показатели связи числа видов с площадью. Эту проблему пытались решить в сравнительной флористике, но в экологическом отношении она не ставилась. Однако наблюдения показывают, что любой вид встречается в данной местности лишь в том случае, если в ней имеется достаточно выраженная совокупность местообитаний, отвечающих толерантности этого вида. Единичные и малые по площади местообитания часто не способны сохранить популяцию редкого в районе вида или обеспечить его проникновение сюда из смежных территорий. Поэтому в пределах ареалов часто существуют «дырки», т. е. районы, где данный вид отсутствует, несмотря на наличие редких пригодных для него местообитаний, особенно когда их площадь мала. Наоборот, если площадь адекватных местообитаний велика, то некоторые виды, специфичные для этих местообитаний, расселяются и за их пределы. Хорошим примером являются кальцефиты, которые могут обитать и на некарбонатных субстратах, если в данном районе имеются обширные площади карбонатных местообитаний. Чем пространнее отдельные местообитания, входящие в экологический ареал вида, и, чем их больше, тем более массов и регулярен этот вид в данном районе.

Закономерность, по которой изменяется площадь отдельных местообитаний одного типа неизвестна. Наблюдения склоняют к мысли, что изменение их площади характеризуется постепенностью. В таком случае изменение экологического потенциала сходных местообитаний, разделенных пространственно, в связи с их площадью является проявлением принципа разрыва непрерывности. Оно сильно огрубляет классификацию местообитаний по их внешним признакам. Тем не менее некоторые особенности экологии местных флор анализ типов местообитаний вскрывает. К таким особенностям относятся и волновые процессы (см. ниже).

При визуальном делении ландшафта на местообитания и группировке их в типы (серии) в условиях преимущественно гористых северных районов наиболее естественно выделяются от 20 до 30 типов на территории, изученной радиальными маршрутами. Л. Г. Раменский (цит. по: 1971) считал целесообразным выделять 21 тип местооположений в негорных местностях умеренных широт. В тайге южной Сибири А. А. Крауклис (1974, 1979) выделяет 22—23 топологических подразделения. К аналогичному выводу мы пришли в северной тайге Архангельской области (Кожевников, 1974а, 1984—85б), а также в других районах севера, как лесных, так и тундровых. Выделенные типы местообитаний не исчерпывают всей совокупности вариаций среды в каждом данном районе, а представляют выборку характерных для района типов. Учесть все местообитания в любом районе, очевидно, невозмож-

но, поскольку в сложных, а вместе с тем недолговечных формах рельефа существуют на небольшом пространстве совокупности местообитаний с малой площадью и крутыми градиентами среды. Их можно сравнить с гребнями волн, которые обрушиваются от собственной тяжести. Строго говоря, не существует абсолютно сходных местообитаний или растений и процедура типизации фаций, растительных ассоциаций, видов растений основана на некотором идеальном варианте, который позволяет объединить несколько различающихся субъектов в цельное множество. Различие субъектов отражает волновой механизм. В рамках каждого субъекта действуют также волновые процессы.

Экологический потенциал любого участка представляет интегральную совокупность всех факторов среды. Пока не существует способов его инструментальной оценки. Это понятие используется в концептуальном смысле, как относительная оценка при сопоставлении однотипных ячеек ландшафта. А. Г. Исаченко (1980) указал, что сущность оценки геосистем состоит в определении «качества природной среды». Количественные же показатели являются лишь мерой качества. Необходимо заметить, что количественные оценки обычно касаются 1—2 факторов среды и, фактически, они могут очень косвенно отражать качество природной среды, которое есть интегральная совокупность факторов, а не сумма их. Таким образом, выбор количественных критериев должен основываться на интегрирующей составляющей ландшафта. Такой интегрирующей составляющей является растительный покров.

В западной литературе представление об интегральном эффекте факторов среды давно признано (Cain, 1944; Майр, 1947; Dansereau, 1956, 1966; Polunin, 1960; и др.). Оно именуется как холоценотическая концепция и даже используется в практических целях — в хозяйственной оценке земель. Естественно, что критериями при этом являются качественные показатели, представляющие обзорные характеристики однородных участков.

В каждой точке внешне однородного участка существует собственная комбинация значений экологических факторов на данный момент. Эти комбинации создают матрицу значений на участке. В совокупности матрица дает пространственный интеграл, который представляет экологический потенциал участка. Матричная структура экологического потенциала определяет набор видов на участке и их дисперсность. Это следует из наблюдений, по которым набор видов тем богаче, чем шире значения каждого экологического фактора, взаимодействие которых создает дополнительные факторы.

Было отмечено, что «температурная вариабельность крайне важна в экологическом отношении. Температура варьирующая между 10 и 20° С и имеющая среднюю 15° вовсе не обязательно оказывает то же действие на организм, что постоянная температура 15° С» (Odum, 1959). Матричная структура экологического потенциала подразумевает наличие относительно постоянных значений факторов между крайними значениями, которые, однако, перемещаются в пределах участка, сохраняясь за счет рекомбинаций со значениями других факторов. Для температурного фактора особенно существенны рекомбинации со значениями влажности.

Матричная структура экологического потенциала проявляется уже при двухфакторном экологическом анализе, например, на профилях (см. 2.7 рис. 15—17). Суть холоценотической концепции в том и заключается, что в результате взаимодействия факторов возникают новые факторы. В этом холоценотическая концепция представляет собой не что иное как холистический подход, который возник, как известно, в физике, причём на основе экспериментальных данных. Было установлено, что целое является не просто арифметической суммой составляющих его, а более или менее отличается от этой суммы.

Недавно предложено понятие ресурсно-экологического потенциала. Это — «сложная многопараметрическая характеристика интегрировано отражающая свойство покровных образований способствовать и определять возможности продуцирования живого вещества» (Селиверстов, 1990 : 109). В данное определение заложена голоценовая концепция, подчеркивающая роль покровных образований, выполняющих роли, с одной стороны, арены интегративных процессов, с другой стороны, дифференциалов этих процессов.

2.6. Ландшафтные экофоны

В ландшафтоведении роли литогенного фактора среди прочих факторов отводится значение базисного (Солнцев, 1960; Исаченко, 1972; Арманд, 1975; Егорова, 1983). Несмотря на очевидную справедливость этой идеи, она не является абсолютной, поскольку во многих случаях литогенная основа скрыта под мощным слоем почвы, ила или торфа. При этом она все же может оказывать какое-то влияние на природные процессы сквозь перекрывающую ее толщу, например, грунтовыми водами, что особенно хорошо заметно на карбонатной литогенной основе. Но довольно часто литогенная основа не оказывает никакого влияния на природный процесс, являясь только механическим ложем какой-либо толщи, природный процесс на которой зависит в основном от самой этой толщи, а ее возникновение может быть связано с процессами независимыми от литогенной основы, например, возникновение

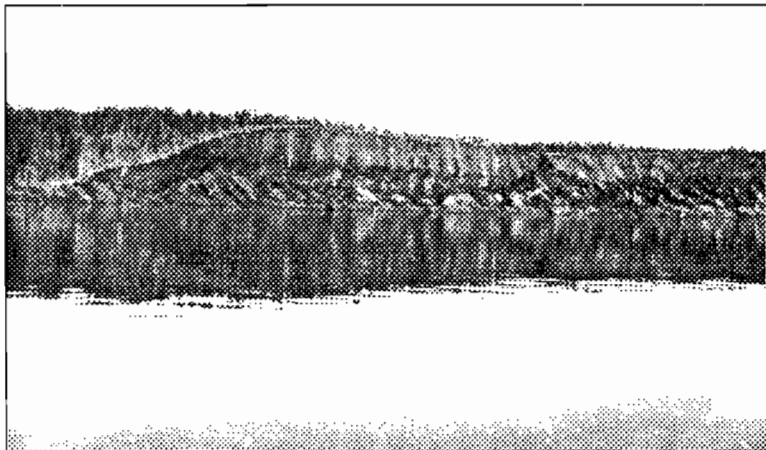


Фото 12. Ледяной обрыв на р. Индигирке (местечко Мылахчин), под которым найден труп бизона, имеющий возраст 39 тыс. лет.

и развитие болот, озер и т. д. Подтверждением сказанного является развитие северотасжских лиственничников на толщах ископаемого льда (фото 12, 13) в северо-восточной Азии. В период последнего оледенения, когда образовались эти толщи, они были захоронены слоем пыли 0.5—1 м мощностью, в дальнейшем превратившейся в лёссовидный суглинок. Этот суглинок предохраняет погребенные льды от таяния и представляет экологический фон для развития на нем растительности. Первоначально на надледном суглинке сформировалась кустарничково-моховая растительность. Она образовала дернину усилившую теплоизоляционные свойства суглинка. Затем выросли лиственничники, ничем не отличающиеся от лиственничников на подобных местах, но без ледовой подстилки под суглинком.

Фундаментальное значение литогенной основы оговаривалось уже давно (Исаченко, 1953). Можно отметить, что никому из авторов, использовавших литогенную основу как главный критерий выделения, картирования и сравнительной характеристики ландшафтов и их подразделений, не удалось последовательно осуще-

Фото 13. Лиственничный лес с ерниковым подлеском на ископаемом льду, покрытом суглинком и дерниной (Индигирка).



ствить задуманное. В одних случаях литогенная основа — прекрасный индикатор ландшафта, а в других ее значение сходит на нет. Вместе с тем, роль земной поверхности, особенно в открытых ландшафтах Арктики и Субарктики трудно пере-

оценить. Субстрат (поверхностные отложения) здесь зачастую имеет определяющее значение в развитии и функционировании среды обитания и органического мира. Приземный слой атмосферы и верхний слой педосферы в Арктике Б. А. Тихомиров (1971) назвал «нишей наивысшего напряжения жизненных процессов и максимального накопления органических веществ растениями».

Интегральный комплекс факторов среды, обусловленный в значительной мере свойствами субстрата (поверхностных отложений) был назван экофоном данного субстрата (Кожевников, 1974в, 1976, 1984—85б, 1989б, в, и др.).

Поскольку не существует способов определения интегрального эффекта среды, то его типологическим признаком признаны сами поверхностные отложения. С их определенными типами связаны ландшафтные экофоны (ЛЭ), представляющие классы фаций разных местоположений. Различались следующие ЛЭ, перечисленные по степени ослабления континентальных признаков среды и соответствующего усиления оксанических признаков, в частности, температурных амплитуд (в оценке режима сред принимались во внимание структуры растительности, являющиеся с некоторыми оговорками показателями интегрального эффекта экологических факторов): пролювиально-алювиальный (ПАЛЭ), скальный (СЛЭ), коллювиально-делювиальный (КДЛЭ), коллювиально-элювиальный (КЭЛЭ), песчаный (ПЛЭ), гумусный (ГЛЭ), торфяной (ТЛЭ), озерный (ОЛЭ), нивальный (НЛЭ), приморско-галечниковый (ПГЛЭ), лайдовый (ЛЛЭ).

В пространстве тип ЛЭ целесообразно ограничивать физико-географическим округом, т. е. принимать, что за пределами округа с аналогичными субстратами связан иной ЛЭ. Однако такая придержка является весьма условной, т. к. разные ЛЭ не имеют общих пространственных пределов как это видно по рядам фаций входящих в них (см. 1.1).

Степень развития некоторых ЛЭ является ландшафтным признаком. Например, нивальный ЛЭ характеризует преимущественно районы с океаническим климатом; приморско-галечниковый и лайдовый ЛЭ связаны с засолением, т. е. распространены только на морских побережьях. Каждый ЛЭ представляет собой наиболее крупную геосистему топологического порядка диспергированную в ландшафте, обладающую инвариантностью и консерватизмом, достаточной автономностью. Вместе с тем имеются переходные состояния ЛЭ как в пространственном, так и во

временном выражениях. Система местных ЛЭ выполняет функции экологических каналов при миграциях организмов, распределителя различных свойств биоты и консервации отдельных популяций при изменениях климата.

Растительность существенно модифицирует первичные свойства субстрата. Воздействие корней на почву в целом осуществляется при их дыхании, поглощении воды и питательных веществ. Влияние корней деревьев зависят прежде всего от типа почвы, состава поверхностных горизонтов горных пород, вида растений и густоты древостоя (Воплеfont, 1981). Автор отметил, что важным геоморфологическим фактором активности корней является, например, растворение известняков в кислой среде, перевод в растворы железа и алюминия.

Даже в высоких широтах, а также в высокогорьях прослеживаются процессы формирования дернины на обнаженных субстратах. В этих процессах очень часто значительная роль принадлежит мхам. В высокоширотных районах, на арктических островах мхи нередко образуют на наиболее прогреваемых участках сплошной покров, в котором скрываются немногочисленные цветковые растения. Такие участки относятся к ГЛЭ. Некоторые виды сохраняются во флоре арктических островов исключительно в условиях ГЛЭ, создаваемых моховым ковром. Реже ГЛЭ образуется под лишайниковыми покровами. Этапы формирования дернины наблюдаются в различных местоположениях по всей Арктике. На Чукотке и на южном Таймыре на идеально ровных поверхностях высоких надпойменных террас можно видеть как дернина напоззает на обнаженный субстрат. Не менее очевиден и прямопротивоположный процесс — разрушение дернины. Он происходит как следствие неотектонических движений, при которых изменяется динамика воздушных масс. Задернованный участок оказывается в зимнее время на устойчивой ветровой струе, сдувающей с него снег. Дернина при этом коррадируется, в ней образуются проплешины, которые постепенно увеличиваются, пока не сомкнутся. Иногда обнаруживаются дресвяные участки типичного КЭЛЭ, на прикопке которых появляется обильный гумус, хотя на участке существуют лишь одиночные мелкие растения. Растительность, образовавшая этот гумус, исчезла. Это весьма обычное явление в верхних частях гор, испытывающих поднятие, но оно происходит и на низших уровнях, определяя различные соотношения абиогенной и биогенной составляющих экофона.

Для каждого ЛЭ характерны определенный спектр растительности и набор видов, многие из которых являются верными для данного ЛЭ в данной местности. Однако в других местностях они могут обитать в иных условиях, на других поверхностных отложениях. Например, на Чукотке *Cochlearia arctica* встречается только в ПГЛЭ и ЛЛЭ, т. е. на засоленных субстратах. На Таймыре этот вид обычен в ПАЛЭ, т. е. на пресных речных галечниках. На Полярном Урале он обитает в КДЛЭ, т. е. на склонах гор.

В. Б. Куваев (1968) пришел к выводу о том, что различные типы растительности в традиционном понимании значительно ближе между собой в пределах сходных топологических условий, чем растительность одного типа, но находящаяся в разных условиях топологии. Он считает, что луговая растительность в пойме более близка степной растительности в той же пойме, чем к суходольной луговой растительности. Наблюдения В. Б. Куваева весьма согласуются с концепцией ЛЭ, однако в пойме может быть и совершенно разнородная растительность, например, болотная или нивальная (кроме луговой и др.). Флористически сходная растительность формируется в том случае, если она формируется в определенных топологических условиях (например, в пойме) на однородном субстрате.

Спектры растительности ЛЭ отражают региональное положение территории. Они включают несколько типов растительности, отражающих зональные и провин-

циальные условия и историю. Эти типы связаны экологически благодаря субстрату и довольно часто резко отграничены от типов на смежном субстрате (рис. 11).

В показанном примере набор видов возвышенного галечника полностью повторяется в тополельнике, где добавляются виды, отсутствующие на галечнике. Углубление русла и его дальнейший сдвиг (в данном случае влево) приведет к прекращению

воздействия паводков на толщу галечника. Топольник займет участок В, а торфяная терраса начнет захоронение галечника, оттесняя тополельник.

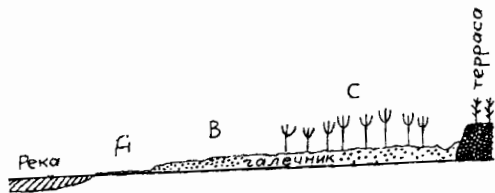


Рис. 11. Субстратная галечниковая геосистема у р. Березовки (бассейн Колымы): А — низкий заливный галечник, практически без растений; В — возвышенный галечник с разнотравьем; С — тополельник; на террасе — лиственничник в торфяной субстратной геосистеме.

Высказано мнение, что молодые толщи (покровные образования) обладают более высоким ресурсно-экологическим потенциалом, т. е. способны к большей биопродуктивности (Селиверстов, 1990). При этом молодыми названы отложения, испытавшие непосредственное воздействие талых вод ледника или самого оледенения. Однако любые поверхностные образования находя-

тся в постоянном обновлении и их наибольшая фитопродуктивность приходится естественно на более старые участки, находящиеся в режиме стагнации (рис. 11). Ледниковые, водно-ледниковые и морские толщи обладают одним и тем же экологическим потенциалом в сходных условиях топографии и окружения.

Если в арктических районах идентификация ЛЭ сопряжена с минимальными трудностями, то по мере усложнения растительного покрова в более южных районах возникают проблемы. В таежной зоне за отдельные ЛЭ могут быть приняты растительные формации, как в работе А. Г. Микулина (1989). Действительно, различные леса на одном и том же субстрате создают под своим пологом далеко неодинаковую среду, в связи с чем обладают часто очень несходными наборами видов. Еще более контрастные отношения складываются при сопоставлении, скажем, соседних луга и леса на одинаковой гумусной основе. И тем не менее любую растительность связанную с одним типом субстрата следует относить к одному экофону. Другое дело, что в нем происходит собственная дифференциация за счет растительности, в том числе формируются специфичные почвы.

В лесотундре, где разнообразие формаций еще невелико, хорошо видно, что на одном субстрате сосуществуют типичные и кустарничковые тундры, а также редколесья. Явление инкубации, т. е. независимость ярусов растительности друг от друга, давно установлена в геоботанике. Вместе с тем, совершенно ясно, что абсолютной инкубации в природе не происходит. Формирование или деградация яруса обязательно сопровождается изменениями среды. Однако в лесотундрах эти изменения часто не оказывают быстрого воздействия на структуру сохраняющихся ярусов и на флористический состав. Наоборот, в лесных районах формирование или исчезновение древесного яруса обуславливает именно быструю трансформацию всего, что было под ним. В конечном счете различия динамики растительности в разных зонах связано преимущественно с теплоэнергетикой. Можно сказать, что в тундрах изменения экофона более связаны с абиогенной составляющей среды, а в тайге — с биогенной. При этом в каждой зоне наблюдается, что наиболее конкурентноспособными доминантами являются первопоселенцы. Это увеличивает био-

ценотическое разнообразие в пределах каждого экофона. Естественно, что это разнообразие выше в лесной зоне.

Таким образом, изменчивость фитосреды является вторичной по отношению к экофонам и ее так и следует исследовать, т. е. по определенным экофонам. Динамика растительности на одном фоне будет более проявленной, чем при составлении ординаций без учета фона. Однако, как уже отмечалось, сам фон неоднозначен, а зависит от общей площади и площадей составляющих его фрагментов, а также их конфигурации, от отношений соседства и т. д.

Концепцию экофона нельзя считать разработанной во всех деталях, т. к. больше, чем с собственно экофоном, мы оперируем с субстратами. Однако и при таком подходе эта концепция привела ко многим обобщениям. А. Г. Микулин (1989) предположил, «что ведущая роль в филогенезе лишайников принадлежит субстрату, как лимитирующему фактору среды обитания» (с. 13). Из мира цветковых растений также могут быть приведены многочисленные примеры таксономической дифференциации, связанной с различием субстратов. Установлено, что по всем или большинству ЛЭ, выделяемых в районе, распределяются: а) виды каждого географического элемента флоры; б) редкие виды, в том числе находящиеся на пределе своего географического распространения; в) экоморфы; г) биоморфы; д) виды одного рода. В Кроноцком заповеднике А. Г. Микулин (1989) обнаружил, что самые разные характеристики лишайников распределяются по ЛЭ, которые он выделил. Разные распределения не зависят от объема флоры, следовательно, каждый групповой признак растений имеет тенденцию «растекаться» по различным комплексам среды обитания. В каждом комплексе поэтому обнаруживается набор видов с различными свойствами (Кожеников, 1975, 1976а, 1978б, д, е, 1979г; и др.). Это хорошо заметно и на отдельных местообитаниях, где сосуществуют виды с разными арсалами, экоморфами, принадлежащие к разным родам и имеющие различную численность и встречаемость в целом районе. При таком подходе к набору видов местообитания (выдела фации) или более крупной экотопологической единицы отчетливо проявляется аналогия с принципом Паули в физике, согласно которому все электроны в атоме отличаются друг от друга хотя бы одним квантовым числом. Эта аналогия свидетельствует об общности процессов функционирования и стабилизации систем в микро- и макромирах и позволяет надеяться, что со временем будут найдены количественные закономерности в соотношениях наборов видов и однородных участков земной поверхности.

2.7. Температурно-влажностные отношения фаций

Изучение температурно-влажностных отношений фаций проведено на плато Путорана, в подзоне северной тайги со сложным фациальным строением местности и на Чукотке, в подзоне типичных тундр (Кожеников, 1979г, 1981в, 1989б).

В любой местности температуры прежде всего зависят от погоды и топографии. Как и многие другие факторы среды, температура является очень динамичным показателем, связанным с влиянием других факторов, в частности ветра. На Чукотке в солнечную погоду с порывистым ветром отмечались колебания t_3^1 от 19° (затишье) до 16° (порыв ветра) за 1 мин. О нестабильности максимальных дневных температур говорят «дрожащие» максимумы на лентах термографов и минимумы на лентах гигрографов. При приближении к 40° кривая на записи термографа «пляшет» с амплитудой до 10°, совершая до трех таких колебаний за два часа. В пасмур-

¹ Для краткости приняты следующие обозначения: t_1 — температура деятельной поверхности; t_2 — температура субстрата на глубине 3—5 см; t_3 — температура воздуха на высоте 1 м.

ную или ясную, но с сильным холодным ветром погоду, температуры выравниваются и в горизонтальной и в вертикальной плоскостях. При этом часто незначительные различия между t_1 , t_2 и t_3 по-разному соотносятся друг с другом, как это можно видеть на табл. 3, в которой приведены выборочные данные по Чукотке. Согласно Зиегенталеру (Geiger, 1957), коэффициент корреляции между температурами почвы на глубине 10 см и микроклимата равен 0.87.

В одних случаях наибольшей оказывается t_2 , в других t_1 . Как правило, в первом случае деятельная поверхность представляет щебнистый субстрат с малым покрытием растительности. Во втором случае различия t_1 , t_2 и t_3 обычно связаны с участками значительно (до 100 %) сомкнутой напочвенной растительности. По данным И. В. Игнатенко и др. (1987), растительность на Чукотке (у авторов «кочкарниковые тундры») является мощным испарителем влаги и поглотителем тепла, а каменистые россыпи выполняют роль конденсаторов и нагревателей воздуха. В пойменных ивниках t_2 ниже ($5-7^\circ$), чем t_1 и t_3 ($8-10^\circ$). Эти отношения зависят и от предшествовавшей погоды. При затяжной пасмурно-дождливой погоде все три показателя почти равны, достигая 4° в дневное время.

В солнечную погоду степень нагрева деятельной поверхности зависит от экспозиции и угла наклона и практически не зависит от наличия или отсутствия растительности. Но растительность весьма чутко реагирует на нагрев, т. е. наблюдается практически односторонняя связь. В укрытых местечках t_1 достигает 42° (табл. 3), а t_1 свыше 30° не является редкостью в июне и июле. Даже на вершинах гор на щебнистой поверхности t_1 может достигать 35° . Однако летом верхние части гор обычно обдуваются сильными ветрами и температура поверхности здесь часто низкая ($3-8^\circ$) или умеренная ($10-15^\circ$); поднимаясь на несколько градусов в малейшем укрытии. Напротив, внизу в укрытых сухих местоположениях влияние нагрева проявляется: 1) во флористической обогащенности, 2) в отличной жизненности отдельных растений, 3) в сравнительно раннем наступлении фенофаз, 4) в физиономии растительности, отличающейся пышностью. В районах переходных от южных тундр к типичным для подобных местоположений характерны низкокустарниковые (а не кустарничковые) заросли березки, голубики, багульника.

Растительность оказывает влияние на почвенный температурный режим, что отчетливо прослеживается в пятнистых тундрах. Даже замеры в разных местах одной подушки диансии показывают некоторые различия ($15-16^\circ$). Здесь же, t_2 голого суглинистого сухого пятна колеблется в разных точках на 1° ниже ($14-15^\circ$). Можно привести много примеров, которые свидетельствуют о том, что при неизменной микротопографии температурные различия почвы в комплексных тундрах обусловлены растительностью. Однако достоверное различие заключается в том, что растительность задерживает тепло от проникновения вглубь. Эта задержка обусловлена в ряде случаев расходом тепла на испарение в моховых вариантах тундр. Земная поверхность сама действует как регуляторный резервуар тепла (Geiger, 1957). Гейгер указывал, что чем больше термальная проводимость почвы (грунта), тем она более эффективна в качестве резервуара тепла. В регионах с развитием мерзлоты это свойство грунта влияет на глубину оттайки, т. е. на мощность деятельного слоя.

Различие температур поверхности голых пятен и окружающей их дернины является весьма постоянным. Оно приводит к более глубокому протаиванию мерзлоты под пятнами по сравнению с дерниной (Тихомиров, 1957а). На сухих горизонтальных поверхностях надпойменных террас выс. 7—8 м, с горными вариантами тундр и волнистым микрорельефом отношения t_1-t_3 в солнечную погоду таковы. При t_3 $11-13-18^\circ$ t_1 на взлобке с лишайниковой тундрой $14-17-25^\circ$, а в ложбинке с дриадовым или арктоусовым сообществами (с покрытием 80—100 %) $13-19-$

Температура на склонах (Чукотка)

Деятельная поверхность, местоположение	Пункт	Дата, время	Относит. высота (м)	Экспозиция	Угол наклона	t ₁	t ₂	t ₃	Ветер	Погода
Шебнистая, редкотравная (покрытие 30-40%), склон горы	130 км трассы	14.7.73 14.30	200	Ю	35	20	15	18	силый.	ясно
Шебнисто-мелкоземистый склон в долину горной речки, луговина с покрытием 60%	Этвекинот	28.6.71 14.30	3—4	Ю	45	42	24	27	слаб.	ясно
Шебнистая	Этвекинот	20.6.70 14.00	70	В	—	23	11	18.5	слаб.	ясно
Шебнистый склон бугра во фьорде	Этвекинот	24.6.70	—	С	—	8	12	5	нет	туман
Грибчик на склоне в долину	Этвекинот	18.6.72 13.00	5	Ю	—	6	7.5	6	умер.	пасмурно
Шебнистая	Этвекинот	21.6.70 16.30	400	Ю	35	6	9	4.5	силый.	облачно
Склон в долину, вороничная тундра с покрытием 80%	Этвекинот	17.6.72 15.00	5—6	Ю3	40	15.5	9	11	слаб.	пасмурно
Склон приморской террасы с кустарничково-моховой тундрой (покрытие 95%)	Этвекинот	19.6.72 14.00	—	В	30	11.5	6	9	слаб.	пасмурно
Склон в долину речки с кустарничково-моховой тундрой (покрытие 100%)	Этвекинот	19.6.72	70	Ю	20	16	9	10.5	слаб.	облачно
Луговинный склон к речке (покрытие 95%)	32 км трассы	26.7.71 16.00	—	Ю	10—15	33	20	20	слаб.	ясно
Выступ на склоне в долину с луговой (покрытие 100%)	32 км трассы	26.7.71 14.00	7—8	Ю	—	30	17	18	слаб.	ясно
Верхняя часть шлейфа горы с лишайниково-кустарничковой тундрой (покрытие 100%)	20 км к востоку от зал. Свободного	08.7.73 10.00	50	Ю	5	32	12	19	слаб.	ясно
Шебнистая дриадовая тундра	20 км к востоку от зал. Свободного	30.6.73 19.00	100	Ю	20	20	18	18	слаб.	ясно

Дриадовая тундра (покрытие 80%)	20 км к востоку от зал. Свободного	50	В	35	15	12	15	нет	ясно
Склон горы с седловины с кас-сиолово-моховой тундров (покрытие 100%)	20 км к востоку от зал. Свободного	80	З	20	14	11	11	слаб.	ясно
Сусликовинная луговина в нижней части склона горы (покрытие 90%)	20 км к востоку от зал. Свободного	—	Ю	30	19	14	13	слаб.	ясно
Травяно-дриадовая тундра в нижней части склона горы (покрытие 95%)	20 км к востоку от зал. Свободного	—	В	35	12	8	9	нет	пасм. дожд.
Влажная кустарничково-моховая тундра на склоне	20 км к востоку от зал. Свободного	150	С	30	16	18	15	умер.	ясно
Склон холма с остепненной группировкой (покрытие 95%)	Режуль	5—6	Ю	45	11	9	9	сильн.	ясно
Горная дернина на шлейфе	Дюнистый	4—5	З	5	11	8	12	нет	ясно
Горная дернина на шлейфе	Дюнистый	4—5	З	5	22	6	18.5	слаб.	ясно
Степloid на склоне холма:	Шахтерский	7—10	Ю	50				слаб.	ясно
годая осышь					30	17	23		
равное пятно					22	15.5	23		
под куртиной можже-вельника					15				
в куртине тимьяна					24				
Сухая кустарничковая тундра	гора Комсомолка	150	Ю	20	13	13.5	12	слаб.	пасмурно
Под зарослью ольховника	гора Комсомолка	150	Ю		12	8	12	слаб.	пасмурно
Сухая кустарничковая тундра	Дюнистый	300	В	30	22.5	8	13	слаб.	ясно
Сухая щебнистая тундра	Дюнистый	300	Ю	30	12.5	11.5	12.5	сильн.	ясно

Температура болот

Местоположение, растительность	Пункт	Дата, время	Экспозиция	Угол наклона	t_1 бугорки	t_1 ямки	t_2 бугорки	t_2 ямки	t	Ветер	Погода
Шлейф горы, бугристое кустарничково-осоково-моховое	20 км восточнее зал. Свободного	5.7.73 13.00	Ю	2—3	11	7	9—12	4	3	слаб.	пасм.
Седловина, бугристо-пятнистое кустарничково-осоково-моховое	20 км восточнее зал. Свободного	5.7.73	З	3	13	2	8	9	9	слаб.	пасм.
Берег озера с лужками и торфяными буграми	20 км восточнее зал. Свободного	2.7.73	ЮЗ	3—4	17	—	15	—	14	слаб.	ясно
Шлейф в верхней части, луговое осоково-моховое	20 км восточнее зал. Свободного	1.7.73	Ю	8	20	—	1	—	19	слаб.	ясно
Надозерная терраса выс. 3 м, бугристое проточное	20 км восточнее зал. Свободного	2.7.73 12.00	—	—	25	—	13	вода 17	17	слаб.	ясно
Пойма реки, бугристое	Сеутакал	5.7.71 16.30	—	—	12	12	11	15	14	умер.	пасм.
Нагорная терраса, бугристо-пятнистое мохажинное на выс. 100 м	Сеутакал	2.7.71 15.00	С	2	17	14.5	17.5	14	16	слаб.	ясно

26°. Соответственно t_2 в первом случае 13—14(16)—17°, во втором — 10—12—9°. Флористическое различие взлобка и ложбинки несущественно, но геоботаническое огромно. Однако вызвано оно не различиями в температурах поверхностей, а целым комплексом условий, включающим сдувание снега зимой со взлобков и «законопачивание» им ложбинок, накоплением мелкозема и лучшим увлажнением в ложбинках и др.

При погодных колебаниях изменения температур на разных местообитаниях имеют один и тот же знак, но разный сдвиг. При ухудшении погоды на одних местообитаниях температура понижается относительно предшествующей более, чем на других. При резком похолодании с выпадением снега температуры близ поверхности остаются все же положительными, хотя в глубоких долинах ручьев они могут быть менее 1°. В северных низменностях такие погоды связаны с холодными морскими туманами часто сопровождаемыми ветрами. В результате этого сочетания образуется изморозь.

В еще большей мере различие температурных сдвигов на разных местообитаниях наблюдается при повышении температур с наступлением солнечной штилевой погоды. При этом крупные различия температур несобязательны для горного макрорельефа и весьма слабо связаны с характером макроклимата, т. е. отдельные участки деятельной поверхности могут нагреваться до температуры, казалось бы, несопоставимой с данным макроклиматом. Так, в Ванкаремской низменности, близ устья Рекууля приземный слой воздуха нагревается до 30°, но и температура воздуха при этом 25°. Для Ванкаремской низменности это очень высокая температура.

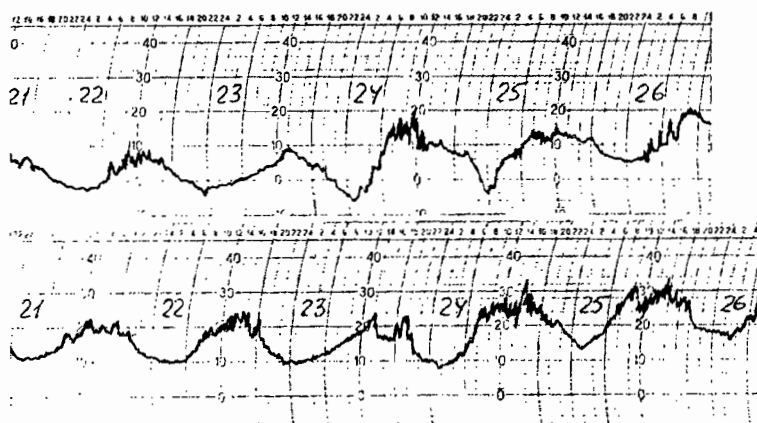


Рис. 12. Ленты с термографа: верхний — на обширном, сыром галечнике близ оз. Кета; нижний — щебнистая поверхность гряды-мыса со скудной растительностью; с 21 по 26 июня.

Динамика температур на чукотских местообитаниях представлена в другой работе (Кожевников, 1989б) и ради экономии места здесь не дублируется. Однако некоторые выводы из анализа лент самописцев стоит привести, дополнив их данными по Путоране.

На температуру близ поверхности почвы оказывает существенное влияние ближайшее окружение. Иногда температуры понижены потому, что выше места, где стоял самописец, на склоне находился большой снежник, с которого скатывался вниз холодный воздух. На каменной осыпи при солнечной безветренной погоде температура подскакивает больше, чем на южном склончике в долину, хотя поверхность осыпи представляет неблагоприятное местообитание и растительность на

нем крайне разрежена, а на южном склончике обычно находится луговина. На горизонтальной поверхности бугорка на высокой террасе с очень разреженной растительностью суточная амплитуда 13 июля была 35° , а на берегу озера под склоном террасы — 26° , тогда как в болоте около озера 27° . Однако поверхность болота нагрелась сильнее, чем песчаный берег озера на 3° , а ночью остыла меньше на 2° . Та-

ким образом, в ясную погоду в более континентальных районах Чукотки температурная дифференциация по элементам рельефа более резка, чем в океанических районах. Эта дифференциация связана с большими суточными максимумами, а последние — с более высокими среднесуточными. Близ Ванкаремской сопки темпе-

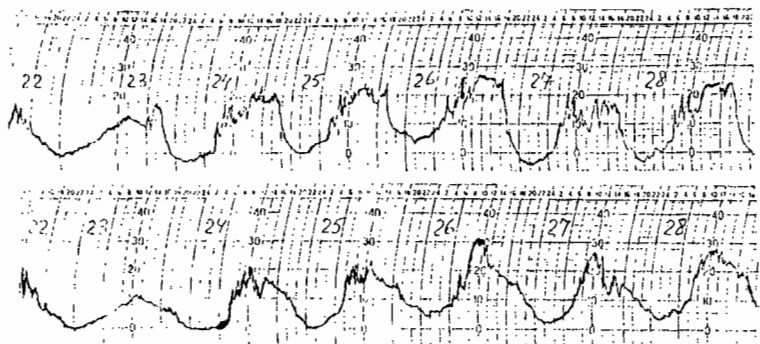
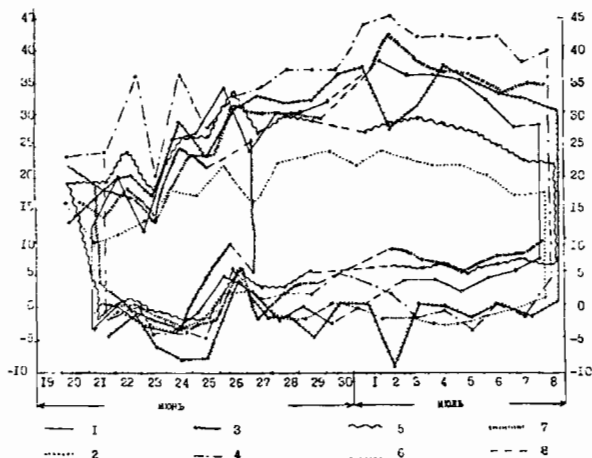


Рис. 13. Синхронные ленты термографов в верхней (верхняя) и нижней (нижняя) частях «оазиса» на склоне высокой надозерной террасы с 22 по 29 июня 1978 г.

ратуры весьма контрастных местообитаний имеют довольно близкие максимумы и минимумы, так как температура воздуха низка. На мысе Ванкарем, в последней декаде августа 1973 г. суточный ход температур был одинаков на голой гальке и в осоковом болоте неподалеку. Как данные самописцев, так и многочисленные отдельные замеры температур (табл. 3) позволяют сделать вывод, что поверхность сухих местообитаний с самой разной растительностью на Чукотке может нагреваться очень значительно, но действие нагрева компенсируется другими факторами. Глубина прогревания связана с интенсивностью нагрева поверхности. В одно и то же время сильнее нагреваются граниты, затем песок и наименее — торфяная

Рис. 14. Температурные амплитуды на различных местообитаниях в районе оз. Кета (Путорана, 1978 г.).

1 — смешанный лес в пониженном рельефе, 2 — ложбина с ручейком неподалеку от предыдущей площадки, 3 — лишайниковая поверхность высокой надозерной террасы, 4 — верхний перегиб высокой надозерной террасы с зарослями ольхонника, 5 — середина склона той же террасы с зарослями ольхонника, 6 — низкая надозерная терраса с кустарничково-моховой растительностью 7 — на песке у оз. Кета, 8 — разрыв в записи термографа.



дернина. В этой же последовательности наблюдается уменьшение амплитуды колебаний температур. Среднегодовая амплитуда температуры на гумусном субстрате на 3° больше, чем на суглинке и на 1.5° больше, чем на песке (Geiger, 1957).

На лентах термографов из северотаежного региона (Путорапа) прослеживаются ходы температур, позволяющие судить о различиях теплового режима. На рис. 12 видно, что на сыром галечнике у озера значительно холоднее, чем на щебнистой поверхности невысокой гряды со скудной растительностью. В пределах невысокого склона с низкорослой растительностью ход температур по вертикали весьма сходен, но имеются различия, обусловленные перемещениями воздушных масс (рис.

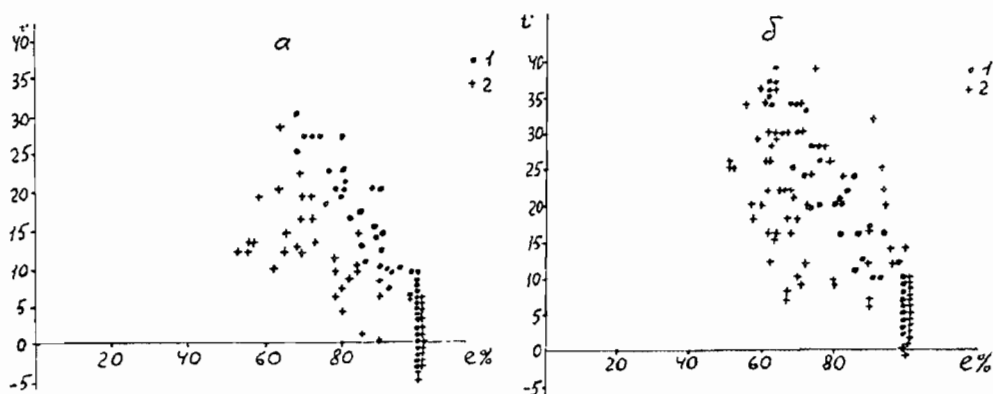


Рис. 15. Соотношения околопочвенных температур (t°) и относительной влажности ($e\%$) по записям самописцев (Путорапа): а — с 20 по 26 июня 1978 г., б — со 2 по 8 июля. 1 — в смешанном лесу в низине недалеко от оз. Кета; сплошной, влажный кустарничково-моховой покров с черникой; 2 — близ бровки надозерной террасы; сплошной: сухой кустарничково-моховой покров, недалеко от крупного снежника.

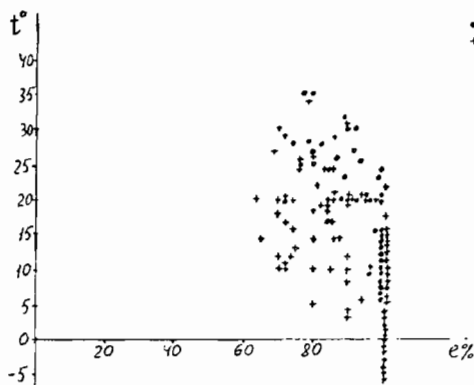


Рис. 16. Соотношения околопочвенных температур (t°) и относительной влажности ($e\%$) по записям самописцев с 27 июня по 2 июля (Путорапа).

1 — щебнистая поверхность на гряде — мыс оз. Кета, 2 — бугристое болото в устье ручья, открытый берег оз. Кета, на бугорке.

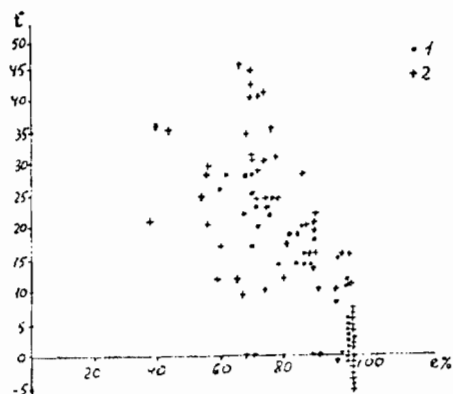


Рис. 17. Соотношения околопочвенных температур (t°) и относительной влажности ($e\%$) по записям самописцев (Путорапа, 1978 г.) с 20 июня по 2 июля.

1 — середина склона высокой надозерной террасы с зарослями ольхи, 2 — на верхнем перегибе этой же террасы с каменистым субстратом.

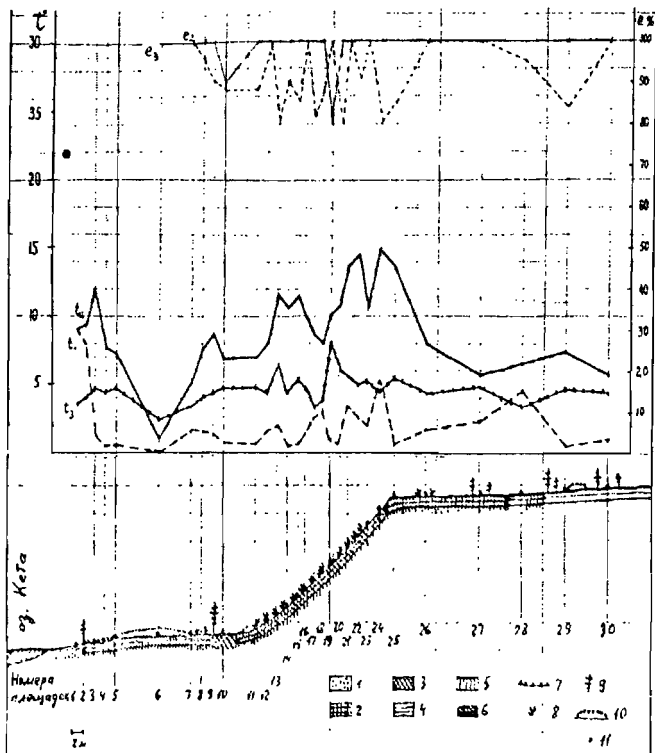


Рис. 18. Профиль 1, 21.VI (кучевая облачность, солнце то показывалось, то исчезало; оз. Кета подо льдом), время прохождения с 16.00 до 21.30.

1 — песок, 2 — сухая, хорошо гумусированная почва с малым количеством или отсутствием мхов на поверхности, 3 — влажная, грубогумусная почва с мховой поверхностью, 4 — хрящеватая или каменистая гумусированная почва с лишайниковой поверхностью, 5 — щебнистая поверхность, 6 — болото, 7 — сплошная кустарничковая растительность, 8 — кустарники, 9 — лиственница, 10 — снежники, 11 — площадки измерений. e_2 — наземная относительная влажность, e_3 — относительная влажность на выс. 0.5—1 м.

нивальный режим среды, влекущий за собой формирование нивальной растительности, состоящей из хионофильных видов. Температура талых вод уже вблизи края снежника обычно 4° , а у самого его края 1° . Такие же величины температур имеют выходящие на поверхность ручейки от подтаивания мерзлоты на склонах сопки. После стаивания снежника подсыхающая поверхность его ложа может нагреваться до 30° даже в августе.

В лесу в понижении рельефа близ озера наблюдается дифференциация хода температур в зависимости от микрорельефа. Однако понижения температур в лесу не согласуются с изменениями их на открытых местах. При сопоставлении хода температур на возвышении со щебнистой поверхностью и в лесу в понижении рельефа хорошо видно, что приземный слой воздуха на первом участке прогревался сильнее, чем на втором, где кроме более низких значений температур днем, ночью регулярно сгушался холод ниже нуля. На возвышении с горнотундровой растительностью температурный режим вполне сходен с таковым чукотских местообитаний

13). На этом рисунке показан ход температур в «оазисе» — участке, на котором ранее, чем в других местах началось бурное оживление растительности.

Снежники вносят очень незначительное изменение в температуру околоземного слоя воздуха. Наши наблюдения соответствуют данным R. Geiger (1957), который отметил, что на высоте нескольких см над тающим снегом температура может достигать $+10^{\circ}$ в полдень. Самый верхний слой снега тающего снежника может иметь температуру 1° . Очевидно, это успеет нагреться талая вода прежде чем она просочится вглубь снежника. В Норвегии K. Hall (1980), изучая температуры нивальной ниши, обнаружил то же самое и сделал предположение, что заморозание происходит не при переходе через 0° , а при более низких температурах.

Влияние снежников на жизненную среду ограничивается областью стока талых вод. Здесь устанавливается специфический

и при этом сумма температур по крайней мере в некоторых временных интервалах в северном лесу оказывается меньше, чем в горных тундрах.

Каждое местообитание имеет свое температурное поле за один и тот же интервал времени, отражающее его тепловую энергетику, а отсюда условия обитания (рис. 14). Общая амплитуда за данный интервал едва превышает 50° , т. е. она больше, чем в тундровой зоне. Наибольшая амплитуда характеризует безлесный верхний перегиб высокой надозерной террасы (от 16° до 46°). Самая малая амплитуда (от 2° до 24°) наблюдается в безлесной ложбине с ручейком. В окружающем эту ложбину смешанном лесу амплитуда от -4° до 38° , т. е. значительно больше, чем в ложбине, где застаивается холодный воздух.

Большие амплитуды приповерхностных температур имеют место как в лесу, так и на безлесных участках с различной поверхностью, со сплошным ковром растений или на обнаженных субстратах.

Существенное значение имеет режим влаги в субстрате, который отражает значение относительной влажности при безветрии. В восточноевропейской лесотундре на поверхности сухого мохового покрова А. В. Друзин (1967) отмечал максимальную температуру 46° , а на влажной поверхности — $35-36^{\circ}$. По данным этого автора, в пятнистой тундре амплитуда колебаний температур за лето больше в западине (52°), чем на минеральном пятне (36°), но в кустарниковой тундре, в березовом и словом редколесьях эта амплитуда больше на бугорках, чем в западинках. Связь температуры и влажности носит обратно пропорциональный статистический характер, т. е. одному значению каждого показателя может соответствовать несколько значений другого (рис. 15—17). При существенном налегании, можно сказать взаимопроникновении области значений t° -е % несходных местообитаний температурно-влажные поля все же заметно различаются. Это различие заключается в том, что: 1) на одних фациях не достигается температура других фаций, 2) на одних фациях не случаются некоторые сочетания t° -е %, характерные для других. Для сравнимых таким образом фаций характерна несходная растительность. Как показывает сопоставление лент термографа и гигрографа, стоявших рядом, изменение температуры влечет за собой изменение влажности, а не наоборот. Некоторый сдвиг пиков вправо на кривой влажности по сравнению с кривой температур может быть связан с различной инертностью приборов, однако указанная связь температуры и влажности является выражением фи-

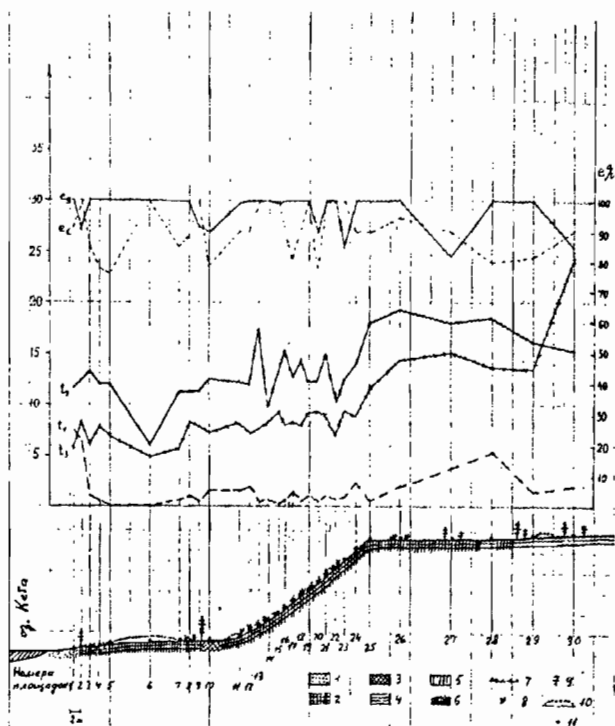


Рис. 19. Профиль 1, 24.VI (солнечно, безветренно), время прохождения с 12.00 до 16.00.

зических законов. Количество испаряющейся влаги зависит, в соответствии с законом Дальтона, от температуры испаряющей поверхности (Geiger, 1957).

Пользуясь приведенными отношениями температуры и влажности воздуха в околоземном слое, можно определить ночную уходящую радиацию с помощью графика Гайгера (Geiger, 1957 : 17).¹

Сопоставление показателей по Чукотке и Путоране свидетельствует о существовании одних и тех же закономерностей с различием лишь в температурных амплитудах. На Путоране амплитуды увеличены, что сравнительно с Чукоткой свидетельствует о большей континентальности фаций. Увеличение амплитуд происходит за счет повышения температур, что связано с нарастанием их суммы. Большое различие

температурно-влажностных отношений по субстрату и местоположению прослеживается не всегда. Так, на щебнистом субстрате максимальные температуры лишь немного выше, чем на болоте при той же относительной влажности (рис. 16), но минимальные — значительно выше. Растительность на обоих местоположениях очень сходна с тундровой. В этом же периоде на верхнем перегибе надозерной террасы максимум температур на 10° больше, чем на щебнистой поверхности гряды и на болоте, а минимум соответствует таковому на болоте. На склоне террасы в густых зарослях ольховника амплитуда температуры меньше, чем на ее верхнем перегибе на 20° (рис. 17), а влажность выше. Получается, что густые заросли кустарников снижают континентальность микроклимата. В этом убеждают и сопоставление

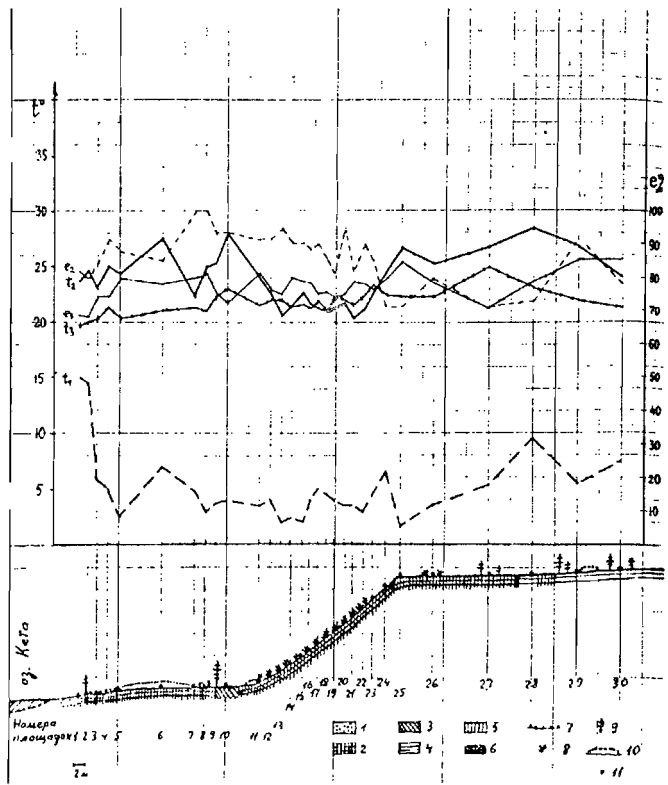


Рис. 20. Профиль I, 30 VI (солнечно, безветренно), время прохождения с 10.45 до 14.00.

¹ График Гайгера действителен лишь для ночной эффективной отраженной радиации, поскольку построен на использовании закона Стефана-Больцмана, который в строгом смысле применим только к абсолютно черному телу. Однако для расчета тепловой радиации этот закон, по-видимому, применим и для дневного времени, так как для инфракрасной (тепловой) части спектра «большинство поверхностей является абсолютно черными телами, т. е. они поглощают почти всю приходящую радиацию» (Falkenberg, по Geiger, 1957). Известен парадокс Фалькенберга, касающийся инфракрасной радиации — «свежевыпавший снег является «пачицейшим телом», поскольку его альбедо составляет только 0.5 % инфракрасной радиации».

хода температур и относительной влажности на верхнем перегибе террасы с редкотравьем и под ольшатником на склоне. На перегибе террасы с тундроподобной растительностью параметры существенно отличаются от тундровых, а под зарослями ольхи они оказываются очень сходными. Например, отношение t° -е % под ольховником соответствует таковому в дриадовой тундре на Чукотке или на краю I надпойменной террасы с ивнячковой луговиной.

Аналогичен «подольховниковому» ход температур под густым ивняком на ином элементе рельефа. Он очень сходен по максимумам с ходом на бугристом болоте в это же время, но отличается по минимумам. Следовательно, ход температур под густыми кустарниковыми зарослями мало связан с элементами орографии. Тепловой режим под кустарниками близок таковому на открытом болоте в начале лета, а затем существенно отличается сдвигом амплитуд в более высокие значения. В смешанном лесу температурно-влажностные отношения отличаются от таковых под кустарниковыми зарослями лишь в деталях; характерна постоянная высокая влажность. Не лишне еще раз отметить сходство этих показателей с чукотскими на сухих местах с тундровой растительностью. Но и близ оз. Кета благодаря охлаждающему влиянию огромного озера имеются тундроподобная растительность и приозерные каменные валы, почти лишенные растений. Ход температур на них различен. Камни основательно нагреваются несмотря на охлаждающее влияние озера, а тундроподобная кустарничковая растительность имеет весьма невысокие максимумы и падение температур ниже 0° ночью. Эти показатели весьма сходны с чукотскими в неблагоприятных местообитаниях.

Таким образом, в северотаежном горном ландшафте соотношения t° -е % во многих случаях сходны с тундровыми, но приходятся на различные местоположения и растительность.

На Чукотском п-ве, где нередко низовая облачность, относительная влажность 100 % может держаться по несколько суток подряд. Температуры в это время низкие. В ясную, а иногда и в пасмурную погоду, влажность воздуха снижается до разных величин, в зависимости от местоположения и его окружения. За один и тот же период влажность на вершине холма постоянно ниже, чем на галечнике небольшого ручья, а на уступе над долинкой этого ручья уровень влажности в

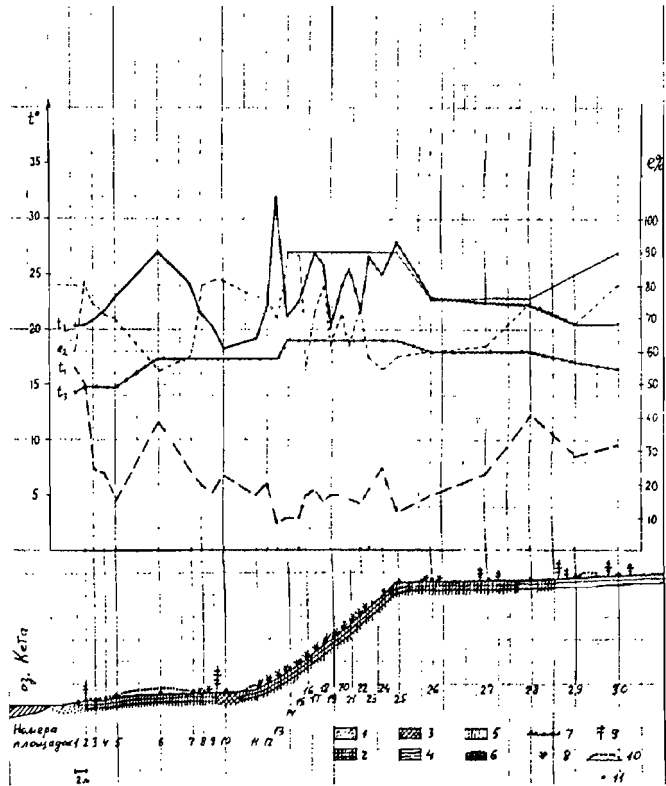


Рис. 21. Профиль I, 7.VII (легкая облачность, безветренно), время прохождения с 14.00 до 17.00.

среднем промежуточный между поверхностью холма и галечником ручья, так как сам уступ занимает промежуточное высотное положение. Анализируя и другие подобные случаи, в том числе на Путоране, можно сделать вывод, что на положительных элементах рельефа суммарная относительная влажность ниже, а суммарная температура выше. Таково экологическое проявление температурно-влажностного режима на неслишком крупных формах рельефа. Но в географическом плане отношения меняются. Верхние части гор Арктики и Субарктики имеют большую суммарную влажность и более низкую температуру, чем их нижние части. В этом заключается важное различие между условиями в экологическом и географическом масштабах.

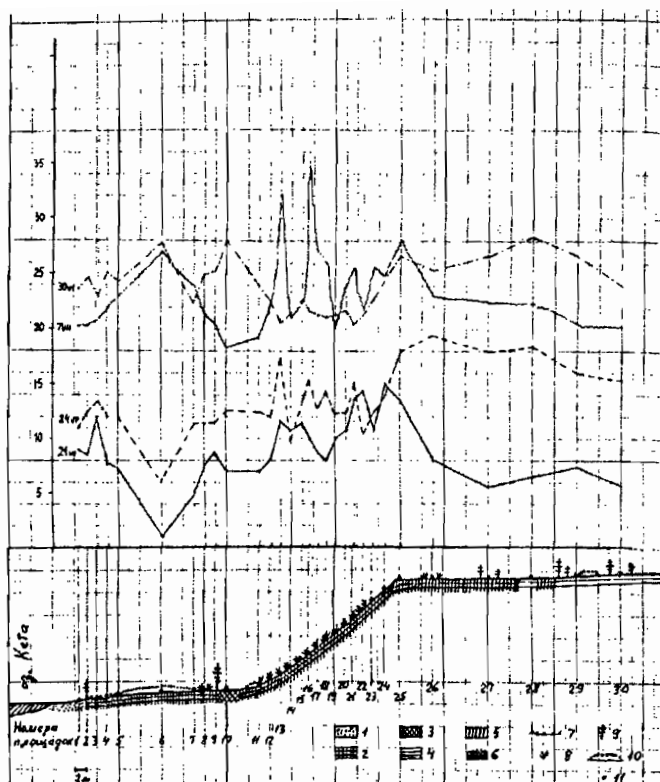


Рис. 22. Соотношения температур земной поверхности профиля I по замерам четырех дней.

Ниже приведена характеристика площадок, на которых производились измерения на профиле I (рис. 18—22). Этот профиль, а также и второй (рис. 23—27) представляют, помимо показаний температур, образцы геоботанических профилей в районе оз. Кета, дополняющие приведенные ниже профили.

1. Голый песок с редкими стебельками шиповника в 0.8 м от небольшой лиственницы на краю низкой террасы.

2. Сухой край низкой террасы со сплошным покровом овсяницы, с шиповником, иван-чаем, звездчаткой реснитчаточашелистиковой и *Pachypleurum alpinum*, немного мхов.

3. Сплошной кустарничково-моховой покров с шикшей, голубикой, шиповником, карликовой березкой среди кустов можжевельника, мелкой березы и лиственницы, *Salix hastata*. 24 VI в. м.¹ — больше 30 см.

4. Подобно предыдущей среди стелющихся кустиков *Salix saxatilis*. 24 VI в. м. — 15 см, 7 VII — 28 см.

¹ в. м. — вечная мерзлота на глубине.

5. Пятно зарослей голубики, низкой ивы *S. saxatilis*, можжевельника, шиповника с моховым покровом на почве, с вейником Лангсдорфа. 21 VI здесь только островок среди снега площадью около 1 м² около края крупного снежника. 24 VI в. м. — 10—13 см, 30 VI — 13 см, 7 VII — 23—26 см.

6. Разнотравно-кустарничково-лишайниково-моховая растительность пришибленного облика с кустами около 1 м высотой *Salix lanata*, *Betula tortuosa*, можжевельника; отмечены голубика, шикша, *Salix saxatilis*, пижма, чемерица, княженика, лук, *Thalictrum minus*, сухие злаки. 21 VI здесь был обширный снежник, который стоял за неделю. 30 VI в. м. — больше 25 см, 7 VII — больше 30 см.

7. Среди зарослей можжевельника, кустарничковой березы, *Salix lanata*, низкой лиственницы сплошной напочвенный покров из голубики, шикши, княженики, иван-чая (оба вида), вейника Лангсдорфа, ивы скальной; мхов мало; обильн листовая опад. 21 VI в. м. — 2 см, 24 VI — 18 см, 30 VI — 25—26 см, 7 VII — 28 см.

8. Подобно предыдущей, но больше злаков и мхов; большее затенение. 21 VI в. м. — 5 см, 24 VI — 6 см, 30 VI — больше 27 см, 7 VII — больше 33 см.

9. Под кронами лиственницы и кустов ив на злаково-кустарничковом покрове с вейником Лангсдорфа, княженикой, хвощом полевым, шикшей; немного мхов. 21 VI в. м. — 6 см, 24 VI — 10—12 см, 30 VI — больше 30 см.

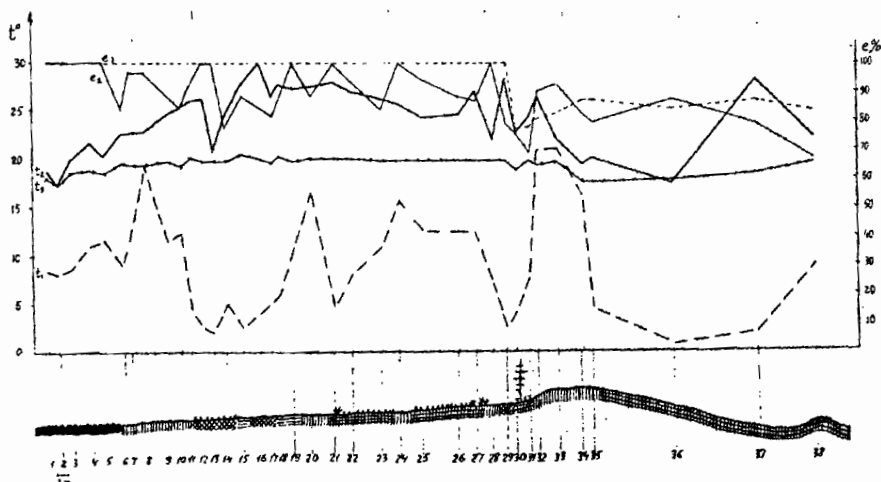


Рис. 23. Профиль 2, 26.VI (солнечно, ветренно), время прохождения от 13.30 до 16.45.

Обозначения см. рис. 19.

10. Разнотравно-злаковая ложбина с фоном вейника Лангсдорфа, с голубикой, фиалкой ползучей, княженикой, камнеломкой Нельсона, адоксой, звездчаткой ренитчаточашелистиковой, иван-чаем узколиственным, с зелеными мхами. 21 VI в. м. — 7 см, 24 VI — 11 см, 7 VII — больше 30 см.

11. Под кустами ольхи, в травяно-моховом покрове с фоном *Rubus arcticus*, тут же вейник Лангсдорфа, голубика, листья сердечника крупнолистного; много опада листьев ольхи; 21 VI в. м. — 4 см, 24 VI — 6 см, 7 VII — 16 см.

12. Голубичник на прогалине среди ольховых зарослей на склоне террасы (40°); тут же седмичник, княженика, багульник. 21 VI в. м. — 10 см, 14 VI — 10 см, 7 VII — 18—19 см.

13. Голубичник с багульником на прогалине среди ольхи и низкой березы, около старого пня; густая поросль злаков; шиповник. 21 VI в. м. — 14 см, 24 VI — 16 см, 7 VII — 21—22 см.

14. Густой ольшаник с низкой березой; на почве сплошной покров из брусники, шикши, княженики, багульника, линнеи, плауна, седмичника и подрастающих злаков (очевидно, вейник Лангсдорфа); много опада листьев ольхи; уклон 20°. 21 VI в. м. — 13 см, 24 VI в. м. — 14 см, 7 VII — 34 см.

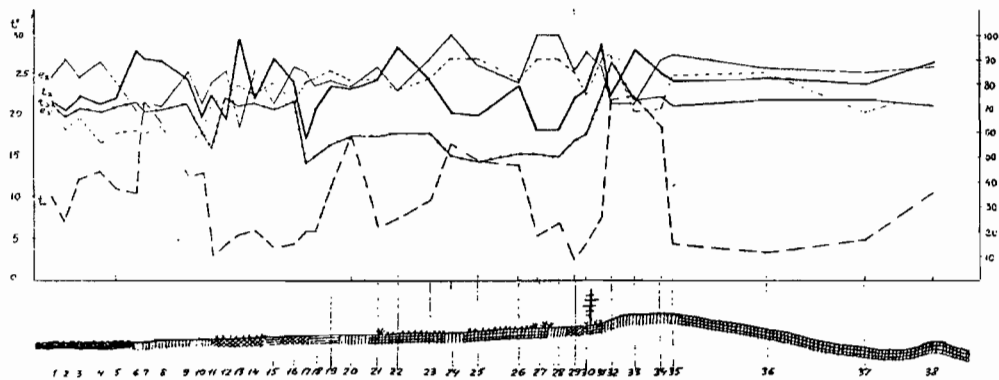


Рис. 24. Профиль 2, 29.VI (солнечно, слабый ветер), время прохождения от 14.00 до 17.15.

15. Прогалина с тем же составом, что и на предыдущем участке. 21 VI в. м. — 10 см, 24 — 13 см, 7 VI — 19—26 см.

16. Прогалина разнотравная с плауном, седмичником, княженикой, брусникой; по краям багульник, шиповник, много идущих злаков. 21 VI в. м. — 15 см, 24 VI — 18 см, 7 VII — более 36 см.

18. Под густой сенью ольхи; тут же княженика, седмичник, злаки, немного брусники. 21 VI в. м. — 17 см, 24 VI — 21 см, 7 VII — более 30 см.

19. Центральная часть склона террасы, под сенью ольхи на краю злаково-разнотравной прогалины с княженикой, седмичником, шиповником. 21 VI в. м. — 13 см, 24 VI — 17 см.

20. Прогалина среди зарослей ольхи с княженикой, иван-часом узколистным, седмичником, брусникой, шиповником, злаками; по соседству — багульник. 21 VI в. м. — 13 см, 24 VI — 13 см, 30 VI — более 20 см.

21. Крупный голубичник с обилием крупного багульника; есть княженика, брусника, сухие злаки. 21 VI в. м. — 18 см, 24 VI — 22 см.

22. Аналогично предыдущему участку. 21 VI в. м. — 14 см, 24 VI — 25 см, 30 VI — более 30 см.

23. Рослый багульник среди редких кустов ольхи на уклоне 45°; есть княженика, брусника. 21 VI в. м. — 15 см.

24. Густые заросли багульника с голубикой и брусникой; есть мхи. 21 VI в. м. — 28 см, 24 VI — 31 см.

25. Брусничное пятно с багульником среди густых зарослей багульника с ерником; редкие низкие березки; немного мхов и идущих злаков. 21 VI в. м. — более 20 см.

26. Кустарничково-моховые заросли срника с багульником, брусникой, голубикой; кругом кусты березки (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*). 21 VI в. м. — 8 см, 24 VI — 7 см.

27. Несомкнутый голубичник среди низких березок с зарослями багульника у края небольшого поднятия. Под почвенным слоем — каменистый субстрат.

28. Лишайниковое пятно с редкими стебельками брусники и злаков среди голубичника на небольшой гривке с парковым березовым мелколесьем.

29. Лишайниковый покров с редкой голубикой среди низких березок с срником чуть ниже гривки.

30. Голубичник на лишайниковой корочке с обилием опада листьев березы среди березового мелколесья с редкими листовницами; почти на одном уровне с предыдущим участком. Под почвой — каменистый субстрат.

Приведенные графики являются иллюстрацией температурных отношений по времени, по разным местообитаниям, а также в сочетании с относительной влажностью на высоте 0.5 м (e_3) и на земной поверхности (e_2).

Профиль I заложен перпендикулярно оз. Кета и, хотя он неслишком протяженный, на нем представлены различные комбинации поверхностных отложений и растительности, характеризующие низкие уровни данного района, за исключением лесов.

Профиль II выбран также на безлесном пространстве с различными типами поверхности, но практически параллельно оз. Кета. Он пересекает следующие участки.

1. Бугристое проточное дельтовое зеленомошное болото, на бугре высотой 80 см с *Salix fuscescens*, *Vaccinium uliginosum*, *Peucedanum salinum*, *Andromeda polifolia*, *Carex gynocrates*; мхи сфагновые и зеленые; дернина мощностью 27 см подстилается камнями.

2. Между бугров; зеленомошный покров с редкими цветковыми растениями: сальбижник, гирчовник, ива буроватая, осока женосильная, подбел, фиалка ползучая.

3. В воде маленького ручейка в камнях. 6 VII воды уже не было.

4. Минеральный бугорок с голубикой, ивой буроватой, копеечником, гирчовником, подбелом; мхов почти нет.

5. Минеральный бугорок, окруженный крупными камнями в ложбине с теми же ивой, подбелом, голубикой, гирчовником, с *Carex bigelowii*, *Arctagrostis latifolia*; засохшее дерево листовницы. Почвенный слой мощностью несколько см подстилается каменистым субстратом, который кое-где выходит на поверхность.

6. Сухая окраина болота; густая голубика и ива буроватая, реденькие лук, гирчовник, подбел; дернина мощностью 10—17 см; на поверхности сухие мелкие мхи.

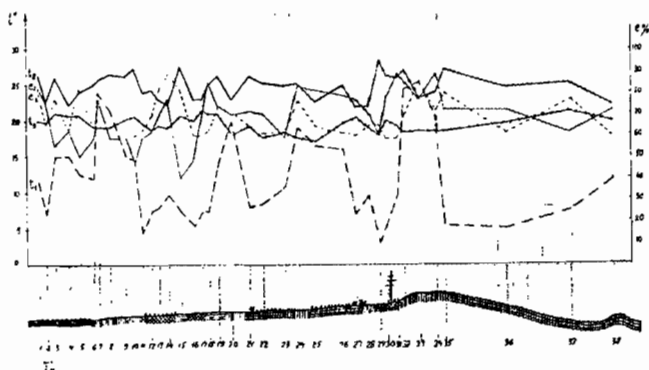


Рис. 25. Профиль 2, 2.VII (солнечно, безветренно), время прохождения от 14.30 до 17.15.

7. Окраина щербистой слегка наклоненной поверхности с покрытием растительности 30 %, с корочкой лишайников и пятнами голой гальки; здесь растут гирчовник, копеечник, хвощ пестрый, редкая *Salix fuscescens*, единично лук.

8. Голая галечниковая поверхность, редкие стебельки хвоща пестрого, лука, молодого подмаренника boreального; по соседству куртина ивы буроватой.

9. Микроронизение, с почвой 4 см мощностью, в пределах галечникового контура; нанорельеф волнистый; голой гальки мало; сухая корочка мхов и лишайников; цветковых растений мало: иван-чай широколистный, лук, хвощ.

10. По северной окраине щербистого контура; сухая корочка лишайников и мхов, куртинки ивы буроватой, немного голубики, побеги лука; покрытие микроучастка — 70 %. 26 VI в. м. — 4—5 см, 2 VII — 10 см.

11. По краю ерничково-мохового контура на микровозвышении; плоский сухой моховой бугорок с голубикой, ивой бурсующей, подбелом; старый пенёк лиственницы; навалены старые сучья. 26 VI в. м. — 10—15 см, 2 VII — 20 см, 6 VII — 26 см.

12. На микробугорке в пределах ерничкового контура; сухая кустарничково-моховая поверхность с голубикой, шикшей, ерником, подбелом, хвощем пестрым. 26 VI в. м. — 9—10 см, 2 VII — 10—13 см, 6 VII — 14 см.

13. Между бугорков, в замохвелой ямке глубиной 30 см; влажный моховой покров с голубикой, ивой буроватой, хвощами полевым и пестрым; есть политриховые мхи; между бугорками расстояние около 1 м, 26 VI в. м. — 5 см, 2 VII — 10 см.

14. Бугорок со сфагновой шапкой высотой 0.5 м с шикшей отмершей и живой, с единичной голубикой, с хвощом полевым, подбелом, клюквой. 26 VI в. м. — 14 см, 2 VII — 20 см, 6 VII — 19—23 см на южной стороне, 29 см — на северной.

15. По краю кустарничково-лишайникового с кустами ив контура, на слабом общем возвышении по сравнению с предыдущей площадкой. 26 VI в. м. — 10 см, 2 VII — 17 см, 6 VII — 19 см. Здесь — ива серая, шикша, ерник, голубика, поодаль (на расстоянии 1 м) багульник.

16. Кустарничково-лишайниково-моховая поверхность с кустиками ив и юными лиственницами и слями, много багульника, шикши, голубики. 26 VI в. м. — 14 см, 2 VII — 17 см.

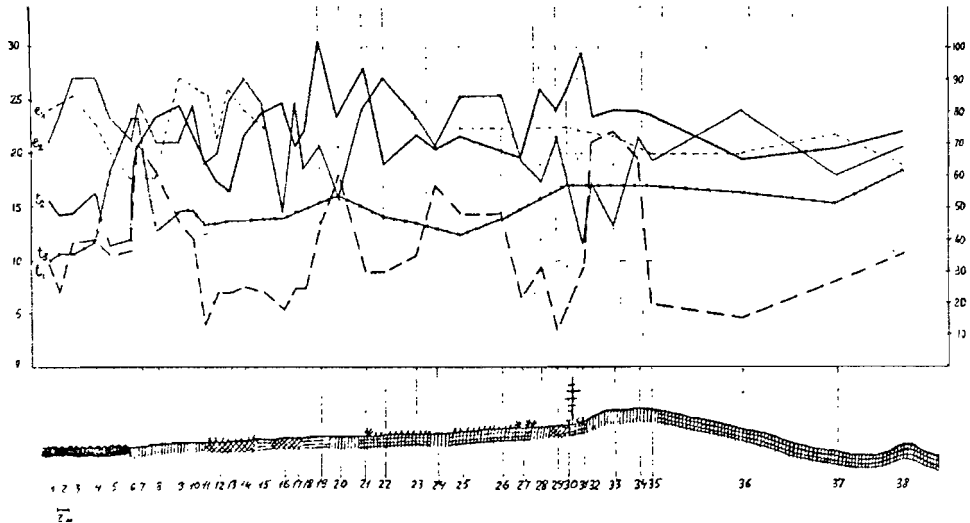


Рис. 26. Профиль 2, 26.VII (солнечно, безветренно), время прохождения от 13.34 до 15.30.

17. Бугорок 20 см высотой, сплошь покрытый кустарничками ерника, голубики, шикши, багульника в пределах кустарничково-лишайниково-мохового контура. 26 VI в. м. — 36 см, 2 VII — 37 см на южном склончике, 15—20 см — на северном.

18. Между бугорками на кустарничково-лишайниковой поверхности с шикшей, брусникой, голубикой, ерником; высота растительности в среднем меньше 10 см. 26 VI в. м. — 10 см, 2 VII — 11 см, 6 VII — 11 см.

19. Кустарничково-лишайниковая поверхность на слабом уклоне; почва мощностью 1—2 см на щебне; лоскутный покров шикши, брусники.

20. Щебнистый участок с редкими лишайниками и брусникой, поодаль большие куртины шикши.

21. Под березовым кустом с брусникой и шикшей на почве; вокруг тонкий слой лишайников на гальке; дернина 10 см мощностью.

22. Бруснично-шикшевое пятно с голубикой на сухо-моховой почве 3—4 см мощностью; дернина 9 см мощностью.

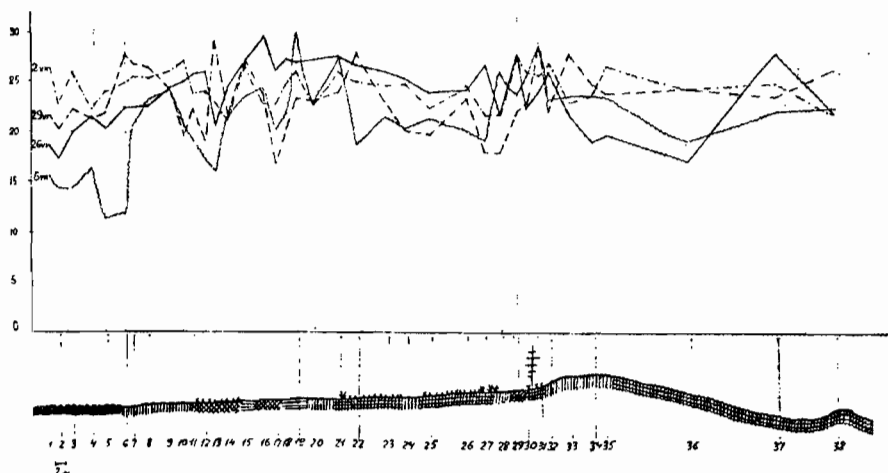


Рис. 27. Соотношения поверхностных температур на профиле 2 по замерам четырех дней.

23. Кустарничково-лишайниково-моховая поверхность с ерником; дернина 4—8 см мощностью, на щебне.

24. Щебнистое пятно с тонким слоем лишайников среди куртин шикши (повыше) и ерника с голубикой (пониже); рыхлый каменистый слой на поверхности 7 см мощностью.

25. Щебнисто-кустарничковая поверхность с лишайниками, с шикшей, брусникой, толокнянкой красноплодной; рыхлый слой на поверхности 5—6 см.

26. Щебнисто-кустарничковая поверхность на общем плавном повышении к гряде; лоскутная растительность из шикши и брусники с лишайниками; рыхлый слой грунта 8 см.

27. Крупноерниковая куртина высотой 0.5 м с багульником и брусникой, мхами и лишайниками; дернина мощностью 11—12 см.

28. Лишайниковый участок между ерником и зарослями багульника повыше, кустарничково-лишайниковая растительность с голубикой и одиночным ерником; дернина вместе с рыхлым слоем подпочвы до 9 см мощностью.

29. Мягкий зеленомошный покров среди зарослей багульника и ерника с голубикой, шикшей, вылезаящими злаками. 26 VI в. м. — 11—13 см, 2 VII — 13—15 см.

30. Густые заросли багульника под лиственницей, с брусникой, шикшей на рыхлом моховом покрове. 26 VI в. м. — 10—17 см, 2 VII — 13—15 см.

31. Кустарничковый участок на границе со щебнистым участком на склоне гряды; микроложбина; дернина с рыхлой подпочвой 22 см мощностью.

32. Окраина щебнистой поверхности на перегибе склончика; у куртины тимьяна.

33. Верхняя щебнистая поверхность гряды.

34. Как предыдущая, но на 1 м выше и в сторону на 8 м.

35. Кустарничково-моховая поверхность у верхнего перегиба склона на границе со щебнистой поверхностью; 26 VI в. м. — 25 см, 6 VII — больше 36 см.

36. В средней части склона 20°; над верхним краем дотаивающего снежника; моховой ерник с багульником. 26 VI в. м. — 7—8 см, 2 VII — 10 см, 6 VII — около 18 см.

37. Лишайниково-моховая растительность с брусникой, ерником, багульником (без шикши) ниже дотаивающего снежника. 26 VI в. м. — 11 см, 2 VII — 12 см, 6 VII — 23 см.

38. Бугор под склоном около ленточного снежника; кустарничково-лишайниковая поверхность с немногими мхами. 26 VI в. м. — 17—20 см, 2 VII — 15—18 см, 6 VII — около 20 см.

Бросается в глаза резкое различие температур субстратов на соседних участках. Щебнистые участки неизменно прогреваются интенсивнее, чем покрытые растительностью, хотя бы только лишайниками. Различий в прогреве щебнистых участков, расположенных ниже или выше, практически нет, но более основательно прогреваются участки, имеющие больший контур. Впрочем, и на небольших щебнистых пятнах температура на глубине 5 см обычно превышает температуру воздуха, что крайне редко бывает на задернованных участках. Растительный покров даже лишайниковый, задерживает тепло от проникновения вглубь. Относительная влажность на поверхности связана с характером поверхности нечетко. На кустарничково-моховом покрове она может быть понижена или не отличаться от таковой на участках с другой поверхностью. Температуры субстрата близ кустов или деревьев понижены, хотя температура поверхности тут же не отличается от окружающего.

Детальное обсуждение температурно-влажностных отношений в районе оз. Кета сделано в работе, посвященной этому району (Кожевников, 1981). Здесь отметим только общие заключения.

В лесных районах изменения околопочвенных температур и влажности в целом зависят от растительности в несравненно большей степени, чем в тундровых районах, поскольку высокорослая растительность создает под своим пологом особый режим среды. Уже в кустарничковых зарослях возникает турбулентность воздушных токов, и температура оказывается очень непостоянной. Значительная доля тепла потребляется на жизнедеятельность растительности, которая аккумулирует тепловую энергию. Показатели среды, регистрируемые приборами, представляют собой остаток от общей энергии поступающей на участок.

Снежники оказывают очень слабое влияние на температуру окружения. Их стаивание происходит быстро, поскольку в ясную погоду температура на выс. 2—2.5 см над крупным снежником достигает даже 20°, а не 10°, как указывал R. Geiger (1957).

Направление изменений t_1 , t_2 , t_3 в разное время на различных участках профилей часто одинаково, хотя степень изменений широко варьирует и кроме того, изменения разных участков могут быть в противофазе.

Скачки температуры обусловлены влагосодержанием субстратов, хотя последнее зависит от температуры, с повышением которой возникают токи талой воды от подтаивания мерзлоты. Поднимаясь капиллярно на поверхность, и, испаряясь, эти воды влияют на температуру поверхности.

В разных местоположениях на влажность и температуру оказывают влияние различные факторы, учесть которые чрезвычайно сложно. Соотношения изменений температур за разные числа на разных элементах рельефа неодинаковы, что, по-видимому, связано с адвекцией либо со стороны озера, либо со стороны гор. Происходит перемешивание воздушных масс с разной температурой.

В штилевую погоду влияние субстрата на температуру прослеживается даже на большом удалении от земной поверхности. На профилях радиационной температуры (на пересеченной местности) возникает последовательность теплых и холодных «факелов», причем первые термически неустойчивы, но развиваются до больших высот (Окс, 1982).

Многие безлесные местоположения по тепловому режиму вполне соответствуют условиям лесопроизрастания, но на них имеются только единичные деревья, отсутствует подрост. Сопоставление околоземных температур на разных участках показывает, что они не всегда определяют особенности растительного покрова, т. е. тепловой фактор может быть полностью сnivelирован другими факторами.

При сходном притоке радиации тепло прежде всего расходуется на абиотические процессы, а уж затем на развитие растительности. Об этом свидетельствует сравнение аналогичных межгорных котловин, вмещающих крупные озера и без них. В первых развитие растительности всегда уступает таковому во вторых, поскольку много тепла в них затрачивается на таяние льда на озерах и на испарение.

Над растительностью, задерживающей тепло от проникновения внутрь грунта, температуры ниже, чем над оголенным грунтом, поскольку тепло расходуется на метаболические процессы. Сукцессии растительности, по-видимому, направлены по пути увеличения доли получаемой тепловой энергии, расходуемой на метаболизм при прочих равных. Очевидно это — основная причина формирования многоярусных сообществ в тех местоположениях, в которых развитие растительности начинается с образования дернины, изолирующей грунт от проникновения тепла. В этом процессе существенную роль играет различие температур, в которых находятся подземные и наземные части растений. Оптимальным считается перепад $6-8^\circ$ (Радченко, цит. по: Адаменко, 1979). Поэтому понижение температур на растительности или под нею по сравнению с открытым грунтом можно рассматривать как один из регуляторных механизмов самой растительности. Одновременно становится очевидной и роль адаптации (точнее преадаптации) видов к поселению в определенном интервале температурно-влажностных условий.

Куртинные тундры существуют на местах, постоянно обдуваемых ветром, т. е. в условиях дефицита тепла. Они являются показателем того, что растительность распределяется по однородной поверхности в зависимости от количества тепла на единицу площади. С увеличением масштаба по этому же принципу, очевидно, формируются и другие формы растительности, в том числе островки кустарников в тундрах и лески на равнинах севернее границы сплошных лесов.

Исследование температурно-влажностных отношений фаций дает основу для заключений и разработок общих стратегий природных процессов, отражаемых растительным покровом и органическим миром в целом, на чем остановимся ниже (5).

2.8. Геосистемы как дифференцирующие образования земной поверхности

Неоднородность земной поверхности по множеству факторов создает богатую мозаику экотопов или клеточек ландшафта. Каждый элемент мозаики обладает собственной средой обитания, допускающей существование одних организмов и исключающих другие организмы. Многие исследования посвящены этой мозаичности (Арманд, 1975; Scuffert, 1981; Luder, 1981; Tretter, 1984; и др.). Делались попытки обоснования элементарной экологической единицы земной поверхности, например, энвирона (Patten, 1982), не вызвавшие резонанса в научном мире.

Сам феномен неоднородности земной поверхности связан с анизотропностью пространства. Последнее доказывается тем, что трехмерное пространство не может быть целиком заполнено простейшими формами, т. е. тетраэдрами, все точки которых обладают одинаковыми свойствами. Пространство, в котором все существует, может быть заполнено без пустот только октаэдрами в сочетании с тетраэдрами. Но октаэдры образованы равносторонними треугольниками, слагающими квадрат. Следовательно, точки октаэдра разнокачественны. «Связи (взаимодействия) единичной точки со смежными определены для разных направлений (углы $\pi/3$ и $\pi/4$) разными расстояниями (величинами потенциалов), относящимися как 1 и $\sqrt{2}$ » (Шевелев, 1990 : 60).

Таким образом, главным свойством самого пространства является изменчивость, а, следовательно, движение, событийность, определяемые взаимоотношениями единичного (точки) и универсума (среды). Последнее означает древний принцип единства полярностей, взаимодействия внутреннего и внешнего, радиальной и тангенциальной энергий по Тейяру де Шардену (1987). Изменчивость пространства наследуется всем предметным миром, а также его всевозможными рефлексиями.

Вопрос о глубинных истоках изменчивости материального мира никогда не ставился в рамках наук о земной поверхности и об органическом мире. Поскольку изменчивость всегда была очевидна, то исследовались ее проявления и в лучшем случае ее механизмы. Попытки понять глубинные истоки изменчивости уводят за пределы материального, в область абстрактов что обычно воспринимается естествоиспытателями без энтузиазма, хотя именно на этом пути сделаны поразительные открытия в физике микромира. В дальнейшем мы еще будем касаться так или иначе проблемы абстрактов, понимаемых как алгоритмы лежащие в основе видимого мира. Пока же заострим внимание на конкретике земной поверхности.

Наблюдаемая неоднородность поверхности Земли привела к созданию концепций экосистем (Tansley, 1935; Sjors, 1955) и геосистем (Сочава, 1971, 1974, 1978; Демек, 1977; Крауклис, 1974, 1979; и др.). В основе представления об экосистемах положена идея безразмерности, т. е. экосистемой являются и кочка на болоте, и материк. Экосистемы необязательно связаны с Землей.

Геосистемы — это экосистемы земной поверхности с задаваемой размерностью, как она воспринимается исследователями. Наиболее существенно то, что в представлениях об эко-! и геосистемах лежит в основе идея системности. Следовательно, любые системологические построения применимы к концепциям эко-! и геосистем. Субъективные системные построения, если они последовательны и выполнены на качественном материале, могут быть достаточно разнообразными, так как отражают неполную системность исследуемых объектов. Поэтому существует множество классификации одних и тех же явлений.

Любая классификация зиждется на типологии объектов. Типология же может быть основана на эталонном объекте или на статистическом показателе какой-то группы сходных объектов. Много сломано копий в отстаивании того или другого,

хотя именно тут и начинается на данном уровне взаимодействие единичного и универсума. Следовательно, проблема должна решаться не в противопоставлении одного другому, а в объединении того и другого. Выделение единиц классификации осуществляется по интегральной совокупности параметров, что осуществляется разными способами. В случае классификации ландшафтных ячеек интегральная совокупность факторов обычно определяется визуально и при некотором опыте дает достаточные результаты.

В экологии существует принцип «все связано со всем» (Коммонер, 1974), хотя взаимозависимость различных условий и факторов неодинакова.

Прямые и обратные связи в системе «рельеф — климат — растительный покров» определяют методологическую основу изучения растительного покрова — геосистемный подход. Само распределение отдельных видов и растительности на любой исследуемой территории представляется как геосистемная знаковая, слагаемая множеством причин в их непрерывной динамике.

Ландшафтное окружение играет выдающуюся роль в высотном распределении растений. На склонах гор, обращенных в обширные межгорные низменности, например между Норильском и Талнахом, или в котловины с крупными озерами, существует прекрасно развитый лесной пояс, а на склонах, обращенных вглубь горного массива, на той же высоте имеется только кустарниковый пояс. Влияние ландшафтного окружения по крайней мере в ряде случаев, сильнее влияния соларной экспозиции. Нередко фактор ландшафтного окружения, действует в том же направлении, что и соларная экспозиция. Иногда оба эти фактора имеют противоположную направленность; например, на северных склонах, обращенных в неширокую долину близ озера, лес поднимается довольно высоко из-за благоприятного теплового влияния противоположного, южного склона в эту долину. О том, что это так, можно судить по тому, что на северных склонах, которым не противостоит южный склон, лес не поднимается выше шлейфов гор.

Вдоль побережий больших озер в лесном поясе плато Путорана, особенно на мысах, существует типично тундровая растительность. Ее образование связано с охлаждающим влиянием озер, на которых до середины июля сохраняется лед. На островах, подверженных охлаждающему влиянию еще более, чем мысы, наблюдается тенденция смены тундровой растительности лесотундровой, но эта тенденция находится в зависимости от величины острова. На маленьких островах тундровая растительность, очевидно, стабильна, поскольку собственное климатформирующее влияние этих островов ничтожно. На них обитает обычно менее 20 видов, однако не все они являются тундровыми. Мелкие острова с бедной флорой, растительность которых является инородным включением в фоновую растительность (пояс тайги) благодаря давлению окружения, сразу показывают закономерность сочетания необходимости и случайности. Тундровые виды или субаркты формируют на них основную растительность (необходимость, обусловленная средой), а часть видов является случайной, что доказывается их отсутствием на соседних подобных островах. При сопоставлении с более крупными соседними островами хорошо видно, что набор видов связан с площадью, поскольку на большей площади существует и большее разнообразие условий среды.

Более обширные острова также покрыты тундровой растительностью, но с редкими кустами ольхи, березки и мелкими деревьями лиственницы, рябины. Хотя в целом растительный покров более крупных островов типично тундровый, локальные заросли березки и отдельные деревья свидетельствуют о большей климаттрансформирующей роли этого острова по сравнению с малыми островами. С радиальным увеличением площади островов, т. е. в разные стороны от центра, на них последовательно обнаруживаются лесотундровый тип растительности, а затем таеж-

ный, причем сохраняются элементы покрова, характерного для более мелких островов.

Отношения островных геосистем, особенно в архипелагах, на однородном фоне много дают для понимания отношений материковых геосистем, которые, в сущности, являются также островами, но только на разнородном фоне.

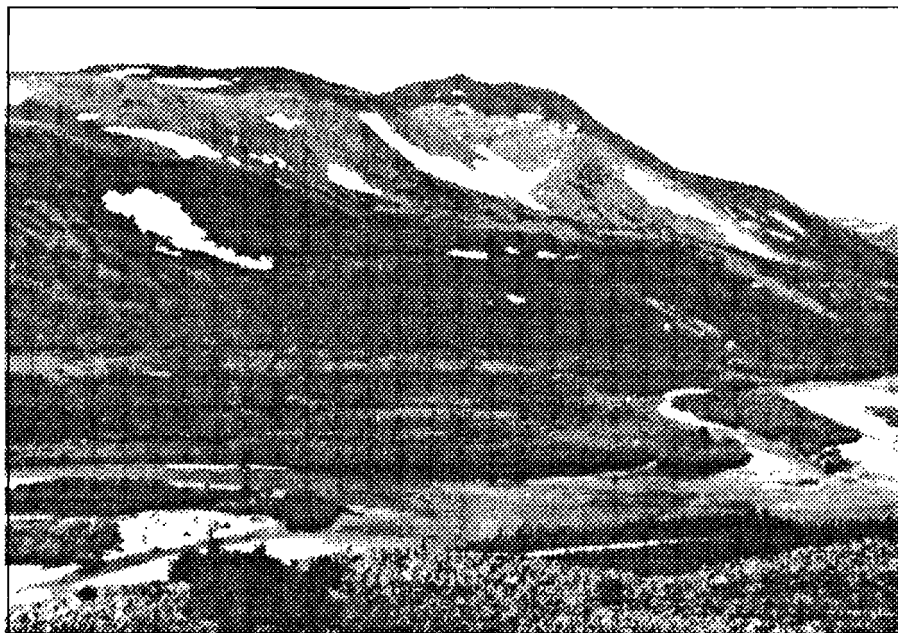


Фото 14. Поясность древесной растительности и снежников в долине р. Сось (Полярный Урал).

Основными проблемами в теории геосистем являются целостность и ранжированность. Однокачественный облик участков земной поверхности является обычно критерием целостности элементарного уровня. В зависимости от конкретной ситуации такая оценка целостности может приближаться к объективной, однако, ее субъективизм в других ситуациях, очевидно, неустраним в силу взаимопроникновения полярностей «дискретность — непрерывность». В процедуре ранжирования геосистем объективных критериев не существует по той же причине. Ниже мы коснемся философско-методологического осмысления проблем в исследовании природы (5.3, 5.4), а пока отметим, что в природе нет точек отсчета, за исключением бесконечности. Она функционирует по принципам соразмерности, т. е. отношений, на чем и должна основываться логика ее исследования. При этом решения естественно не являются однозначными. Поэтому представления о системности участков земной поверхности, как, впрочем, и в органическом мире, отраженные в литературе, очень разнообразны. Отмечается стремление к дробной систематизации, что, якобы, повышает точность идентификации природных явлений. Однако на этом пути можно подойти к прямопротивоположному результату, когда на части будет рассечено целое. Конечно, когда-то это будет исправлено. История науки не раз уже преподавала уроки, что изучение сложности завершается установлением законов природы, поражающих своей простотой.

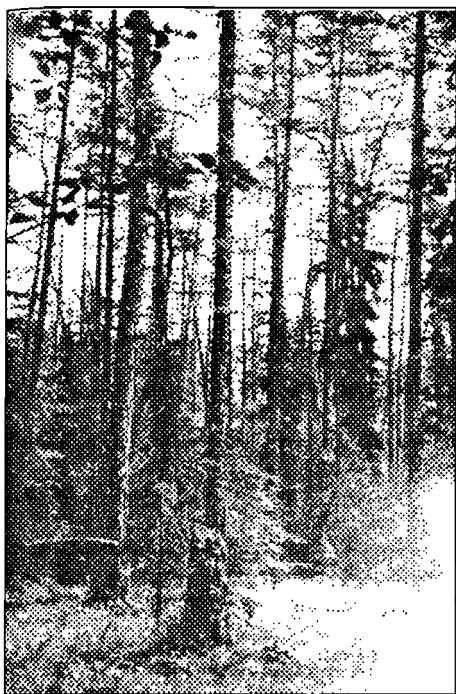


Фото 15. Лесной пояс на плато Пюторана. Лиственничник 22 м выс. на надпойменной террасе р. Никита-Юрех (басс. оз. Капчук).

ской составляющей среды обитания. Для каждой геосистемы более высокого ранга характерен вполне определенный набор геосистем более низкого ранга, поскольку первая обладает некоторыми свойствами, которые должны быть составляющими вторых. Однако полевые наблюдения убеждают в том, что при безусловном выполнении принципа иерархичности в геосистемах более высокого ранга всегда существует некоторая свобода путей развития геосистем более низкого ранга. В решении вопроса о приоритете рангов, т. е. определяют ли геосистемы более высокого ранга развитие геосистем более низкого ранга или последние развиваются автономными, но близкими путями, мы должны сделать вывод, что происходит и то, и другое. Этим обеспечивается баланс консерватизма, изменчивости и отбора биогеоценозов в соответствии с физико-географическим состоянием территории. Соотношения названных составляющих (причем любого эволюционного процесса) в ландшафтах могут быть различными. В одних ландшафтах преобладают консервативные элементы, в других — прогрессивные, о чем говорит их большая изменчивость. При этом в геосистеме более низкого ранга могут сочетаться геосистемы более высокого

Важной предпосылкой в поисках оптимального пути в геосистемном подходе следует считать сочетание исследований от частного к общему и от общего к частному, т. е. срединный путь, стремясь при этом к минимальному числу иерархических рангов. На этом пути эмпирически определено, что как статика, так и динамика растительного покрова может быть описана по упрощенной иерархии геосистем В. Б. Соचाва (1978). Упрощенный ее вариант включает ранги или уровни: зонально-поясной (зона, подзона, высотные категории), орографический (горная система, измененность, межгорная долина и т. п.), геоморфологический (ущелье, скалистый борг, речная долина, отдельная гора и т. п.)¹, субстратный или ландшафтный экотоп — ЛЭ (делювий, аллювий, торф и т. д.), биогеоценоз (фото 14—29).

Топологические единицы геосистемной иерархии входят друг в друга и создают строгую формальную субординацию рангов. Мы всегда видим ячеистость ландшафта, которая и отражает эту субординацию морфологически. Растительность подчеркивает, а часто и определяет эту ячеистость, трансформируя режим абиотиче-

¹ Хотя считается, что орография представляет собой раздел геоморфологии и, следовательно, ранг орографических геосистем не может быть выше геоморфологических, в данном случае мы исходим из этимологии слова (орос — гора, графо — нишу, греч.), подразумевающим крупные формы рельефа и их композиции. Естественно, что это и геоморфологические образования, но в данном контексте это не имеет особого значения. Можно было бы именовать орографические геосистемы геоморфологическими, а эти орографическими.

ранга. Например, в одной орографической геосистеме естественно сосуществуют различные высотные пояса и могут контактировать различные зоны и подзоны, соответствующее выражение которых несут геоморфологические или субстратные геосистемы.

В геосистемах высокого ранга нередко имеются геосистемы более низкого ранга, представляющие соседнюю геосистему высокого уровня. Весьма обычны оди-
ночные островные биогеоценозы (фото 29), обнаруживаемые в пределах характерной для них геоморфологической геосистемы в соседней зоне, но в окружении иных биогеоценозов, характеризующих данную зону. Такие биогеоценозы могут существовать в отрыве от характерных для них зональных условий на расстоянии до 500 км.

Наиболее наглядным примером являются острова леса в тундровой зоне или острова тундры в лесной зоне. Те и другие обычно связаны с орографическими или геоморфологическими геосистемами. Последние определяются по собственным признакам (орографии и геоморфологии), тогда как зонально-поясные геосистемы определяются по растительному покрову, хотя могут быть установлены и энергетические, в частности, климатические показатели дифференциации. Но в том то и дело, что вся энергетика скрыта от непосредственного наблюдения, а растительный покров ее обнаруживает.

Во всех случаях биологическое содержание геосистем подчинено их энергетике, которая может быть определена соответствующими приборами. Зонально-поясные геосистемы связаны с уровнем солярной радиации; орографические и геоморфологические — с тепловым балансом в результате трансформации солярного режима рельефом; субстратные и биогеоценозы — с климатформирующим влиянием

самой поверхности субстрата. Более общие зависимости проявляются и на низких уровнях, определяя межуровневые отношения. Так, в условиях тайги



Фото 16. Лесотундровый пояс на плато Путорана. Редина лиственницы на выс. 400 м близ оз. Кета.



Фото 17. Поясная кедровниково-лиственничная лесотундра на р. Майн (Анадырский край). Парковые насаждения кедрового стланика в верхней части Алданского кряжа. На переднем плане — каменисто-лишайниковая тундра. На заднем плане — майнская депрессия.

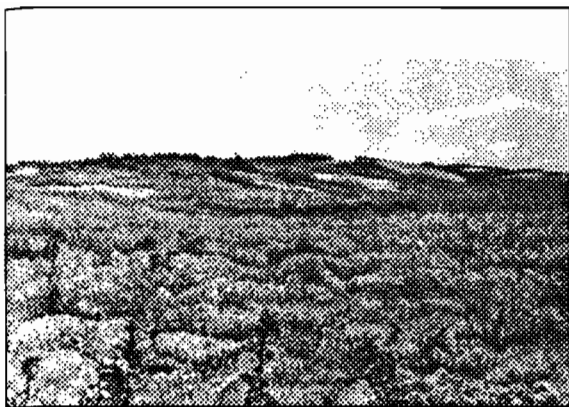


Фото 18. Зональная кедровниковая лесотундра в равнинно-увалистом ландшафте низовьев р. Майн (Анадырский край). Видны плечи со степоидами.

субстратная биогенная геосистема (каковой может быть гумусная и торфяная) способна полностью скрадывать значение геоморфологических геосистем, причем не только выпуклых, но и вогнутых (зарастание озер). В лесотундровой зоне этот процесс наблюдается значительно реже, но иногда он проявляется и в тундровой зоне.

Различие регионального и топологического порядков размерности геосистем по В. Б. Сочаве (1978) оказывается в значительной мере сглаженным. Наличие полуостровных и островных геосистем разного ранга, их структурные и функциональные особенности позволяют решать проблемы, связанные с динамикой среды и растительного покрова на разных взаимосвязанных уровнях: от биогеоценозов до зон, а также в исторической перспективе. Последнее связано с тем, что геосистемы обладают автокоррелятивными свойствами, т. е. способны противостоять внешним воздействиям. Эта способность возрастает с рангом геосистемы. Для зон и поясов серьезное воздействие возможно лишь при глобальных изменениях климата. Устойчивость орографических геосистем поддерживается их собственными климатоформирующими механизмами. Покажем это на примере двух орографических геосистем на северо-западе Путорана.

Обширная равнина, тянущаяся на юг от Норильска и гор Хараелах (близ пос. Талнах) вдоль р. Рыбной, покрыта редкостойными лиственничными лесами, преимущественно мертвыми. Леса погибли из-за выброса в атмосферу вместе с дымом токсичных веществ, вырабатываемых на норильских заводах. Летучие промышленные отходы переносятся северными воздушными потоками именно по этой равнине. Однако основные воздушные токи уклоняются от гор вследствие их собственного климатоформирующего влияния и эффекта тепловой подушки вдоль внешнего края горных массивов. Кроме того, большая часть осадков, разумеется, приходится на горы, что сказывается на их климате. Теп-

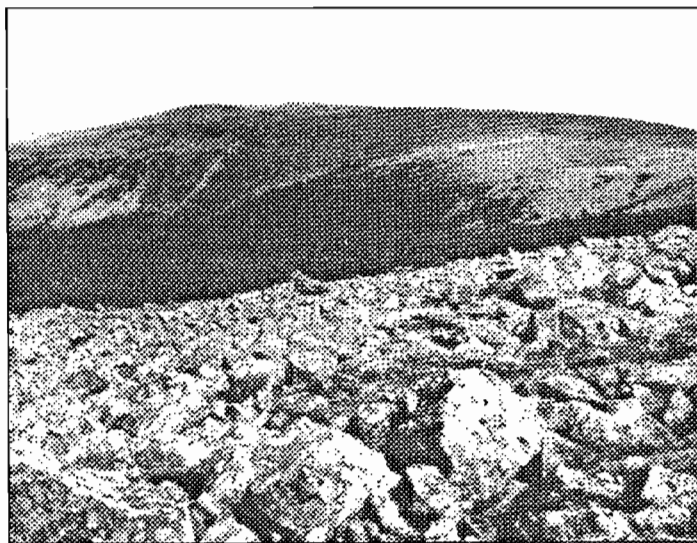


Фото 19. Орографическая геосистема — межгорная котловина с лесом на Полярном Урале. Поясная геосистема курчов и щебнистых поверхностей.

ловая подушка образуется в результате нагрева склонов гор по внешнему обрамлению массива. Она препятствует вторжению сторонних воздушных масс. Поэтому на подножьях гор леса не только не погибли, но отличаются повышенной жизненностью. В нижних частях внешних склонов южных рубмов и особенно на шлейфах последних существуют участки разреженных высокотравных лиственничников. Они вкраплены в преимущественно развитые здесь ерниковые и кустарниковые (с ивами и ольховником) лиственничники высотой 15—20 м из *Larix sibirica* с включениями *Picea obovata* и *Betula pubescens*, в которых встречаются элементы высокотравья (борщевик, герань, бодяк, соскорея и др.), а также редкие на западе Путораны виды, например, воронец красноплодный. В сухих кустарничковых лиственничниках нередко доминирует *Vaccinium myrtillus*, а из трав встречаются *Anthoxanthum odoratum* ssp. *alpinum*, *Phleum alpinum* и другие северо-бореальные виды. Некоторые участки на шлейфах с обилием разнотравного высокотравья напоминают облик среднетаежные и даже неморальные формации. Подобная растительность приурочена к просветам среди леса с умеренно увлажненными почвами. Она резко контрастирует с прочей северо-таежной растительностью.

Влияние геоморфологических геосистем хорошо видно в соотношениях однотипной растительности на разных участках геосистемы. На Полярном Урале если один склон глубокой долины обращен на юг, то по нему ольха поднимается на 100 м выше, чем по противоположному склону. На сниженных седловинах ольха не растет, хотя по склонам по соседству она поднимается выше и образует на них парковые заросли. В последнем случае видная роль принадлежит экспозиции и наклону земной поверхности, от которой зависит угол падения солнечных лучей на нее, т. е. интенсивность нагрева. В случае долины наряду с экспозицией существенно нали-

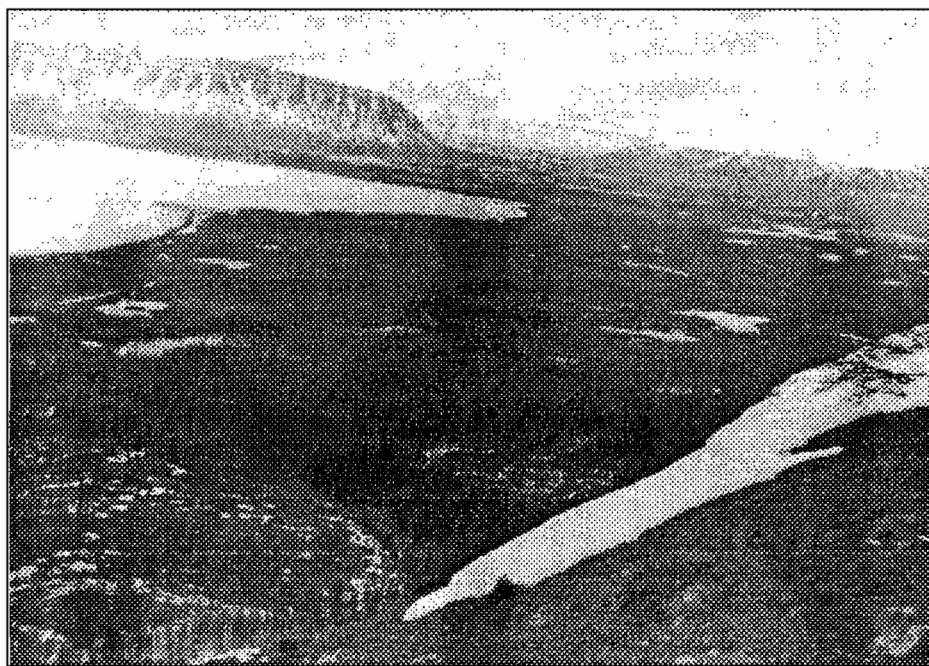


Фото 20. Орографическая геосистема, вмещающая оз. Кета (Путорана) (вид с низкой горы). Чередование елово-лиственничных лесов на возвышениях с бореальными болотами и озерами в понижениях. Рисунок поздневесенних снежников.

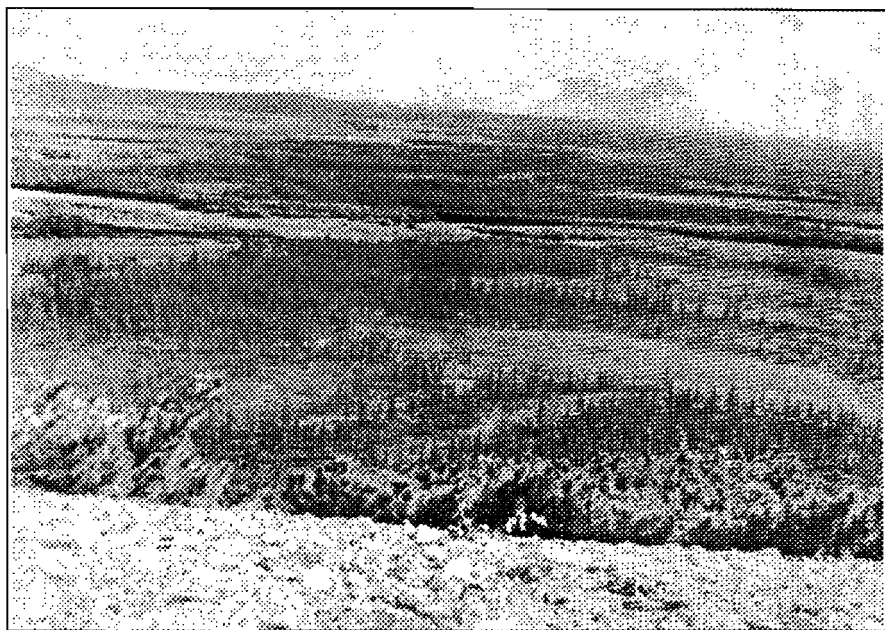


Фото 21. Орографическая геосистема в среднем течении р. Майн (вид с низкой горы Алганского хряжа) (Анадырский край). Чередование лиственничников и бореальных болот.

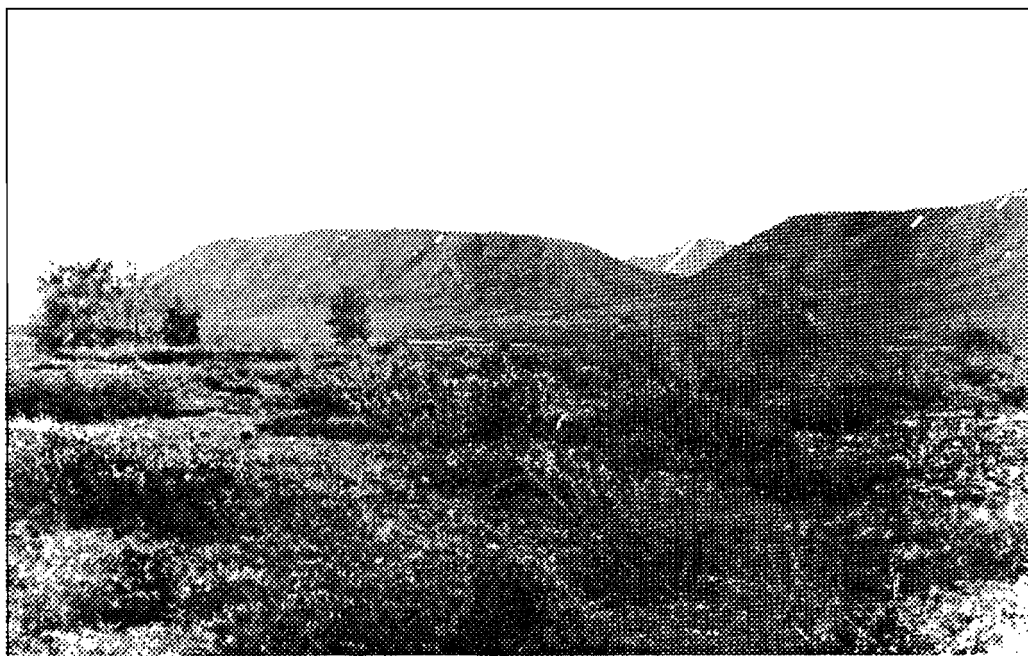


Фото 22. Орографическая геосистема — межгорная долина — с южнотундровой растительностью (р. Телекай, Чукотка).

чис противоположного нагреваемого склона, сдерживающего рассеяние тепла.

Воздействие субстратных геосистем на растительность особенно четко проявляется в Арктике. Однако так или иначе оно существует повсеместно. Чередование болот в понижениях и сосняков на моренных грядках в северной тайге представляет неплохой пример сказанного. Некоторые участки земной поверхности представляют собой идеальные субстратные геосистемы, например, ровные щебнистые склоны гор или приречные галечники. Но обычны и сложные поверхности с различным сочетанием неоднородных субстратов. В этом проявляются как динамические процессы, свойственные самим грунтам, так и различные степени взаимодействия абиогенной и биогенной составляющих экофона. Степень взаимопроникновения этих составляющих очень различна и является качественным геосистемным показателем. Вместе с тем, она сильно варьирует и в пределах конкретных геосистем, что отражает их динамику.



Фото 23. Орографическая геосистема — межгорная долина с р. Ледниковой (горы Бырранга) с кустарничковыми и щебнистыми тундрами, луговинами, болотами, галечниками. Система прилавок.

Автокорреляция геосистем имеет пределы, по достижению которых геосистемы высшего ранга перестраиваются. Составляющие их геосистемы низшего ранга трансформируются, однако какая-то их часть сохраняется и вписывается в результат перестройки, т. е. новую геосистему высшего ранга. Когда сдвигаются зональные границы, то растительность прежней зоны может долгое время сохраняться в наиболее подходящих орографических и геоморфологических геосистемах.

Анализ геосистем разного ранга способствует решению многих вопросов динамики растительного покрова. Одним из них является определение современной тенденции поведения отдельных видов на границе их ареалов, т. е. реликтами или свежими иммигрантами они выступают. То же самое касается растительности.

Практическое использование концепции геосистем может быть несовершенным по разным причинам. Тем не менее ее идэйная сторона (ее абстракт) способна дать положительные результаты в виде осознания функциональных связей участков земной поверхности и приближения к пониманию скрытых механизмов, определяющих динамику этой поверхности и временной срез динамики, воспринимаемый исследователями статически.

Сочетания различных типов геосистем низших рангов слагают различные количественные соотношения, обычно создающие неопределенность при проведении зональных и вообще любых границ. Эта проблема остро встает при ограничении Арктики.

С методологической точки зрения геосистемный подход на основе 5 уровней (рангов) представляется естественным, однако на практике воз-

никают трудности. Первый род трудностей — оконтуривание любых конкретных геосистем данного ранга. Эти трудности происходят из мировоззренческих предположений видеть объекты в законченном виде, четко очерченными. При противоположном подходе, т. е. полагая, что никакие объекты не имеют резких контуров, а всегда существует «зона объективной неопределенности» (т. е. не являющаяся результатом временного незнания), эти трудности в значительной мере снимаются. Неопределенность существует на элементарном геоботаническом уровне — в ценочайках (Василевич, 1983) и на фитоценоотическом уровне (Галанин, 1982). При геосистемном подходе степень неопределенности увеличивается в соответствии с рангами. С этим связан другой род трудностей — определение ранга некоторых конкретных геосистем. Например, обширная межгорная долина представляет крупную геосистему, нередко формирующую собственный местный климат. Она вмещает еще речную долину (часто даже не одну), которая представляет геоморфологическую геосистему наряду с различными более мелкими котловинами (например, озерными) или холмами. В Арктике долины уже в несколько метров глубины создают в себе значительное увеличение локальной континентальности в летнее



Фото 24. Геоморфологические геосистемы — злаково-осоковая равнина и склон увала с зарослями ольховника и другими биогеоценозами близ пос. Шахтерский (Чукотка).

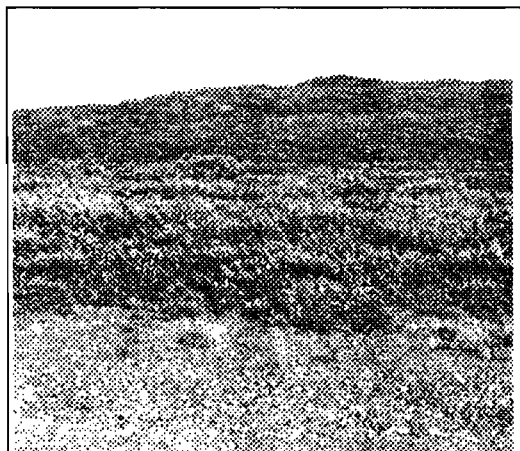


Фото 25. Геоморфологическая геосистема — склон увала к р. Бикада (Таймыр) с островным ивняком в виде пояса. Топологический изоморфизм поясности.

время. Возникает вопрос: в каком ранге геосистем принимать межгорную долину, вмещающую речную, и являющуюся элементом горной системы?..

По-видимому, нужно исходить из того, что каждая речная долина может находиться в двух смежных геосистемах более высокого ранга, например, в межгорной долине и на равнине, климатформирующее влияние которых различно и, соответственно, растительный покров неодинаков. Поэтому в исследованиях местного характера крупную межгорную долину мы предпочитаем рассматривать в ранге орографической геосистемы. При географических же обобщениях, вероятно, следует вводить порядковость в пределах ранга (например, орографическая геосистема I порядка, II порядка и т. д.), что аналогично выделению в широтных зонах подзон и полос. Таким образом, в пределах орографических геосистем могут выделяться подчиненные категории или порядки, т. е. в качестве такой геосистемы выступает как орографическое образование целиком (например, горная страна), так и его составляющая, например, морфолитосистема в понимании Г. Н. Егоровой (1983).



Фото 26. Песчаная субстратная геосистема на мысе Толстом (оз. Пясино, Таймыр) в окружении редколесной торфяной субстратной геосистемы.

Иерархичность отношений, в том числе геосистем, прекрасно прослеживается в природе, особенно в Арктике с ее, в основном, приземной растительностью. Во многих конкретных ситуациях представление о рангах достаточно очевидно. Если мы, например, изучаем определенную межгорную котловину, надлив ее рангом орографической геосистемы, то в ее пределах без особого труда устанавливаются геосистемы более низких рангов. Однако уже на этом этапе обнаруживается континуальность вмещаемых геосистем, а наиболее определенной оказывается сама орографическая геосистема, как мы ее приняли. Как только мы переходим к рассмотрению отношений этой геосистемы со смежными, ее определенность утрачивается, поскольку она была нами усилена искусственно. Определенность представляется четкой при индивидуальном рассмотрении объекта и смазывается при сравнительном анализе некоторого множества сходных объектов. Ранжированность получается расплывчатой. Само представление о соподчиненности как будто бы достаточно явных рангов наталкивается на противоречивые факты.

В моделировании отношений геосистем полезным может оказаться представление о вихревой спирали, в которой континуальность и ранжированность взаимосвязаны. Однако такое представление не обеспечивает понимание глубинного механизма взаимодействий. Более адекватным абстрактом, по-видимому, может служить теория, построенная на исследованиях золотого сечения.

В природе объективно существуют определенные пропорциональные соотношения, выявление которых обнаруживает замечательные свойства мироздания. Даже чисто геометрические построения приводят к фундаментальным заключениям. Таким построением является модуль Ле Корбюзье, показывающий объективное существование гармонических пропорций, подчиненных принципу золотого сечения. Развивая построение Ле Корбюзье, И. П. Шмелев (1990) существенно обогатил их идейное содержание, создав способ геометрического построения парных шкал или, по его словам, «кинематический метод отраженных углов» (КМОУ). Как показал И. П. Шмелев, результативная геометрия соответствующих построений обнаруживается в творчестве разных народов от начала веков в виде символики, смысл которой теперь утрачен. Он сделал решительную попытку в поисках этого смысла и пришел к выводам фундаментального значения. Древняя символика и приводящий к ней КМОУ отвечают наиболее общим принципам естествознания: симметрии, рефлексии, комплементарности. К этому можно добавить и принцип запечатления, согласно которому динамическое явление как бы застывает в статической форме. Само определение КМОУ говорит о динамике. Определенная процедура геометрического построения вскрывает изоморфные ряды, подчиненные пропорциям золотого сечения и имеющие противоположную направленность. Это уже дает представление о ритмике, о пульсации, о волновых процессах в наиболее общем виде.

Иное геометрическое построение, но с подобным же результатом выполнил И. Ш. Шевелев (1990), обозначив его как пространство симметрии подобий или трансляцию. Он обнаружил удивительные примеры трансляции в органическом и неорганическом мирах, объяснить которые на современном этапе науки вряд ли воз-



Фото 27. Коллювиально-элювиальная субстратная геосистема (гребень моренного вала) в окружении гумусных и торфяных кустарниковых геосистем близ северной оконечности оз. Цясино.

можно. Нас, однако, сейчас больше занимает сам феномен трансляции, т. е. повторения явлений, из которых складывается система, к тому же подчиненная гармоническим отношениям. В геосистемных отношениях мы постоянно сталкиваемся с феноменом трансляции, что давно уже получило обозначение изоморфизма. Следует заметить, что это четко воспринимаемое явление природы является по существу абстрактом. Оно хорошо иллюстрирует мысль одного из крупнейших мыслителей нашего века: «понимание, обретаемое нами на путях абстракции, дает нам как бы естественную систему координат, относительно которой мы можем упорядочивать явления» (Гейзенберг, 1987 : 254).

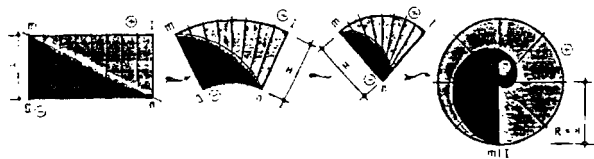


Рис. 28. Преобразование треугольника в спираль Архимеда, вращение которой вокруг вертикальной оси дает спиралоидную дуплекс-сферу (Шмелев, 1990).

Планиметрическое представление углубляется объемным после следующих операций. Треугольник, вращаемый в срединной точке гипотенузы, дает прямоугольник. Топологическое преобразование прямоугольника в круг образует спираль Архимеда, являющуюся инвариантом диагонали прямоугольника (рис. 28).

Вращение круга со спиралью Архимеда на 180° по вертикальной оси создает спиралоидную дуплекс-сферу (СДС), обладающую уникальными свойствами. При интегрировании в СДС совмещается кинематика двух разных конфигураций: тора или кольца по периферии СДС и гиперсферы возле центра СДС. По мере изменения фазы тор и гиперсфера принимают друг в друга и их радиусы направлены инверсионно. В крайних позициях тор переходит в гиперсферу и наоборот, но потенциально они сосуществуют как единство противоположностей. И. П. Шмелев (1990), проделав изящную работу по доказательству сказанного, задается вопросом: не является ли СДС формальным архетипом любого естественного структурообразования?

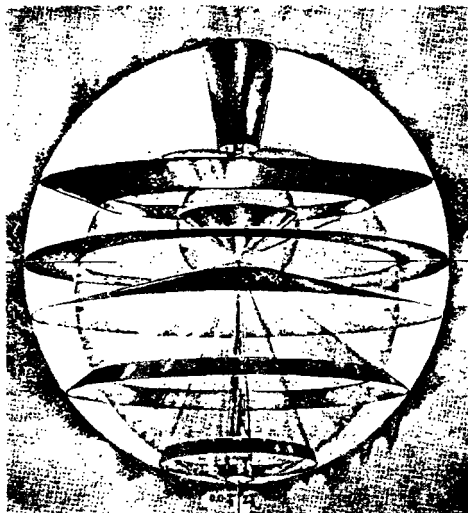


Рис. 29. Дуплекс-сфера может быть ранжирована по-разному, но наиболее существенны объективные отношения. Ранги входят друг в друга (по Шмелеву, 1990).

По-видимому СДС является моделью отражающей взаимодействие внутренне-го и внешнего, тангенциальных и радиальных энергий по Тейяру де Шардену (1987), полярных противоположностей по древневосточным представлениям и т. д. В биологии СДС связывает воедино генотип и фенотип, в фитогеографии — растительный покров и косную среду. В геосистемном анализе СДС обеспечивает понимание континуальности рангов в их конечности, чего не даст представление о вихревой спирали (но, Земля конечна!). Кроме того, СДС объясняет взаимодействие всех уровней по принципу «все во всем». В соответствии с абстрактом СДС работает само познание и осуществляется взаимодействие наук, в частности, биогеографии и палеогеографии. На этом же

принципе основано построение фреймов, дающих синтетическое представление о взаимосвязанных явлениях какого-либо природного процесса, представляющего в познании крупную проблему.

Инвариантность СДС показывает, что понимание развития организмов не может быть достаточно полным без учета их среды. Об этом же говорит проявление симметрии в природе, зависящее от окружающей среды. Тела обладают собственной потенциальной симметрией, являющейся их внутренним качеством. Среда, в которой они находятся, имеет также собственную симметрию. От того, насколько элементы симметрии тел совпадают с элементами симметрии среды зависит вынужденная симметрия тел (Шафрановский, 1985). К этому следует еще добавить, что принцип симметрии Кюри проявляется лишь в общем виде, практически никогда не достигая абсолютной симметрии. В. Грант (1991) отметил, что «Параллельное развитие на высших уровнях вносит известную асимметрию и неряшливость в таксономическую систему» (с. 340).

Хотя с точки зрения обычной логики нарушение симметрии означает нарушение гармонии, неустойчивость, на самом деле оно выражает именно устойчивость, связь частей в целое (Марутаев, 1990). Золотое сечение является нарушенной симметрией. То и другое проявляется в морфологии растений (ряд Фибоначчи). Следует заметить, что ряд Фибоначчи лишь недавно стал пониматься в свете принципа золотого сечения, просуществовав с XIII столетия просто как занимательное явление. В характеристике растительного покрова идейный аппарат феномена золотого сечения только теперь начинает применяться (Зайцев, 1991). В связи с этим отметим, что между формами рельефа существуют определенные размерные отношения, которые также только теперь начинают познаваться (Church, Mark, 1980). Не исключено, что установление количественных закономерностей в строении рельефа будет способствовать более конкретным характеристикам растительности и определениям тенденции ее развития. К анализу рельефа можно подходить с таких системных концепций, как равновесие, нестационарность, неопределенность, прерывистость, устойчивость, время релаксации (Slaymaker, 1982). Эти концепции следует использовать и при изучении растительного покрова.

Установлены четыре свойства экосистем—геосистем, на основе которых разрабатываются оценки и методы их функционирования: упорядоченность связей между частями, пространственная неоднородность, эластичность и динамическая изменчивость (Холлинг и др., 1981). Авторы пришли к выводам, что: 1) не все связи существенны и нет необходимости измерять все, но требуется выявлять наиболее значимые связи, 2) структурные черты более важны для изучения, чем измерения численностей, 3) изменения одной переменной могут повлечь за собой неожиданные воздействия на другие переменные в том же месте или в удалении, 4) слабые воздействия в одном

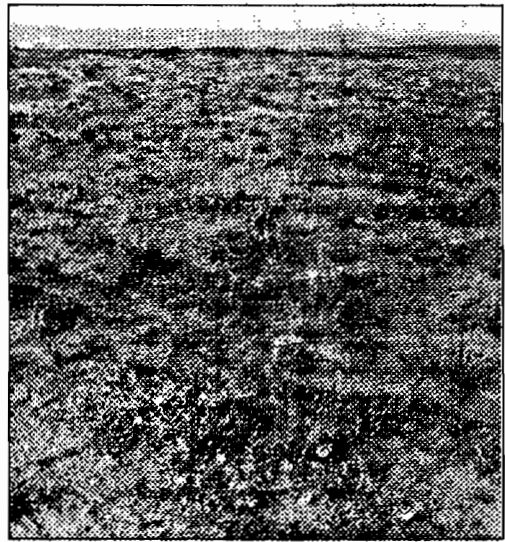


Фото 28. Пролувиально-аллювиальная субстратная геосистема в пойме р. Малахитари (горы Бырранга). Разреженное богатое разнотравье.

месте могут повлечь за собой сильные последствия в удаленных местах, 5) важно правильно выбрать переменные, т. е. ведущие к резким изменениям, 6) последствия воздействий могут возникать спустя некоторое время после вмешательства.

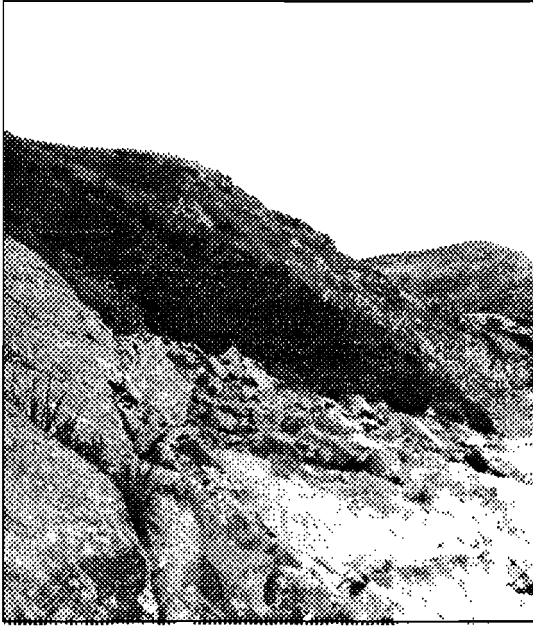


Фото 29. Островной, реликтовый биогеоценоз ольховника на склоне к р. Амгуэме близ выхода реки из гор на северную равнину. Коллювиально-делювиальная субстратная геосистема в сочетании со скальной.

Уже было сказано, что растительный покров можно рассматривать в качестве знаковой (информационной) структуры геосистем. Вместе с тем, необходимо учитывать, что геоморфологическая основа геосистем и их растительность имели разную историю.

Исследования прошлых лет, не основанные на палеогеографических данных, нередко приводили к иллюзорным картинам. Находки определенных видов растений в районах, находящихся на значительном удалении от области их основного распространения, часто склоняли исследователей к мысли о том, что эти виды пережили ледниковый период на месте, которое льдом не покрывалось. Многие ботаники прибегали к гипотезе нунатаков в северной Европе для объяснения сохранения на них доледниковых растений. Однако геоморфологическое изучение предполагаемых районов нунатаков показало несостоятельность этой гипотезы (Гросвальд, 1983).

Большой труд Фернальда (Fernald, 1925) был посвящен примечательной флоре п-ова Гаспе, который, как считал Фернальд льдами не покрывался, в результате чего на крутых известняковых скалах там сохранялись западные мигранты последнего межледниковья. Однако специальные исследования показали, что п-ов Гаспе целиком покрывался льдами, исчезновение которых относят ко времени около 13420 ± 220 — 13580 ± 350 лет назад (Allard, Tremblay, 1981). Следовательно, предполагаемые реликты межледниковья там являются послеледниковыми мигрантами с запада по перигляциальной зоне. Эти мигранты обнаружены и в соседних районах. В позднеледниковых озерных отложениях Вермонта найдены остатки ряда видов (*Populus balsamifera*, *Dryas drummondii*, *Salix reticulata* и др.), распространявшихся на территориях, освобожденных ото льдов (Miller, Thompson, 1979).

В других регионах представление о рефугиумах обосновывается датировками соответствующего материала и может считаться достоверным.

2.9. Геосистемные связи растительности

Соотношения геосистем низкого ранга зависят от геосистем высокого ранга, т. е. они определяются зональными (поясными) и орографическими условиями. В гористых районах Арктики и Субарктики, где растительность целиком или в значительной степени подчинена комплексу абиотических факторов, соотношения ЛЭ

характеризуются значительной пестротностью (рис. 30). Однако и на приподнятых равнинах, сложенных рыхлой толщей в пределах геоморфологической геосистемы пестротность может быть очень выразительной (фото 30), но она соотносится уже с биогеоценозами.

Существуют различные способы картирования растительности. В мелком масштабе это обычно делается на бланковках с гидросетью, которая имеет значение координат. Растительность наносится, как правило, по контурам аэрофотоснимков или космоснимков, которые частично дешифрируются в природе. Следует заметить, что соответствие растительности на опубликованных картах по северу Азии, а также северо-востоку Европы и в природе оставляет желать лучшего. Карты растительности средних масштабов (ландшафтные) призваны показывать соотношения растительности. Однако без топоосновы они остаются «вещью в себе», поскольку не сопровождаются анализом связей и динамики растительного покрова. Подобная работа сопоставима с работой коллектора, которому дела нет до того, что он собирает.

Между тем карта растительности на топооснове даст зримое ощущение экологии ландшафта в целом и по составляющим, а также позволяет оценивать динамику растительного покрова и значимость реликтовых явлений, если таковые имеются. Карта растительности на топооснове избавляет от столь спекулятивной процедуры как очерчивание границ контуров растительности. Границы эти слишком разнообразны, чтобы их обозначать одним способом — линиями.

Картирование растительности имеет смысл лишь в том случае, если карта является иллюстрацией каких-то положений, развиваемых автором. Оно может, конечно, иметь огромную ценность для будущего (для сопоставлений с прошлым состоянием растительного покрова). Однако для этого требуется надежное картирование с точными привязками, а, как известно, до недавних пор это было невозможно по цензурным запретам. Все же следует отметить, что «Геоботаническое районирование СССР» (1947), хотя и не является в строгом смысле картированием, было выполнено с

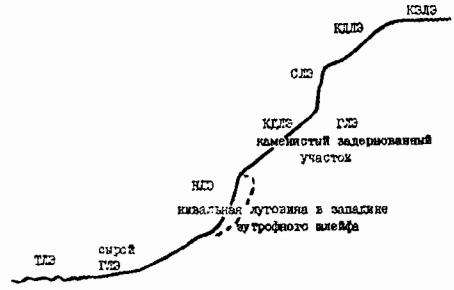


Рис. 30. Местоположения различных ЛЭ на склоне горы в районе 72-го км трассы Эгвекинт-Иультин (Чукотка).

исключительным соответствием природе, чего нельзя сказать о более поздних работах.

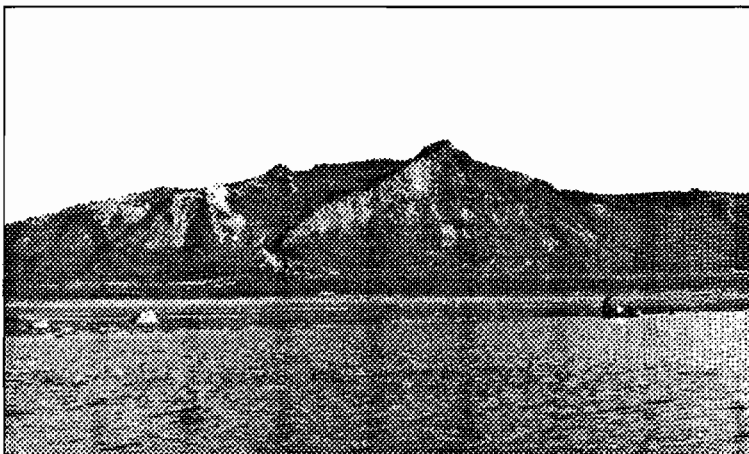


Фото 30. Сложно расчлененный склон высокой террасы р. Пясины (в 20 км ниже устья р. Агагы, Таймыр) с ключковатыми луговинами, низкими ивняками, участками разноликих кустарничковых тундр.

Ландшафтное картирование растительности (на топооснове) является показателем функционирования геосистем. Заимствовав принцип такого картирования в работе D. V. Savile (1964), автор этой книги составил две карты растительности в разных районах Чукотки (Кожевников, 1974, 1976). Один район находится в глубине наиболее возвышенной части чукотских гор — Амгуэмо-Куветском массиве и включает реликтовую чозенисвую рощу на р. Левый Телекай. Другой район относится к северной окраине Анадырской низменности на границе с хр. Искатень в верховьях р. Канчалан, т. е. намного южнее первого района. Первый район представляет собой весьма четкую орографическую геосистему, тогда как второй район является пограничным на стыке двух орографических геосистем.

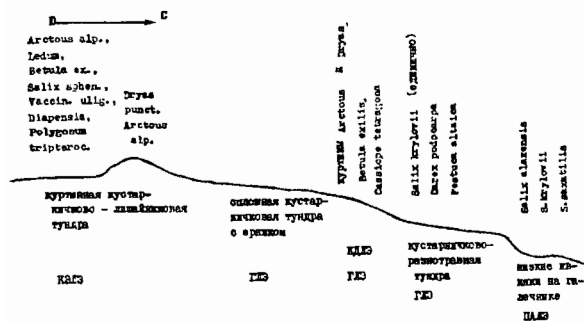


Рис. 31. Профиль через различные ЛЭ в районе р. Эльгынгаграун (Чукотка).

Телекайская роща существует благодаря суммирующему влиянию орографической, геоморфологической и субстратной геосистем. В районе проявляется четкий «котловинный эффект», создающий очаг локальной континентальности климата, благодаря чему в котловине существует не только чозениевая роща, но и колки древесной березы, крупные заросли ольховника, разнообразные степоиды и целый ряд континентальных видов, отсутствующих или очень редких в более восточных районах с субконтинентальным и океаническим режимом.

Верховья р. Канчалана находятся значительно ближе к морю, от которого практически не укрыты, и поскольку этот район не является самостоятельной орографической геосистемой, то в нем преобладает дальний воздушный перенос. Поэтому в нем не встречаются чозения, белая береза и многие другие континентальные виды. Массивы ольховника в нем редки и часто угнетены, свидетельствуя о происходящем усилении океаничности климата, что следует и из распространения низовальной растительности на нижних гипсометрических уровнях и отсутствия степоидов.

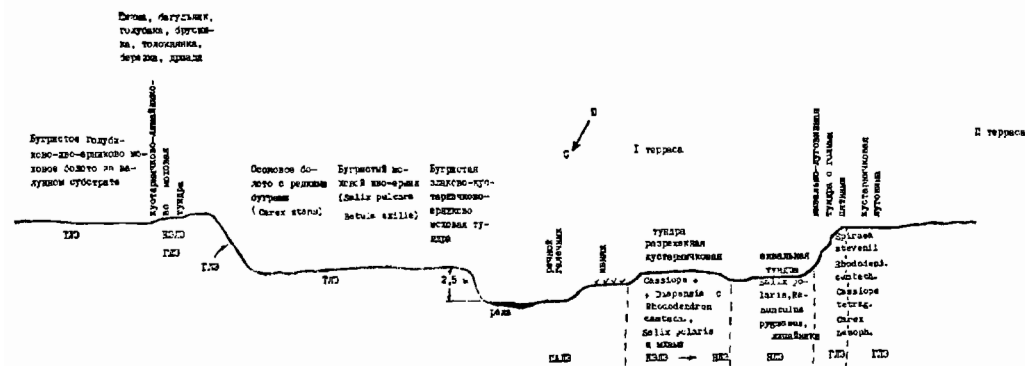


Рис. 32. Профиль через различные ЛЭ в районе р. Маравам (Чукотка).

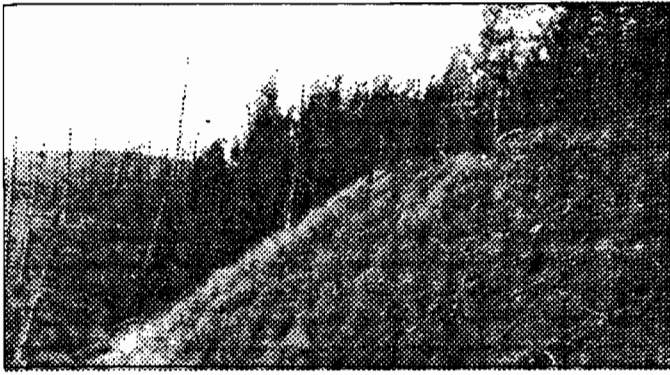


Фото 31. Остепненная растительность на склоне гряды у р. Березовки.

ны типичных тундр. В районе Телекайской роши растительный покров является в целом равновесным, тогда как в верховьях Канчалана он — по преимуществу неравновесный.

В большинстве ландшафтов растительность одних типов субстратных геосистем оказывается равновесной, а других типов неравновесной. Например, в верховьях р. Амгуэмы имеется нивальный ЛЭ, но в нем отсутствует соответствующая растительность, так как нивальные виды, составляющие эту растительность, находятся еще в процессе миграции в данный район с востока. Равновесность раститель-

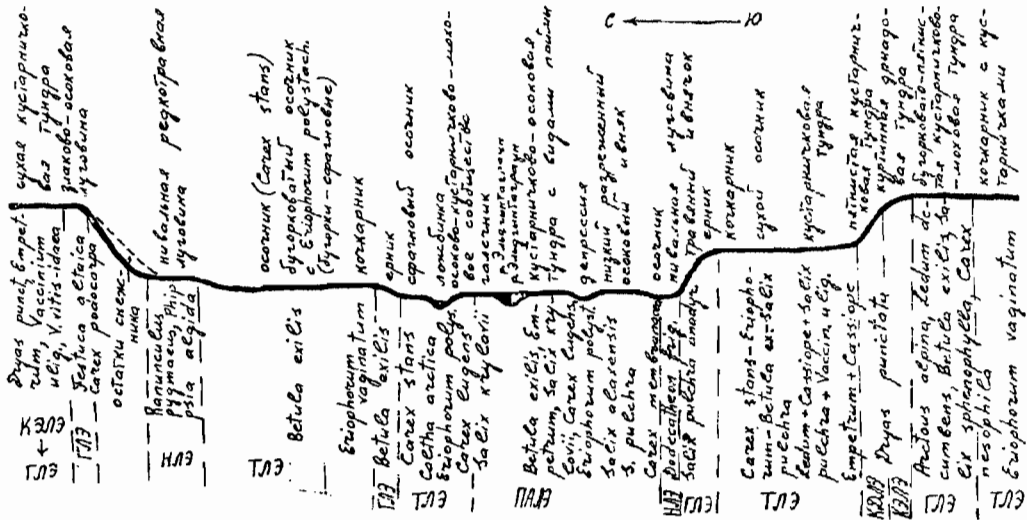


Рис. 33. Линейный геоботанический профиль поперек долины р. Эльзгынтаг-раун в 4 км от устья протяженностью около 250 м (Чукотка).

Геосистемное распределение растительности является основанием для заключения о степени равновесности растительного покрова в данном районе. Если в геоморфологических и субстратных геосистемах растительность устойчиво повторяется или соответствует эпиассоциации, то растительный покров является равновесным. Примеры преимущественно равновесного растительного покрова показаны на профилях (рис. 31—33) для подзо-

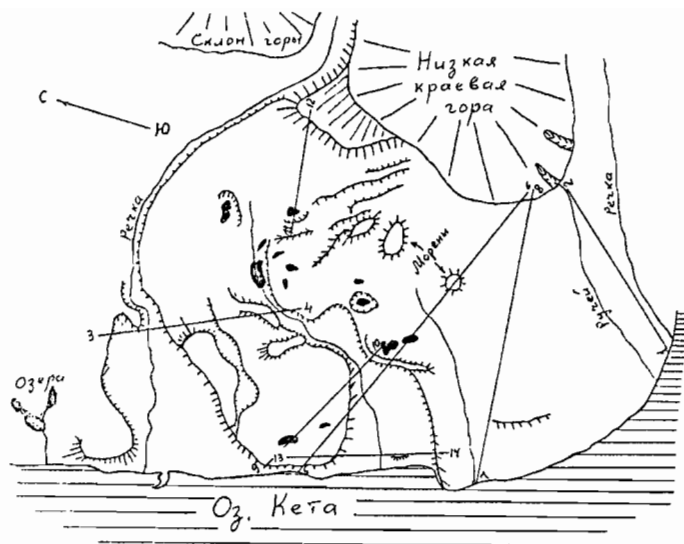


Рис. 34. Схема ландшафта на северном берегу оз. Кета в 25 км от истока р. Рыбной. Положение профилей, приведенных ниже.

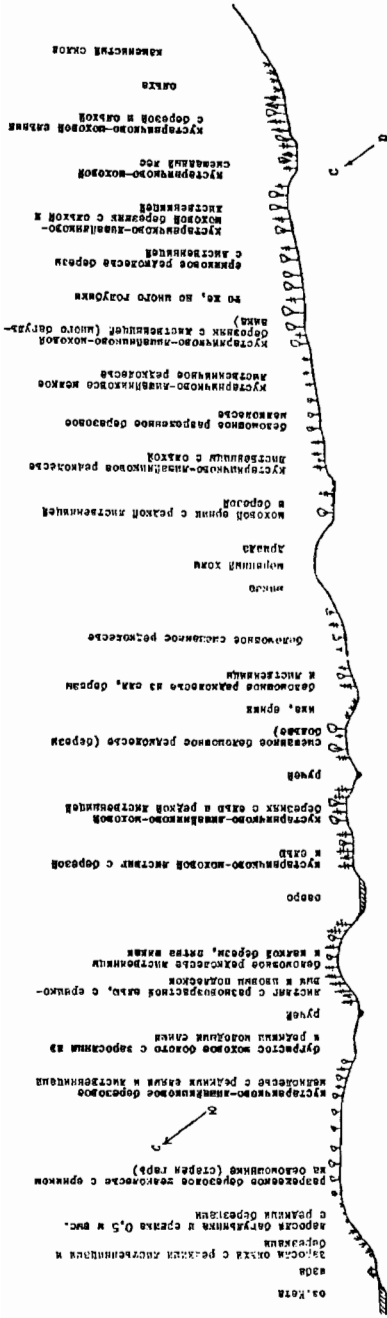
ного покрова нарушают и остаточные элементы, которые сохранились лишь на отдельных выдсах фаций. В верховьях Амгуэмы сохранилось лишь одно дерево чоззнии, свидетельствуя о том, что совсем недавно здесь была чоззенная роща, которая погибла из-за изменения климата в связи с

поднятием территории, приведшему к вторжению в район океанических масс воздуха. По этой же причине в данном районе деградировали степиды, от которых сохранились ничтожные остатки.

Нравновесность растительного покрова является благоприятным условием для определения естественного хода изменения ландшафтов и прогностических заключений. Она прослеживается в разных зональных условиях. Так, в расположенных значительно южнее северной границы тасжной зоны лесных районах растительный покров часто не является равновесным, о чем свидетельствует нечеткое соответствие разных формаций одним и тем же фациям, складывающихся на одинаковых элементах рельефа в сходном окружении. Такая ситуация подробно описана в районе оз. Кета на Путоране (Кожевников, 1981г) (рис. 34—41). В этом районе существует 7 видов деревьев, из которых 3 являются лесообразователями на водоразделах. Их конкурентные отношения сильно растягивают во времени наступание равновесия. В более суровых климатических условиях в районах, где существует одна древесная порода — лесообразователь, относительное равновесие растительности достигается легче. Оно, например, существует в центра плато Путорана, в районе оз. Аян с горной лесотундрой (Кожевников, 1984а, 1984—85б; Ухачева, Кожевников, 1987). В условиях равновесного растительного покрова с жесткими ценобиотическими



Фото 32. Лиственничник на надпойменной террасе р. Березовки.



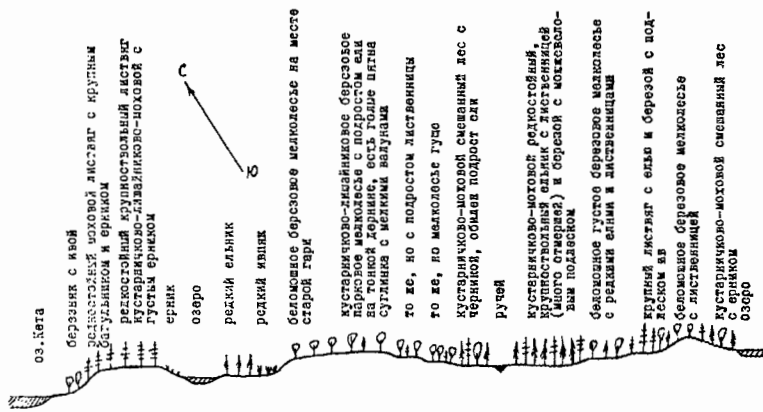


Рис. 39. Профиль 9—10 от оз. Кета к низкой краевой горе.

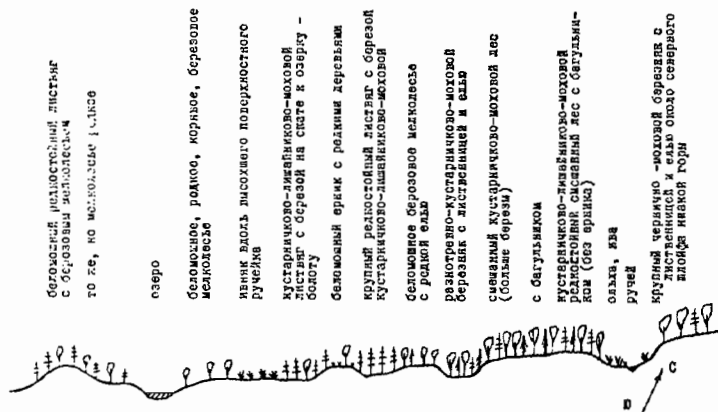


Рис. 40. Профиль 11—12 в предгорьях.

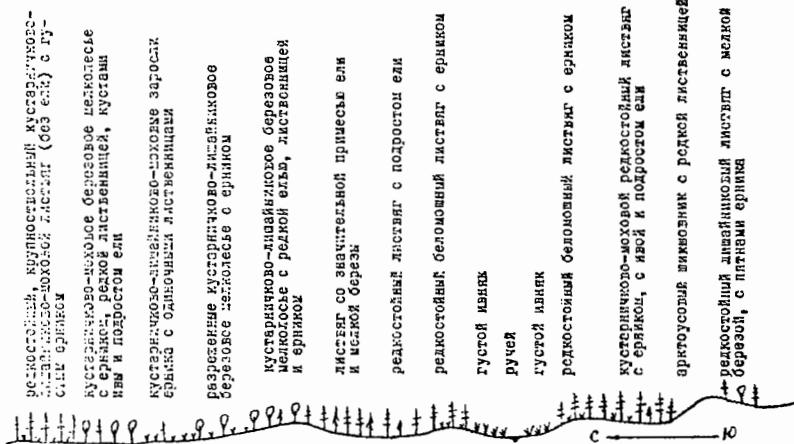


Рис. 41. Профиль 13—14 вдоль оз. Кета в 200 м от берега.

ми отношениями в нем особенно резко выделяются специфические субстратные геосистемы. В районе оз. Аян такие геосистемы существуют по краям озеровидного расширения р. Аян. Они образованы песками, перекрывающими здесь повсеместный в районе валунный материал. На песчаных склонах существует остепненная растительность, отсутствующая в других местах.

На р. Березовке (притоке Колымы) (рис. 42, фото 31, 32) существует 11 видов деревьев, из которых 5 — лесообразователи. Растительный покров в этом районе является относительно равновесным, поскольку леса из каждой породы занимают строго определенные местоположения и образуют в рамках субстратных и геоморфологических геосистем закономерные сочетания с другой растительностью. Эти сочетания повторяются в однотипных геосистемах.

Отметим, что в обоих последних районах отмечаются постоянные изменения среды. В районе оз. Аян происходит поднятие со скоростью 10—11 м за 1000 лет (История... 1981). Поднятие сопровождается формированием разломов, наиболее мощные из которых образуют каньоны. По мере поднятия климат ухудшается, так как во внутриландшафтную циркуляцию включаются холодные массы воздуха. На

Колыме большие площади тайги выгорают в результате пожаров, и восстановление растительного покрова растягивается более, чем на 100 лет. Пока восстанавливается тайга, на соответствующих местообитаниях формируется остепненная растительность (фото 31).

Связи флоры и растительности с геосистемами отражают современное состояние растительного покрова относительно его исторического прошлого. Важную информацию об истории дает изучение соотношения флоры и растительности, поскольку растительность перестраивается в ходе исторических изменений ландшафтов быстрее, чем флора. При этом происходят различные трансформации раститель-

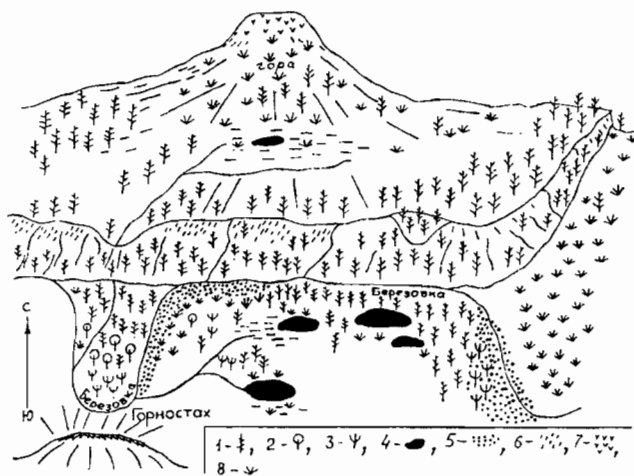


Рис. 42. Схематическое распределение растительности на р. Березовке в 25 км ниже пос. Березовка. Леса из: 1 — лиственницы, 2 — березы, 3 — тополя; 4 — озера, 5 — пляжи, 6 — остепненная растительность, 7 — горная тундра, 8 — кустарниковая растительность.

ного покрова. Так, в долине Соби на Полярном Урале растительный покров имеет в общем равновесный характер. Его облик типично лесотундровый, однако его составляют бореальные виды, а горнотундровые встречаются как редкость. На западном выходе долины Соби из Уральских гор проходит граница подзон северной тайги и южных тундр, совпадающая с границей орографических геосистем (гор и равнины). Однако соответствующие флоры при оценке по методу Preston (1962; Флора Путорана, 1976) различаются только на уровне округов (Кожевников, 1984—85б). Таким образом, ранги флористического и геоботанического деления оказываются различными. То же самое установлено в других регионах при пересечении природ-

ных рубежей: на Таймыре, в низовьях Колымы, на Чукотке. В последнем регионе флористическая граница между Континентальным и Океаническим районами находится восточнее геоботанической границы между Континентальным и Океаническим округами на 200 км (Кожевников, 1989в). Между этими границами простирается переходная полоса, в которой стыкуются континентальные и океанические элементы флоры и растительности. По их соотношениям устанавливается, что растительный покров изменяется от южнотундрового типа к типично тундровому. Это отражает общее ухудшение климата в течение последних тысячелетий (см. 4.6).

2.10. Флористические связи фаций

Растительный покров имеет две составляющие: флору (набор видов) и растительность (набор фитоценозов и агрегаций). Флора является первичной составляющей, поскольку растительность формируется из набора видов, заселивших данную территорию. Сформировавшаяся растительность оказывает влияние на флору.

Различные фации имеют специфичные наборы видов, часть которых в большинстве случаев является общими для нескольких, иногда существенно различающихся между собой фаций. В результате поселения многих видов в различных фациях образуется сложнейшая сеть флористических пересечений. Поскольку в определенном смысле виды растений можно рассматривать в качестве маркеров экофона, то флористические отношения фаций отражают более общие (фоновые) их отношения.

Группируемые по степени убывания устойчивости режима фации образуют факторально-динамические ряды (Крауклис, 1974, 1979). Элементы рядов различаются по наборам видов. В. Б. Сочавой (1974) введено понятие эпифация, означающее «совокупность переменных состояний элементарных геомеров, подчиненную одному инварианту». Растительность эпифации представляет эпиассоциацию — производное факторально-динамическое множество ассоциаций при одном инварианте (Хомченко и др., 1974). Тип местообитаний аналогичен или даже эквивалентен эпифации.

Местообитания группировались нами в типы по основным признакам элементарных ландшафтов, включая тип поверхностных отложений. При этом делалась попытка приблизиться к оценке суммарного действия факторов среды, куда входила и растительность по своим экологическим характеристикам (ксерофильная, гигрофильная и т. п.). Флористические наборы местообитаний одного типа суммировались.

Для пяти районов с разной ландшафтно-климатической обстановкой на Чукотке было проведено сравнение флористического состава основной совокупности типов местообитаний (1 — район Телекайской рощи, 2 — оз. Экитыки, 3 — истоки Канчалана, 4 — г. Кымыней, 5 — пос. Конергино) (Кожевников, 1976, 1979г, 1989а). С целью экономии места в этой книге не приводятся таблицы типов местообитаний и графы, отображающие флористические связи этих типов. Ограничимся лишь выводами.

Наборы типов местообитаний, выделенных в одном районе, отчасти не соответствуют таковым в других районах, что объясняется неповторимостью географических ландшафтов. Наиболее богатыми флористически в большинстве случаев оказываются речные галечники, вместе с тем в каждом пункте обнаруживаются свои собственные богатые видами местообитания, аналоги которых в других районах могут не выделяться флористическим богатством. Например, скалы в верховьях Канчалана или на оз. Экитыки имеют богатый набор видов; в районе Телекайской рощи они значительно беднее, а в районе горы Кымыней на скалах обитают одиноч-

ные растения 2—3 видов. На оз. Сеутакан на обширных скалах найдено 0.25 видов всей выявленной флоры. На примере флористических особенностей СЛЭ хорошо видно, что по числу входящих в него видов он не связан с количеством скал в районе, так как в районе Телекайской роши скальных местообитаний не меньше, чем в верховьях Канчалана или других районах. В районе Телекайской роши скалы образованы кислыми породами, как и на оз. Экитыки, но на этом озере скалы вдвое богаче по числу видов, обитающих на них (при этом имеются в виду скалы однотипных местоположений, например, только по бортам долин горных речек). Наиболее бедны всегда олиготрофные варианты болот на равнинах.

Среди местообитаний одного типа обнаруживаются флористически бедные и богатые варианты. Обычно «бедные» наборы полностью входят в «богатые», примером чему являются участки речных галечников одной речки. Сравниться по наборам видов могут даже не типы местообитаний, а отдельные конкретные флористически богатые контуры. Такое сравнение увеличит дискретность ландшафтной структуры флоры, однако континуальный характер структуры сохранится, если сравнивались не слишком дробные выделения.

Типологический континуум распределения видов прослеживается на всех этапах обработки. В таблицах видно, что при сопоставлении типов местообитаний «каждый с каждым» имеется очень мало нулевых значений, т. е. какая-то флористическая общность почти всегда имеется.

Хотя местообитания выделялись и группировались не по флористическим, а по абиотическим признакам, максимальные значения флористической корреляции сгруппировали те из них, которые составляют какой-либо ЛЭ. Другими словами, флористическая компонента ландшафта показывает объединение типов местообитаний по характеру поверхностных отложений в ландшафтные экофоны (ЛЭ), которые представляют субстратные геосистемы с интегральным комплексом условий среды, формирующимся в значительной степени под влиянием поверхностных отложений. Лишь в отдельных случаях типы местообитаний, относимых к какому-то ЛЭ, оказались разделенными между собой и более сближающимися по наборам видов с местообитаниями других ЛЭ (в этом может сказываться погрешность глазомерной оценки). Местообитания с каменистым субстратом, относимые к КДЛЭ, КЭЛЭ и СЛЭ, флористически связаны особенно тесно. Типологическая непрерывность дифференциации флоры в целом ландшафте углубляется тем, что каждый тип местообитаний представляет серию несколько различающихся наборов видов, и нанесение всей серии на граф дало бы множество перекрытий индивидуальных наборов вместо одного типового.

Метод графов позволяет утверждать, что комплексы субстратных геосистем, хотя и дифференцированы флористически, но в то же время тесно связаны. Графы являются отображением искусственно устраненных разрывов непрерывности отдельных субстратных геосистем, наблюдаемых в природе, т. е. мы получаем непрерывность совокупности ландшафтных экофонов. При сопоставлении топологического (т. е. индивидуального, по трансекту) и типологического континуумов последний обладает значительно более непрерывной структурой, чем первый, хотя полосы экотона прослеживаются практически всегда, особенно в условиях плавных форм рельефа. В наиболее континентальных районах (Телекайская роша, оз. Экитыки) существует весьма резкая топологическая дифференциация условий среды и мозаики растительного покрова, а в субконтинентальных и оксанических районах наблюдается плавность переходов, но сопоставляя графы можно видеть, что в типологическом флористическом отношении намечается противоположная тенденция — в континентальных районах флористические наборы местообитаний образуют по максимальному сходству более непрерывные структуры, чем в относительно

океанических районах при том же богатстве флоры и близких числах типов местообитаний. Это объясняется тем, что в резкоконтинентальных районах имеется большее разнообразие фаций в пределах некоторых ЛЭ: КДЛЭ, КЭЛЭ, ПАЛЭ и ТЛЭ. В океанических и субконтинентальных районах, несмотря на большую, чем в резкоконтинентальных районах мозаичность растительного покрова, фаций количественно меньше и, судя по «флористическому стягиванию», типы местообитаний оказываются более компактными.

Графы отображают комплексные экологические связи. На любом из них можно видеть, что набор видов ТЛЭ никогда не соседствует с набором видов КДЛЭ и КЭЛЭ, что имеет определенное экологическое содержание, заключающееся во всей совокупности факторов среды, а не только в режиме влажности. К КДЛЭ и КЭЛЭ, как правило, тяготеет СЛЭ. Все эти ЛЭ объединяет прежде всего каменистость субстрата. ПГЛЭ имеет самую сильную флористическую связь с ЛЛЭ, поскольку это смежные экофоны и, хотя они совершенно несходны по суммарному эффекту среды, ряд видов обитает тут и там, причем это — типично приморские виды, отсутствующие в удалении от побережий, т. е. адаптированные к засолению субстрата.

НЛЭ в большинстве случаев сближается с ПАЛЭ, что особенно проявляется в океанических районах, где НЛЭ связан флористически также с ПГЛЭ и с ЛЛЭ. Это объясняется тем, что близость моря оказывается благоприятным фактором для сохранения большого количества снежников. В резкоконтинентальных районах НЛЭ формируется, в основном, близ тарынов, положение которых в ландшафте позволяет им сохраниться все лето, хотя они и стаивают больше, чем напо-

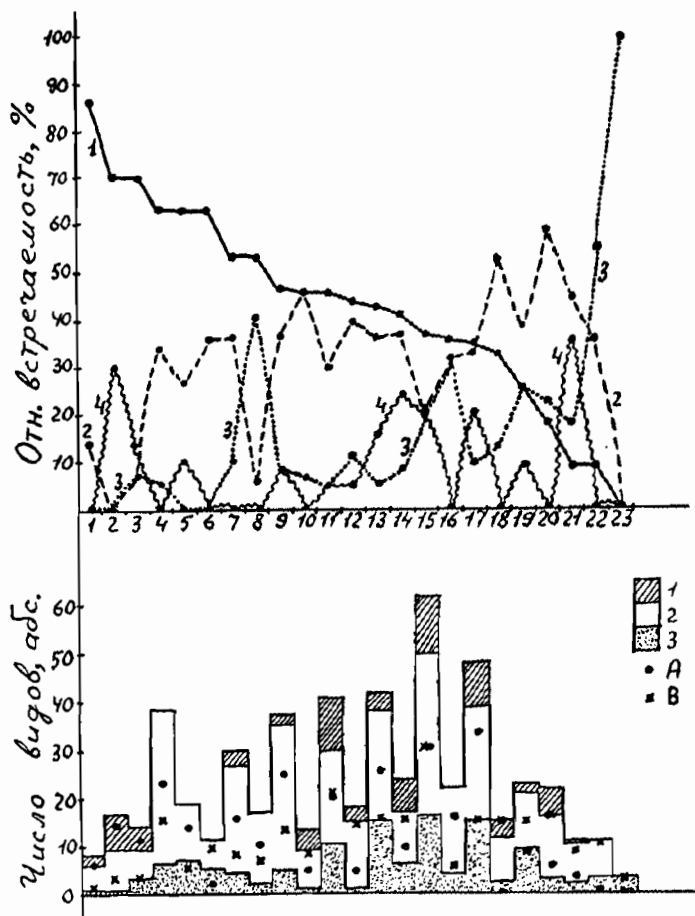


Рис. 43. Соотношения групп видов в совокупности типов местообитаний (1—23) в бассейне р. Полты (Архангельская обл.) по: экологической амплитуде — верхняя часть рисунка (1 — стенотипные, 2 — гемистенотипные, 3 — гемизвритипные, 4 — монотипные); по числу видов — нижняя часть рисунка, по обилию (1 — обильно, 2 — малочисленно, 3 — единично), по константности (А — спорадически, В — повсеместно) (Кожевников, 1984б).

вину. Набор видов ГЛЭ занимает центральное положение на графиках. Это является свидетельством того, что ГЛЭ формируется под влиянием общей ландшафтной обстановки в большей степени, чем другие ЛЭ, кроме НЛЭ, также обладающего этим свойством. Точнее говоря, под влиянием общей ландшафтно-климатической обстановки формируется основа ГЛЭ и НЛЭ; в первом случае накапливается гумус, во втором — илы при таянии снежников и тарынов.

Каждый район имеет собственные черты экологии ландшафтов и распределения видов (т. е. ландшафтную структуру флоры). Именно поэтому в аналогичные ЛЭ разных районов входит разное число местообитаний и их типов. В пределах большинства типологических комплексов среды (тип местообитаний или ЛЭ) имеется

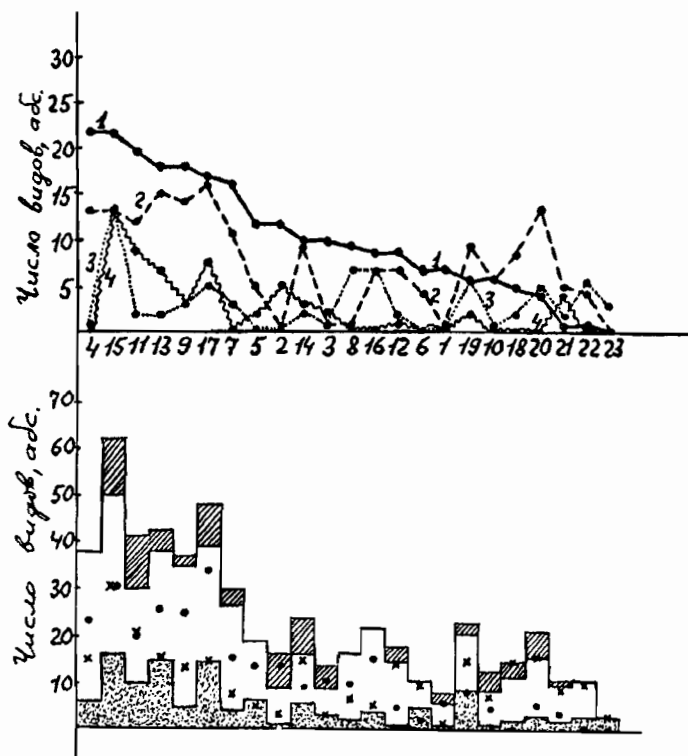


Рис. 44. Расположение типов местообитаний по убыванию абсолютного числа стенотипных видов. Обозначения как на предыдущем рисунке.

большая или меньшая специфическая группа видов, т. е. экологическая группа. Часть видов имеет более широкую экологическую амплитуду, но их экологические арсалы, в основном не полностью налегают друг на друга, а лишь частично перекрываются. Связь частоты встречаемости вида с его широтой экологической амплитуды — самая непосредственная, поскольку понятно, что виды с широкой экологической амплитудой встречаются часто, а с узкой — редко. Связь между широтой экологической амплитуды и ценотической ролью видов уже более сложна. Например, вид встреченный только раз, т. е. с самой низкой встречаемостью в пределах

района, может быть представлен обширной локальной популяцией. Виды с более широкой экологической амплитудой могут обнаруживаться каждый раз единичными экземплярами.

Между местной экологической амплитудой видов, их числом, константностью и средним обилием существуют сложные отношения (рис. 43—45). Зависимость между этими показателями может быть выражена через относительную или абсолютную величины. В обоих названных на рисунках районах, относящихся к северной тайге, но в разных концах России, существует весьма стабилизированная растительность. Это отражается значительным числом монотипных видов и сущест-

венным преобладанием стенотипных видов в большинстве типов. При уменьшении роли стенотипных видов увеличивается роль гемистенотипных, при этом константные (повсеместные) виды начинают пресвалировать над спорадическими. Часто это связано с подвижным субстратом в нестабильной растительности, но в некоторых случаях, наоборот, обусловлено растительностью, в которой существуют жесткие конкурентные отношения, как на высокотравных пойменных лугах.

Константность видов в типах местообитаний, по-видимому, является вторичным качеством после гемизвритипности, а спорадичность — после стенотипности. Другими словами, широта экологической амплитуды не зависит от верности видов типам местообитаний. Она может увеличиваться в то время, когда уровень верности остается низким, и по мере этого увеличения возрастает верность. При этом заселение видом данного типа местообитаний происходит из другого типа или типов. Иначе происходит с монотипными реликтовыми видами. Населяющие один тип местообитаний они исчезают на конкретных участках при изменении на них среды, но появляются на вновь формирующихся участках, соответствующих их типу. При этом возможны потери отдельных видов, поэтому местообитания одной серии нередко различаются по специфическим для этой серии видам. При перестройках местообитаний, обусловленных различными факторами, возникают промежуточные

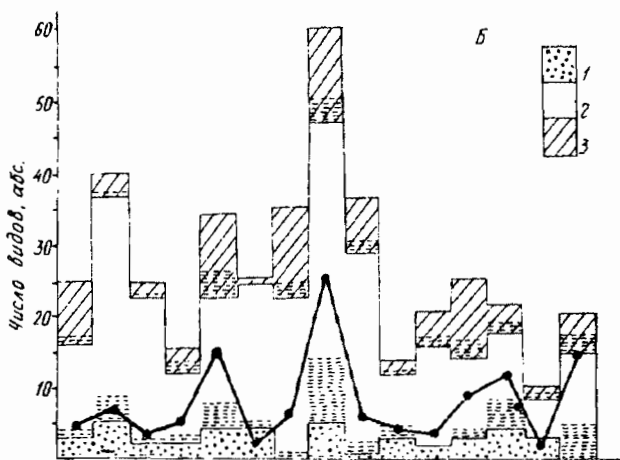
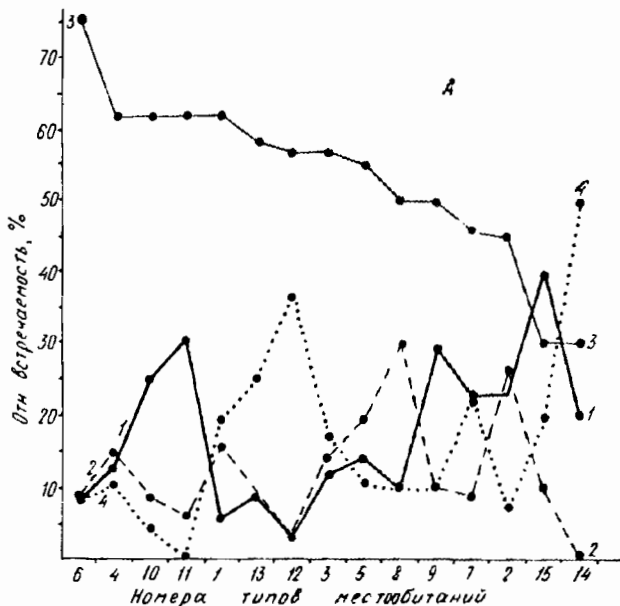


Рис. 45. А — соотношение роли видов с различной экологической амплитудой в типах местообитаний в районе пос. Марково (Анадырский край): гемизвритипные — 1, гемистенотипные — 2, стенотипные — 3, монотипные — 4, Б — числа видов в типах местообитаний; соотношение обилия видов: единично — 1, малочисленно — 2, многочисленно — 3; число константных видов показано числом прерывистых линий в группах обилия; ломаная кривая представляет соотношение константных видов в типах местообитаний (Кожевников, 1978ж).

ные их варианты по характеру среды и по наборам видов. Палеогеографы нередко устанавливают подобные случаи. Так, в долине Кашмира на выс. 1700 м над ур. м. обнаружены отпечатки листьев экологически несовместимых современных видов: *Betula utilis*, *Quercus glauca*, *Q. incana* и др. Это даст основание считать, что экологические требования видов в плейстоцене отличались от современных (Vishnu-Mittre, 1984). Такой вывод необязательно правилен, поскольку и в современных условиях на переходных местообитаниях обычны сочетания экологически несовместимых видов. Их обилие может быть различным и в зависимости от стадии развития местообитания соотношение обилий несовместимых видов изменяется до исчезновения одной из несовместимых групп.

Малочисленные виды преобладают в любом типе местообитаний. Увеличение числа видов в типах местообитаний происходит за счет этих и стенотипных видов. Спорадические виды в пределах типов преобладают над константными. Это свидетельствует о постоянном изменении наборов видов на отдельных местообитаниях: одни только осваивают данный тип, а другие — исчезают из него. Соответственно изменяется обилие. В палеогеографии изменения обилия в зависимости от среды особенно надежно прослеживаются на мелких раковинных организмах. На ископаемых фораминиферах установлено, что один и тот же вид в зависимости от условий абиотической среды может из категории доминантного перейти в сопутствующие или акцессорные (Гудина и др., 1982).

Флористический набор из преимущественно гемизвритипных, обильных и константных видов, характеризует сравнительно молодые местообитания, тогда как преобладание стенотипных, обильных, константных видов говорит о зрелости местообитаний и, соответственно, стабильной растительности. Однако любой тип находится в состоянии динамического флористического неравновесия, так как в составляющих его выделах наблюдается разброс принятых показателей даже в том случае, если растительность типа равновесна. Такая ситуация объясняется случайностью и одновременностью попадания диаспор растений на разные участки, относящиеся к одному типу. Отраженная в спорово-пыльцевых спектрах эта случайность может быть причиной неверных интерпретаций.

Следует отметить, что если во флористическом отношении ландшафты в целом также неравновесны, то по соотношению биоморф и экоморф в них существует равновесие. О нем свидетельствует однозначная относительная роль этих категорий в совершенно различных в климатическом и ландшафтном отношении районах (Кожевников, 1978е, 1985). Этот вывод примечателен в том отношении, что флористическая неравновесность является по существу таксономической (генетической) связанной прежде всего с внутренней (генотипической) средой видов, тогда как биоморфы и экоморфы видов связаны с внешней средой.

Следует заметить, что графическое отображение соотношений параметров поведения видов (рис. 43—45) таково, что, ординируя один параметр и вводя тем самым функциональную зависимость остальных, получаем отчетливые волновые связи (см. 5.3).

3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВИДОВ

3.1. Отношение видов к различным средам в пространстве и во времени

Исследование растительного покрова сводится в основном к выяснению размещения видов в пространстве и во времени. Оно имеет два аспекта: флористический и фитосоциологический (фитоценологический), традиционно рассматриваемые как самостоятельные сферы исследования. Флористический аспект основан на исследованиях по систематике, которая может быть эволюционной (филогенетической) или опирающейся на внешнее сходство особей (фенотипической, фенетической).

При изучении растительного покрова предполагается, что набор видов исследуемого пространства первичен, а фитосоциальная структура, образуемая им, вторична, поскольку эволюция видов происходит более медленно, чем эволюция растительных сообществ. Развитая фитосоциальная структура, однако, обладает собственными причинно-следственными связями и координирует распределение видов. На основе одного набора видов может формироваться различная фитосоциальная структура, взаимодействующие элементы которой обусловлены климатическими, точнее дифференциацией климата по элементам рельефа. В свою очередь формирование элементов фитосоциальной структуры обуславливает трансформацию элементов ороклимата. В конечном счете возникает ландшафтно-экологическая структура, элементы которой содержат различные сочетания разных видов, подвидов, разновидностей, форм.

Еще E. Ashby (1948) заметил, что, в то время как попытки объективно классифицировать растительность оказались разочаровывающими, попытки анализировать распределение отдельных видов являются перспективными. Согласно М. Г. Попову (1963), каждый вид представляет запись, знак, идеограмму, которую можно прочесть. Однако запись эта сделана на чужом языке и прочесть ее не легче, чем древние иероглифы. Поэтому существуют разночтения.

Почти во всех исследованиях, касающихся распределения растений, проводится биотопический подход, т. е. заключения основаны на факте наличия видов. Однако между видом и комплексом экологических факторов, обеспечивающих его существование, существует вероятностное соответствие (Pignatti, 1980). Другими словами, при наличии подходящих условий вид может отсутствовать в них вследствие исторических причин или случайно. Поэтому изменение флористических показателей не доказывает изменения экологических условий, как считают некоторые авторы (например, Carlson, Denney, 1978). Имеются многочисленные данные по произвольной или намеренной интродукции, подтверждающие сказанное (Peterken, Game, 1981).

Многие исследователи придерживаются мнения, что редкие виды являются хорошими индикаторами среды (Ястреба, 1980). Мы придерживаемся иного мнения, в свое время выраженного N. Polunin (1960), поскольку у редких видов мало шансов занять все адекватные условия, чтобы своим присутствием индицировать их. К тому же зачастую неясно, что ими индицируется. Кроме того, индикационные свойства видов имеют региональные ограничения. Это обусловлено региональной дифференциацией популяций, которая в основе имеет экотопологическую дифференциацию. Отбор происходит на уровне индивидов. Он нередко связан с каким-либо одним фактором, в результате чего возникают экологические формы, различающиеся морфологически и детерминированные генетически (Poore, 1980). Например, в ряде районов Субарктики *Poa pratensis* встречается в трех состояниях: ssp.

pratensis, ssp. *alpigena*, ssp. *colpodea*. При этом каждый подвид связан с определенным субстратом: первый — с сухими галечниками, второй — с хорошо гумусированными делювиями, третий — с сырыми наилками. Подвиды *Digitalis obscura* дифференцированы на: обитающего на известняках (ssp. *obscura*), обитающего на серпентинитах (ssp. *laciniata*) (Isco, 1980). Соответственно они относятся к разным порядкам растительности.

Экологическая дифференциация происходит вследствие неоднородности некоторых локальных популяций. Каждое растение несколько отличается по толерантности от своих родственников (Mason, Stout, 1954). Соответственно одно растение расширяет амплитуду по отношению к одному фактору, другое — ко второму фактору и т. д. В результате каждое растение дает в популяцию свой вклад толерантности, но ни одно растение не обладает уровнем толерантности всей популяции. Следовательно, чем больше особей включает популяция, тем она устойчивее по отношению к неблагоприятным воздействиям. Амфиликсис связывает индивидуальные генотипы и, соответственно, их нормы реакции в коллективный генотип и общую норму реакции (Скворцов, 1971). Обычно в популяциях различается несколько совместно обитающих форм одного вида.

Заселение новых местообитаний происходит вследствие преадаптации растений к новым условиям (Mason, 1946; Croizat, 1962; Агаев, 1978). Мигрантами могут быть не только виды, но и внутривидовые единицы, что, по-видимому, более обычный процесс. Преадаптация проявляется как при заселении местообитаний, относящихся к типу уже освоенному видом, так и при заселении принципиально новых условий. Например, растения в норме высокогорные, но преадаптированные к условиям разных поясов в горах, обладают большими возможностями для расселения. Если они к тому же модифицируются, то это свидетельствует об их потенциальных возможностях образования новых экологических и географических рас, закрепленных наследственно. Однако трансформация растений при миграциях часто не достигает значительных выражений, хотя региональные популяции нередко составлены растениями, несколько отличными от растений из других региональных популяций.

Североазиатские представители *Thymus* несомненно относятся к одному виду, хотя региональные популяции могут иметь некоторые нестойкие отличия по 1—2 признакам. Например, якутские тимьяны обычно снабжены яркими красными точечными железками (но на одном растении нередко также листья с желтыми железками), а на Путоране и на Таймыре железки бледные. Соответственно в «Арктической флоре СССР» (1980) указано, что в низовьях Лены и в Верхоянье, т. е. в полосе перехода *T. reverdattoanus* — *T. oxyodontus*, различить эти виды можно лишь по яркости железок. К этому можно добавить, что яркие железки встречаются у тимьяна с Путорана, где им не следовало бы находиться. Поэтому этот признак отличия, как и прочие признаки, не работает, и определить тимьяны до «микровидов» зачастую невозможно, так как таковых видов просто не существует.

При изменении климатических условий в сторону неблагоприятную для вида сначала исчезают отдельные формы на местообитаниях, подвергшихся максимальному воздействию ухудшения климата. Затем исчезают целиком локальные популяции этих местообитаний, а в других — отдельные формы. В конце концов может сохраниться лишь одна популяция, с чем нередко приходится сталкиваться в природе. Оставшуюся популяцию составляют очень сходные растения (одна форма). В кризисной ситуации исчезают и они. Вероятность выживания популяции увеличивается прямопропорционально площади местообитания, занимаемого ею (Diamond, 1978). Обычно это связано с тем, что на большой площади совместно обитают разные формы одного вида. В этом феномене находит отражение общеси-

стемная закономерность, выраженная А. Л. Тахтаджяном при обсуждении проблем тектологии в следующих словах: «Объективным критерием прогресса является соотношение системы и среды. Прогресс выражается в увеличении суммы связей со средой. Чем прогрессивнее система, тем большего разнообразия достигли ее связи с элементами внешней среды. Количественной же мерой прогресса является информация. Прогресс состоит в увеличении количества информации, заключенной в структуре системы. Количество информации, приобретаемой в результате прогрессивного преобразования, равно тому количеству неопределенности, которое при этом уничтожается» (с. 272). Информация, получаемая популяцией (системой) от среды, реализуется в модификационной и генетической изменчивости при общебиологическом стремлении каждого растения выжить и оставить потомство. Эта информация ограничивает появление всех форм, возможных в популяции. Поэтому полиморфизм видов с наибольшей полнотой проявляется при изучении растений в культуре (Суворов, 1980). Многие гибриды были получены искусственно, а в природе они в настоящее время неизвестны (Грант, 1984; и др.).

Зависимость видов от среды и разнокачественность растений в популяциях были доказаны многочисленными исследованиями по пересадкам. Их проводили Кернер и Боннье в Европе, Клементс и Холл в Америке (Walter, 1960). Работу последних продолжили J. Clausen, D. Keck, W. Hiesey (1940, 1945), результаты которых на калифорнийском трансекте приобрели всемирную известность. Особое значение в их исследованиях имели опыты с пересадкой в разные условия частей одного растения, что демонстрировало рамки нормы реакции. Еще ранее Боннье показал «метаморфозы» *Taraxacum dens leonis*, возникающие из частей одного растения, выращенного в горах и на равнине (Филипченко, 1929).

За несколько десятилетий был собран огромный материал, доказывающий зависимость растений от среды обитания (Turesson, 1922, 1925, 1931; Розанова, 1946; Синская, Бестужева, 1931; Синская, 1948; Уильямс, 1968; Грант, 1980, 1984; и др.). Соответственно было немало различных толкований этой связи.

В распределении одних и тех же видов по разным местообитаниям установлены многие закономерности: в разных условиях представители одного вида обнаруживают физиологическую специфику (Moore, 1981); присутствие каждого вида в данном месте зависит от особой комбинации факторов среды (Goodall, 1952); близкородственные виды со сходным габитусом обычно не обитают совместно (Кэйн, 1958; Odum, 1959); хромосомные различия только сопутствуют формированию рас, но не являются их причиной (Croizat, 1962); при гибридизации двух видов из разных местообитаний их потомкам требуются условия, промежуточные между условиями обитания родительских форм (Anderson, 1948, 1949). Автор определил это явление как гибридизацию местообитаний. Такое понимание не должно казаться странным, поскольку с тектологической точки зрения «Обобщенное понятие гибридизации применимо не только к биологическим объектам, но и к машинам, научным теориям и к различным социальным институтам» (Тахтаджян, 1972 : 276).

Идеи E. Anderson (l. c.), основанные на экотопологическом распределении растений, развил Е. Г. Бобров (1980, 1982, 1983) на широком геоисторическом фоне. По его представлениям, происходящие в плейстоцене изменения климата обуславливали вытеснение одной растительности другой и при этом происходила массовая гибридизация. Рассматривая историю растительности юга Дальнего Востока, Бобров указал на вытеснение дальневосточных багульниковых ельников (*Larix kamtschatica* + *Ledum hypoleucum*) сибирскими (*L. gmelinii* + *L. palustre*), что привело к формированию гибридных рос *Larix x maritima* и *Ledum x macrophyllum*. Сибирские ельники из *Picea obovata* и остепненные сосняки из *Pinus sylvestris* в этом же процессе вытесняли дальневосточные ельники из *Picea ajanensis* и сосняки из

Pinus densiflora с образованием соответственно гибридов тех и других (гибриды елей не имеют видового эпитета и *Pinus x funebris*). Обнаружено немало гибридогенных видов, образовавшихся в прошлом, при иных климатических условиях Walter et al., 1982).

Биологически виды очень различны, и поэтому результаты исследования каких-либо качеств у одного вида не могут распространяться на все виды. Но все же имеются такие качества, которые объединяют большие группы видов. Например, В. Н. Сукачев (1928) показал, что генетически детерминированная способность растений выдерживать суровые условия среды отличается от способности выдерживать конкуренцию. Это заключение Сукачева подтверждается на массовом материале в Арктике. Поскольку экологические закономерности при расширении территории перерастают в географические, то с выводом Сукачева увязываются представления С. М. Разумовского (1981), согласно которым к индивидуальным миграциям способны только ценофобные виды, тогда как ценофильные виды мигрируют лишь вместе с ценосистемами, в которые они входят. В северной Субарктике многие ценофильные виды встречаются, однако, в окружении иных спутников, чем в южной Субарктике или северной тайге. Следовательно их «ценофильность» обусловлена прежде всего абиотической составляющей среды.

Антропогенное изменение ландшафта является экологическим фактором для растений, а также и фактором эволюции, поскольку с одной стороны, обуславливает формирование изолированных популяций, между которыми прекращается генетический обмен, с другой стороны, происходит быстрая инвазия некоторых видов. На Британских островах, согласно А. С. Leslie (1983), в настоящее время насчитывается несколько сотен интродуцированных видов. Из них лишь малая часть расселилась широко по естественным местообитаниям, тогда как большая их часть характерна для нарушенных или вторичных местообитаний. Аборигенные виды, населяющие антропогенные ландшафты, приурочены обычно к аналогам своих естественных местообитаний. Некоторые образуют ряды по степени антропогенного воздействия.

Экологическая и эволюционная стратегии видов тесно взаимосвязаны, поскольку в единый процесс вовлекаются материальные ресурсы местообитаний, конкуренция и численность растений, нарушения естественных условий и т. д. (Grime, 1977). Вместе с тем, отсутствие четкого биологического обоснования таксономических категорий приводит к различному пониманию их объемов. Это накладывает значительный отпечаток на результаты любого анализа при флористических и геоботанических исследованиях. При детальном подходе к виду и к роду оценка эндемизма исследуемой территории неизбежно оказывается завышенной по сравнению с иным подходом. Кроме того, может возникнуть представление о миграциях, которых никогда не было, что дает превратное представление о флорогенезе. Связи между адаптациями и эволюционными эффектами чрезвычайно переплетены. Их изучение представляет важную развивающуюся область, которую Белл назвал метагенетикой (Кейлоу, 1986).

3.2. Генетическая концепция вида

Синтетический подход к природным явлениям не ограничивался сферой абиотических явлений. Биологические объекты также приобрели в глазах исследователей холистическую окраску, причем еще более выраженную, чем в подразделениях среды, поскольку существование организмов зависит и от внешней среды, и от наследственности (внутренней среды). Впрочем, в теории эволюции существовали различные концепции, которые в обновляемом виде продолжают свое существование поныне.

Как известно, совокупность одних и тех же факторов может служить основанием для развития двух, а то и трех взаимоисключающих концепций. В таком случае в дело идут контрфакты, т. е. факты не учитываемые в рамках развиваемой концепции. Последние выступают в качестве базиса для новой концепции. В подобной эвристической ситуации понятно, что чем больше существует фактов, тем более обосновано выглядит каждая из взаимоисключающих концепций, которые вовсе не устраняют друг друга, являясь порождением человеческого ума и психики. Теория может быть создана и вовсе независимо от практических данных. Важно лишь, чтобы практические данные согласовались с нею. Так была создана, в частности, теория относительности. «Когда Эйнштейн разрабатывал теорию, он не брал за основу конкретные данные наблюдений. Напротив, он исходил из совершенно иных соображений. Эйнштейн искал гармоничную теорию, ту самую, которую бы выбрала природа» (Дирак, 1982 : 118).

Генетическая концепция вида основана на непрямых наблюдениях за передачей наследственности, которые начал проводить Г. Мендель (1865, цит. по: 1923). Впоследствии был накоплен огромный материал по передаче наследственности, составивший науку генетику с ее многочисленными отраслями. В зоологической систематике ее закономерности широко использовались (Кейн, 1958; Майр, 1971, 1974; Шварц, 1980 и др.), но в ботанической систематике в этом отношении наблюдалось отставание. Высказывалось даже убеждение о неприменимости понятий генетики в ботанической систематике (Комаров, 1940; Davis, Heywood, 1963; Heywood, 1964). Однако только генетика способна дать научное объяснение явлениям изменчивости растений.

Вопросы популяционной изменчивости не могут не привлечь внимание, когда в природе приходится сталкиваться со случаями произрастания особей двух близких видов вперемежку друг с другом, тогда как в иных случаях эти же виды образуют чистые популяции. Казалось бы, в этом нет ничего удивительного. Однако когда мы проанализируем отличия двух морфологических совокупностей, которые составляют одну локальную популяцию и которые по диагностическому признаку мы должны считать самостоятельными видами, то легко убедимся, что эти совокупности различаются только по этому самому признаку, который принят в качестве диагностического.

Известно, что признаки фенотипа определяются частями ДНК — генами. Каждый ген состоит минимум из двух аллелей — комплементарных частей тяжелой ДНК, которые во время мейоза расходятся в разные гаметы, а когда при оплодотворении восстанавливается диплоидный набор хромосом, то качество каждого гена зависит от того, какие аллели его составят. Комбинаторика аллелей является основной причиной полиморфизма. К генетическому объяснению полиморфизма прибегают как генетики, так и эволюционисты. По определению В. Гранта (1980), «полиморфизм» — это такая изменчивость в локально скрещивающейся популяции, которая проявляется четко выраженное или резкое менделевское расщепление». Э. Майр (1971) отметил, что полиморфизм нередко контролируется одним геном, наследуемым в соответствии с простыми менделевскими правилами. В качестве примера можно охарактеризовать отношения между *Dryas crenulata* Juz., описанной из Восточной Сибири, и *D. integrifolia* Vahl., описанной из Северной Америки. Изучение смешанных популяций этих двух видов на Чукотке показало, что они различаются только по одному свойству — характеру края листовой пластинки: в одном случае край — пильчатый, в другом — цельный. Согласно более ранней интерпретации, совместное произрастание этих двух видов дриад нужно объяснить следующим образом: они произошли на разных материках, затем при расселении их ареалы состыковались и в результате, в частности на Чукотке, их особи растут вперемежку (Кожевников, 1976б, в).

Согласно генетической интерпретации (Кожевников, 1987), *D. crenulata* и *D. integrifolia* представляют собой аллельные формы (аллеломорфы) одного вида, т. е. одним сочетанием аллелей определяется пильчатый край листа, а другим — цельный. Следовательно, оба эти «вида» в смешанных популяциях отражают перекомбинацию аллелей в результате свободного скрещивания. Известно, что один аллель способен подавлять другой, т. е. один является доминантным, а другой — рецессивным. Доминирование может быть полным и неполным. В случае полного доминирования образуется два фенотипа (доминантная гомо- и гетерозигота, неотличимые друг от друга, и рецессивная гомозигота). В случае неполного доминирования образуется три фенотипа, так как гетерозигота имеет промежуточный между гомозиготами признак.

Имеется много свидетельств того, что самые разные признаки (физиологические или морфологические) распределяются у потомков в соответствии с первым законом Г. Менделя (или, как принято говорить, менделируют). По У. Уильямсу (1968), экспериментально доказано, что антоциановая и белая окраска зерен у пшеницы определяются функциями аллелей одного гена. В этой связи нельзя не отметить, что имеется целый ряд видов, отличающихся от ближайших родственных лишь антоциановой окраской каких-либо частей цветка (например, *Pyrola incarnata*). J. New показал, что характер поверхности семян (гладкие или папиллозные) у *Spergula arvensis* в Европе определяется одним геном с неполным доминированием. Растения с гладкими семенами менее устойчивы к высоким температурам и низкой влажности, чем растения с папиллозными семенами. Этим обусловлено их различное распространение (Briggs, Walters, 1969). У других видов встречаются формы с аналогичными семенами.

По частоте фенотипов можно в пределах ареала вида составить представление, какой признак является доминантным, а какой — рецессивным. Частота — это основной фактический материал для популяционной генетики. Важно отметить, что развитие этой науки позволяет теперь видеть распределение признаков одного свойства по фенотипам, не прибегая к гибридологическим анализам, а по соотношениям фенотипов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Естественно, что гибридологический анализ при этом своей роли не утратил, так как он позволяет наиболее достоверно выявить аллельную обусловленность признаков одного свойства, а также корреляцию признаков разных свойств. Однако при полевых исследованиях этот анализ не может быть использован. Изучение эволюции естественных популяций пока еще вынуждено ограничиваться простыми наблюдениями. Качество наблюдений зависит от понимания механизмов передачи наследственности и ее реализации в потомстве, скрытых от непосредственного созерцания. Такое понимание и обеспечивают начала популяционной генетики, вкладывая тем самым генетическое содержание в осознание сущности видов. Популяционная генетика явилась тем перекрестком, где стыковывались дарвиновская теория эволюции и классическая (менделевская) генетика, развивавшиеся более полувека в противоречии.

Если в локальной популяции имеются три фенотипа, т. е. три различных признака одного свойства при одинаковой амплитуде варьирования остальных признаков, то это означает, что в детерминации данного свойства доминирование неполное. При панмиксии, т. е. случайном, равновероятном скрещивании и одинаковой активности всех гамет суммарный результат представляет частоту соответствующих фенотипов, которые полностью определяются частотами генов. Этот результат можно получить путем весьма несложных расчетов, но графический способ (Ли, 1978), особенно нагляден тем, что не используя математики, мы получаем фундаментальную математическую закономерность — бином Ньютона. Результирующее выражение при случайном скрещивании в локальных популяциях имеет

значение закона в популяционной генетике, называемого законом Кастла-Харди-Вайнберга, по именам трех исследователей, доказавших его независимо друг от друга, а сами популяции называются равновесными.

Обнаружение таких популяций в природе свидетельствует о том, что вместо двух принимаемых ранее видов мы имеем дело с двумя формами одного вида, а формы различаются по одному свойству благодаря различным сочетаниям аллелей. Когда, например, в локальной популяции обнаружено соотношение форм 100 : 400 : 400, то эта популяция равновесна, так как данное соотношение можно представить в виде $10^2 + 2 \times 10 \times 20 + 20^2$. Если произошло какое-то воздействие на популяцию, например изменились условия среды, то уже через одно поколение популяция достигает нового равновесия и не выходит из него, пока снова не произойдет изменение условий обитания. Но это равновесие не внутреннее, а внешне обусловленное. Оно создает фон для эволюции данной популяции, так как в ней возникает потенция потенциалов.

Равновесные локальные популяции, в которых доминантные и рецессивные гомозиготы находятся приблизительно в равном соотношении, указывают на оптимальные экологические условия существования данного вида, так как это говорит о равном давлении отбора по отношению ко всем аллеломорфам, что отвечает принципу биологического плюрализма, а отсюда — устойчивости системы (в данном случае популяции), которая не эволюционирует, хотя содержит предпосылки к эволюции, так как аллеломорфы разнокачественны.

Генетические линии, слагающие локальные популяции в области оптимума, могут различаться по экологическим требованиям. Считается, что влияние среды на гены, определяющие какой-либо признак, осуществляется через посредство особых генов — модификаторов (Меттлер, Грегг, 1972; и др.). Экологическая избирательность форм, обусловленных определенным сочетанием аллелей, во многих случаях привела к тому, что и географическое распространение этих форм оказывается весьма различным. Таким образом, надо полагать, что при неполном доминировании получается 3-компонентная схема (рис. 46, вариант I), в которой краевые части представляют ареалы гомозигот, а срединная часть — ареал гетерозиготы.

Такая же 3-компонентная схема характеризует явление гибридизации, т. е. краевые части представляют ареалы видов, а срединная часть — зону гибридизации. Когда ботаники выявляют такую 3-компонентную схему, то обычно интерпретируют ее как результат гибридизации. В случае хорошо обособленных видов это действительно так. Когда же речь идет о «сомнительных» видах, 3-компонентная схема находит более удовлетворительное объяснение с позиции популяционной генетики — расхождением генетических линий. Собственно выявление 3-компонентной схемы часто служит систематикам основанием для признания таксонов с частично перекрывающимися ареалами в ранге видов, сколь бы скудна ни была их морфологическая обособленность. Из вышесказанного ясно, что «географическая определенность» не может быть критерием вида, так как таковой обладают и части вида (внутривидовые подразделения). Отметим, что доказательства гибридизации в таких случаях отсутствуют, хотя далеко не всегда можно привести и генетические доказательства географической дифференциации аллеломорф, как это сделано, например, для *Spergula arvensis* (Briggs, Walters, 1969). Как и в случае гибридизации, географическая дифференциация аллеломорф представляет собой гипотетическую схему, основанную на отдельных хорошо изученных ситуациях, принимаемых за модельные. Такая дифференциация, по нашему мнению, более соответствует биологической стратегии растений, чем гибридизация (косвенными доказательствами географического расхождения аллеломорф является наличие форм из краевых частей 3-компонентной схемы в ее срединной части, что свидетельствует о

выщеплении гомозигот при скрещивании гетерозигот) и отсутствие формы, характерной для срединной части схемы в ее краевых частях (так как скрещивание только одной гомозиготы по данному свойству не может дать гетерозиготу по этому свойству). Заметим, что генетическая обусловленность признаков устанавливается именно по фенотипам (Левонтин, 1978).

Вследствие полного или неполного доминирования ареальные отношения аллеломорф могут быть различными (рис. 46). В случае полного доминирования (вариант II), когда по какому-либо свойству обособлены 2 аллеломорфы, граница между областями их распространения устанавливается лишь одна — с рецессивной гомозиготой, а граница гетерозиготы с доминантной гомозиготой может быть выявлена только при трудоемком изучении потомства в экспериментальных скрещиваниях,

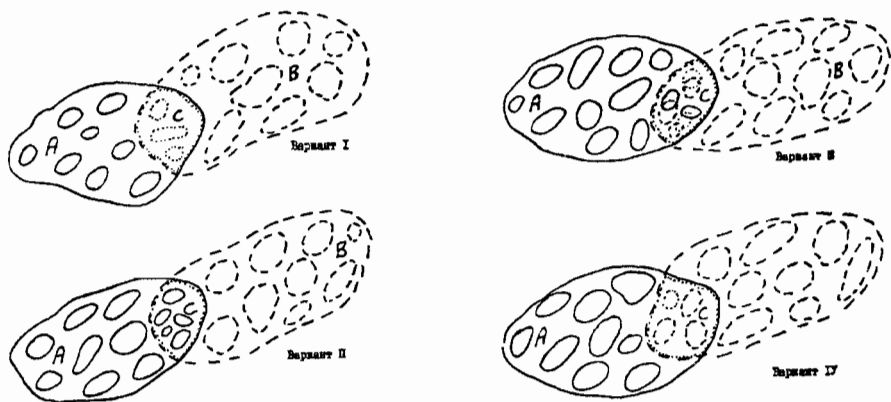


Рис. 46. Варианты взаимоотношений ареалов аллеломорф А, В и С. «Островки» — локальные популяции соответствующих аллеломорф. Вариант I — все аллеломорфы дифференцированы географически (неполное доминирование); вариант II — четкая географическая дифференциация 2 аллеломорф (полное доминирование), граница А с С визуально не прослеживается. Вариант III — ареал С включает все аллеломорфы, смешанные в локальных популяциях или обособленные экологически (неполное доминирование); вариант IV — ареал С включает 2 аллеломорфы с выраженными границами С с А и В (полное доминирование).

при которых выщепляющиеся рецессивные гомозиготы не будут погибать, как в естественных условиях. Доминантные же гомозиготы, естественно, не будут расщепляться.

В области перекрытия (ареал С) могут существовать и все 3 аллеломорфы при неполном доминировании (вариант III), но гетерозигота ограничена в своем распространении только этой областью. Аллеломорфы могут быть дифференцированы экологически или не дифференцированы, т. е. обитать совместно, или наблюдается и то, и другое. Наконец, возможен вариант IV (рис. 46), при котором в области перекрытия ареалов постоянно элиминируется доминантная гомозигота, тогда как рецессивная сохраняется. Границы распространения каждой аллеломорфы в этом случае могут быть установлены визуально.

При расселении вида происходит сегрегация генетических линий (аллеломорф), т. е. на новые территории распространяются не все формы, существующие в области оптимума. Именно поэтому на периферии своего ареала в каждом данном районе вид обычно не варьирует. Сегрегация происходит и при изменении климата на территории, заселенной несколькими формами. Одна за другой эти формы выпадают, пока не остается одна.

Уменьшение полиморфизма вида на периферии ареала, связанное с ослаблением потока генов, приводит к тому, что там могут проявиться в фенотипе мутации, которые в глубине ареала этого вида, как правило, находятся в рецессиве и в фенотипе не проявляются. Вероятно, это вызвано тем, что рецессивные гомозиготы по мутантному гену не способны существовать в тех условиях, в которых возникла мутация, но на периферии ареала условия могут благоприятствовать именно данной мутации и не благоприятствовать исходному фенотипу. Такие мутации способны существовать тысячелетия, и, по мере того как гены-модификаторы закрепляют баланс нового генотипа, он перестает быть мутантным. Приблизительный возраст некоторых прошлых мутаций можно установить по реликтовым местонахождениям их носителей. Так, совершенно очевидно, что в Северной Корее дриада является мигрантом времени максимального оледенения в среднем плейстоцене. Ее популяция там изолирована. Она была выделена как особый вид *Dryas nervosa* Juz., поскольку, кроме того, что она изолирована, листья у ее растений имеют на верхней стороне характерные стебельчатые железки. Наличие этих железок и свидетельствует о мутации, проявившейся в фенотипе на периферии ареала дриады много тысяч лет назад. Где произошла эта мутация, можно только гадать, но во всяком случае она произошла не на месте, т. е. не в Северной Корее, потому что такая мутация изредка обнаруживается и в других областях, например, она найдена и на растениях, собранных близ Воркуты, в Забайкалье, на Саяне.

До сих пор говорилось об одном свойстве, включающем два или три признака, но формы могут различаться и по нескольким свойствам, тогда возникает ситуация, при которой какая-то совокупность растений внешне как будто существенно отличается от другой совокупности, но сформулировать отличия оказывается делом сложным, поскольку признаки, что называется, плывут. Одно из объяснений этого явления состоит в том, что комбинирование аллелей в тот или иной ген не зависит друг от друга, и признаки разных свойств поэтому не скоррелированы. При составлении определительных таблиц этот момент нередко не учитывается и получается так, что, определяя растения, можно зайти в тупик, потому что один признак отвечает тезе, другой — антитезе, как например в случае с *Arenaria formosa* и *A. capillaris* во «Флоре СССР» (1936). Многие виды, называемые агрегатами, представляют собой целый всер форм, дивергирующих по разным направлениям в пространстве в сочетании с различными комбинациями аллелей в разных генах (*Silene tenuis* Willd., *Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch., *Cerastium mutabile* Gren., *Stellaria longipes* Golde, *Saxifraga bronchialis* L., *S. flagellaris* Willd. и др.).

Суждения о примитивности и продвинутости признаков у растений могут привести к недоразумениям или неопределенности. Так, в цветках эрик сочетаются примитивные и продвинутые признаки и разные особенности цветков развиваются независимо друг от друга и в разной степени, так что нет смысла говорить о степени продвинутости того или другого вида или рода (Palser, Murty, 1967).

Исследование корреляции признаков — важный момент в систематике растений. Уже давно известно, что каждый признак фенотипа определяется не одним геном, а некоторой их совокупностью и что каждый ген влияет на выраженность нескольких признаков. Эта точка зрения многократно подтверждена на дрозофиле, и зоологи усиленно утверждают, что формула «один ген — один признак» должна быть сдана в архив. По-видимому, так оно и есть, и использование этой формулы полезно только для начального осмысливания механизма передачи наследственности и ее отражения в фенотипах. С другой стороны, нужно, конечно, учитывать, что интеграция генотипов в животном мире выше, чем в растительном. Это следует из того, что изменчивость видов растений (даже в самом узком понимании категории «вид») намного шире, чем у видов животных (в некоторых классах, например у

птиц, индивидуальные отличия представителей одного вида могут быть выражены столь слабо, что человек различает отдельные особи с большим трудом даже через несколько лет наблюдений за ними). У очень многих видов растений диагностические признаки не скоррелированы между собой, хотя они, вероятно, скоррелированы с признаками, обычно не учитываемыми систематиками, например, физиологическими или биохимическими. Впрочем, по словам Ч. Ли (1978), «доли зигот полностью определяются частотами генов независимо от того, как расположены эти гены — на одной и той же хромосоме или нет... Два признака, контролируемые двумя парами сцепленных генов, распределяются совершенно независимо» (с. 163).

Взаимодействие генов иногда обуславливает появление признаков, отсутствовавших у родителей. Хрестоматийным примером является *Lathyrus odoratus* L. с пурпурными цветками, который образуется при скрещивании растений с белыми цветками (Лобашев, 1967). При самоопылении растений с пурпурными цветками получается отношение 9 : 7, т. е. 9 растений с пурпурными и 7 с белыми цветками. Такое расщепление, называемое дигибридным, свидетельствует о том, что признак определяется сочетанием аллелей в двух генах, причем антоциановую окраску дает именно сочетание доминантных аллелей в обоих генах. Если же в одном из них присутствует только один доминантный аллель, а в другом — оба аллеля рецессивны, то цветки будут белые.

Между размерами локальной популяции и полиморфизмом в ней существуют определенные отношения. В крупной популяции полиморфизм значительнее, поскольку в ней интенсивнее поток генов. Это хорошо видно на наскоммоопыляемых растениях. В крупных популяциях всегда много опылителей, а в мелких их мало (Кожевников, 1981). Известно также, что многие виды-перекрестники выработали в процессе эволюции способность к самоопылению на тот случай, если не произойдет перекрестное опыление. Самоопыление очень быстро ведет к гомозиготности; уже через 7—10 поколений популяция оказывается гомозиготной по большинству генов, что сильно снижает изменчивость в ней (Уильямс, 1968; Меттлер, Грегг, 1972; и др.). Если при этом учесть слабую корреляцию диагностических признаков, а также то, что аллеломорфы даже по одному свойству могут заметно различаться, то естественно, что гомозиготы по большинству генов нередко будут иметь отличия, возбуждающие систематика.

П. Эрлих и Р. Холм (1966) отметили, что многие популяции, по-видимому, полностью гомозиготны, но они как будто не страдают от этого. Они могут и не страдать в условиях, которые благоприятны для данной формы, но зато, как только условия изменятся, популяция исчезнет целиком. Полиморфизм потому и существует, что в изменяющихся условиях то одна, то другая форма получает превосходство. То же самое наблюдается и в разных частях ареалов большинства видов, если ареалы охватывают различные в физико-географическом отношении территории, в том числе различные высотные пояса в горах. Если сравнить, например, растения *Stellaria cherlandiae* (Fisch. ex Ser.) Will. из степного пояса Монголии и Южной Сибири с растениями, обитающими в верхних частях гор, то, на первый взгляд, кажется, что между ними нет ничего общего, поэтому растения из высокогорий и были выделены как особый вид *S. petraea* Bunge. Между крайними формами существуют плавные переходы и наконец оказывается, что различаются эти крайние формы только развитием. Рост и развитость растений могут быть как модификационными, так и генетически обусловленными, что доказал еще В. Иогансен в 1903 г. (Уильямс, 1968). Однако и генетически обусловленные различия в росте и развитии недостаточны для признания особых видов, если отсутствуют иные различия.

Phlox sibirica отличается от *P. alaskensis* по многим свойствам, как это показано в «Аркт. флоре СССР» (1980). Соответственно представлен сценарий формирования второго вида «в условиях изоляции берингийского рефугиума горными ледниками». В действительности же отличия этих видов сводятся только к разной развитости растений: более крупные в континентальных районах и сжатые на востоке Чукотки, что соответствует различиям климата. Показанные в ключе различия по опушению не соответствуют действительности. На Колыме, например, обычны растения «с белыми членистыми волосками различной длины, простыми или головчатыми», которые, согласно «Аркт. флоре СССР», характеризуют *P. alaskensis*. Указано также, что *P. sibirica* с гольцов и из тундровых районов Анюйского нагорья габитуально менее резко отличается от *P. alaskensis*, чем растения лесных районов, однако и они обнаруживают весь комплекс диагностических признаков *P. sibirica*. Этот комплекс включает признаки, связанные исключительно с развитостью растений, поэтому *P. alaskensis* представляет только форму из более суровых условий, и у нас нет уверенности, что его нужно отличать хотя бы в ранге подвида.

Поскольку среда обитания дифференцирована не только географически, но и локально (в пределах ландшафта), то и распределение аллеломорф согласовано с внутриландшафтными геосистемами. Так, вдоль всей северной границы ареала *Betula pubescens* обычны как характерные формы этого вида, так и с изогнутыми стволами. Естественно, что они занимают разные местоположения, режим которых согласуется с внешним обликом деревьев. Различие форм может быть столь разительным, что уже давно отыскивались признаки (кроме изогнутости стволов), позволяющие различать эти формы как виды. Отмечается (Флора северо-востока..., 1976), что *B. tortuosa* отличается от *B. pubescens* вперед направленными боковыми лопастями кроющих чешуй, кроме того указываются еще некоторые признаки, ничего не значащие в систематике берез. Однако направленные вперед боковые лопасти у чешуй обычны по всей Сибири там, где предполагается наличие только *B. pubescens* s. str. Поэтому мы считаем, что этот признак медулирующий и *B. tortuosa* является аллеломорфой, которая свойственна *B. pubescens*. Что касается *B. tortuosa* то это — экологически обусловленная форма, возможно детерминированная генетически. Отсутствие систематических признаков не является препятствием для придания этой форме ранга подвида, т. к. в северных районах распространены чистые популяции. Но процесс эволюции до видового уровня в данном случае не завершен.

В популяциях многих видов дифференциация еще только наметилась. При этом видно, что процесс идет без влияния среды, только на генетической основе, поскольку все растения находятся в одинаковых условиях. Так, на протяжении всего ареала *Rubus arcticus* имеет тройчатые листья. Однако в разных его частях встречаются экземпляры, у которых нижние листочки б. м. надрезаны или даже двухлопастны. В бассейне Усы найдены локальные популяции этого вида, в которых большой процент составляли экземпляры с рассеченными нижними листочками. Рассеченность была различной: от едва наметившейся до практически полной, так что листья выглядели как 5-листочковые.

Географическая дифференциация, которую мы наблюдаем в настоящее время, имеет различную степень выраженности. Нередко хорошо обособленные виды в районах контакта с прародительскими видами демонстрируют отклонения к последним, причем обусловленные экологически. Так, в сырых лесах (уже в подзоне северной тайги) встречаются растения *Valeriana capitata* более 0.5 м выс. и с зонтиковидным (не головчатым) соцветием. Несомненную принадлежность к данному виду определяют лишь стеблевые листья, характер которых свидетельствует об их происхождении от листьев *V. officinalis* путем редукции боковых лопастей, так что от

них остается лишь пара узких сегментов, а конечная лопасть относительно увеличивается. Прикорневые листья становятся тройчатыми, а соцветие — головчатым.

В случае с названными валерианами имеет место вторичный контакт их ареалов, т. е. произошедший после того как дифференциация завершилась в изоляции, в совершенно различных условиях.

В соответствии с трехкомпонентной схемой (рис. 46) дифференциация несомненно связана с изоляцией, но при этом она, как правило, достигает только подвидового уровня. Примеров подобного рода существует очень много. В районах контакта *Lycopodium annotinum* нередко имеются переходные формы, сочетающие признаки типового подвида и *ssp. pungens*. У растений с разреженными листьями на ползучей части стебля, с заметными перехватами (признаки *ssp. pungens*) листья на стоячих стеблях отклонены горизонтально или даже несколько вниз, а колоски превышают 1.5 см, т. е. по этим признакам такие растения сближаются с типовым подвидом. Что же касается шиповидной верхушки листа, то она характерна для обоих подвидов, а пильчатый край листьев у типового подвида иногда едва заметен или вовсе не заметен. Переходные экземпляры составляют иногда целые локальные популяции. Они обнаруживаются в равнинной северной тайге и в горных районах с поясностью растительности.

В популяциях *Cirsium helenioides* по мере углубления в северную тайгу начинают встречаться экземпляры этого вида, переходные к *C. heterophyllum*. На некоторых их листьях имеются лопасти, хотя другие листья цельнокрайние. Корзинка обычно одна, но имеются и 2—3 недоразвивающихся боковых.

Сравнение изменчивости одного вида в разных регионах дает ценную информацию о его динамике. В горах Бырранга целый ряд видов имеет очень широкую экологическую амплитуду и, соответственно, различный облик растений. К ним относятся *Arabis petraea*, *Saxifraga flagellaris*, *S. cespitosa*, *Eritrichium villosum*, *Myosotis suaveolens*, *Salix polaris*, *Papaver polare*, *Draba lactea*, *D. pilosa*, *D. alpina*, *Oxytropis middendorffii*, *O. nigrescens*, *Androsace chamaejasme*, *Ranunculus sulphureus*, *Festuca brachyphylla*, *Senecio resedifolius* и др. Если сопоставлять флору Бырранга с флорой Чукотки, то большая представленность перечисленных видов и их большая изменчивость в первой флоре свидетельствует об их первичности на Таймыре по сравнению с Чукоткой. Вместе с тем, имеющиеся палеогеографические данные свидетельствуют о мощном прессинге, которому подвергся растительный мир обоих этих регионов в период последнего оледенения. Это ставит под сомнение установившееся представление о том, что более богатые биотипами или попросту более вариабельные региональные популяции вида являются первичными или попросту более древними, чем менее вариабельные. Естественно полагать, что степень изменчивости вида может быть не только функцией времени, но и функцией экологического пространства данного региона. В последнем случае вариабельность вида увеличивается на новой для него территории, на которую он мигрировал и где для него оказались благоприятные условия. Увеличение вариабельности связано с первоначальным расширением экологической амплитуды. Так, на Чукотке *Arabis petraea* обитает исключительно на речных галечниках и варьирует там слабо. В горах Бырранга это — один из наиболее повсеместных видов с широкой амплитудой изменчивости по многим признакам, что связано прежде всего с размерами растений, варьирующими по высоте от 2—3 до 20 см. Однако и одинаково развитые растения в разных по условиям увлажнения местах различаются по опушению. На сухой, сильно обдуваемой древесине растения густо опушены со значительным участием ветвистых волосков; кроме того, растения образуют плотные дерновинки. На влажном грунте опушение развито очень слабо; иногда оно представлено лишь пучком из нескольких ресничек на конце листа. Молодые растения на обильно увлажняе-

мых местах иногда совсем голые. Не лишне отметить, что молодые растения *Arabis petraea* на дресвяных участках уподобляются представителям рода *Draba*, в частности, *D. lactea*. Если в условиях оптимума развитие растений происходит в тенденции к увеличению разнообразия форм роста, то в критической обстановке наблюдаются явления уподобления этих форм той из них, которая терпит наименьший стресс. Как известно, это приводит к формированию конвергентных структур, т. е. когда жизненная форма одного вида уподобляется жизненной форме другого, совсем не родственного вида. Это четко прослеживается в районах, в которых существует значительная экологическая пестротность, т. е., прежде всего, в горных районах.

Широкий спектр локальных обстановок в горах Бырранга объясняет изменчивость многих видов в разных частях этого спектра. Например, *Deschampsia cespitosa* ssp. *boreale* на верхних седловинах, где она является массовым видом, становится мелкой и имеет сжатые метелки соцветий, т. е. довольно мало сходна внешне с растениями из поймы Боотанкаги. В меньшей степени экотопологическая изменчивость характеризует *Draba ochroleuca*, *Myosotis suaveolens* и др.

Внутрипопуляционная изменчивость растений более свойственна нижнему поясу гор. Она имеет различную выраженность. В популяциях некоторых видов хорошо видно, что существует не одна форма. Однако в ряде случаев различия выступают лишь на живых растениях и утрачиваются на засушенных. Так, *Claytonia joanneana* имеет две формы по характеру цветков, что бросается в глаза на живых растениях и неприметно на гербарии даже в том случае, если образцы брались специально для констатации различий. В популяциях *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii* растут рядом красноватые и зеленые растения, но засушенные экземпляры становятся одноцветными. Разумеется эти различия не имеют таксономического значения, а только отражают внутривидовую изменчивость как и другие признаки у разных видов, признаваемые иногда за таксономически значимые (в этом отношении особенно показательна обработка рода *Saxifraga* в «Аркт. флоре СССР», вып. IX, I).

По ключу в «Аркт. флоре» *Papaver angustifolium* отличается от *P. lapponicum* только нерассеченной долей листа. В локальных популяциях нередко имеется смесь растений с рассеченными и нерассеченными долями. Волоски на стрелках *P. angustifolium* прижатые или полуприжатые, а верхушки долей листьев слегка закругленные. Однако среди определенных А. И. Толмачевым растений (LE) есть и такие, у которых волоски оттопырены, а доли листьев заострены.

Некоторые виды близ предела своего географического распространения встречаются спорадически. Обычно принимается, что в таких случаях изменчивость вида меньше, чем в глубине его ареала. Тем не менее, в бассейне Боотанкаги изменчивость ряда видов близ границы своих ареалов остается весьма существенной. Так, у *Carex macrogyna* часто наблюдаются 2, и 3 рыльца. Мешочки по плоскостям только изредка с мельчайшими щетинками в верхней части (или даже с пупыршками), а чаще абсолютно голые и даже глянцеватые, хотя по краю с короткими ресничками. Иногда щетинки на мешочках весьма обильны, причем на растениях из условий мало для них благоприятных. Из сильно различающихся местообитаний и растения этой осоки могут быть приняты за разные виды, хотя отличия касаются лишь внешнего облика. Например, растения из обдуваемого места над склоном в долину имеют более узкие и более коричневые пестичные колоски, а растения с подножья того же склона имеют на женских чешуях более широкие и светлые полоски.

У *Minuartia verna* ssp. *glacialis* иногда отмечаются 4-створчатые коробочки, но с 3 рыльцами, и 3-створчатые коробочки с 2 рыльцами.

В некоторых случаях проявление диагностических признаков связано с развитостью растений, часто возрастной. Так, у молодых растений *Stellatia ciliatosepala* отсутствуют реснички на чашелистиках и пленчатые прицветники (т. е. основные признаки этого вида). Однако у более старых растений, которые в несколько раз выше, а все их органы крупнее, имеются и реснички, и пленчатые прицветники.

В понимании изменчивости вида немаловажную роль играет прежде всего представление, а также о его ближайших родственниках. Укоренившееся представление часто мешает осознанию того, что выделенные где-то далеко виды могут быть просто формами вида, который нам хорошо знаком. Когда мы вдруг выясняем, что эти чужеземные формы встречаются и в наших краях, то непременно говорим с энтузиазмом о новом для нашей флоры виде и о чудесных миграциях. Так, всего 10 лет назад недалеко от центра Кембриджа был найден новый для британской флоры вид — *Lemna minuscula*, распространенный в теплых районах обеих Америк (Leslie, Walters, 1983). Позднее он обнаружился еще в 10 графствах, в 24 разных местах: в прудах, канавах, каналах и речках. По условиям обитания он не отличается от туземных видов. Данный вид близок *L. minor*, от которой отличается меньшими размерами пластинки с одной (а не 3) жилками. Произрастая совместно с *L. minor*, *L. gibba* и *Spirodella polyrhiza*, *L. minuscula* способна подавлять названные виды. Это позволяет предположить успешную колонизацию *L. minuscula* в будущем по аналогии с *Elodea nuttallii*, в последние годы подавляющей *E. canadensis*, интродуцированную в Британию в 1842 г. *L. minuscula* была обнаружена также во Франции, Германии и Швейцарии.

Все сказанное позволяет предполагать, что *L. minuscula*, во-первых, не является видом, а только аллеломорфой *L. minor*, во-вторых, она, по-видимому, не была интродуцирована из Америки, а существовала в Европе с тех пор как там существует *L. minor*. При происходящем изменении климата *L. minuscula* находится теперь в максимально благоприятных для себя условиях, поэтому увеличивает численность и теснит свою исходную форму — *L. minor*. В соотношениях форм несомненно действует синергетическая закономерность о равновесных и неравновесных состояниях систем (Пригожин, Стенгерс, 1986).

При стрессовом воздействии, например при изменении климата в неблагоприятном направлении, популяции, как уже говорилось, истощаются, становятся мелкими и изолированными, в них идет гомозиготизация, в результате которой рецессивные аллели получают возможность проявиться в фенотипе. В таких популяциях происходит дрейф генов, т. е. случайное накопление генов, которые в больших популяциях не накапливаются. Имеются две точки зрения на связь дрейфа генов с отбором. Одна — дрейф генов согласован с отбором, другая — дрейф генов с отбором не связан, поэтому в отечественной литературе дрейф генов относят к генетико-автоматическим процессам. Нам представляется, что дрейф генов с отбором связан конечным результатом уже хотя бы потому, что летальные сочетания аллелей не способны накапливаться, а будут устранены именно отбором. Наоборот, получившие численное преимущество сочетания аллелей сохраняются благодаря отбору, не уничтожившему их, хотя эти сочетания могут обуславливать менее адаптационно значимые признаки по сравнению с сочетаниями, устраненными в ходе дрейфа генов, т. е. сам дрейф с отбором не связан.

Понимание эволюции изучаемых групп способствует пониманию их современных таксономических отношений и наоборот. Таксономические отношения предстают как временной срез филогенетического древа изучаемой группы. Используя понятия современной теории эволюции, в значительной мере основанной на популяционной генетике, и данные палеогеографии, мы постоянно корректируем полноту картину, пока не устраним имеющиеся противоречия. При изучении

ряда таксонов, представители которых не фоссилизуются, такой подход оказывается единственно возможным. «Все генетические, цитологические, экологические, географические и палеонтологические свидетельства должны быть приняты во внимание для понимания истории. Но первоначальная работа таксономиста сводится к классификации наследуемых фенотипов, описанию их и закреплению их названий. После этого генетик может исследовать их родство и историю, используя все свидетельства, доступные из различных источников» (R. Gates, по: Croizat, 1962 : 562).

Установление наследуемых фенотипов возможно при использовании элементарных знаний по классической и популяционной генетике, дающих модели изменчивости. Таким образом, основной задачей таксономии является изучение изменчивости, с тем чтобы определить рамки таксонов. Популяционная генетика не даст критериев вида, но четко показывает, что вид — это сложная единица, составленная морфологическими единицами более низкого порядка, которые определяются сочетаниями аллелей и которые могут существенно различаться. Полиморфизм вида — это характерное условие его процветания.

По мнению некоторых авторов, следует различать таксономию и таксогению. Первая оперирует множествами организмов, составляющих современный срез филогенетического древа. Вторая устанавливает филогенетические связи. Таксогения наиболее тесно связывает биогеографию с систематикой и классификацией (Croizat, 1962 : 288). По словам этого автора, таксогения использует материал таксономии, в которой различаются формальный и концептуальный подходы. Концептуальная таксономия делает больший упор на четкость различий между сравниваемыми совокупностями, чем на определение рангов. Концептуальная таксономия допускает двойственный подход к категории «вид» или даже существование двух понятийных видов: морфологического (таксономического) и биологического (Грант, 1980). Изменчивость признаков часто принимают за самостоятельную область исследования, если и связанную с таксономией, то только косвенно. Понятие «фенетика» было предложено Лэвисом еще в 1939 г. (Davis, Heywood, 1963). Затем предлагались эквивалентные понятия пойкилиология (Bocher, 1963) и гексономия (Скворцов, 1971).

Двойственный подход к виду привел к существованию двусмысленной систематики, с одной стороны дробящей естественные множества организмов, с другой — укрупняющей их. Такой подход может быть преодолен лишь при осознании того, что родство в организменном мире определяется генетически и соответственно формируются таксоны. Биологическая концепция вида по своей сути является генетической (Алтухов, 1983), но один из основных способов ее применения основан на изучении изменчивости признаков, так как включает оценку степени их консерватизма. Поэтому в выделении какой-то особой науки об изменчивости нет необходимости, поскольку все, что такой науке предписывается, принадлежит систематике. Ведь на изучении вариабельности и корреляции признаков и зиждется определение ранга популяций. При этом особое внимание следует уделять изменчивости диагностических признаков в локальных популяциях, так как в них легко может быть прослежено менделирование этих признаков, если оно имеет место. При выявлении связи локальных, местных и региональных популяций упор должен делаться на сходство, а не на различие, так как изменчивость в рамках вида может быть весьма существенной (вспомним изменчивость *Homo sapiens*). Таким образом, границы видов определяются изнутри, через определение структуры, которая в каждом случае может быть особой, так как известно, что виды разнокачественны (по степени полиморфизма, возрасту, происхождению и т. п.). Всеобщий критериев вида, по-видимому, не существует. По замечанию Л. Метглера и Т.

Грегга (1972), «если бы мы могли найти действительно объективный, всеобъемлющий и практический критерий для определения вида, то эволюционная теория оказалась бы в опасности» (с. 47). Единственный, но не абсолютный критерий видов — это несскрещиваемость, поскольку каждый вид представляет сбалансированную систему генетического материала. Если два вида гибридизируют, отбор направлен против гибридов, которые нарушают баланс генов и дают ослабленное потомство (Айала, 1981, 1984). Это не исключает того, что виды все же гибридизируют. Известно много случаев гибридогенных видов. Хорошо исследован феномен интрогрессивной гибридизации (Anderson, 1949; Benson, 1962 и др.) (рис. 47), благодаря которой отдельные виды существуют в изменившейся со времени их процветания обстановке.

И тем не менее, как показывают наблюдения в природе, гибридизация происходит очень редко даже тогда, когда для этого имеются возможности. Смещения видов в природе, как правило, не бывает, бывает смещение форм одного вида, нередко дающих при скрещивании эффект гетерозиса. Эти формы целесообразно различать таксономически в рамках подвидов и разновидностей. По мнению некоторых исследователей, понятие «разновидность» изжило себя, так как утратило содержание. Однако это понятие утратило лишь то содержание, которое в него вкладывал Линней (растение, измененное почвой, климатом и т. д.). С позиций популяционной генетики понятие «разновидность», наоборот, можно принять как совершенно конкретное — это одна из генетических линий (аллеломорф), возникающая при рекомбинации аллелей. Подвид отличается от разновидности не степенью морфологических отличий, а ценопопуляционно. Подвидом является такая форма, которая встречается в природе в виде чистых локальных популяций наряду со случаями, когда она обнаруживается вместе с типовой формой. Ареал подвида может быть вложен в ареал типовой формы, но может и отличаться. Разновидность, с этой точки зрения, не образует чистых популяций, а всегда встречается только

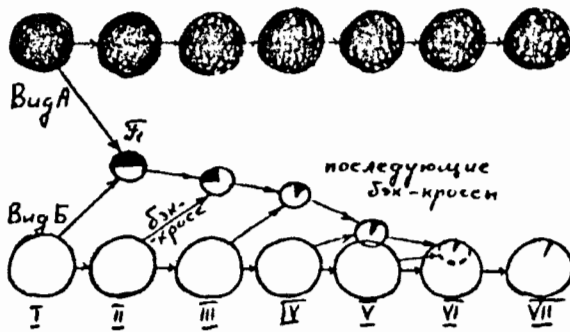


Рис. 47. Диаграмма, иллюстрирующая интрогрессивную гибридизацию — скрещивание двух видов с последующими бэк-кроссами на одного из родителей и поглощением некоторых генов одного вида, по крайней мере отдельными членами популяции другого вида (по: Benson, 1962).

вместе с типовой формой. В генетическом отношении подвид может не отличаться от разновидности, представляя результат либо комбинационной изменчивости, либо полиплоидную форму, либо стабилизированную мутацию, а также бывшие виды, в настоящее время наполовину ассимилированные производными от них видами.

Популяционный подход к систематике предполагает установление биологических, а не так называемых таксономических видов. Противопоставление концепций биологического и таксономического видов, как известно, породило в отечественной систематике две школы, связанные с именами В. Л. Комарова и Н. И. Вавилова. Первая из них по существу являлась феноменологической, провизорной и соответственно допускала индивидуальное отношение систематиков к трактовке ран-

ношению конкретное — это одна из генетических линий (аллеломорф), возникающая при рекомбинации аллелей. Подвид отличается от разновидности не степенью морфологических отличий, а ценопопуляционно. Подвидом является такая форма, которая встречается в природе в виде чистых локальных популяций наряду со случаями, когда она обнаруживается вместе с типовой формой. Ареал подвида может быть вложен в ареал типовой формы, но может и отличаться. Разновидность, с этой точки зрения, не образует чистых популяций, а всегда встречается только

га таксонов. Вавиловская школа опиралась на генетику, но не приняла законченный облик, так как биологический код был открыт только 20 лет спустя после гибели Вавилова.

В настоящее время стало ясно, что огромное число таксономических видов относится к значительно меньшему числу биологических видов, являющихся современным этапом эволюции растений. Задачей современной систематики следует считать установление биологических видов со всей их внутренней структурой, с использованием элементарных представлений популяционной и сравнительной генетики. Развитие такого подхода позволит подойти к биологически обоснованной теории систематики, до сих пор не разработанной. На этом пути имеются, помимо прочего, методологические сложности. Так, мнение многих биологов можно выразить словами L. Croizat (1962 : 474): «Природа действует только уровнями и средними, таковы законы». Однако усреднение значений признаков скрывает подчас их генетическую природу. Если, например, две линии обусловлены менделевским расщеплением и одна из них имеет длину органа 4 см, а другая 2 см, то среднее из них будет 3 см, которое может вообще не встречаться в природе (в случае полного доминирования) и соответственно представляет сугубо логическую, но не биологическую категорию. При этом сам факт менделевского расщепления по данному свойству снивелирован и естественное расхождение признаков рассматривается как их схождение.

На основе генетической концепции вида была выполнена монографическая обработка рода *Dryas* (Кожевников, 1984-85а). Согласно этой обработке, род *Dryas* составляют 6 видов. При традиционном фенетическом подходе в этом роде различают до 15 и более видов (Аркт. флора, 1984; Флора Сибири, 1988; и др.).

В связи с отсутствием общепризнанного биологического понимания видообразования современные «определители» и «флоры» переполнены фиктивными видами. В качестве примеров приведем перечень, в котором в скобках указаны внутривидовые категории, обычно фигурирующие в качестве самостоятельных видов в ключах определения растений. В ряде случаев сделаны ссылки на литературные источники, если авторы являются специалистами по данной группе и их аргументация согласуется с представлениями о генетико-популяционных механизмах. В перечне не уточняется ранг внутривидовых подразделений, поскольку не во всех случаях он достаточно обоснован.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. (*C. dickieana* R. Sim); *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (*B. boreale* (E. Fries) Milde); *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. (*L. cajanderi* Mayr); *Potamogeton pusillus* L. (*P. berchtoldii* Fieb.); *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. (*H. orthantha* Sorens.) (Цвелев, 1976); *Alopecurus alpinus* Smith (*A. glaucus* Less., *A. stejneri* Vasey, *A. pseudobrachystachyus* Ovcz.) (Цвелев, 1976); *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (*D. sukatschewii* (Popl.) Roshev., *D. borealis* (Trautv.) Roshev., *D. obensis* Roshev., *D. komarovii* V. Vasil., *D. brevifolia* R. Br., *D. glauca* C. Hartm.) (Цвелев, 1976); *Trisetum spicatum* (L.) Richt. (*T. molle* Kunth) (Hulten, 1968); *Poa abbreviata* R. Br. (*P. jordalii* A. Pors.) (Hulten, 1973); *Poa arctica* ssp. *cespitans* (Simm.) Nannf. (*P. tolmatschewii* Roschev.); *P. glauca* Vahl (*P. filiculmis* Roschev.); *P. pratensis* L. (*P. raduliformis* Probat.); *Dupontia fisheri* R. Br. (*D. psilosantha* Rupt., *D. pelligera* (Rupr.) A. Love et Ritchie) (Hulten, 1968); *Festuca brachyphylla* Schult. et Schult. f. (*F. brevissima* Jurtz., *F. hyperborea* Holmen, *F. vivipara* (L.) Smith); *F. kolymensis* Drob. (*F. auriculata* Drob., *F. lenensis* Drob.); *F. rubra* L. (*F. cryophila* V. Krecz. et Borb. = *F. rubra* ssp. *arctica* (Hack.) Govor.) (Цвелев, 1976); *Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub (*Bromus ircuitensis* Kom. = *Bromopsis pumpelliana* ssp. *korotkiji* (Drob.) Tzvel.) (Цвелев, 1976); *L. villosissimus* (Scribn.) Tzvel. (*L. ajanensis* (V. Vassil.) Tzvel.); *Eriophorum polystachyon* L. (*E. triste* (Th. Fries) Hadac et A.

(Love); *Carex norvegica* Retz. (*C. angarae* Steud.) (Фл. Центр. Сибири, 1979); *C. aquatilis* Wahl. (*C. stans* Drej.) (Hulten, 1968); *C. bigelowii* Torr. ex Schwein. (*C. soczavaeana* Gorodk.); *C. capillaris* L. (*C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor.) (Hulten, 1968); *C. lapponica* O. Lang (= *C. bonanzensis* Brit.) (Фл. Центр. Сибири, 1979); *C. nesophila* Holm (*C. microchaeta* Holm); *C. subspathacea* Wormsk. et Hornem. (*C. ramenskii* Kom.); *Juncus triglumis* L. (*J. albescens* (Lange) Fern.) (Hulten, 1968); *J. castaneus* Smith (*J. leucochlamys* Ling. ex V. Krecz.) (Hulten, 1968); *Veratrum lobelianum* Bernh. (*V. oxysepalum* Turcz.); *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. (*C. bracteatum* (Willd.) Schlecht.) (Hulten, 1968); *Betula nana* L. (*B. exilis* Sukacz.) (Hulten, 1968); *B. platyphylla* Sukacz. (*B. cajanderi* Sukacz.); *Alnus fruticosa* Rupt. (*A. kamtschatica* (Regel) Kom.); *Rumex graminifolius* Lamb. (*R. beringensis* Jurtz. et Petrovsky, *R. krausii* Jurtz. et Petrovsky); *Polygonum bistorta* L. (*P. ellipticum* Willd. ex Spreng.); *Stellaria edwardsii* R. Br. (*S. ciliatosepala* Trautv.); *S. longipes* Goldie (*S. crassipes* Hult., *S. monantha* Hult., *S. laeta* Richards, *S. peduncularis* Bunge); *Cerastium alpinum* L. (*C. beeringianum* Cham.; *C. regelii* Ostenf., *C. jensejense* Hult., *C. scammaniae* Polun., *C. fischerianum* Ser.); *Minuartia arctica* (Stev.) Aschers. et Graebn. (*M. obtusiloba* (Rydb.) Hause); *M. verna* (L.) Hiern. (*M. rubella* (Wahl.) Hiern.) (Кувасв, 1981); *Caltha palustris* L. (*C. arctica* R. Br., *C. caespitosa* Schipcz., *C. violacea* Khokhr.); *Ranunculus pedatifidus* Smith (*R. punctatus* Jurtz., *R. affinis* R. Br.); *R. propinquus* C. A. Mey. (*R. turneri* Greene) (Елневский, Дервиз-Соколова, 1981); *R. karelinii* Czer. = *R. gelidus* Kar. et Kir. (*R. grayi* Britt.) (Hulten, 1968; Черепанов, 1981); *R. hyperboreus* Rottb. (*R. tricrenatus* (Rupr.) Jurtz. et Petrovsky); *R. rugmaeus* Wahl. (*R. sabinii* R. Br.) (Hulten, 1968); *R. pallasii* Schlecht. (*R. spitsbergensis* Hadac); *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh. (*P. paucistaminum* Tolm. et Petrovsky, *P. minutiflorum* Tolm.); *P. polare* (Tolm.) Perf. (*P. tichomirovii* (Ju. Kozhev.) Khokhr., *P. uschakovii* Tolm. et Petrovsky, *P. gorodkovii* Tolm. et Petrovsky) (Хохряков, 1985, p. p.); *Cochlearia officinalis* L. (*C. arctica* Schlecht., *C. groenlandica* L.) (Hulten, 1968); *Cardamine hyperborea* O. E. Schulz (*C. digitata* Richards.) (Schulz, 1903); *Smelowckia calycina* ssp. *integrifolia* (Seem.) Hult. (*S. porsildii* (Drury et Rollins) Jurtz. = *S. jurtzevii* Velitschkin); *Draba lactea* Adams (*D. pseudopilosa* Pohle) (Беркутенко, 1979, 1983); *D. ochroleuca* Dunge (*D. tichomirovii* Ju. Kozhev.) (Беркутенко, 1983); *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch. (*A. tschuktschorum* Jurtz.); *Cardaminopsis petraea* (L.) Hiit. (*Arabis septentrionalis* N. Busch, *A. umbrosa* Turcz.) (Беркутенко, 1983); *Sedum roseum* (L.) Scop. (*Rhodiola borealis* Boriss., *R. krivochishinii* Sipl., *R. atropurpurea* (Turcz.) Trautv.); *Saxifraga flagellaris* Willd. (*S. platysepala* (Trautv.) Tolm., *S. setigera* Pursh) (Hulten, 1964); *S. bronchialis* L. (*S. spinulosa* Adams, *S. anadyrensis* Losinsk., *S. funstonii* (Small) Fedde, *S. cherlerioides* D. Don) (Hulten, 1968); *S. foliolosa* R. Br. (*S. ferruginea* Grah.); *S. cespitosa* L. (*S. monticola* (Small) Fedde); *S. nivalis* L. (*S. tenuis* (Wahl.) H. Smith ex Lindm.); *S. nelsoniana* D. Don (*S. porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky); *S. calycina* Sternb. (*S. unalaskensis* Sternb.) (Хохряков, 1985); *S. rivularis* L. (*S. hyperborea* R. Br., *S. arctolitoralis* Jurtz. et Petrovsky) (Хохряков, 1985); *Chrysosplenium alternifolium* L. (*C. tetrandrum* (Lund) Th. Fries, *C. rosendahlia* Packer); *Potentilla gelida* C. A. Mey. (*P. hyparctica* Malte); *P. hookerana* Lehm. (*P. arenosa* Juz., *P. chamissonii* Hult.); *P. uniflora* Ledeb. (*P. vahliana* Lehm., *P. villosa* Pall. ex Pursh., *P. vulcanicola* Juz.); *P. nivea* L. (*P. crebridens* Juz.) (Хохряков, 1985); *Rubus arcticus* L. (*R. stellatus* Smith) (Hulten, 1968); *D. octopetala* L. (*D. punctata* Juz., *D. incisa* Juz., *D. ajanensis* Juz.); *D. integrifolia* Vahl. (*D. crenulata* Juz., *D. chamissonis* Spreng. ex Juz.); *Astragalus tugarinovii* Basil. (*A. kolyomensis* Jurtz.); *A. inopinatus* Boriss. (*A. pseudoudsurgens* Jurtz.); *Oxytropis ajanensis* (Regel et Til.) Bunge (*O. semiglobosa* Jurtz.) (Павлова, 1981); *Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch. (*O.*

czukotica Jurtz., *O. gorodkovii* Jurtz.); *O. strobilaceae* Bunge (*O. subnutans* (Jurtz.) Jurtz., *O. uschakovii* Jurtz., *O. adamsiana* (Trautv.) Jurtz., *O. vassilczenkoi* Jurtz.) (Хохряков, 1985); *O. sverdrupii* Lyngé (*O. wrangelii* Jurtz.); *O. campestris* (L.) DC. (*O. sordida* (Willd.) Pers., *O. jordalii* A. Pors.) (Хохряков, 1985); *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Thell. (*H. arcticum* B. Fedtsch., *H. sachalinense* B. Fedtsch., *H. americanum* (Michx.) Britt.) (Fernald, 1925; Хохряков, 1985); *Lathyrus maritimus* L. (*L. aleuticus* (Greene) Pobed.); *Callitriche palustris* L. (*C. subanceps* V. Petrov); *Empetrum nigrum* L. (*E. subholarcticum* V. Vassil., *E. sibiricum* V. Vassil.); *Epilobium davuricum* Fisch. ex Hornem. (*E. arcticum* Sam); *Hippuris vulgaris* L. (*H. lanceolata* Retz.); *Bupleurum triradiatum* Adams ex Hoffm. (*B. americanum* Coult. et Rose); *Pyrola rotundifolia* L. (*P. incarnata* (DC.) Freyn, *P. grandiflora* Rad.) (Аркт. фл. СССР, 1980); *Orthilia secunda* (L.) House (*O. obtusata* (Turcz.) Jurtz.); *Ledum palustre* L. (*L. decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud.); *Rhododendron lapponicum* (L.) Wahl. (*R. parvifolium* Adams); *Diapensia lapponica* L. (*D. obovata* (Fr. Schmidt) Nakai); *Primula tschuktschorum* Kjellm. (*P. beringensis* (A. Pors.) Jurtz.); *Androsace gorodkovii* Ovcz. et Karav. (*A. semiperennis* Jurtz.); *Armeria maritima* (Mill.) Willd. (*A. arctica* (Cham.) Wallr.); *Phlox sibirica* L. (*P. alaskensis* Jordal) (Hulten, 1968); *Myosotis suaveolens* Waldst. et Kit. (*M. asiatica* (Vestergr.) Schischk. et Serg.); *Eritrichium aretioides* (Cham.) DC. (*E. tschuktschorum* Jurtz. et Petrovsky); *Thymus sibiricus* (Serg.) Klok. et Shost. (*T. oxyodontus* Klok., *T. japonicus* (Hara) Kitag., *T. reverdattoanus* Serg., *T. extremus* Klok., *T. ochotensis* Klok.); *Castilleja pallida* L. (*C. pavlovii* Rebr., *C. hyparctica* Rebr., *C. caudata* Rebr., *C. pseudohyperborea* Rebr.); *Pedicularis lanata* L. (*P. alopecuroides* Stev. ex Spreng., *P. dasyantha* Hadac) (Hulten, 1968, 1973); *P. sudetica* Willd. (*P. pacifica* (Hult.) Ju. Kozhev., *P. albolabiata* (Hult.) Ju. Kozhev., *P. interioroides* (Hult.) Khokhr., *P. novaiae-zemliae* (Hult.) Ju. Kozhev., *P. pseudoskopulorum* Ju. Kozhev. et Tikhm., *P. scopulorum* A. Gray, *P. gymnostachya* (Trautv.) Khokhr.); *Lagotis glauca* Gaertn. (*L. minor* (Willd.) Standl.) (Hulten, 1968); *Galium trifidum* L. (*G. brandegei* Gray); *Campanula uniflora* L. (*C. tschuktschorum* Jurtz. et Fed.); *Solidago multiradiata* Ait. (*S. compacta* Turcz., *S. cuprea* Juz.) (Hulten, 1968, 1973); *Erigeron acris* L. (*E. politus* Fries, *E. kamtschaticus* DC.) (Hulten, 1968); *E. eriocephalus* J. Vahl (*E. humilis* Grah.); *Aster alpinus* L. (*A. serpentimontanus* Tamamsch., *A. fallax* Tamamsch., *A. korschinskyi* Tamamsch.); *Artemisia globularia* Bess. (*A. flava* Jurtz.) (Hulten, 1973); *A. senjavinensis* Bess. (*A. androsacea* Scem.) (Hulten, 1968); *Nardosmia frigida* (L.) Hook. (*N. nivalis* (Greene) Jurtz.); *Arnica frigida* C. A. Mey. (*A. iljinii* (Maguire) Iljin, *A. angustifolia* Vahl); *Senecio resedifolius* Less. (*S. hyperborealis* Greene); *Saussurea tilesii* (Ledeb.) Ledeb. (*S. tschuktschorum* Lipsch., *S. tomentosella* Khokhr.).

Этот перечень показывает, что вместо 300 видов нужно признавать только 116.

Популяционно-генетическое мышление способствует выяснению отношений между таксонами и при гербарной работе, если имеются большие серии образцов. В обработке ссм. *Caryophyllaceae* для Центральной Азии около 30 видов в разных родах были оценены только как внутривидовые единицы (Кожевников, 1985, 1994). Очень многие литературные примеры поддаются истолкованию с генетико-популяционных позиций. При этом возникают иные представления об отношениях таксонов, флорогенезе, истории растительного покрова по сравнению с теми, которые основаны на результатах феноетической систематики. Как известно, эти результаты никогда не бывают однозначными: сколько имеется обработок таксономических групп, столько имеется и различных результатов выдаваемых каждый раз за новое достижение систематики. Выход из этого состояния только один — признание метагенетики как опоры систематики и флористики.

4. ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИЗУЧЕННЫХ РЕГИОНОВ

4.1. Полярный Урал

Изучен растительный покров в долине (с р. Сось), пересекающей Урал на широте около 67° с. ш. Его более подробная характеристика дана в специальной работе (Кожевников, 1984—856).

Орографическая геосистема долины с р. Сось является одновременно и зонально-подзональной геосистемой. На западном выходе из гор днище долины находится на выс. 180 м над ур. м. и здесь существует лесотундровый ландшафт, быстро сменяющийся при отдалении от гор южнотундровым. На восточном выходе из гор долина поднята всего на 42 м над ур. м. и здесь существует северотасжный ландшафт (фото 33).

Субширотное положение долины р. Сось (за исключением ее восточного участка) способствует проявлению котловинного эффекта, благодаря южной экспозиции одного ее борта. В центральной части долины р. Сось у 129 км ж. д. котловинный эффект максимален, т. е. здесь достигается наибольшая местная континентальность климата, при высоте окружающих гор 700—800(1000) м. Поэтому в данном районе существует максимальная для долины Соби лесистость и лесной тип растительности наиболее разнообразен.

Южный макросклон долины в нижней части занят лесным поясом с верхней границей на высоте 200—250 м. Вдоль боковых речек, текущих в нешироких доли-

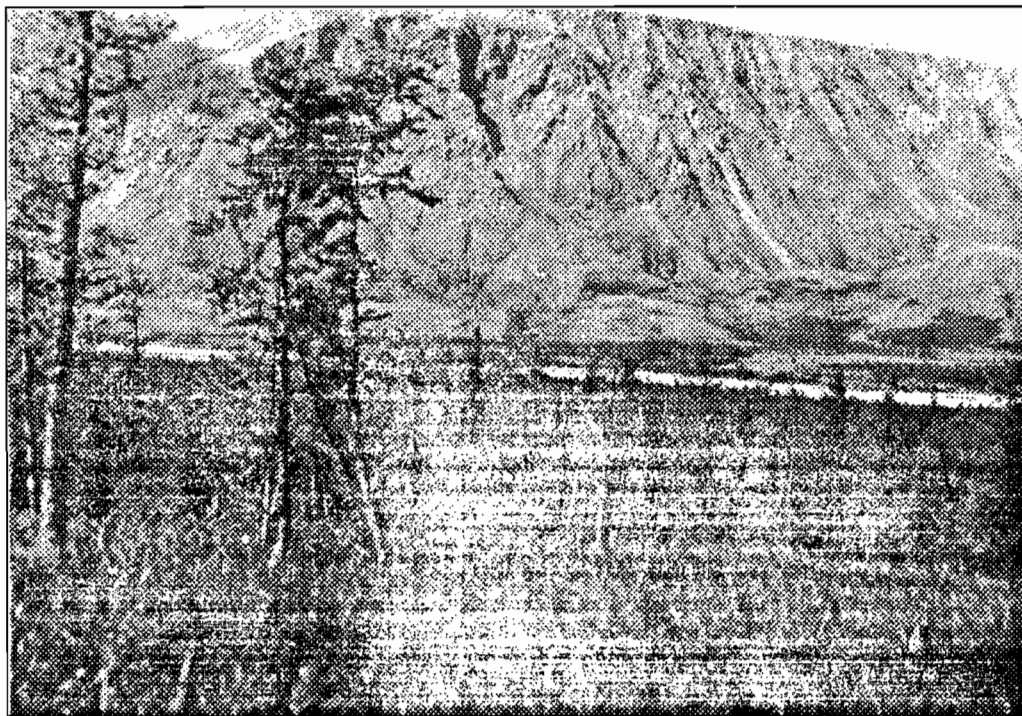


Фото 33. Северотасжный лес близ восточного выхода долины р. Сось из гор. На заднем плане склон Красного Камня, морщинистость которого свидетельствует о поднятии гор.

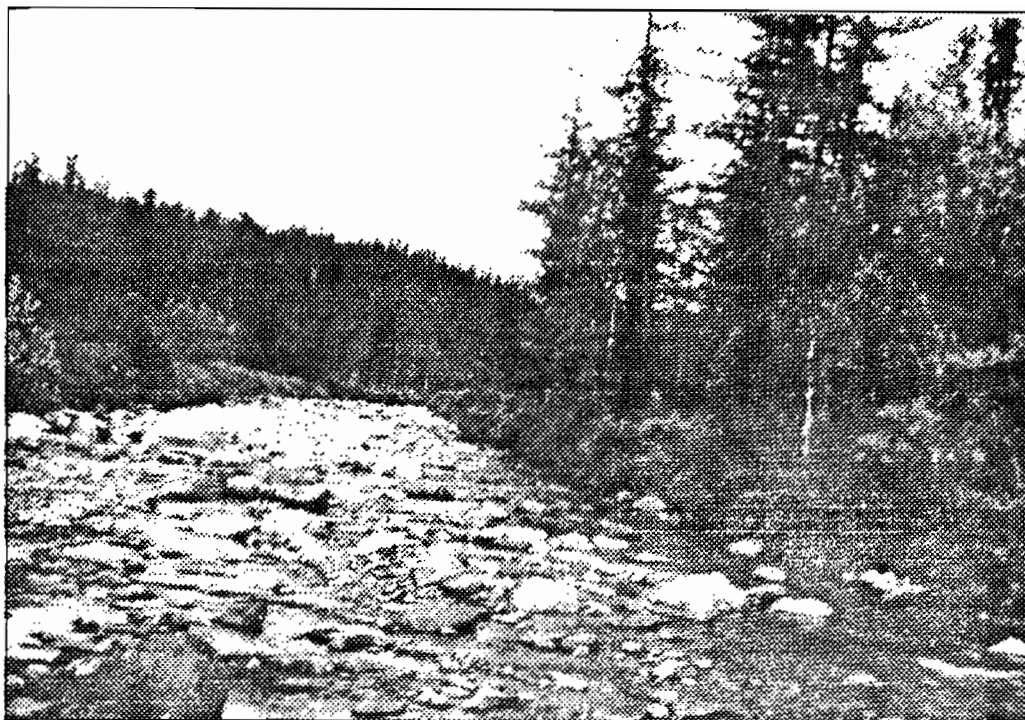


Фото 34. Полярноуральская тайга вдоль реки, впадающей с севера в р. Сось в районе 130-ых км железной дороги. Экоотоп олянки.

нах, характерная северная тайга (фото 34) протягивается иногда на несколько км от долины с р. Сось. Днище самой этой долины имеет лесотундровый облик растительного покрова, хотя в формационном отношении преобладают бореальные элементы растительности. По краям низких надпойменных террас лишь изредка встречаются луговины с арктоальпийскими видами: *Dryas octopetala*, *Crepis chrysantha*, *Calamagrostis holmii*, *Kobresia myosuroides*, *Valeriana capitata*, *Melandrium affine*, *Saxifraga hieracifolia*, *Festuca brachyphylla*, *Pachypleurum alpinum*, *Oxytropis campestris* ssp. *sordida* и др. Эти виды сочетаются с бореалами и субарктами: *Sanguisorba officinalis*, *Veronica longifolia*, *Vicia cracca*, *Senecio integrifolius* и др.

Леса в районе образуют *Larix sibirica*, *Betula pubescens*, *Salix viminalis* и *S. dasyclados*. В лиственничниках в виде большей или меньшей примеси распространена *Picea obovata*. Одиночно встречаются деревья *Sorbus aucuparia*, *Alnus fruticosa*, *Padus avium*. В наиболее благоприятных местах в нижней части южного макросклона существуют участки леса, на которых имеется 6 видов деревьев (специфический вид — черемуха), а травяной ярус включает *Dryopteris carthusiana*, *Millium effusum*, *Rubus humulifolius*, *Geranium albiflorum*, *Equisetum sylvaticum*, *Trisetum sibiricum* и др.

Обширные кустарниковые заросли на днище долины слагают *Salix phylicifolia* (бореальный вид) и *S. lanata* (арктоальпиец, глубоко проникающий в северную тайгу). Эти виды часто растут совместно, но еще чаще они образуют чистые ивняки, причем видимых различий в условиях их обитания не наблюдается. Набор видов в ивняках преимущественно крупнотравный: *Filipendula ulmaria*, *Geranium*

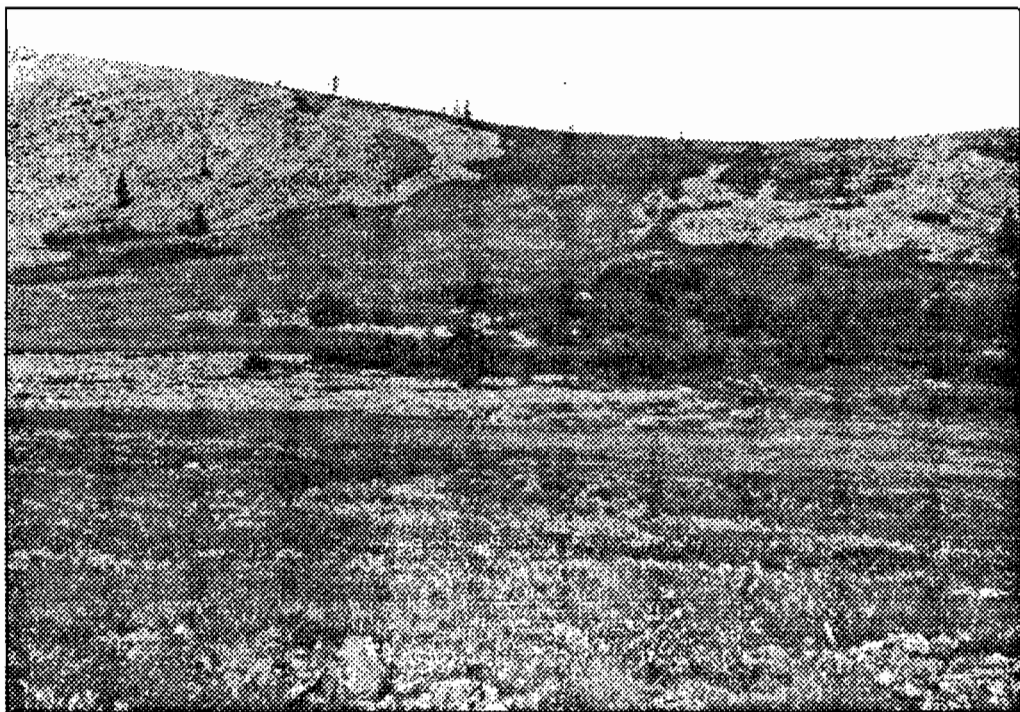


Фото 35. Подгольцовый пояс по левому борту долины р. Соби. На пер. плане — тундра с обилием *Betula nana* и *Salix glauca*. В нижней части склона — ольшаник. Сверху, между курумов, спускается тундра. Единичные лиственницы видны и на курумах, и на тундре на высоте ок. 300 м.

albiflorum, *Thalictrum minus*, *Anthriscus sylvestris*, *Cirsium helenioides*, *Delphinium elatum*, *Valeriana officinalis*, *Geum rivale*, *Cardamine macrophylla* и др. Такой набор характерен и для открытых влажных мест, а также для лесных опушек.

В елово-лиственничных и преимущественно березовых лесах, представленных на днище долины отдельными массивами, напочвенный покров обычно травяно-моховой с кустами *Rosa acicularis*, *Lonicera caerulea* ssp. *pallasii*, *Betula nana*; встречаются деревья *Sorbus aucuparia*. Из трав характерны *Rubus arcticus*, *Polemonium acutiflorum*, *Equisetum arvense*, *Trientalis europaea*, *Polygonum bistorta* и др.

На низких надпойменных террасах Соби весьма обычны высокотравные ивовые леса из *Salix viminalis* до 7—8 м выс. На таких же террасах боковых речек небольшие по площади леса образованы *S. dasyclados*.

Подножье северного макросклона в долину Соби занято лесотундровым поясом, в котором редколесья и редины чередуются с болотами тундрового типа и зарослями кустарников.

Основной древесной породой лесного пояса является *Larix sibirica*, к которой более или менее примешаны *Picea obovata* и *Betula pubescens*. В верхней части лесного пояса береза образует местами чистые насаждения на значительной площади. На верхнем пределе распространения деревьев береза из мощного прямоствольного дерева на нижних гипсометрических уровнях превращается в кривоствольное низкое дерево, именуемое обычно *B. tortuosa*.

На подножьях шлейфов склонов, ориентированных более или менее на юг, тянутся сплошные смешанные чернично-моховые леса. Они обычно крупноствольные и часто имеют кустарниковый ярус из *Betula nana*. На одном участке подножья южного шлейфа, сбоку прикрытого низким отрогом горы, обнаружен высокотравный смешанный лес с многоствольными деревцами *Padus avium*, *Alnus fruticosa*, *Sorbus aucuparia* (т. е. здесь совместно произрастают 6 видов деревьев из 8 встречающихся в данном районе). В травостое отмечены *Dryopteris carthusiana*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Senecio nemorensis*, *Rubus humilifolius*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum minus*, *Anthriscus sylvestris* ssp. *aemula*, *Millium effusum* и др. Этот участок является уникальным для всей долины р. Сось по скоплению южных для нее видов, а черемуха найдена только здесь.

Оценивая флористическую специфику лесного пояса данного района, следует подчеркнуть ее выраженный бореальный характер. Арктоальпийцев в лесном поясе мало и они приурочены к редким специфическим местообитаниям. Зато бореалы представлены на всех местообитаниях. Многие из них массовы и обитают в разных условиях: *Equisetum sylvaticum*, *Dianthus superbus*, *Geum rivale*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Ranunculus repens*, *Trollius apertus*, *Alchemilla murbeckiana*, *Angelica decurrens* и др.; некоторые встречаются изредка: *Pleurospermum uralense*, *Gnaphalium supinum*, *Carex mollissima*, *Milium effusum*, *Adoxa moschatellina*, *Antennaria dioica* и др. Основными доминантами в лесном поясе являются типичные субаркты, распространенные в северной тайге и лесотундре и выходящие в Арктику: *Betula nana*, *Alnus fruticosa*, *Carex aquatilis*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Eriophorum vaginatum* и др.

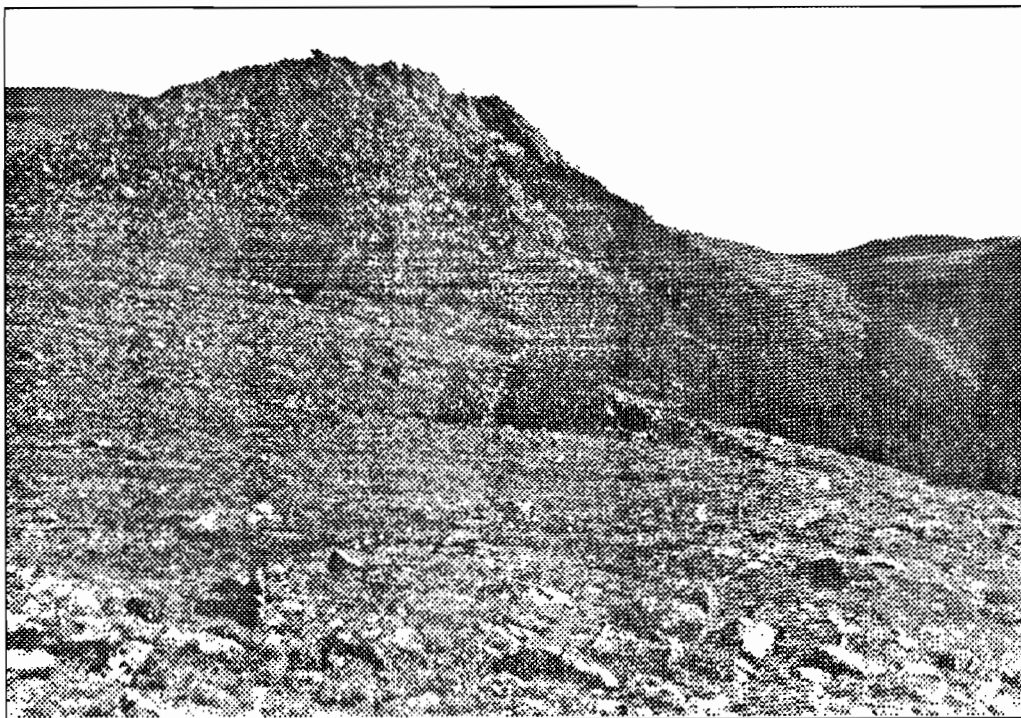


Фото 36. Различное положение верхней границы подгольцового пояса с доминированием ольховника в зависимости от топографии. На пер. плане — горная тундра.

Переход от лесного пояса к подгольцовому резок. Подгольцовый пояс (фото 35) представляют заросли *Alnus fruticosa* с одиночными деревьями березы, рябины и редкими лиственницами (реже елями) или без них. В зависимости от экспозиции этот пояс находится в интервале высот от 150 до 400 м. На его предельной высоте сказывается также топография (фото 36). Кроме ольхи и березки аспектирующим видом этого пояса является *Salix lanata*. На большей части субгольцового пояса развит мощный моховой покров, иногда покрывающий даже курумники, что способствует их заселению ольхой. Заросли ольхи часто образованы кривоствольными кустами, принявшими такой облик под давлением массы снега. В верхней части пояса напочвенный покров в ольшаниках часто травяно-моховой или злаковый, с фоном *Calamagrostis purpurea*.

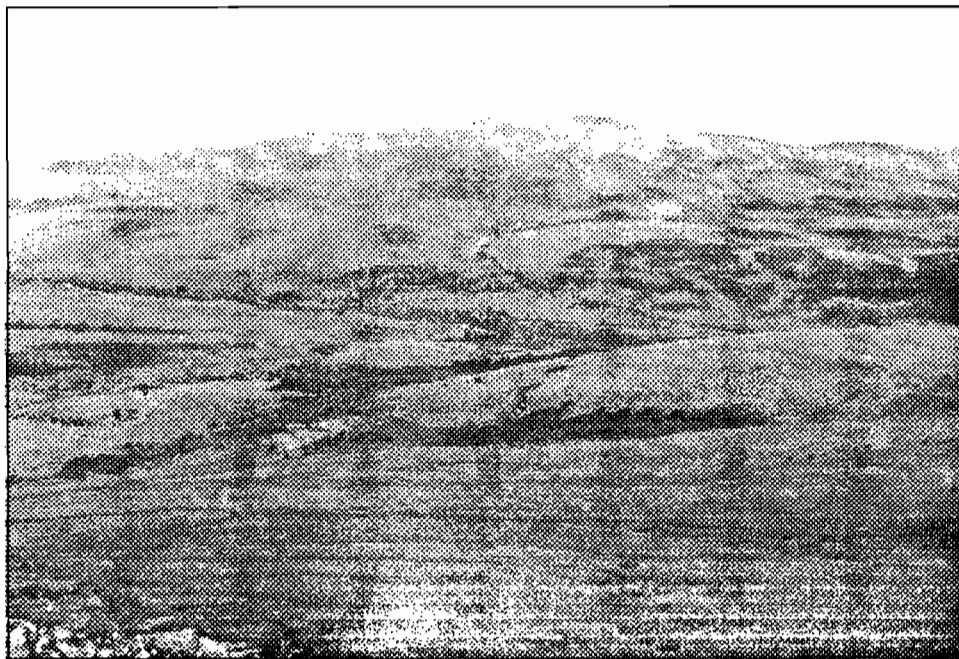


Фото 37. Тундрово-гольцовый пояс Полярного Урала. Мелкие массивы и отдельные кусты ольшаника. На дальних склонах — массивы *Salix lanata*

Переход от подгольцового пояса к тундровому фиксируется выклиниванием ортотропных зарослей *Betula nana* со значительной примесью *Salix glauca*. В некоторых местах верхняя граница ольшаников находится много ниже перегиба склона на нагорную террасу, т. е. она является сугубо климатогенной, притом очень резкой. Кусты лишь слегка разреживаются и становятся немного ниже, а затем разом кончаются, уступая место горной кустарничково-лишайниковой тундре с плагиотропными срником, багульником, голубикой, а также дриадой, толокнянкой шикшей, брусникой, *Salix arctica*. На этой тундре еще растут одиночные лиственницы до 2.5 м выс. с нефлаговой кроной.

Выше подгольцового пояса существуют два типа растительного покрова, определяемые характером субстрата: горный (с каменистым субстратом) и собственно тундровый (с торфянистым или грубогумусным субстратом). Характер субстрата, в

свою очередь, определяется физико-географическими процессами, связанными с рельефом.

Нижняя часть тундрово-гольцового пояса (фото 37) до высоты 350—400 м над ур. м. представляет подпояс или полосу кустарниковых тундр. По широким ложбинам и седловинам в этой полосе широко представлены ивняки, преимущественно из *Salix lanata* и ортотропные ерники из *Betula nana* (фото 38). В нижней части полосы в каровидных выемках встречаются заросли ольхи. Полоса кустарниковых тундр не является сплошной. Кустарниковые тундры существуют в облике островов при определенных экотопологических условиях, определяемых геоморфологической и субстратной геосистемами вкуче: наличии достаточно мощной дернины, хорошего увлажнения, заноса снегом в зимнее время и т. д.

На торфянистом и грубогумусном субстратах существуют кустарничковые тундры, на сырых участках болотистые, и многоликие луговины. Для тундр характерны *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Empetrum nigrum*, *Arctostaphylos alpina*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea*, *Dryas octopetala*, *Tofieldia pusilla*, *Salix pulchra*, *Betula nana*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *Pedicularis oederi*, *P. labradorica*, *P. lapponica*, *Polygonum bistorta* и др. С увеличением влажности добавляются *Andromeda polifolia*, *Arctagrostis latifolia*, *Pinguicula villosa* и др. Увеличение влажности субстрата часто обусловлено подтаиванием мерзлоты на смежном склоне, откуда вода просачивается на горизонтальную поверхность и здесь застаивается. На сырых скалах существуют кустарничково-осоково-моховые тундры с *Luzula wahlenbergii*, *Parrya nudicaulis* и другими тундровыми гигрофитами.

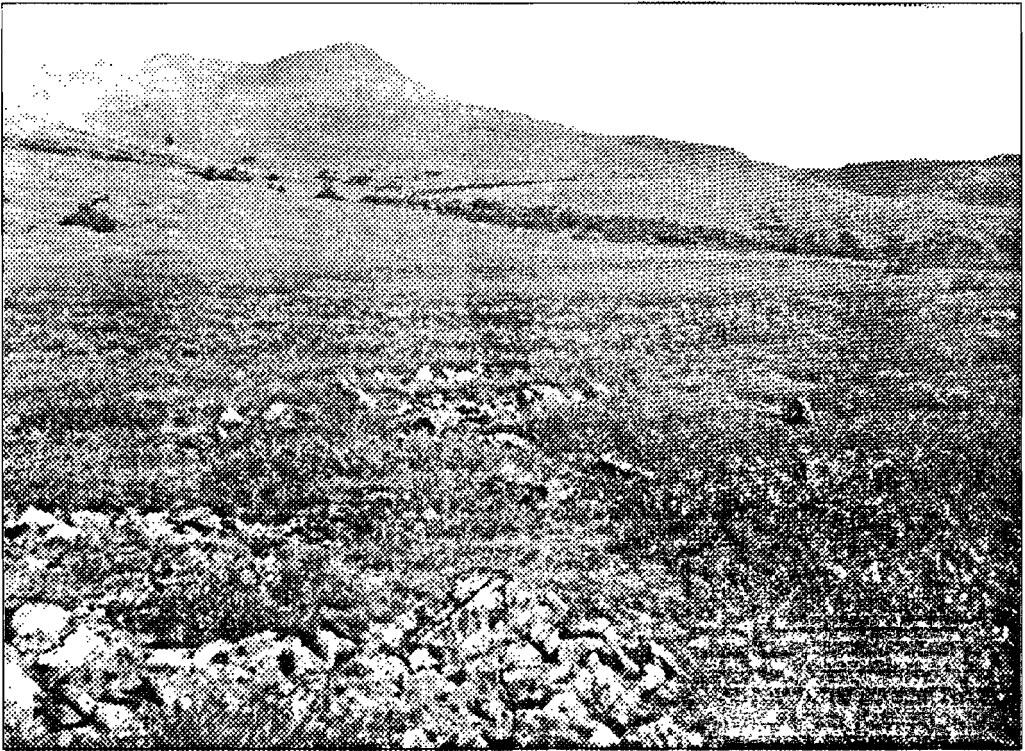


Фото 38. Тундрово-гольцовый пояс в горах Полярного Урала. Массивы ивняков и карликовой березки.

Каменистый субстрат занимает огромные площади. Весьма распространенным его выражением являются курумники, которые нередко нарушают целостность лесного и субгольцового поясов. На многих курумниках высшие растения вообще не встречаются из-за отсутствия мелкозема близ дневной поверхности. Но на курумниках выше субгольцового пояса встречаются даже борсалы: *Spiraea media*, *Dryopteris carthusiana* и др. Здесь глыбовый материал разрушается интенсивнее, чем в лесном поясе и поэтому имеется немало участков концентрации мелкозема, особенно в депрессиях. На таких участках прослеживаются все стадии формирования кустарничковой тундры, а в случае сочтения талых вод — луговин.

Для нижних горных тундр характерны *Phyllodoce coerulea*, *Harrimanella hypnoides*, *Carex umbrosa* ssp. *sabynensis*, *Oxytropis sordida*, *Empetrum nigrum*, *Arctostaphylos alpina* и др. Верхние горные тундры очень бедны флористически. Число видов цветковых растений на плоских вершинах гор зависит от площади вершин. На вершинах с малой площадью иногда встречается всего 2 вида: *Hierochloë alpina* и *Cardamine bellidifolia*. На обширных вершинах на той же высоте число видов увеличивается до 20—25.

Обилие летних осадков, множество снежников и интенсивное подтаивание мерзлоты обуславливают многообразные особенности проточного увлажнения. В результате в горнотундровом поясе существует богатый комплекс луговин. Внешний облик луговин и их видовые наборы весьма различны из-за разной топографии и общего экологического фона, обуславливающего доминирование не одних и тех же видов. Луговины заметны уже издали благодаря насыщенному зеленому цвету, выделяющемуся на серо-зеленом, или сером, или коричневатом-зеленом фоне. В число характерных видов луговин входит немало борсалов: *Trientalis europaea*,

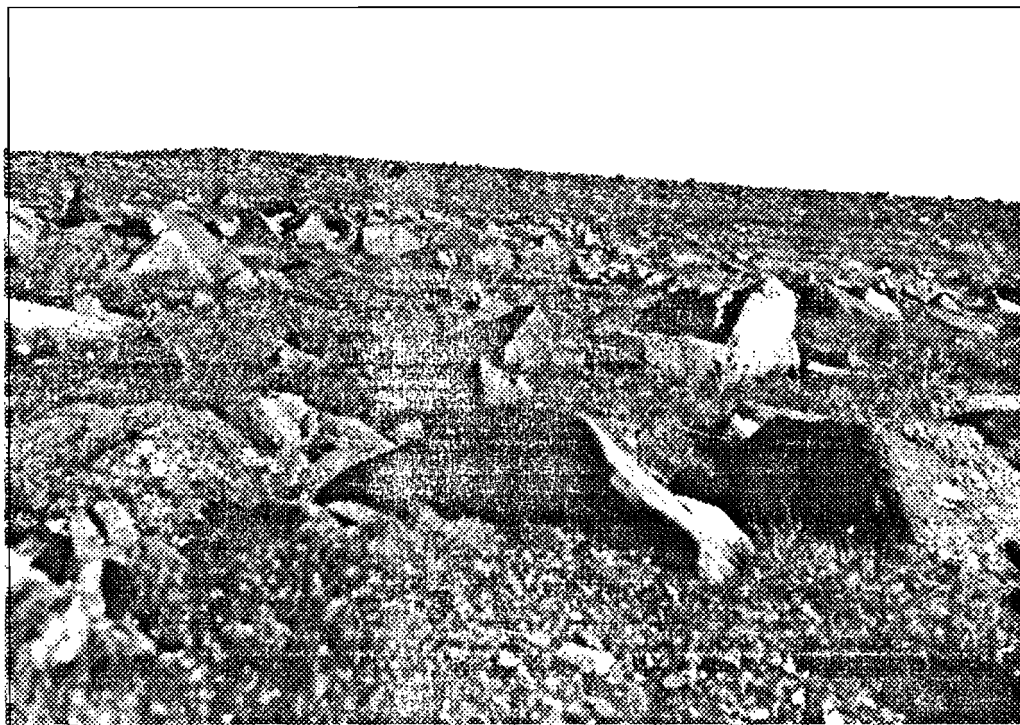


Фото 39. Плато Красного Камня. Тундровая растительность среди обломков горной породы.

Solidago virgaurea, *Geranium albiflorum*, *Rumex acetosa*, *Carex globularis*, *Delphinium elatum*, *Alopecurus pratensis*, *Senecio integrifolius* и др. В соответствии с поясным положением луговин на них массовы арктоальпийцы: *Viola biflora*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Pachypleurum alpinum*, *Stellaria ciliatosepala*, *Salix polaris*, *S. reticulata*, *Potentilla hyparctica*, *Oxyria digyna*, *Luzula nivalis*, *Poa arctica*, *Pedicularis oederi*, *Valeriana capitata*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga cernua* и др.

Формирование луговин часто начинается в местах сочтения влаги из-под курчумников. В таких местах растительность очень разрежена. В ней обнаруживаются *Sibbaldia procumbens*, *Parrya nudicaulis*, *Thalictrum alpinum*, *Veronica alpina*, *Salix hastata* (мелкие кустики).

В местах залеживания снега существуют нивальные луговины с более или менее разреженным покровом трав и с латками мхов. Для них характерны *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Sibbaldia procumbens*, *Veronica alpina*, *Ranunculus pygmaeus*, *R. propinquus*, *Saxifraga foliolosa*, *S. nivalis*, *Carex tripartita* и др.

На широких скатах от предвершинных седловин собственно тундровая и луговинная растительность занимают около 50% площади. Другая половина приходится на каменные россыпи. По направлению вверх луговины становятся беднее и меньше по площади. Самые верхние из них приурочены к подножьям привершинных склонов. На самих этих склонах существуют бедные видами каменно-лишайниковые тундры и только на полосах стока имеются замоховелые луговины с *Novosieversia glacialis*, *Saxifraga foliolosa*, *Androsace chamaejasme* ssp. *arctisibirica*.

Соседние вершины разделяют весьма сниженные обширные плоские седловины с сырыми тундрами с участками *Eriophorum vaginatum*, не образующей кочкарников. На этих тундрах обильны кустарнички: багульник, голубика, брусника, шикша, толокнянка, дриада и даже береза карликовая, а также *Salix pulchra* (часто переходная к *S. phylicifolia*). Местами на седловинах развит мощный моховой покров с теми же видами кустарничков. Таким образом, субарктическая растительность поднимается в данном районе почти до вершин гор, хотя общая ее площадь при этом становится незначительной и она приобретает островковый характер.

Плоские вершины гор покрыты крупнокаменным материалом. Растительность на них представлена лишайниково-моховой тундрой. Вершины имеют довольно малую площадь и поэтому в основном сухие. На них практически не выражены криогенные образования. Синузии мхов не сменяют синузии лишайников, как отмечал П. Л. Горчаковский (1975) для холодных гольцовых пустынь, а сосуществуют с ними без антагонизма. Большая часть видов, указанных тем же автором для тех же пустынь высокогорного Урала, произрастает в данном районе ниже, в условиях весьма отличных от холодных пустынь, в качестве которых можно рассматривать плоские вершины гор.

Совсем иная ситуация на одновысотных с куполообразными вершинами обширных плато. На высоте около 1000 м плато имеет глыбисто-тундровую поверхность (фото 39), местами с лужами и выходами на поверхность пльвуна. Тундровую дернину составляют мхи и лишайники, а из сосудистых растений обычны *Dryas octopetala*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *Deschampsia cespitosa* ssp. *borealis*, *Salix polaris*, *S. arctica*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *Minuartia arctica*, *Silene acaulis*, *Saxifraga hirculus*, *Vaccinium uliginosum*, *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Poa pratensis* ssp. *colpodea*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Pedicularis sudetica* ssp. *interioroides*, *Juncus biglumis*, *Arctagrostis latifolia*, *Luzula confusa*, *Senecio tundricola* и др.

Такой набор видов обнаруживается на сравнительно небольшой площади (значительно меньшей площади плоских вершин куполов гор). Таким образом, четко видна связь экологического потенциала поверхности с ее площадью, а также формой. Связь эта может быть выражена качественно: чем однородная поверхность об-

ширнее (не имея линейной формы), тем выше ее экологический потенциал и тем богаче набор видов на ней.

В центральной части долины с р. Сось отсутствуют некоторые типы местообитаний: мелкощелбнистые участки склонов гор, мочажинные тундры, бугристые болота, что обедняет флору этого района по сравнению со смежными районами. Вместе с тем, он обогащен многими бореальными видами на пределе их распространения, что обусловлено свойствами орографической геосистемы. Это подчеркивают и бореальные виды птиц, особенно оляпка.

Восточный конец долины, хотя и выходит в Западно-Сибирскую низменность и занимает более низкий уровень, ориентирован почти долготно, и континентальность климата здесь ниже, чем в средней части этой долины. Поэтому верхняя граница леса снижена приблизительно на 100 м, склоновые леса образует лиственница, и березняков выше ее нет. Кроме того, лесной пояс, отчетливо выраженный лишь по борту обращенному на запад, имеет крупные прорехи в виде склоновых болот с обилием морошки. Ель растет только на днище долины, где обычные также обширные болота, на которых встречаются тундровые виды (*Carex rariflora* и др.).

Особенностью восточного конца долины является наличие настоящих лугов, в основном антропогенных, возникших на месте концлагеря в 50-х годах. В районе ст. «Полярный Урал» на месте одновременного концлагеря сформировались не луга, а ерниковая тундра и болота.

На лугах обычны натурализовавшиеся антропохоры: *Conioselinum vaginatum*, *Erigeron acris* ssp. *politus*, *Achillea cartilaginea*, *Trifolium repens*, *Urtica dioica*, а также *Galium verum*, *Linum perenne*, *Euphrasia frigida*, *Campanula rotundifolia*, *Stellaria palustris* и др. На старых дорогах встречаются *Poa sibirica*, *Beckmania eruciformis* ssp. *borealis*, *Callitriche verna*, *Trifolium pratense*, *T. spadicum*, *Matricaria perforata*, *Rhinanthus vernalis*, *Linaria vulgaris*, *Sagina saginoides* и др.

Отличает этот район от района «129 км» и наличие крупных озер и обширных болот на надпойменной террасе Соби. В связи с этим здесь встречаются *Potamogeton alpinus*, *Arctophila fulva*, *Carex rotundata*, *C. chordorrhiza* и другие виды, не найденные близ 129 км.

На шлейфах гор по западному борту долины обычны смешанные леса с сьёу, крупной ольхой и рябиной. В напочвенном покрове преобладают травы: *Delphinium elatum*, *Adoxa moschatellina*, *Cardamine macrophylla*, *Equisetum sylvaticum*, *Cystopteris montana* и др. В лесном поясе района 141 км практически отсутствуют чистые березняки. Характер субгольцового пояса, как и близ 129 км, сильно зависит от экспозиции и топографии. Иногда его верхняя граница имеет волнистый облик, который ей сообщает чередование ольховых зарослей с лиственницей по понижениям и ровным участкам и тундровой растительностью с редкими кустами ольхи по выпуклым участкам, которые могут быть и крупнокаменистыми, без растительности. На межгорных седловинах на уровне субгольцового пояса последний часто выражен фрагментарно. Его представляют угнетенные, разреженные кусты ольхи. На одном уровне с ними, обычно на подножье крупнокаменистых склонов, имеются пышные луговины на аккумулятивных полосах мелкозема или на месте стаивающих снежников. Их составляют *Veratrum album* ssp. *virescens* var. *misae*, *Carex umbrosa* ssp. *sabynensis*, *C. tripartita*, *Silene acaulis*, *Viola biflora*, *Harrimanella hypnoides*, *Diphasiastrum alpinum*, *Crepis chrysantha*, *Sedum roseum*, *Anthoxantum odoratum* ssp. *alpinum*, *Saussurea alpina*, *Sibbaldia procumbens* и др. Сходные луговины имеются и в районе 129 км. Их разнообразие вообще очень велико.

Существенным отличием района 141 км от района 129 км является наличие типичных тундр с морозобойными пятнами. Они встречаются уже немного выше субгольцового пояса, на нагорных террасах и плоских седловинах. На этих тундрах

встречаются виды, отсутствующие в районе 129 км: *Diapensia lapponica*, *Pedicularis amoëna*, *Rhodiola quadrifida*, *Tofieldia coccinea*, а кроме того для них характерны *Salix nummularia*, *Dryas octopetala*, *Arctostaphylos alpina*, *Oxytropis campestris* ssp. *sordida*, *Empetrum nigrum*, *Hedysarum hedysaroides* и др. О принципиально различной экологии этих тундр по сравнению с районом 129 км свидетельствует наличие здесь двух видов птиц: хрустана и золотистой ржанки, являющихся индикаторами тундрового ландшафта.

Экологическая значимость пятнистых тундр состоит в том, что морозобойные пятна возникают в результате вертикального перемещения субстрата, что обуславливает интенсивность окислительных процессов в почво-грунтах, их лучшую аэрацию, капиллярное поднятие воды от подтаивающей мерзлоты. Все это улучшает минеральное питание растений, и поэтому морозобойные тундры относятся к эутофному ряду тундр.

Повышенным флористическим богатством отличаются в районе 141 км останцовые скалы в тундрово-гольцовом поясе. На них обитают некоторые борсалы (*Solidago virgaurea*, *Spiraea media*, *Juniperus sibirica*, *Erigeron eriocalyx*, *Atragene sibirica* и др.), а также арктоальпийцы (*Melandrium affine*, *Dryopteris fragrans*, *Cystopteris fragilis* ssp. *dickieana*, *Festuca brachyphylla*, *Crepis chrysantha* и др.).

Как уже отмечалось К. Н. Игошиной (1966), на Полярном Урале огромное влияние на набор видов оказывает химизм горных пород. Это отчетливо прослеживается в районе 141 км, где по левому борту долины породы имеют кислый состав, а по правому — основной (Красный Камень). Только на склонах Красного Камня обнаружены *Alyssum obovatum*, *Cochlearia arctica*, *Asplenium viride*, *Cerastium arvense*, *Artemisia borealis*, *Carex ericetorum* ssp. *melanocarpa*. Обычны здесь и такие виды как *Thymus taliejevii* ssp. *paucifolius*, *Silene tenuis* ssp. *paucifolia*, *S. acaulis*, *Dianthus repens*, *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Armeria maritima*, *Koeleria asiatica*, *Stellaria edwardsii*, *Minuartia arctica*, *Carex fuscidula* и др. Своеобразие Красного Камня носит не только позитивный, но и негативный характер. На нем не встречаются обычные на другой стороне долины *Sibbaldia procumbens*, *Viola biflora*, *Solidago virgaurea*, *Hieracium alpinum*, *Veratrum album* ssp. *virescens* и др.

Флористическое различие районов 129 и 141 км весьма велико, особенно, если учесть небольшое расстояние между ними. В первом из них насчитывается 28 видов и подвидов, не найденных во втором (из них 16 в лесном поясе и 12 — в горнотундровом). В районе 141 км имеется 49 таксонов, отсутствующих в районе 129 км (из них 27 в лесном поясе и 22 — в горнотундровом). В пределах соответствующих поясов виды, отличающие один район от другого, распределены по разным условиям обитания. Сами эти условия в сравниваемых районах существенно различаются, что связано в конечном счете с разным взаимодействием климата и рельефа. Можно отметить, что столь крутой фитогеографический градиент не отмечался нами даже в переходной полосе Чукотки, где происходит смена континентальных показателей среды океаническими.

Огромное различие в растительном покрове наблюдается и при сравнении центральной части долины с западным ее выходом из Урала. Леса на склонах гор выклиниваются на этом выходе и долина переходит в обширное межгорное расширение с тундровым ландшафтом. Выход долины, таким образом, является границей растительных зон. Лишь на склонах краевых гор расширения, обращенных на юг, имеются малые по площади еловые редколесья. Флорогенетически они, вероятно, связаны не с долиной Соби, а с словой тайгой вдоль р. Усы, расположенной южнее.

Существование в данном районе тундрового ландшафта объясняется сочетанием его открытости, высокого положения (180 м над ур. м.) и влияния Атлантики, придающему климату отчетливые океанические черты. Это заметно прежде всего

по наличию крупных снeжников-перелетков на склонах гор и в глубоко врезанной долине Соби.

Район относится к южным (кустарниковым) тундрам, хотя это заключение может быть сделано лишь после многочисленных маршрутов, так как во внешнем облике ландшафта обилие кустарниковых зарослей не прослеживается. Ровные участки местности заняты типичной тундрой разных оттенков. В ней обычны как арктоальпийцы (*Salix arctica*), так и бореалы (*S. lapponum*). Тундра чередуется с осоковыми болотами с фоном *Carex aquatilis*. В предгорьях кустарниковая растительность (ивняки) обычно приурочена к западинам между моренными грядами. В удалении от гор кустарниковые заросли выс. до 2 м покрывают также скаты увалов. Их образует преимущественно *Salix lanata*, к которой примешаны *S. phylicifolia* и редкая ольха. В зарослях обнаруживаются одиночные деревца *Salix dasyclados*, *Betula pubescens*, *Larix sibirica*. Верх увалов покрыты зарослями *Betula nana*.

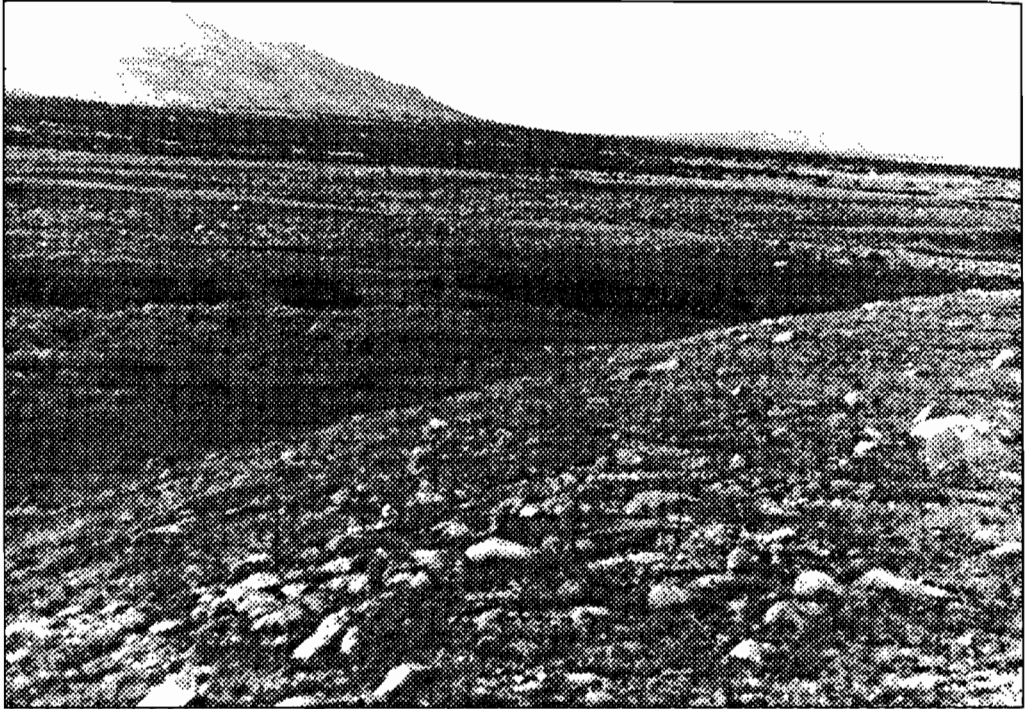


Фото 40. На заднем плане массив ольховника на шлейфе. На переднем плане моренный ландшафт с западинами на месте стаивания участков мертвого льда, теперь занятых гигрофильной растительностью с ивняками.

На слегка возвышенных местах встречаются высокие (до 2.5 м) кусты *Salix viminalis*. Вдоль речек этот вид представлен даже одиночными многоствольными деревьями, стоящими в один ряд вдоль бровки поймы. Деревца возвышаются над густыми ивняками из *S. phylicifolia*, *S. lanata*, *S. hastata* с примесью *Alnus fruticosa*. Изредка в них обнаруживаются деревца лиственницы высотой около 1 м.

На луговинах на шлейфах гор наборы видов включают и арктоальпийцев, и бореалов (*Thalictrum alpinum*, *Salix reptans*, *Saussurea alpina*, *Geranium albiflorum*,

Pachypleurum alpinum, *Sanguisorba officinalis*, *Solidago virgaurea*, *Polygonum bistorta*, *Allium schoenoprasum*, *Parnassia palustris*, *Valeriana capitata* и др.

Достопримечательностью района является массив *Alnus fruticosa* под краевой горой выс. 600 м к югу от железной дороги (фото 40). Он занимает верхнюю половину шлейфа горы. В верхней своей части массив окаймлен густыми зарослями *Salix lanata*, которая и в самом массиве образует латки, а также рассеяна в нем единичными кустами. Весь массив расположен на сериях ручейков, что, по-видимому, является главным фактором его существования наряду с укрытостью от ветров. Набор видов в этом массиве включает несколько бореалов, отсутствующих в других местах: *Equisetum sylvaticum*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Salix myrsinites*, *Vicia sepia*, *Epilobium hornemannii*. Из видов массива, встречающихся в других местах данного района, стоит назвать *Carex juncella*, *Trisetum sibiricum*, *Anthriscus sylvestris*, *Delphinium elatum*, *Ranunculus propinquus*, *Artemisia tilesii*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Hieracium prenanthoides*, *Alchemilla glabriusculis*, *Thalictrum minus* ssp. *kemense*, *Angelica decurrens* и др. Ниже по шлейфу в зарослях становится все больше открытых тундрово-болотных участков с обилием морошки или голубики. На одном таком участке найдено 6—7 низких (3—4 м) лиственниц, растущих вокруг куста ольхи. По краям массив ольхи сходит на нет благодаря окружающим его полосам *Salix lanata*, а затем *Betula nana* с плавно уменьшающейся высотой. В зимнее время массив, вероятно, целиком скрыт мощной толщей снега. Сразу над массивом, на подножье горы существует комплекс нивальных луговин, что говорит о накоплении снежной толщи. На этих луговинах обитают *Gnaphalium supinum*, *Phleum alpinum*, *Pinguicula vulgaris*, *Allium schoenoprasum*, *Sibbaldia procumbens*, *Ranunculus sulphureus*, *R. propinquus*, *Carex tripartita*, *Agrostis mertensii* ssp. *borealis*, *Potentilla crantzii*, *Loiseleuria procumbens*, *Hieracium alpinum* и др.

Нивальные луговины под постоянными снежниками в предгорьях характеризуются пятнистостью растительности, обусловленной абиотически: есть участки, находящиеся под воздействием непрерывно текущих (причем очень медленно) талых вод, другие являются аккумуляторами нивального наилка, третьи покрыты дерниной, только периодически смачиваемой и т. д. На щебнистых участках с забитыми нивальным наилком «порами» аспектирует *Ranunculus propinquus* (одна из форм этого изменчивого вида). На задернованных участках обилеи *Veratrum album* ssp. *virescens*. Участки очень резко различаются, хотя многие виды являются для них общими. К типично луговинно-нивальным видам относятся *Ranunculus pygmaeus*, *Oxyria digyna*, *Carex tripartita*, *Polemonium acutiflorum*, *Sibbaldia procumbens*, *Trisetum spicatum*, *Saxifraga nelsoniana*, *Artemisia arctica*, добавляются *Campanula rotundifolia*, *Polemonium boreale*, *Polygonum bistorta*, *Tanacetum bipinnatum* и др.

Под комплексом нивальных луговин обычно имеется ивняк из *Salix lanata*. Характерно, что такое сочетание растительности встречается на Чукотке.

На шлейфах без кустарниковых зарослей тундра имеет однотипный облик, хотя различается от места к месту: иногда в ней больше кустарничков, в том числе дриады, чем трав, на других участках обильны плагиотропная *Betula nana* или *Salix pulchra*. Видимых экологических различий на разных участках не отмечено. Тундровое разнотравье составляют *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *Eriophorum polystachyon*, *Geranium albiflorum*, *Sanguisorba officinalis*, *Saussurea alpina*, *Valeriana capitata*, *Parnassia palustris*, *Pachypleurum alpinum*, *Solidago virgaurea*, *Thalictrum alpinum* и др. Местами встречаются замоховелые влажные участки с *Saxifraga hirculus* и совсем сырые с *Equisetum palustre*. Как видно, некоторые активные в районе бореалы заселили и тундры. В них обнаруживаются даже рослые бореалы *Anthriscus sylvestris*, *Cirsium helenioides*, *Delphinium elatum*, *Angelica*

decurrens и др. Многие тундры на шлейфах и низких седловинах имеют луговинный облик из-за обилия разнотравья.

Такие тундры существуют лишь там, куда не происходит сток вод со склонов гор с включениями серпентинитов. Последние широко представлены в районе. На склонах с серпентинитами (дающими при разрушении ядовитые соединения магния и хрома) обитают лишь единичные растения *Salix arctica*, *Cochlearia arctica*, *Silene acaulis*, *Minuartia arctica*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *spinulosa*. На наиболее пустынных участках встречается только *Cerastium alpinum* var. *caespitosum*.

На склонах без влияния серпентинитов развиты кустарничковые тундры с обилием шикши, чередующиеся с горными щебнистыми тундрами, в которых обитают *Silene tenuis* ssp. *paucifolia*, *S. acaulis*, *Minuartia arctica*, *Loiseleuria procumbens*, *Hierochloe alpina*, *Carex rupestris*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *spinulosa*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Astragalus alpinus*, *A. uralensis* и др.

В скальных луговинах обычны *Sedum roseum*, *Spiraea media*, *Dryopteris fragrans*, *Ranunculus monophyllus*, *Potentilla nivea*, *Rosa acicularis*, *Erigeron eriocalyx* и др.

На плоских вершинах на выс. 600 м распространены полигональные и медальонные тундры с голубикой, брусникой. В предгорьях существует моренный ландшафт (фото 41), в котором возвышенные валунные поверхности заняты горными тундрами, а в понижениях развиты кустарничково-осоково-моховые тундры с большим или меньшим участием кустарников, нередки озерки.

В разных типах местообитаний наблюдается очень сильное варьирование наборов и роли видов, что свидетельствует о существенной неравновесности местного

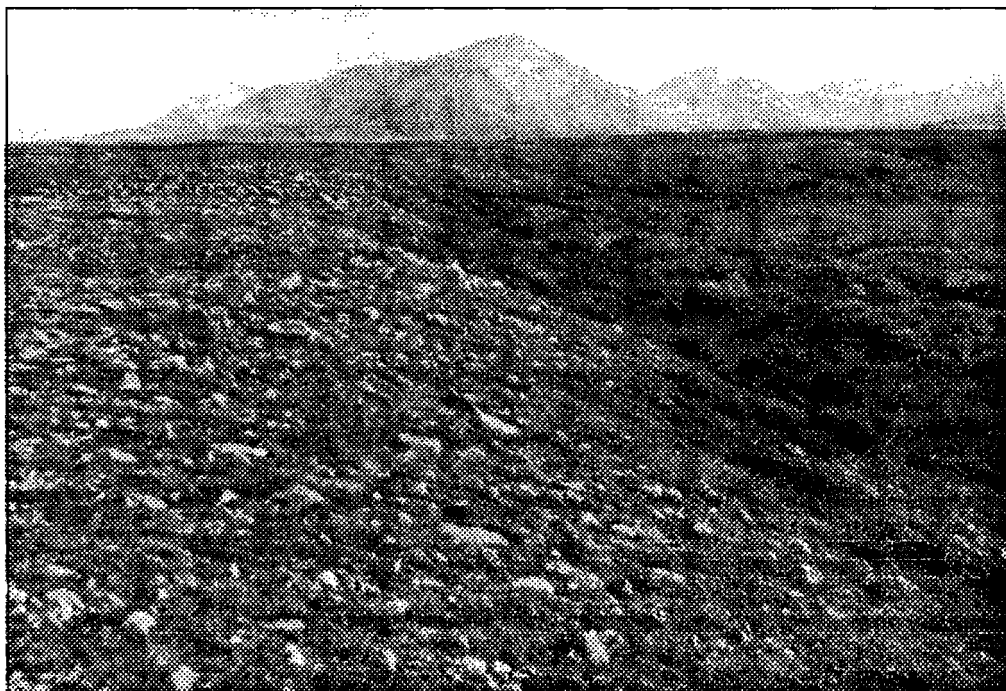


Фото 41. Моренный ландшафт в предгорьях западного макросклона Полярного Урала. На валунной поверхности — бедная горная тундра; в понижении — кустарничково-осоково-моховая тундра на мощной дернине с низкими кустарниками.

растительного покрова. Вместе с тем, бореальные виды обнаруживаются в разных условиях, за исключением вершинных частей гор. Общее число видов и подвидов в данном районе (230) оказалось меньше, чем в более восточных районах.

Сопоставляя флоры районов ст. «Полярный Урал» и 129 км, которые разделяет расстояние 30 км, находим, что в первой имеется 38 видов и подвидов, отсутствующих во второй и 69 таксонов флоры района 129 км не обнаружены в районе ст. «Полярный Урал». При этих отношениях величина z в уравнении Престона составляет 0.29. Поскольку эта величина больше пороговой ($z = 0.27$), можно сказать что сравниваемые флоры развивались как изоляты. Вместе с тем, значение $z = 0.29$ меньше, чем принято авторами «Флоры Путорана» (1976) в качестве критерия для разграничения флористических округов ($z = 0.31$). Исходя из этой оценки, мы можем сделать вывод, что флоры районов ст. «Полярный Урал» и 129 км относятся к одному флористическому округу. Показательно, что это заключение относится к территориям, относящимся к разным зонам. Этим подтверждается известный тезис, что при климатических изменениях трансформация растительности происходит быстрее, чем флоры.

Однако направление трансформации (от тайги к тундре или наоборот) устанавливается при дополнительном анализе, включающем остаточные явления (такие как находки пней), исследование локальных популяций дифференциальных видов, связь с окружающими территориями и т. д. Во флоре района ст. «Полярный Урал» существует множество бореальных видов, которые к тому же имеют весьма широкую экологическую амплитуду, не ограничиваясь наиболее подходящими условиями (в зарослях кустарников). Это могло бы служить указанием на то, что предыдущий этап развития растительного покрова данного района был более теплым, чем теперь. Не отрицая в общем такое предположение, можно отметить, что предыдущий этап был не настолько теплым, чтобы здесь существовал ландшафт северной тайги. Никаких доводов в пользу тайги мы не видим. Одиночные мелкие деревья являются свидетельством совсем недавнего потепления, скорее всего первой половины нашего столетия, как можно судить на основании возраста этих деревьев. При этом существенно отсутствие среди них ели.

4.2. Европейское Приуралье

Южные тундры тянутся от Уральских гор на запад в условиях увалистой равнины на той же широте и южнее по отношению к долине с р. Сось, пересекающей Полярный Урал, в которой развиты леса и редколесья. Различный растительный покров обусловлен различиями орографических геосистем. Наивысшая отметка в районе г. Воркуты — 183 м, т. е. здесь такая же высота как на выходе из гор долины с р. Сось. Эта река соседствует в районе ж. д. станции «Полярный Урал» с верховьями р. Елец, являющейся одним из истоков р. Усы.

Река Уса, вместе со своим притоком р. Воркутой, примечательна тем, что течет с северо-востока на юго-запад, т. е. из тундровой зоны в тасжную (рис. 48). Это дает возможность определить проникающую способность тундровых элементов в тайгу подобно тому как определяется способность проникновения тасжных элементов в тундровую зону вдоль рек текущих с юга на север. Истоки р. Воркуты расположены в равнинном Приуралье, в южных тундрах. Поэтому здесь трудно ожидать вынос рекой более северных видов, т. е. распространенных на севере Большеземельской тундры. И действительно, как показывает работа О. В. Ребристой (1977), большое число тундровых видов, в т. ч. характерных в Азии и для южных тундр, в бассейне Воркуты отсутствует, чего коснемся еще ниже. Верховья Усы и ее некоторых притоков находятся на Уральских горах, что дает возможность оценить сте-

пень проникновения видов с гор на равнинную территорию, к тому же с отличающимися климатическими условиями.

Растительный покров в районе г. Воркуты относится к южно-тундровому типу. На скатах увалов развиты ерничково-моховые и иво-ерничково-моховые тундры. Покрытис низких кустарников с доминированием ерника на больших площадях достигает 80—90% и существенно снижается в верхних частях увалов, где обильны морозобойные голые пятна. Тундры, как правило, влажные, так как мощная моховая дернина и торфяной пласт под ней, подстилаемый мерзлотой, служат накопите-

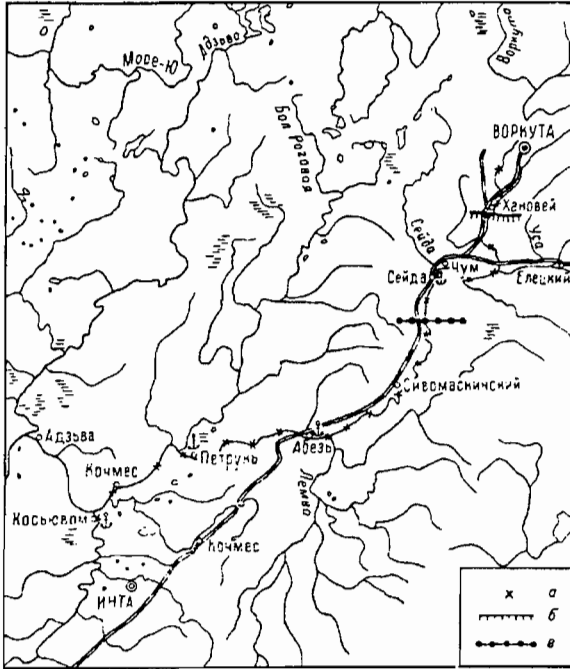


Рис. 48. Карта бассейна р. Усы.

а — пункты исследований автора, б — северная граница лесотундры, в — северная граница подзоны северной тайги.

телями влаги, задерживающими и ее сток, и испарение. Основными компонентами надмохового яруса являются кустарнички: *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, а также осоковые: *Carex aquatilis*, *Eriophorum vaginatum*; на более-менее открытых участках обильна *Empetrum nigrum*. По сравнению с другими районами воркутинские тундры флористически обеднены. В них не встречаются или очень редки многие банальные тундровые виды: *Cassiope tetragona*, а также *Astragalus umbellatus*, *Carex saxatilis*, *Pedicularis dasyantha*, *Lagotis glauca*, *Saxifraga hirculus*, *S. hyperborea*, *Draba fladnizensis*, *D. glacialis*, *D. nivalis*, *D. lactea*, *Ranunculus sulphureus*, *Tofieldia coccinea* и др. Поскольку условия обитания в целом существованию этих видов не противоречат, то, надо полагать, что их отсутствие связано с историческими причинами. Может быть принята версия, что предыдущий этап развития растительного покрова в бассейне Воркуты был более боре-

альный и арктическая флора сильно деградировала. Многие ее представители исчезли, другие сохранились лишь кое-где. Скорее всего за такой этап следует принимать атлантический период, о чем говорит не только относительная бедность воркутинских тундр тундровыми видами, но и их обогащенность бореальными видами, встречающимися не только в приречной геосистеме, но и в водораздельных тундрах. В ходе последующих флуктуаций климата арктические виды не успевали заселить то пространство, на котором они были способны обитать. Их расселение происходит по сию пору, что, однако, затруднено развитием южнотундровой растительности, являющейся мощным конкурентом типичнотундровой растительности.

Таким образом, и арктическая, и бореальная фракции флоры находятся в районе Воркуты в сильно неравновесном состоянии. Но первая испытывает прогрессивный импульс развития, а вторая — депрессивный. В равновесии находится гипарк-

тический элемент флоры, т. к. именно виды этого элемента весьма регулярны на соответствующих местообитаниях. Флора района Воркуты исследовалась с давних пор многими исследователями. О. В. Ребристая (1977) обобщила имеющиеся сведения. По ее данным флора включает 283 вида. Поскольку автором неоправдано принята дробная трактовка видов, то объем флоры несколько меньше, но некоторые виды ею не указаны. По подсчетам О. В. Ребристой во флоре сильно преобладают бореальные виды (46%), хотя некоторые из них неизвестны в районе Воркуты, но обнаружены в более северных пунктах. Арктические и арктоальпийские виды, по подсчетам О. В. Ребристой, составляют 29% флоры, тогда как гипарктики — 25%. Приведенные показатели, несмотря на спорность отдельных случаев по отнесению видов к той или другой категории, хорошо согласуются с представленной выше динамикой растительного покрова. В обстановке безусловно тундрового ландшафта самое большое представительство имеет бореальная флора, которая преимущественно сосредоточена в приречной геосистеме, занимающей ничтожную площадь в целом ландшафте. Самый незначительный по числу видов элемент флоры (гипарктический) является основным в растительном покрове.

Долины рек и ручьев заняты густыми зарослями ивняков (*Salix lanata*, *S. phylicifolia* с вкраплением на самых нижних гипсометрических уровнях древовидной *S. dasyclados*) с разнотравным напочвенным покровом, включающим *Polemonium acutiflorum*, *Cardamine pratense*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Rumex acetosa*, *Polygonum bistorta*, *Comarum palustre*, *Geranium albiflorum*, *Viola epipsila* ssp. *repens*.

Поскольку увалы образованы в суглинистой толще, подстилаемой валунной моренной, то размыв идет очень интенсивно. Все более углубляясь и расширяясь, долины превращаются со временем в крупные овраги. Более пологие склоны оврагов, обращенные к северу, заняты в верхней части кустарничковыми тундрами, а более крутые (до 40°) верхние участки южных склонов с бугристым микрорельефом покрывает луговинная растительность с покрытием до 90%, включающая *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum*, *Cerastium vulgatum*, *Potentilla stipularis*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Draba hirta*, *Empetrum nigrum* и др., имеются редкие, низкие (до 25—30 см) кустики *Salix lanata* и *S. hastata*. В наборе видов сочетаются арктоальпийские, гипоарктические и бореальные виды. Арктоальпийцы обнаруживаются преимущественно в верхних частях увалов близ реки, где сильнее проявляется влияние ветров. Однако участков, пригодных для арктоальпийцев, мало и поэтому в целом они представлены слабо, многие найдены лишь в каком-то одном месте.

В поймах и околопойменных оврагах обстановка весьма бореальная. Надпойменные террасы по большей части покрыты травяными ивнякаами до 2 м выс. с обилием *Aconitum septentrionale*. Такие ивняки существуют в местах, где к реке идет пологий склон. В них доминируют *Salix phylicifolia* и *S. lanata*. Но в самой пойме и на надпойменной террасе под прикрытием высокого склона сформированы ивовые лески до 4—5 м выс. из *Salix viminalis* и *S. dasyclados*. В них отсутствуют кустарничковые формы, что усиливает впечатление их «лесовидности», несмотря на малую высоту. Особенно они выразительны на террасах, где их не слишком затрагивает паводок. Здесь в лесках существует высокотравье из *Heracleum sibiricum*, *Angelica decurrens*, *Thalictrum minus*, *Trollius europaeus*, *Veronica longifolia*, *Lamium album*, *Delphinium elatum*, *Anthriscus sylvestris*, *Alopecurus pratensis*, *Cardamine macrophylla* и др. Такой же набор встречается и по соседству с ивовым леском, на открытом месте среди редких кустов *Salix lanata* и *S. phylicifolia*. Это — подлинная бореальная геохора, регулярно встречающаяся вдоль р. Воркуты в пределах тундровой зоны южнее г. Воркута. К ней тяготеют флористически луговины на открытых склонах в

пойму. Обычно они влажные из-за подтока воды сверху. В них отмечаются те же борщевик, дудник, вероника, купальница, чемерица, лютик, василистник, не создающие аспекта высокотравья, т. е. кое-где вкрапленные на фоне *Equisetum arvense*. Кроме того, здесь растут *Allium schoenoprasum*, *Achillea millefolium*, *Solidago virgaurea*, *Viola epipsila* ssp. *repens*, *Polygonum viviparum*, *Pachypleurum alpinum*, *Trifolium pratense*, *Tanacetum vulgare*, *Barbarea stricta*, *Phleum alpinum*, *Ranunculus repens*. По травяным кромкам надпойменных террас встречаются также *Draba sibirica*, *Vicia sepium*, *Lathyrus pratensis*, *Castilleja arctica*, *Campanula rotundifolia*, а среди редких кустов ив — *Adoxa moschatellina*, *Viola biflora*, *Myosotis caespitosa*, *Trientalis europaea*, *Ranunculus repens*, *Sanguisorba officinalis*, *Alchemilla* sp., *Potentilla crantzii*. Многие виды на кромках террас являются спорадическими, т. е. отмечаются где-то в одном месте и отсутствуют в подобных условиях в других местах.

В расширених поймы и в устьевых частях мелких притоков р. Воркуты, где развит микрорельеф и условия обитания характеризуются пестротностью, существуют многоликие группировки растений от пионерных до ивняковых луговин. Здесь встречаются *Equisetum variegatum*, *E. arvense* ssp. *boreale*, *E. fluviatile*, *Calamagrostis purpurea*, *Trisetum spicatum*, *Elymus macrourus*, *E. kronokensis*, *Hierochloe odorata*, *Alopecurus pratensis*, *Poa alpina*, *P. pratensis* s. str. et ssp. *alpigena*, *Arctophila fulva*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex aquatilis*, *Juncus filiformis*, *J. castaneus*, *Allium schoenoprasum*, *Salix lanata*, *S. hastata*, *S. phycifolia*, *S. lapponum*, *Rumex aquaticus*, *Caltha palustris*, *Barbarea stricta*, *B. vulgaris*, *Rorippa palustris*, *Parnassia palustris*, *Callitriche palustris*, *Chamaerion latifolium*, *Veronica longifolia*, *Tussilago farfara*, *Petasites radiatus*, *Hieracium alpinum* и др. Большинство видов поймы более распространены в борсальной области, чем в Арктике, но в Большеземельской тундре все они известны и из более северных районов.

Несколько возвышенную пойму в тех местах, где речное русло уходит к противоположному борту долины, занимают куртинные ивняки с пестрыми лужками в прогалинах. Местами нескольковольные древовидные *Salix dasyclados* рассеяны на луговом фоне, создавая саванноидный облик, сменяющийся густыми кустарниковыми ивняками по краям многочисленных стариц. В пик паводка все это залива-ется. Здесь встречаются *Ribes rubrum* и небольшие участки высокотравья, включающего купырь, герань, вейник Лангсдорфа, дудник, живокость, василистник, чемерицу, купальницу, валериану лекарственную, а также *Cirsium helenioides*, *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*. Пойма в таких местах очень резко ограничена зарослями ерника до 1 м выс. с самого низа припойменного склона. Выше по склону ерник мельчает и лишь на термокарстовых бугристо-ячеистых участках остается рослым, тогда как на ровных участках все больше стелется. Чередуются участки с доминированием багульника, голубики, брусники, шикши, по сырым местам — морошки, пушицы влагалищной. Характерных кочкарников последний вид нигде не образует, но иногда встречаются кочкарные болотца из *Carex juncella* с кочками до 0.5 м высотой. В западинах обычны низкие ивняки, в которых обитают *Vaccinium myrtillus*, *Equisetum sylvaticum*, *Geum rivale*, *Lactuca sibirica*. Спорадичность этих видов, наряду с тем, что они известны севернее, является свидетельством их реликтового состояния, а не современного продвижения к северу.

Как и в других северных районах, в тундровом ландшафте окрестностей г. Воркуты приречная геосистема противопоставляется тундровой водораздельной. Переход между ними весьма плавный, особенно на пологих склонах увалов. Кустарники становятся ниже и на высших уровнях часто сходят на нет. Однако в различного рода депрессиях и на высшем гипсометрическом уровне кустарники достигают высоты до 2 м, целиком заполняя депрессию. В глубоких оврагах в густых ивняках

вдоль ручьев встречаются отдельные деревья ивы до 5 м выс. В одном овраге на склоне обнаружены 2 куста *Betula pubescens*, а *B. nana* иногда растет в облике дерева 1 м выс. и толщиной восходящего стволика до 4 см. На скатах иногда существуют ерники до 1 м выс. В них обильны древовидные экземпляры с лежащими стволами.

Названные признаки растительности характерны для южных кустарниковых тундр, в которых по всей Азии руководящим видом выступает *Alnus fruticosa*. Однако в воркутинских тундрах ольха отсутствует. Она появляется лишь южнее, уже в лесотундрах по р. Усе, в которую впадает р. Воркута. Очевидно ее распространение и связано с р. Усой, поскольку в предгорьях Урала, откуда течет Уса, ольха местами встречается в виде огромных массивов. Однако она указана к западу от Урала и в более северных районах (Флора Северо-Востока..., 1976; Ребристая, 1977). Имющиеся в литературе данные не дают возможности для суждения: являются ли более северные местонахождения ольхи реликтовыми или представляют результат ее современного заселения Большеземельской тундры с Урала. Обе версии возможны и, более того, не являются исключаяющими одна другую, т. е. в одном районе ольха может продвигаться на запад, а в другом — сохраняться в качестве реликта.

На скатах возвышенностей, оканчивающихся у реки ярами, существует поясность растительности. В нижней части ската обычны высокие густые ивняки с разнотравьем, которые выше разреживаются и становятся низкими. В средней части существуют иво-ерники с бедным набором луговинных видов, включающим *Pedicularis sudetica* ssp. *interioroides*, *Taraxacum glabrum*, *Corallorhiza trifida*, *Stellaria ciliatosepala*, *Bartsia alpina*, *Alchemilla glomerulans*, *Erysimum cheiranthoides*, *Pyrola rotundifolia* ssp. *grandiflora*, а также *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Rubus arcticus* и др. В западинах и ямах с водой отмечаются *Arctophila fulva*, *Carex aquatilis*, *Sparganium hyperboreum*, *Callitriche palustris*, *Ranunculus repens*, *Equisetum fluviatile*, *E. arvense*. В верхней части более высоких возвышенностей встречаются медальонные тундры. В них обитают *Dryas octopetala*, *Salix reticulata*, *S. arctica*, *Arctostaphylos alpina*, *Pedicularis oederi*, не встречающиеся ниже. По вертикали такой профиль составляет 10—15 м.

Монотонный тундровый ландшафт тянется вдоль р. Воркуты без особых изменений, в то время как врез речного русла увеличивается. Высота надпойменной террасы в излучинах реки близ пос. Хановой достигает 3—4 м. Именно на такой террасе в 5 км ниже названного поселка находится форпост древесной растительности. Среди густых ивняков преимущественно из *Salix lanata* здесь растут одиночные и в небольших группах *Picea obovata* и *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*. Кроме того, по приречной опушке ивняков встречается древовидная *Salix jenisejensis* (северный предел по р. Воркуте).

Река делает в данном месте характерную излучину, подмывая с западной стороны яр. На низком восточном берегу среди пересыхающих луж с *Equisetum fluviatile* имеются лишь невысокие разреженные ивняки, сгущающиеся близ уступа террасы. На самой террасе близ уступа отмечены наиболее крупные деревья ели (около 4 м выс. и 15 см толщиной ствола). Возраст таких деревьев, по-видимому, порядка 200 лет. В глубине террасы деревья ели имеют высоту 1—2 м, не плодоносят (фото 42). Древесные березы растут главным образом в еще большей глубине террасы, чем молодые ели. Можно сказать, что ель и береза занимают в данном месте разные в целом участки, которые, однако, соприкасаются, и на их стыке различные деревья могут чередоваться. Березы здесь значительно больше, чем ели. Ее колки и отдельные деревья рассеяны почти до небольшого уступа, обозначающего более возвышенный уровень поверхности вдоль внешнего края излучины. Этот уступ ограничивает и ивняки. Более высокий уровень покрыт тундровой раститель-

ностью с обилием ерника, багульника и злаков. На нем существуют криогенные формы микрорельефа и старичные озера, окруженные *Carex aquatilis*. В плоских депрессиях развит мощный моховой покров, иногда с обилием морошки на нем. Вытягиваясь цепью под склоном увала, озера четко показывают древнее положение русла реки, которое было на 4—5 м выше современного.

Следует отметить, что излучина реки с надпоймой, на которой выдвинуты к северу деревья, не имеет существенных топографических барьеров, способных обеспечить ее укрытие или специфический тепловой режим. В топографическом отношении весь этот район ничем не отличается от соседнего с севера, где деревьев нет. Тем не менее, экологическая обстановка на надпойме с деревьями более благоприятна для растительности. Отсутствие криогенных образований свидетельствует

о глубоком залегании мерзлоты или даже ее отсутствии в данном месте (талик). В зимнее время надпойма несомненно укрыта мощной снежной толщей, которая быстро исчезает весной, насыщая грунт влагой до значительной глубины. Капиллярное поднятие грунтовой воды наряду с атмосферными осадками обеспечивает оптимальный режим увлажнения корнеобитаемого слоя, т. е. незастойное и достаточное влагосодержание. В пик паводка вся надпойма заливается и почвы на ней аллювиальные. Заросли ивняков сами по себе являются дополнительным экологическим фактором благоприятства, сдвигая терморегуляцию на большие значения на сухом грунте. Помимо *Salix lanata* в сложении ивняков участвуют *S. phylicifolia*, *S. lapponum*, *S. hastata*, *S. glauca*. Среди ив обильны крупные кусты (по пояс) *Betula nana*, а также *Juniperus sibirica* до 1 м выс. На концах ветвей можжевельника хвоя слегка расставлена, но остается короткой. Столь рослые кусты, на которых появляются признаки, свойственные *J. communis*, очевидно, следует признавать как переходную форму *J. sibirica* к *J. communis*, демонстрирующую зависимость можжевельника от среды обитания.

Здесь же, в ивняках находится северный предел распространения *Lonicera caerulea*

ssp. *pallasii*, обитающей по сухим местам среди разнотравья часто под сенью древесных берез. Из очень редких в регионе видов приуроченных к исключительно благоприятным геосистемам, следует назвать *Anthoxanthum odoratum* ssp. *alpinum*. Под куртины берез заросли ив и ерника обычно не распространяются (эффект фитогенного поля!). Под ними существуют травяные группировки, составленные *Polemonium acutiflorum*, *Cirsium helenioides*, *Viola epipsila* ssp. *repens*, *Ranunculus propinquus*, *Trientalis europaea*, *Rosa acicularis*, *Equisetum pratense*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Solidago virgaurea*, *Geranium albiflorum*, *Rumex acetosa*, *Veronica longifolia*, *Rubus arcticus*, упоминавшаяся жимолость.



Фото 42. Краевые молодые ивы в ивняке на надпойменной террасе р. Усы немного ниже пос. Хановей. На зад. плане — пологий тундровый склон.

Сами березы достигают 6 м выс. и 20 см толщины ствола. Некоторые деревья корявые, другие прямые. Форма весьма кожистых листьев различна на одном дереве и зависит от жизненности побегов. Деревья нормально плодоносят. Однако в данном месте не найдены гибриды древесной березы с *Betula nana*. Не обнаружены погибшие березы и их останки. Это дает возможность предположить, что миграция сюда древесной березы произошла 100—150 лет назад. Ее, вероятно, можно сопоставить с первой миграцией ели, в настоящее время представленной редкими относительно крупными деревьями. Мелкие же ели, по всей видимости, представляют миграцию начала XX столетия.

Важно отметить, что характеризуемый форпост древесной растительности не оторван существенно от области сплошного распространения деревьев далее к югу. Более того, редкие деревца появляются даже на возвышенностях уже в немногих км южнее. Таким образом, здесь находится климатическая граница распространения к северу деревьев. В приречной геосистеме р. Воркуты береза и ель находят предел своего выдвигания на север, а дальше распространяются древовидные ивы, с которыми ассоциируется луговая растительность.

При движении к югу и по мере увеличения врезе речного русла луговая растительность в приречной геосистеме занимает все большее место. Около березово-елового форпоста склоны (30°) надпойменной террасы 3—4 м высотой на больших протяжениях покрыты сплошным лугом бордюрного типа. На влажном илистом суглинке здесь обитают *Thalictrum minus* ssp. *kemense*, *Trollius europaeus*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Tanacetum bipinnatum*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia sepium*, *Ranunculus propinquus*, *Galium boreale*, *Rosa acicularis*, *Chamaerion angustifolium*, *Geranium albiflorum*, *Poa alpina*, *Allium schoenoprasum*, *Solidago virgaurea*, *Polygonum viviparum*, *Alopecurus pratensis*, *Luzula multiflora*, *Veronica longifolia*, *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, *Gentiana verna* var. *arctica*, *Trifolium lupinaster*, *Castilleja arctica*, *Stellaria ciliatosepala*, *Melandrium angustiflorum*, *Hierochloa odorata*, *Cerastium vulgatum*, *Valeriana officinalis*, *Achillea millefolium*, *Taraxacum ceratophorum*, *Calamagrostis langsdorffii*, обычны также всходы и мелкие кустики ив (*Salix hastata* и др.) и древесной березы. Примечательно, что на таком лугу отсутствуют многие луговые виды из имеющихся в районе, например, дудник, копеечник, синюха, чемерица и даже хвощ лесной.

На надпойменных террасах нередко встречаются кротовины. По-видимому, проникновение крота так далеко на север можно расценивать как факт еще более примечательный, чем проникновение травяной лягушки до г. Воркуты.

К югу от форпоста древесной растительности количество деревьев быстро нарастает за какие-нибудь 20 км. Поэтому самые северные деревья индицируют начало лесотундровой зоны, северная окраина которой представляет узкий экотон с рединами.

Зональные изменения растительного покрова усиливаются литологическими. Если в тундровой зоне по р. Воркуте поверхностный субстрат всюду один и тот же — тяжелый иловатый суглинок и только по берегам реки имеются моренные валунники, то в лесотундре во многих местах вдоль реки распространены пески и террасы образованы опесчаненным суглинком. В крупных излучинах реки на обширных террасах в лесотундре ивовые леса выше, чем в тундровой зоне, травостой на лугах мощнее, в нем появляются виды, отсутствовавшие севернее: *Stellaria nemorum*, *Trisetum sibiricum*, *Galium verum*, *Senecio nemorensis*, *Cerastium davuricum*.

Уже близ села Лёк-Воркута на водоразделе увеличивается облесенность, кроме редины появляются редколесья и нормальные смешанные леса. Редины часто расположены на сухих тундровых скатах с толстой мохово-лишайниковой дерниной, на которой разбросаны кустики багульника, голубики, клоны брусники, шикши, то-

локнянки альпийской и стелющейся *Betula nana*, обычна *Carex globularis*. На горизонтальной поверхности болота и озерки образуют единую систему. Разделяющие их низкие гряды покрыты крупноерниковыми зарослями с *Salix glauca*, а деревья исчезают. Болотные комплексы расположены на местах вытаявания жильных льдов и клиньев льда. Без изменений рельефа они переходят в низкие сырые разнотравные леса с преобладанием березы. По заболоченным опушкам таких лесов очень обильна подрост ели, а в глубине их встречаются старые вырубки с пнями ели до 30 см в диаметре.

В низовьях р. Воркуты контрастность растительного покрова еще более увеличивается. На левобережье р. Усы против устья р. Воркуты лесные и безлесные пространства в целом занимают приблизительно одинаковые площади. Тундровый, лесотундровый и лесной типы растительности сочетаются здесь в едином ансамбле, причем на одинаковых элементах рельефа, а именно, на равновысотных увалах. Это различие обусловлено ветровым режимом. Долина реки служит мощной ветровой трубой, и увалы, находящиеся на пути основных струй ветра, покрыты тундрой на мощном торфяном пласте. Такие же тундровые увалы есть и на наиболее возвышенной части водораздела. Некоторые из них разрушаются, образуя системы холмов. На этих холмах изредка встречаются останки крупных деревьев, следовательно в обозримом прошлом они были облесены.

Всего несколько метров ниже водораздельных тундровых холмов существуют низкие (4—5 м), преимущественно березовые криволесья, в которых мало ели, но отдельные елки достигают 8—10 м выс., возвышаясь над криволесьем вдвое. Ельник образует густой подлесок. Такой характер растительного покрова наблюдается до самых гор, удаленных от водораздела около 20 км.

В понижении по направлению к горам существуют редколесья и леса плохого качества. Однако у самых гор деревья отсутствуют. Редколесья начинаются на увалах на некотором удалении от гор. При этом на одних увалах они есть, а на других, совершенно таких же, существует тундра. Примечательно, что редколесья составляет исключительно ель и нигде нет лиственницы, которая, казалось бы, могла быть занесена сюда из истоков Усы, находящихся в предгорьях Урала, где лиственница встречается, хотя и редко (например, в верховьях Ельца близ ст. Полярный Урал).

В направлении от водораздела к р. Усе близ устья р. Воркуты растительный покров типично северо-таежный. В нем имеются чернично-моховые смешанные и березовые леса, которых нет на р. Воркуте. Местами напочвенный покров чернично-шикшево- или голубично-шикшево-моховой, иногда с обилием морошки. Эти леса чередуются с разнотравными на более сырых местах.

На надпойменных террасах существуют пышные луга, поддерживаемые сенокосами. На них развита мощная дерновая почва, во многих местах перерытая кротами. Распределение видов довольно ровное, хотя местами больше одних или других видов. На лугах обитают *Alopecurus pratensis*, *Trifolium lupinaster*, *Galium verum*, *G. boreale*, *Valeriana officinalis*, *Sanguisorba officinalis*, *Anthriscus sylvestris* ssp. *aemula*, *Delphinium elatum*, *Cerastium davuricum*, *Achillea millefolium*, *Veratrum album*, *Taraxacum ceratophorum*, *Equisetum arvense*, *Veronica longifolia*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*, *Ranunculus monophyllus*, *Alchemilla obtusa*, *Caltha palustris*, *Trollius europaeus*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *M. caespitosa*, *Pedicularis compacta*, *Geranium albiflorum*, *Saussurea alpina*, *Angelica decurrens*, *Filipendula ulmaria*, *Vicia sepium*, *V. cracca*, *Cirsium helenioides*, *Poa pratensis*, *Saxifraga cernua*, *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Stellaria palustris*, *Carex acuta*, *Thalictrum minus* ssp. *kemense*, *Trisetum sibiricum*, *Linum perenne*, *Erysimum cheiranthoides*, кое-где имеются ювенильные *Salix hastata*, *S. phylicifolia*.

Поскольку бассейн р. Усы сопряжен с Уралом, то здесь обнаружались особенности растительности, отсутствовавшие в бассейне р. Воркуты, верховья которой находятся на равнине. На местах долгого лежания снега в боковых долинках, под их северными склонами встречаются полунивальные луговины с *Sedum roseum*, *Erigeron eriocephalus*, *Saxifraga nelsoniana*, *Carex umbrosa* ssp. *sabynensis* не отмечавшиеся на р. Воркуте, а, кроме того, *Viola biflora*, *V. epipsila* ssp. *repens*, *Trifolium lupinaster*, *Pedicularis oederi*, *P. sudetica*, *Pachypleurum alpinum*, *Trollius europaeus*, *Veratrum lobelianum*, *Salix reticulata*, *S. phylicifolia*, *S. hastata*, *Achillea millefolium*, *Polygonum viviparum*, *Alchemilla glomerulans*, *Betula nana*.

В богатых луговинах с покрытием 90—100% на слегка наклонной I террасе с валунами и замоховелыми пятнами сырого суглинка также отмечен ряд видов, не найденных в бассейне р. Воркуты: *Oxytropis sordida*, *Primula stricta*, *Pinguicula alpina*, *Botrychium lunaria*, *Erigeron eriocalyx*, *Aster sibiricus*, а кроме того, *Gentiana verna* var. *arctica*, *Bartsia alpina*, *Galium verum*, *G. boreale*, *Trisetum sibiricum*, *Parnassia palustris*, *Thalictrum minus*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Vicia cracca*, *Carex acuta* и др. Имеется серия видов в разных местообитаниях, связанных в своем распространении как с юга, так и с севера с р. Усой и не связанных с р. Воркутой, выпадающей здесь в Усу: *Millium effusum*, *Phalaroides arundinacea*, *Juncus brachyspathus*, *Urtica dioica*, *Stellaria palustris*, *S. nemorum*, *Dianthus superbus*, *Ranunculus gmelinii*, *Ribes pubescens*, *Adoxa moschatellina* (не в антропогенных условиях), *Pedicularis compacta*, *Linum perenne*.

Наряду с тем, что в данном районе появились виды, отсутствовавшие в бассейне Воркуты, некоторые виды, отмечавшиеся в воркутинских тундрах исчезли: *Potentilla hyparctica* ssp. *gelida*, *P. crantzii*, *P. stipularis*, *Senecio atropurpureus*, *Arnica iljinii*, *Dryas octopetala*, *Luzula nivalis*, *Juncus biglumis*, *Poa arctica* и др.

Приблизительно в 15 км ниже устья Воркуты Уса протскает между двух сближенных гряд, одна из которых (на левой стороне) тундровая, другая покрыта хорошим лесом. Это место примечательно находкой на северном пределе (вдоль Усы) *Alnus fruticosa*, обитающей на крутом залесенном склоне к реке. Дальше на юг ольха отмечалась регулярно. В лесу на склоне обилен *Juniperus sibirica* как в своем типическом облике, так и переходный к *J. communis*. Растут также *Lonicera caerulea* ssp. *pallasii*, *Heracleum sibiricum*, *Chamaerion angustifolium*, *Veronica longifolia*, *Delphinium elatum*, *Senecio nemorensis*, *Poa nemoralis*, *Rubus arcticus*, *Rosa acicularis*. На берегу найден *Cirsium setosum*.

Лесотундровые массивы представляют, как правило, смешанный лес, хотя иногда в нем многочисленна высокая ель. Они обычно приурочены к возвышениям. По соседству существуют крупные тундровые гряды. Иногда за низкой надпойменной террасой начинается плавный долгий подъем на водораздел лесотундрового облика. Рельеф остается аналогичным таковому в воркутинских тундрах. Сходно и воздействие реки на долину, хотя ее ложе находится преимущественно в толще моренных валунов. Около пос. Сейда высота внешнего края валунного бичевника в высокую воду достигает 3—4 м. На него оползает со склона террасы суглинок, заполняя промежутки между валунами. Сопровождая реку на огромном протяжении такой бичевник, имея собственные градиенты экологических факторов вследствие наклона поверхности, является специфической субстратной геосистемой и важным экологическим каналом миграций растений. На нем постоянно отмечаются какие-либо новшества. Близ Сейды на нем обнаружены *Pinguicula vulgaris*, *Phleum alpinum*, *Thymus talijevii*, *Dianthus repens*, а также *Erigeron eriocalyx*, *Bartsia alpina*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Allium schoenoprasum*, *Solidago virgaurea*, *Tanacetum bipinnatum*, *Oxytropis sordida*, *Chamaerion angustifolium*, *Sanguisorba officinalis*, *Poa alpina*, *Trifolium lupinaster*. На берегу по склону часто спускаются кустарниковые заросли с деревьями березы.

Приречная растительность местами весьма разнообразна в связи с мезорельефом. Левый берег р. Усы против пос. Сейда представляет характерный участок, профиль которого составляют (от реки): 1) валунник, подвергающийся паводку, со спорадическими растениями, шир. 6—7 м, с небольшим уклоном к реке в нижней части и до 15° в верхней, 2) слегка наклонная терраса 7—8 м шир., задернованная, с отдельными валунами и вымоинами в суглинистом субстрате во время мощных паводков, 3) склон II террасы, в которую плавно переходит I терраса, с углом наклона 30°, выс. 2 м, по нижнему краю имеются размыты в половодье, обнажающие тяжелый суглинок 40 см мощностью, подстилаемый супесью; близ верхнего перегиба также есть участки обнаженного суглинка, 4) II терраса шир. 40—50 м, слегка понижающаяся к коренному склону, покрыта ивняком 0.5—2 м выс. с разнотравьем, 5) коренной скат с углом наклона 3—7°, затем 2—5° с бугорковатым, моховым ерником с одиночными елями.

В соответствии с номерами в перечисленной серии местообитаний отмечены следующие виды: 1) *Chamaerion latifolium*, *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Cerastium mutabile* ssp. *jenisejense*, *Equisetum arvense*, *Petasites radiata*, *Poa pratensis*, *P. alpina*, *Sangisorba officinalis*, *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Tanacetum bipinnatum*, *Trifolium lupinaster*, *Veronica longifolia*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Achillea millefolium*, *Polygonum viviparum*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Taraxacum ceratophorum*, *Aster sibiricus*, *Galium boreale*, *G. verum*, *Dianthus superbus*, *Elymus macrourus*, *Rumex crispus*, *Alopecurus pratensis*, *Solidago virgaurea*, *Stellaria calycantha*, а также разрозненные кустики *Salix dasyclados*, *S. hastata*, *S. lanata*.

Переход к 2) происходит путем увеличения обилия тех же видов и появлением новых, более обильных во внутренних участках местообитания. К ним относятся *Oxytropis sordida*, *Polygonum vivipara*, *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, *Thalictrum minus* ssp. *kemense*, *Allium schoenoprasum*, *Heracleum sibiricum*, *Vicia cracca*, *Equisetum pratense*, *Pachypleurum alpinum*, *Thymus talijevii*, *Dianthus repens*, *Erigeron eriocalyx*, *Campanula rotundifolia*.

Большинство этих видов могут расти и на валунниках, хотя в данном случае отсутствуют на них.

Наиболее обильны на задернованной I террасе клевер, гречишник, василистник, лисохвост, борщевик, астрагал, кровохлебка. Кроме того, здесь растут *Trollius europaeus*, *Delphinium elatum*, *Chamaerion angustifolium*, *Calamagrostis lapponica*, *Ranunculus propinquus* и небольшие одиночные кустики тех же ив.

Для 3) характерны *Atragene sibirica*, *Bartsia alpina*, *Parnassia palustris*, *Pedicularis compacta*, *P. oederi*, *Vaccinium uliginosum*, *Salix phylicifolia*, *Moehringia lateriflora*, *Geranium albiflorum*, *Alchemilla* sp., *Angelica decurrens*, *Potentilla crantzii*, *Viola epipsila*, *Pleurospermum uralense*, *Luzula multiflora*, *L. parviflora*, *Linum perenne*, *Polygonum bistorta*, *Ranunculus monophyllus*, *Gentiana verna* var. *arctica*, *Betula nana*. Здесь обычны и некоторые виды, растущие на I террасе, больше развиты кустарники, хотя общий облик луговой, местами замоховелые участки.

Бровка II террасы луговая 1.5—2 м шир. Далее высота ивняка постепенно увеличивается от края. На краю растет в основном *Salix lanata*, а *S. phylicifolia* и *S. dasyclados* обнаруживаются в глубине зарослей, что говорит о влиянии ветров. По краю зарослей встречаются *Juniperus sibiricus*, *Rosa circularis* и *Spiraea media*. В глубине тесно сомкнутых кустов крупные травы: *Cirsium helenioides*, *Angelica decurrens*, *Heracleum sibiricum*, *Polygonum bistorta*, *Milium effusum*, *Geum rivale*, *Geranium albiflorum*, *Delphinium elatum*, *Lamium album*, *Veratrum album*, *Valeriana officinalis*, *Anthriscus sylvestris*, *Thalictrum minus*, *Trollius europaeus*, *Ranunculus propinquus*, *Filipendula ulmaria*, *Myosotis palustris*, *Chamaerion angustifolium*,

Veronica longifolia, *Calamagrostis langsdorffii*, а также *Equisetum arvense*, *Vicia cracca*, *V. sepium*, *Stellaria nemorum*, *Viola biflora*.

Далее на наклонной террасе развита сырая, бугорковатая моховая тундра со сфагнами и обилием ерника до 0.5 м выс. Несмотря на мощный моховой покров, преимущественно из политриховых мхов, встречаются голые криогенные пятна. Мерзлота залегает близ поверхности. Здесь обильны голубика, багульник, местами морошка, *Carex globularis*, растут также брусника, толокнянка, *Loiseleuria procumbens*, *Salix glauca*, *Polygonum bistorta*. Имеются одиночные крупные ели, но подрост обилен; кое-где кусты *Salix phylicifolia* до 1 м. На криогенных буграх обильны лишайники. Выше по уклону их становится больше, истоньшается дернина (уже не прогибается под ногами), ерник мельчает, на бугорках обильна шикша, чаще и крупнее пятна-клоны толокнянки. Еще выше, на перегибе имеется массивчик древесной березы с чудовищно изогнутыми стволами до 10 см в диаметре, высотой около 2 м.

Весь уклон от реки оценивается в 3—4°. На 1 км превышение составляет приблизительно 5 м. Из примечательных птиц здесь отмечены золотистая ржанка и краснозобые коньки, т. е. тундровые виды. Однако лапландский подорожник здесь уже не обитает.

В широких ложбинах с ручьями деревья не растут, но на скатах, подобных охарактеризованному выше, местами существуют обширные редколесья с обильным ерником или иво-ерником (с *Salix glauca*). В долинках ручьев встречаются глубокие нивальные выемки, в которых даже в середине июля сохраняются остатки снежников. Выемки иногда представляют собой окончание в долине ручья трещины в поверхности грунта. Такая трещина, возникшая, по всей видимости, в результате



Фото 43. Высотравный дуг и сльник на надпойменной террасе р. Усы в 35 км ниже пос. Сейда.

вытайки ледяной жилы, постепенно сама превращается в долинку ручья, чему способствует нивация.

В нивальных нишах обильны *Ranunculus pygmaeus* и *Sibbaldia procumbens*, встречаются *Gnaphalium supinum* и *Cerastium cerastoides*. Остальной набор включает те же виды, что и на склончиках к реке. Местами в долинах ручьев вскрывается морена, в которой кое-где наблюдается неокатанный материал. На перегибах в долины иногда заметен песчанистый субстрат. На нем развиты лишайниковые срники или такие же тундровые участки с голубикой, шикшей, толокнянкой. Однако уже в нескольких метрах от перегиба в долинку существуют срники на сырой моховой дернине.

На спрямленных участках реки с террасами 4—5—6 м по обеим сторонам на них существует преимущественно травяная растительность с рассеянными ивняками, с группами берез или елей, иногда с лесовидными ивняками. Одиночные деревья часто имеют причудливые кроны. В 30 км от Сейды на тех же террасах появляются высокие словые редколесья, тянущиеся полосой вдоль края террасы, перегиб которой часто покрыт лишайниковым ковром. В редколесье мощной травостой. По соседству находятся сырые луга, либо заболоченные ивняки с рыхлыми кочками *Alopecurus pratensis*. Болота с озерками развиты на тыльной стороне террасы. За ними следуют увалы, покрытые лесом.

Приречные леса на небольшом расстоянии быстро сгущаются, увеличиваются по высоте и занимаемой площади. Лесотундра переходит в северную тайгу. Поскольку в рельефе не происходит существенных изменений, то граница северной тайги в 35 км от Сейды является чисто климатогенной.

Крупноствольные темные ельники на низких околоречных пространствах разделены пышными косыми лугами (фото 43) с обилием купыря. Здесь имеются чистые ельники, нередко разнотравно-хвощевые (*Equisetum pratense*), с обилием *Moehringia lateriflora*. Более обычны смешанные леса с преобладанием ели, достигающей 20 м выс., увешанной прядями *Usnea* sp. Напочвенный покров чаще травяно-моховой на мощной моховой дернине из гипновых и политриховых мхов. Сомкнутость древостоя 0.3—0.8. Обилен подрост ели. В таком лесу на надпойменной террасе отмечаются *Ranunculus propinquus*, *Polemonium acutiflorum*, *Geranium albiflorum*, *Trientalis europaeus*, *Moehringia lateriflora*, *Solidago virgaurea*, *Veratrum album*, *Rubus chamaemorus*, *R. arcticus*, *Lonicera caerulea* ssp. *pallasii*, *Delphinium elatum*, *Betula nana*, *Polygonum bistorta*, *Juniperus communis*, *Salix glauca*, *S. hastata*, *Atragene sibirica*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Carex* sp., *Thalictrum minus*, *Ribes pubescens*, *Chamaerion angustifolium*, *Rosa acicularis*, *Valeriana officinalis*. Этот покров сменяется голубично-моховым с обилием *Rubus arcticus* и спорадической *Betula nana*. Отмечаются также *Pyrola minor*, *Moneses uniflora*, *Saxifraga nelsoniana*, *Lycopodium annotinum* и др. Однако целый ряд видов северной тайги не обнаружен (*Orthilia secunda*, *Melampyrum pratense*, *Goodiera repens* и др.). Принадлежность лесов к северотасжному типу подчеркивают и отдельные представители орнитофауны, впервые отмеченные на маршруте (глухарь, перепелятник, кушка). Весьма обычны также тетеревятник, дербник, сероголовая гаичка. Можно отметить, что и набор таежных видов птиц далеко не полный.

Особенностью района является и наличие больших по площади чистых березняков, встречающихся в удалении от реки на возвышенных местах. Березняки обычно молодые, высота деревьев в них всего до 7 м. Сомкнутость крон создает сильное затенение. Напочвенный покров создают травы, среди которых особенно обильны прикорневые листья аконита, живокости и герани, под которыми обитают *Viola biflora*, *Moneses uniflora* и пр.

Возвышения соседствуют с понижениями, занятыми густыми ивняками с кочками *Carex juncella* под ними. Индикатором северо-таежных условий в данном районе является древовидная форма *Alnus fruticosa*, встречающаяся среди таких же форм *Salix dasyclados* на склонах в боковые долинки с ручьями.

Вдоль правого берега Усы тянется суглинистая гряда с сухим чернично-голубично-моховым смешанным редколесьем до самого верха, в котором встречается *Sorbus aucuparia*, обилён срниковый подлесок. Несмотря на разреженность деревьев гряда имеет вполне северотаежный облик. Она простирается дальше от реки. С нее четко прослеживается различие между лесотундровым ландшафтом на севере и северотаежным в ближайших окрестностях. Зональная граница в данном случае очень резкая. Она не связана с трансформацией рельефа, хотя характер долины Усы несколько изменяется.

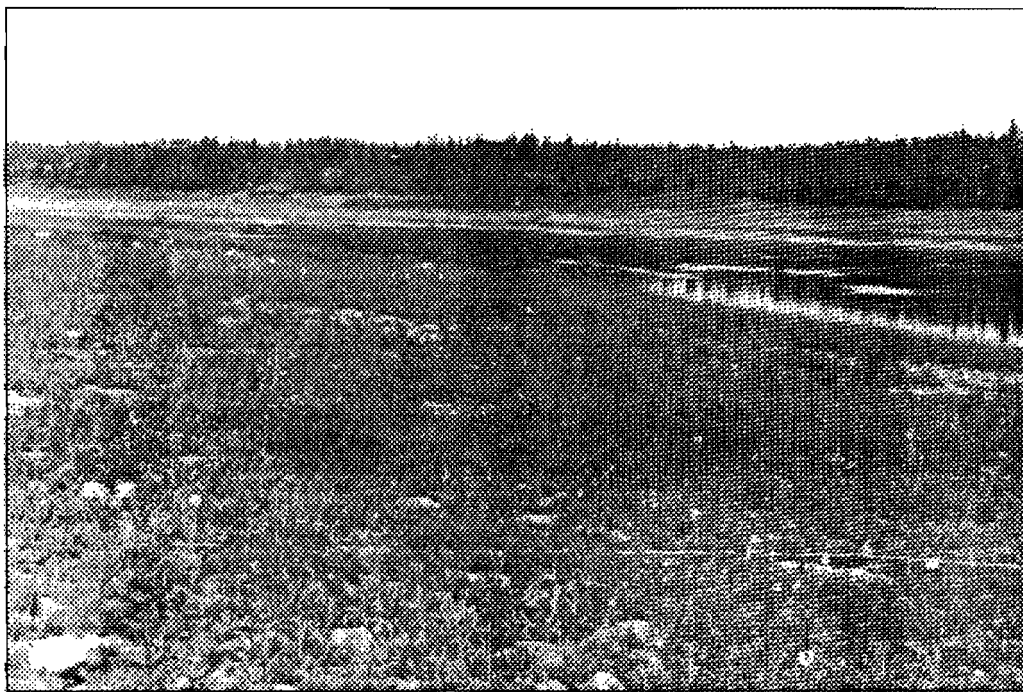


Фото 44. Валунный бичевник с богатым разнотравьем на р. Усе в подзоне северной тайги.

Ниже по реке следует постоянное чередование лугов и хороших лесов по краям террас 3—4 м выс., но яров практически нет, поскольку большие пространства равнины или даже низменны. Река значительно расширяется и спрямляется. По одной ее стороне терраса обрывается уступом суглинка, иногда сильно опесчаненного, так что уступ похож на среднеазиатские обрывы в миниатюре. По другой стороне обычно тянется валунный бичевник с большим или меньшим уклоном (фото 44). Валунная поверхность в одних случаях покрыта слоем суглинка, в других — обнажена. Валунные бичевники являются очень характерной субстратной геосистемой приречной геосистемы со специфическим набором видов, который тем богаче, чем обширнее бичевник. Это хороший пример связи числа видов с площадью местообитания, от которой зависит его экологический потенциал. Увеличение по-

следнего немало обусловлено тем, что с увеличением площади местообитания наблюдаются и некоторые его топографические изменения, хотя субстрат остается одним и тем же. Показательным служит следующее описание.

В нижней части валунный бичевник имеет уклон 10—15°. Поры между валунов забиты сырым суглинком, на скоплениях которого обильны мелкие мхи. Имеются и мелкокаменистые латки. Среднее покрытие растений 50%. Здесь обитают *Alopecurus pratensis*, *A. aequalis*, *Sanguisorba officinalis*, *Veronica longifolia*, *Trifolium lupinaster*, *Salix hastata*, *Petasites radiata*, *Polygonum viviparum*, *Solidago virgaurea*, *Ranunculus acer*, *Allium schoenoprasum*, *Tanacetum bipinnatum*, *Achillea millefolium*, *Heracleum sibiricum*, *Galium boreale*, *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Poa pratensis*, *P. alpina*, *Equisetum arvense*. Выше 2.5 м на полосе 25 м шириной уклон почти не выражен. Здесь отмечены *Veratrum album*, *Barbarea stricta*, *Alchemilla glabricaulis*, *Sagina intermedia*, *Matricaria inodora*, *Cerastium alpinum*, *C. vulgatum*, *Angelica decurrens*, *Phleum alpinum*, *Hieracium umbellatum*, *Poa supina*, *P. alpina*, *Taraxacum ceratophorum*, *Chenopodium album*, *Chorispora tenella*, *Rubus saxatilis*, *Parnassia palustris*, *Castilleja arctica*, *Dactylorhiza maculata*, *Equisetum pratense*, *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*, *Thalictrum minus*, *Thlaspi arvense*, *Camelina microcarpa*. Эту полосу сменяет полоса 10 м шириной без валунов на поверхности (только суглинок), с почти сплошной растительностью из крупнотравья, среди которого чемерица, василистник, борщевик, дудник, купальница, герань, лисохвост, тысячелистник, *Valeriana officinalis*, *Pleurospermum uralense*, *Vicia sepium*, *Ranunculus polyanthemus*, *Pedicularis sudetica* ssp. *interioroides*, *Stellaria nemorum* и др. В верхней половине этой полосы имеются кусты *Salix lanata*, среди которых растет *Geranium albiflorum*, отсутствующая на валуннике. Далее следует резкая опушка леса из березы и ели до 15 м выс. с рябиной и с мощным разнотравьем, включающим *Delphinium elatum*, *Chamaerion angustifolium*, *Galium boreale*, *Geranium albiflorum*, *Rubus arcticus*, *Stellaria nemorum*, *Vicia sepium*, *Myosotis palustris*, *Rosa acicularis*, *Juniperus communis*, *Equisetum sylvaticum*, *Cardamine macrophylla*, *Veronica longifolia*, *Polygonum bistorta*, *Pleurospermum uralense*, *Trollius europaeus*. Крупный лес тянется полосой 6—7 м вдоль берега, а далее начинается легкое понижение и деревья редкуют и мельчают, хотя есть и одиночные огромные ели. Напочвенный покров сырой, моховой. На нем обильны *Betula nana*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Rubus chamaemorus*.

На низменных водоразделах леса сменяются обширными грядово-мочажинными болотами. Иногда они занимают слабо наклонные поверхности. В верхней их части мочажины или почти округлые озерки осоково-моховые с *Eriophorum russeolum* и *Carex aquatilis* ssp. *stans* и лишь кое-где видна открытая вода. В нижней части многие мочажины представляют весьма крупные, почти смыкающиеся озерки, разделенные торфяными холмами и грядами до 1.5—2 м выс. с мощным черноземным слоем, растрескавшимся в результате пучения и оползания. На менее низких грядах существуют заросли ерника с багульником, голубикой. На более высоких грядах моховой покров покрыт лишайниками. На нем растут шикша, брусника, морошка, толокнянка, *Equisetum sylvaticum*. Обычны голые проплешины. У воды обитают *Carex lapponica*, *Epilobium palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus microcarpus*. Отдельные мочажины заняты моховым месивом. Болота, однако, пересекают, судя по следам, лоси и медведи.

Подобные болотные массивы представляют целый комплекс болотных образований и типов болот. Их современное состояние поддерживается вытаяванием ледяных жил и линз и новым их образованием. Весьма обычны торфяные мерзлотные бугры-пальсы, описанные в Финляндии (Scrpala, 1982).



Фото 45. Заболоченный ельник с ерниковым подлеском на возвышенной части рельефа близ р. Усы в подзоне северной тайги. Деревья увешаны *Usnea* sp.

Наиболее северные грядово-мочажинные болота, просто устроенные и со сравнительно небольшой площадью обнаружены на Усе против устья Воркуты, т. е. в южной половине зоны лесотундры. Чем глубже в тайгу, тем значительнее и разнообразнее они представлены. Поэтому мы считаем эти болота северотаежными, лишь выходящими в лесотундры, а не заходящими в северную тайгу с севера. Их происхождение следует связывать с окончанием ледникового периода, после которого долгое время сохранялись погребенные жильные льды. Протаивание последних послужило образованию грядового мезорельефа, что способствовало дальнейшему образованию эпи- и сингенетических льдов, поддерживающих динамическое равновесие всей этой системы до сих пор и даже расширяющих ее. Интенсивный рост торфа в климате тайги является непременным условием этого автокоррелятивного процесса, отличая его в то же время от подобных процессов в тундровой зоне.

Болотные массивы, тянущиеся иногда до горизонта, окружены заболоченными угнетенными ельниками с ерниковым подлеском (фото 45) и с мочажинами. По окраинам ельников обилён подрост ели, который встречается и на крупных грядах среди болот наряду с сухостоем ели и березы. Местами окраина болота занята мощным моховым ковром с ерником по пояс. Из болот берут начало ручьи, вырабатывающие в лесу долинки, на травяных склонах которых встречается *Crepis paludosa*.

Набор видов растений на болотах весьма бедный и целиком борсальный. К тому же и сами комплексные болота появляются только в лесной зоне и, по мере продвижения на юг, становятся все более обычными.

Близ пос. Сивая Маска на возвышенности имеется лесотундровый контур, где были проведены комплексные исследования (Почвы..., 1972; Норин, 1979 и др.).

Не ставя под сомнение их результаты, следует все же заметить, что они выполнены в условиях орографической или даже геоморфологической геосистемы, а не зональной. Следовательно, уже в названии труда заложена дезинформация, поскольку оно предполагает характеристику зональной лесотундры. Естественно, что орографическая геосистема не может обладать всеми качествами зональной, поскольку является ее частью. Нельзя исключить и то, что в некоторых случаях справедливо контрутверждение, но оно требует сравнительного исследования, поскольку то, что мы знаем об островах лесотундры, включенных в зоны тайги или тундры, подчинено общему правилу: чужеродные зональные включения всегда беднее фонового растительного покрова. Это согласуется и с более общей «островной теорией».



Фото 46. Заболоченный лес на водоразделе в районе Сивой Маски.

Район Сивой Маски находится уже значительно южнее лесотундровой зоны. Многочисленные леса плохого качества (фото 46) вовсе не говорят в пользу лесотундр. На северо-востоке Азии такие леса (но лиственничные) занимают огромные площади бореальной зоны. Главным признаком лесотундры должно считаться не редколесность и плохое качество древостоев, а сочетание лесных и тундровых субстратных геосистем или биогеоценозов, образующих широтный пояс.

К существенным зональным изменениям лесов южнее Сивой Маски относится их освобождение от ерничьего подлеска. Ерник образует разреженные заросли лишь в безлесных болотистых понижениях. Леса же относительно сухие, кустарничково-моховые (часто чернично-моховые) с обилием *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia*, *Chamaepericlymenum suecicum* и с *Diphasiastrum complanatum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Melampyrum pratense*. В 7 км ниже пос. Горняк обнару-

жен северный форпост *Populus tremula*, приходящийся на высокий приречный склон. В водораздельном лесу осина не встречена и, по всей видимости, растет только на высоком склоне к реке с сухим, смешанным черничным лесом. Имеются ювенильные экземпляры и не плодоносящие деревья до 7 м выс. Можно сказать, что осина растет только в наиболее благоприятном месте в целом ландшафте, и, что она продвинулась сюда сравнительно недавно.

Богатое разнотравье на валунной террасе, подстилаемой у самого уреза воды коренными породами с рыжевато-го цвета выветрелостью, также включает ряд видов, обнаруженных впервые на маршруте от Воркуты: *Prunella vulgaris*, *Epilobium hornemannii*, *Rorippa palustris*, *Gnaphalium norvegicum*, *Euphrasia frigida*. На террасе и скате с нее существует множество различных комбинаций экологических факторов в связи с микрорельефом или внешним воздействием (поверхностные ручейки). Поэтому растительность сильно фрагментирована и виды с различными требованиями к среде обитают совместно. Кроме названных здесь встречаются *Primula stricta*, *Pinguicula vulgaris*, *Dactylorhiza maculata*, *Antennaria dioica*, *Sanguisorba officinalis*, *Vicia cracca*, *Solidago virgaurea*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Polygonum viviparum*, *Hierachloe alpina*, *Alopecurus pratensis*, *Trifolium lupinaster*, *T. repens*, *T. arvense*, *Poa alpina*, *Sagina procumbens*, *Ranunculus propinquus*, *R. repens*, *Chamaerion angustifolium*, *Myosotis palustris*, *Phleum alpinum*, *Taraxacum ceratophorum*, *Deschampsia cespitosa*, *Galium boreale*, *Cerastium vulgatum*, *Tanacetum bipinnatum*, *Carex aquatilis*, *Rubus saxatilis*, *Achillea millefolium*, *Parnassia palustris*, *Oxytropis sordida*, *Senecio erucifolius*, *Alchemilla* sp., *Lathyrus pratensis*, *Angelica decurrens*, *Bartsia alpina*, *Valeriana capitata*, *Trollius europaeus*, *Barbarea stricta*, *Artemisia tilesii*, *Juncus arcticus*, *Thalictrum simplex*, *Luzula multiflora* ssp. *sibirica*, *Hieracium murorum* и *Galium uliginosum* (у самой опушки леса), а также отдельные кустики *Alnus fruticosa*, *Salix phylicifolia*. В этом пестром наборе бореальные виды перемешаны с арктоальпийцами, в т. ч. мигрантами с Урала, как это было установлено еще в районе слияния Усы и Воркуты. Проникновение арктоальпийцев столь далеко на юг в чуждые им зональные условия несомненно обязано Усе. Это подтверждается и спорадичностью их встречаемости, притом, что условия обитания, в которых они обнаруживаются, редкости не представляют, а наоборот, очень обычны. На высоком склоне к реке, на опушке леса примечательна находка *Hierochloe alpina* — характерного тундрового вида.

Появление нового вида дерева при движении к югу обычно связано с появлением целой серии новых видов травянистых и даже кустарниковых растений. В районе устья р. Лемвы находится северный предел распространения на Усе *Padus avium*, сочетающийся с такими же пределами *Ribes nigrum*, *Dryopteris carthusiana*, *Oxalis acetosella*, *Rubus sachalinensis*, *Rorippa amphibium* и др. На обширных надпойменных террасах здесь чередуются луга, заросли древовидных ив до 10 м выс. и *Alnus fruticosa*, участки смешанного леса со слоем листового опада и обильным трухлявым валежником. Заросли таволги окружают грязные лужи. Точно такой ландшафт обычен по сырым опушкам лесов в Ленинградской области, т. е. в южной тайге.

Истоки р. Лемвы и большой серии ее притоков находятся в горах Урала и притом рассеяны на большом пространстве гор. Естественно предположить, что Лемва выносит в свои низовья и далее на Усу множество видов с гор. В действительности же не обнаружено ни одного такого вида. При этом речь идет не только о горных видах, но и о листовницах, которая, по свидетельству местных жителей, имется в верховьях р. Юньяги близ гор (одного из притоков Лемвы).

Вследствие большого водосбора на рыхлой толще Лемва выносит огромное количество аллювия (суглинка и супеси), отлагаемого в низовьях реки. Пространные отмели сдвигают русло, делят его на части. В результате происходит интенсивный

размыв террас. Крупные пласты дерна съезжают в реку и разрушаются. Низкая I терраса выражена лишь кое-где. На ней развит густой ивовый лес с очень скудным напочвенным покровом. Подобный лес существует и на более высокой (4 м) II террасе обычно обрывающейся в реку, т. е. I терраса размыта полностью. На II террасе лес из *Salix dasyclados*, часто одноствольный с диаметром ствола до 25 см. Иногда примешаны деревья черемухи и *Alnus fruticosa*, уподобленной и обликом и местоположением *A. incana*. В подлеске обычны смородины черная и пушистая, жимолость Палласа, шиповник иглистый. Мощный травостой включает *Aconitum septentrionale*, *Veratrum album*, *Filipendula ulmaria*, *Cirsium helenioides*, *Valeriana officinalis*, *Geranium albiflorum* и др. Вдоль реки ивовые леса чередуются с кустарниковыми ивняками. В направлении от реки полоса ивовых лесов резко обрывается лугами. Опушка обычно занята чашобой *Salix phyllicifolia*.

Луга занимают возвышенные участки, разделенные болотистыми понижениями с ивняками. В верхней части возвышений луга обычно раковшейково-мятликовые, пониже — лисохвостовые.

Приблизительно в 15 км ниже Абези протягивается терминальный ледниковый комплекс, важнейшими компонентами которого являются крупные высокие (до 30 м) холмы, в т. ч. камы, лежащие на донной валунной морене. Наверху они почти песчаные, с березовым мелколесьем на тощем кустарничково-моховом покрове с обилием лишайников и мелкотравными участками с *Festuca ovina*.

По соседству с холмами вдоль реки находится низменный ландшафт (у реки начинающийся террасой 3—4 м выс.) с закустаренными болотами. Лишь вблизи Усы тянется травяной разреженный ельник, в котором деревья стоят всего в 2—3 ряда. Разнотравье местами имеет характер крупнотравья.

Ниже по реке к ней все чаще выходят пески, иногда обнажающиеся в береговом обрыве толщиной до 2 м. На песках обычен беломошный лес с обилием брусники и можжевельника. Он не простирается далеко от реки. Вскоре начинается понижение с болотом, часто вахтовым и с обилием березки по краям. Песчаная толща перекрыта водоупорным суглинком, который залегает и под песком, как правило, выходя на берег. По суглинку стекает вода, поэтому берег вязкий и покрыт зарослями *Carex aquatilis* и порослью *Triglochin palustre*, *Eleocharis palustris*, *Ranunculus reptans*. Пески же образуют огромные отмели посередине реки, на которых растут отдельные кусты ив.

Местами к реке выходят обширные беслесные торфяные толщи, граничащие с песчаной толщей, от которой они отделены долиной ручья. Следует, однако, отметить, что под торфяной толщей залегает ожелезненный песчаник-ортзанд. Таким образом, торфяник образовался в понижении на надпойменной террасе в отдалении от ее края и ортзандовый слой, благодаря своей водонепроницаемости способствовал этому. Меандрируя, река приблизилась к торфяной залежи и начала ее подмывать, обнажив пласты торфа около 1 м мощностью. Несмотря на подмыв, торфяник дренируется слабо. В нем имеется множество впадин с озерами, по краям которых под прикрытием торфа даже в августе сохраняется лед. Можно предположить, что впадины образовались на местах вытянувшихся линз ископаемого льда, однако более вероятно, что это сезонные льды, благодаря действию которых происходит рост впадин, по трещинам закладываются водотоки. С тыловой стороны торфяная залежь отделена болотистым понижением от беломошного редколесья на песке с обилием березового мелколесья и пятнами шикши. Полоса беломошника довольно узкая (около 100 м). При постепенном понижении беломошник замещается островным путем чернично-моховым смешанным лесом, который далее сменяется открытым болотом. Характерна смена кустарничковых доминант. На торфянике обильна голубика, а на беломошнике — шикша и черника, которая увеличивает обилие при понижении уклона, где шикша исчезает.

Приречная бровка подмываемого торфяника покрыта ивняком с высокотравьем, в котором отмечены *Lactuca sibirica*, *Achillea cartilaginea*.

От упоминавшегося терминального ледникового комплекса ниже по Усе пески играют возрастающую роль в ландшафте, хотя это заметно лишь близ реки, излучины которой и обширные отмелье берега целиком образованы песком. В то время как на участках ровных террас в смешанных лесах мало ели, в глубине излучин за обширным песчаным пляжем стоят могучие темные ельники с деревьями в обхват и живыми нижними ветвями. Их оконтуривает полоса ив (*Salix dasyclados*, *S. viminalis*, *S. hastata*, *S. lanata*) с высокотравьем (*Ranunculus polyanthemus*, *Valeriana officinalis*, *Delphinium elatum*, *Senecio nemorensis* и др.), среди которого отмечена *Cacalia hastata*. Опушечный ивняк находится на песке и здесь растут *Calamagrostis epigeios*, *Hieracium umbellatum*, *Elymus fibrosus*, *Stellaria palustris* и др.

Мощные ельники, бедные растениями из-за затенения, сменяются, при прочих равных, смешанными травяными лесами с видимостью 10—15 м, с обилием бурелома и старых замшелых пней. На мощной мягкой почве обитают *Equisetum sylvaticum*, *Geranium albiflorum*, *Aconitum excelsum*, *Oxalis acetosella*, *Rosa acicularis*, *R. cinnamomea* (отмеченная впервые), *Ribes rubrum*, *Stellaria nemorum*, *Chamaerion angustifolium*, *Sorbus aucuparia*, *Atragene sibirica*, *Trientalis europaica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Lonicera caerulea* ssp. *pallasii*, *Linnaea borealis*, *Moehringia lateriflora*, *Myosotis palustris*, *Rubus arcticus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Juniperus communis*.

С появлением массивов крупных ельников связано появление лесных видов птиц: рябчика и снегиря. На луговой опушке ельника обнаружен дупель.

Поскольку характеризуемые ельники находятся в речной излучине, то естественно, что с тыльной их стороны обнаруживаются отмершие протоки, залуговое днище которых поднято выше современного уровня реки порядка на 2 м. Отмершие протоки сопровождают валы. Хороший дренаж обуславливает существование очень густых хвощовых и хвощово-травяных ельников с крупными деревьями, видовой состав которых существенно отличается от уже описанных. В них растут *Equisetum arvense*, *Delphinium elatum*, *Trollius europaeus*, *Vicia cracca*, *Poa pratensis*, *Conioselinum vaginatum*, *Chamaerion angustifolium*, *Solidago virgaurea*, *Geranium albiflorum*, *Cacalia hastata*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Thalictrum minus*, *Rosa acicularis*, *Senecio nemorensis*, *Pedicularis compacta*, *Trisetum sibiricum*, *Sanguisorba officinalis*, *Lonicera caerulea* ssp. *pallasii*, ювенильная *Salix dasyclados*. В ложе отмерших проток развито высокотравье, среди которого, помимо целого ряда общих с ельником рослых трав, обитают *Cirsium helenioides*, *Veratrum album*, *Crepis sibirica*, *Myosotis palustris*, *Filipendula ulmaria*, *Alopecurus pratensis*, *Heracleum sibiricum*, *Angelica decurrens*, *Taraxacum lapponicum*.

Ельник сменяется смешанным лесом с очень крупной березой. В местах поперечного залегания песка лес мельчает и редет. Лишайники занимают основное место в напочвенном покрове. Сухие участки сменяются заболоченным лесом, соседствующим с обширными осоково-сфагновыми болотами с обилием морошки и *Petasites spurius* по краю. Поверхность болота часто идеально ровная, хотя бугорковатая, имеются окна чистой воды. Набор видов включает *Carex aquatilis*, *C. limosa*, *C. rotundata*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachyon*, *Menyanthes trifoliata*, *Salix glauca*, *S. myrtilloides*, *Comarum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*.

На болоте обычны торфяные гряды с эродированной поверхностью, имеются трясиновые участки. На крупных грядах существуют полосы редколесья или заросли ив, в т. ч. *Salix myrtilloides* и ее гибриды с *S. glauca*. Более поднятые гряды заняты черничным с багульником словым лесом с березой. На других, плоских грядах лес или, скорее, редколесье заболочено.

Соотношения леса и болота отчетливо свидетельствуют о происходящем расширении болот за счет смежных лесов, которые постепенно отмирают.

Примечательно, что с отсутствием каменных субстратов исчезают и арктоальпийцы (бартсия, астрагал арктический, остролодочник), но по линии плавника, обозначающего предел заливания берегов, растет *Arctophila fulva*, по соседству с которой на песке обычны *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Calamagrostis epigeios*, *Senecio erucifolius*, *Tanacetum vulgare*, *Hieracium umbellatum*, *Valeriana officinalis*, *Vicia cracca* и др.

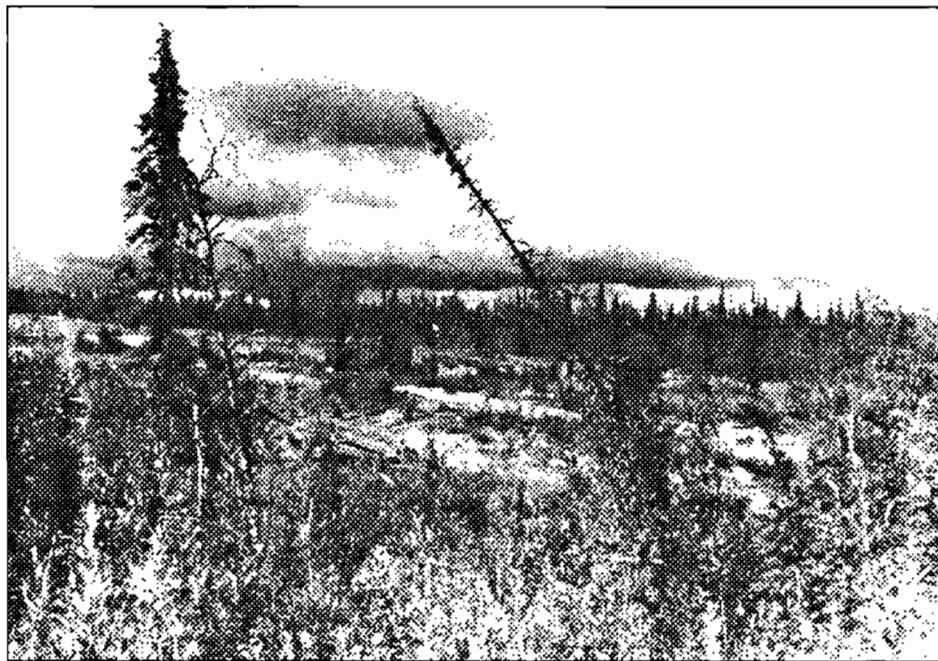


Фото 47. Мрачная северная тайга ниже дер. Кочмес.

Если на низменной стороне Усы смена растительности происходит как это представлено выше, то на противоположной, возвышенной стороне болота начинаются уже близ приречного края возвышенности, от которого они отделены лишь узкой полосой леса. Характерно, что болота подстилаются песком, как это видно на подмываемом склоне, ниже которого залегает мощная суглинистая толща неодинаковая по цвету и текстурам. Вследствие улучшенного дренажа болота начинаются зарослями ерника сразу за приречной полосой деревьев, а дальше они представляют сухие торфяники со сфагновыми депрессиями и озерами.

Ниже дер. Петрунь берега, особенно на излучинах, песчаные и, по сравнению с прибрежными песками выше по реке, на них сформирована разреженная луговая растительность, в которой имеются виды, встреченные впервые: *Silene tatarica*, *Rumex acetosella*, *Agrostis canina*, *A. gigantea*, *Festuca canina*. Среди разреженных кустарников поодаль от реки луга наиболее развиты и богаты. На них обитают, кроме названных, *Bromopsis pumPELLIANA*, *Elymus kronokensis*, *E. macrourus*, *E. fibrosus*, *Poa alpina*, *P. pratensis*, *P. supina*, *Hieracium umbellatum*, *H. alpinum*, *Erigeron acer*, *Tanacetum vulgare*, *T. bipinnatum*, *Solidago virgaurea*, *Achillea*

millefolium, *Aster sibiricus*, *Vicia cracca*, *Euphrasia frigida*, *Festuca ovina*, *Senecio erucifolius*, *Castilleja arctica*, *Dianthus repens*, *D. superbus*, *Calamagrostis epigeios*, *Artemisia tilesii*, *Stellaria palustris*, *Matricaria inodora*, *Trifolium lupinaster*, *Galium boreale*, *Rumex acetosa*, *R. crispus*, *Alopecurus pratensis*, *A. aequalis*, *Barbarea stricta*, *Allium schoenoprasum*, *Chamaerion angustifolium*, *Petasites radiata*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Rorippa palustris*, *Sanguisorba officinalis*, *Chenopodium album*, *Veronica longifolia*, а также юные черемуха, ольховник, береза, ель, *Salix dasyclados*.

Песчаному низкому берегу обычно противоположен суглинистый с валунами высокий берег, верхнюю толщу которого образуют опять же пески. Как правило, пески изолированы ортзандовым горизонтом и на них развиты болота или заболоченные леса. Иногда бугристо-мочажинные болота на песках пересыхают. В них множество ям, по-видимому, суффозионного происхождения. Разреженные ели на них имеют узкие кроны и густо обвешаны *Usnea* sp. В напочвенном покрове доминируют ерник и морощка, кое-где обильна клюква. Большая часть различного качества лесов над речкой имеет признаки хотя бы временной заболоченности (фото 47). Открытые болота начинаются за лесом уже в нескольких сотнях метров от долины. Вода стекает сверху на суглинистый бичевник, на котором соответственно существуют осочки из *Carex aquatilis*, а также обычны *Eleocharis palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Pedicularis palustris*.

Ниже дер. Кочмес правобережье Усы вновь становится возвышенным. Над склоном видно, что дернина на плотном песке имеет мощность всего 20—25 см. Грунтовая вода вытекает ниже середины склона, где находящаяся выше песчаная толща переходит в суглинок с валунами или без них. Нижняя часть склона занята в основном ивняками, в которых массовы *Salix hastata*, *S. lapponum*, *S. jenisejense*, *S. lanata*. Выше следует смешанный лес с разнотравьем или черничный, занимающий также краевую полосу возвышенности. Полоса эта иногда очень узкая, т. е. несмотря на песок, лес становится заболоченным со множеством колдобин уже близ перегиба к реке. Иногда это разреженные ельники с пикообразными елями, обвешанными *Usnea* sp. По большей части леса травяные, кое-где моршковые, но на сухих местах черничные, багульниково-черничные или голубично-черничные с шикшей. Встречаются хвощево-моховые, разнотравно-моховые смешанные леса с редкими или на северном пределе видами: *Carex loliacea*, *Cystopteris montana*. Иногда встречаются хорошие березовые леса, переходящие в березовый прутняк. Впервые обнаружен настоящий осинник. Осины в нем достигают 12 м выс. и 20 см в диам. Обилеен лиственный опад, скрывающий напочвенные мхи. Массов подрост осины. В основном лес черничный. В нем отмечены *Equisetum sylvaticum*, *Rosa acicularis*, *Ledum palustre*, *Lycopodium annotinum*, *Festuca ovina*, *Chamaerion angustifolium*, *Sorbus aucuparia*, *Betula pubescens*. Площадь осинника менее 1 га. По краям обилеен подрост ели.

Здесь же впервые обнаружена *Pinus sylvestris* — одиночное дерево 6 м выс. на сухом месте с кустарничково-моховым покровом с елями. По свидетельству местных жителей встречаются и крупные сосны.

Сильно заболоченные леса нередко находятся рядом с сухими на одном топографическом уровне. Чаше они приурочены к всевозможным понижениям и западинам. Очагом заболачивания являются старые дороги, проложенные гусеничным транспортом. Хотя на выворотах грунта виден песок, тут же стоят лужи, т. е. близко к земной поверхности находится ортзандовый горизонт. Вдоль дорог растут *Carex vesicaria*, *Deschampsia cespitosa*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Juncus nodulosus*, *J. buffonius*, *Senecio arcticus*, *Limosella aquatica*, *Ranunculus sceleratus*. Эти же виды обитают по краям небольших озер с сырыми песчаными берегами, в которых встре-

чаются *Potamogeton pusillus*, *P. pectinatus*, *Equisetum fluviatile*, *Polygonum amphibium*.

В низовьях р. Косью на уступе террасы 4—5 м хорошо видно чередование песков и суглинков как по горизонтали, так и по вертикали. Кое-где на подмыве обнажены торфяники с весьма свежей древесиной ив. Обширные надпойменные террасы в районе слияния Усы и Косью заняты лугами, кустарниками и ивовыми лесами в понижениях. Имеется множество старичных озер с илистым дном и осоковыми берегами. Около них обильны *Rorippa amphibium*, *Cicuta virosa*, *Equisetum fluviatile*, *Arctophila fulva*, *Carex cinerea*, *C. vesicaria*. В самих озерах обитают *Sparganium hyperboreum*, *S. simplex*, *Batrachium divaricatum*, *Potamogeton heterophyllus*. В одном желобе отмершей протоки находятся и озера, иногда довольно крупные, и различной обводненности болота, и совсем осушенные участки с высокотравьем. Примечательно, что и обнажаемые на подмыве террасы торфяники до 1 м мощностью приурочены к концам отмерших проток. Некоторые торфяники явно сформировались в озерных впадинах, затянутых болотной дерниной.

Сопоставляя различные участки, можно видеть, что протоки имели различную глубину и ширину, т. е. первичное образование некоторых из них происходило путем соединения существовавших ранее озер, а не путем промыва ложбины при спаде паводков, что, впрочем, также происходило. Низменный ландшафт, оканчивающийся у рек уступом террасы, занимает огромную площадь в низовьях Косью. Пышные луга с *Angelica archangelica* простираются лишь вдоль реки. Во многих местах они сырые, с кочками *Deschampsia cespitosa*. Набор видов непостоянный. Характерны высокотравные участки, особенно на влажных закустаренных участках. Обычны сорняки: *Polygonum aviculare*, *Descurainia sophia*, *Agrostis tenuis*, *Galeopsis speciosa*, *Rumex confertus* и др., поскольку тут расположена старая деревня Косьювом. Мощность дернины под лугами всего 10—15 см, тогда как под лесом она превышает 1 м.

Близ края террасы во многих местах наблюдается овражная эрозия, т. е. в отвесной стенке закладывается трещина, которая растет вспять.

На сырых местах поодаль от края террасы, отороченные густым ивняком, встречаются сырые березовые леса с деревьями до 7—8 м выс., в основном 4 м. В них обильна *Alnus fruticosa* до 4 м выс. Очевидно в паводок эти леса заливаются. В них растут *Calamagrostis purpurea*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Cicuta virosa*, *Myosotis palustris*, *Trollius europaeus*, *Ranunculus repens*, *Filipendula ulmaria*, *Equisetum fluviatile*, *Carex aquatilis*, *Rubus arcticus*, *Dryopteris spinulosa*, *Cardamine pratense*, *Trientalis europaea*, *Galium uliginosum*, *Poa palustris*, *Rubus chamaemorus*, *Urtica dioica*, *Angelica decurrens*, *Naumburgia thyrsoflora* (впервые). Местами в лесу больше ольхи, чем березы. Имеются сырые понижения с редкими растениями на мощном слое гниющего листового опада.

На некотором удалении от реки распространены массивы ивовых лесов с деревьями выше 10 м и гигантскими кронами. Для них характерно разнотравье такое же, как и уже охарактеризованное выше.

Низменный околоречный ландшафт переходит в плавный подъем, покрытый низким смешанным лесом, во многих местах со следами старой рубки. Напочвенный покров, как правило, моховой, сухой, хотя имеются и латки сфагнов. Деревья до 10 м выс. Ели имеют узкие и широкие кроны. Для такого леса характерны *Rosa acicularis*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Equisetum sylvaticum* (местами фоновое растение), *Rubus arcticus*, *R. chamaemorus*, *Trientalis europaea*, *Chamaeperyclimenum suecicum*, *Stellaria longifolia*, *Ledum palustre*, *Sorbus aucuparia*, *Empetrum nigrum*, *Lycopodium annotinum*, *Myosotis palustris*, *Poa pratensis*, *Chamaerion angustifolium*, *Milium effusum*. На открытых

участках продолжения данного склона-уступа, близ деревни встречаются группы осин.

Подъем завершается весьма крутым (35°) склоном около 8 м на высокий уровень. На склоне существует багульниково-моховой лес, но еще нет сосны, которая несомненно обнаруживается наверху на кустарничково-моховом покрове с черникой, голубикой, шикшей, багульником в окружении елей и берез. Сосна имеет 7—8 м выс. Однако уже близ склона начинаются сфагновые болота с характерной формой сосны 1—4 м выс., хотя имеются отдельные деревья до 10 м. Эти болота (с клюквой, подбелом, *Pinguicula villosa* и др.) совершенно подобны таким же болотам в Ленинградской области. Они сменяются заболоченными лесами. Можно сказать, что высший уровень целиком заболочен. Различие участков связано со степенью переувлажнения. В смешанном лесу менее сыро, чем в сосняке и обилён ерник. В сосняке обычные мочажины с водой, в которых обитает вахта, и нет ерника, а также и *Salix glauca*.

Таким образом, на расстоянии 12 км вдоль Усы сосна становится обычным доминантом как на сухих местах, так и на болотах. При этом сохраняются все структурные элементы растительного покрова, имевшиеся выше по Усе. Однако появляется целая серия отсутствовавших там видов. Как и в других районах виды на северном пределе своего распространения распределены по разным условиям. К ним относятся *Limosella aquatica*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Batrachium divaricatum*, *Angelica archangelica*, *Carex loliacea*, *Stellaria alsine*, *Cystopteris montana* и др. Большинство отсутствовавших севернее видов приурочено к приречной геосистеме, которая занимает большую площадь, чем выше по Усе, в связи со слиянием двух весьма полноводных рек. Часть впервые появившихся видов, очевидно, связана с р. Косью, текущей с запада.

Охватывая одним взглядом весь маршрут от г. Воркуты до дер. Косьювом, можно отметить, что, помимо зональных рубежей, изменения в растительности и во флоре отмечались повсеместно, несмотря на внешне единообразие растительного покрова на больших пространствах. Появление новых качеств, как правило, происходило при сохранении прежних, изменяющихся количественно, в первую очередь в отношении занимаемой площади, но не в последнюю очередь и в отношении структурных составляющих, в частности, набора видов. Новые виды появлялись в субстратных геосистемах, которые имелись и там, где этих видов не было. Их появление связывалось как с консервацией от предыдущих этапов развития растительного покрова, так и с происходящими миграциями. Количественно флористическое различие однотипных геосистем связано, во-первых, с общей площадью последних, во-вторых, с площадью конкретных выделов. Это определяет и зональные флористические различия.

Зональные рубежи на равнине севера европейского Приуралья имеют довольно резкий характер, в отличие от других равнинных территорий, например, на Зап. Таймыре.

4.3. Плато Путорана

Плато Путорана целиком входит в подзону северной тайги. Только северо-западная его окраина соприкасается с лесотундровой зоной. Почти повсеместно на плато четко выражены 3 пояса растительного покрова: лесной, подгольцовый и гольцовый. Соотношения этих поясов зависят от многих факторов.

Крупные межгорные впадины, часто вмещающие большие озера тектонического происхождения, имеют значение орографических геосистем. Комплексы геоморфологических геосистем и, слагающих их биогеоценозов, образуют пояса. Наибо-

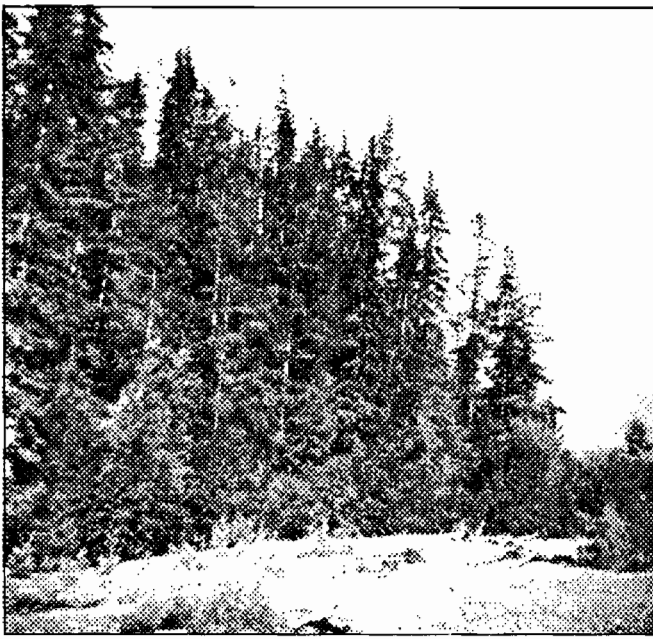


Фото 48. Лиственничник 22 м выс. на надпойменной террасе р. Пикита-Юрех (басс. оз. Капчук).

лес обычные геоморфологические геосистемы это — склоновые лесные, склоновые безлесные, вершинные плато, поймы рек, приозерья, отдельные низкие поднятия, озерно-болотные массивы, каньоны.

Значительная протяженность Путорана обуславливает различные воздействия на климат, что находит существенное отражение в растительном покрове. Западная часть плато подвержена влиянию атлантических воздушных масс, что придает

климату несколько океанический оттенок по сравнению с восточной его частью, находящейся под влиянием якутской области высокого давления, т. е. с преобладанием континентальных показателей климата. Центральная часть плато тяготеет к восточной. Во флоре это отражено прежде всего видами деревьев.

В западной части Путорана основные лесообразующие породы — *Larix sibirica*, *Betula pubescens*, *Picea obovata*, *Salix jenisseensis*, *S. dasyclados*. В качестве большей или меньшей примеси в древостоях встречается *Sorbus aucuparia* ssp. *sibirica*. Верхняя граница лесного пояса находится на высотах от 700—800 (на юге) до 50 м (на севере). Этот пояс часто имеет ярусный облик из-за ступенчатого рельефа склонов.

Восточная граница арсала *Larix sibirica* показана во «Флоре Путорана» (1976). Сибирская лиственница выклинивается на днища долин, в то время как по склонам гор распространена *L. gmelinii*. Это топологическое замещение наблюдается уже в бассейне оз. Лама, тогда как в бассейне оз. Кета *L. sibirica* распространена по всему лесному поясу и выше в лесотундрах, а *L. gmelinii* не встречается.

В центральной части плато растет только *L. gmelinii*, а ель и береза отсутствуют. Северные пределы распространения ели и древесной березы находятся значительно южнее, тогда как на западе плато эти деревья достигают его северного края. Столь показательное распространение деревьев на плато Путорана согласуется с распространением многих кустарников и трав. При этом виды с западным распространением встречаются в основном лишь на окраине плато, в пределах распространения *Larix sibirica*, тогда как виды с восточным распространением (якутские) нередко достигают западной части плато и их расселение продолжается в наше время.

Существенный флористический градиент существует на плато и в меридиональном направлении. Вдоль южной окраины Путорана, относящейся к бассейну Н. Тунгуски, встречается много видов, не зарегистрированных во флоре Путорана (Флора Путорана, 1976; Куваев, 1980, 1983 и др.). В сборах Н. С. Снигиревой в 1969 г. из этого района нами установлены *Pinus sibirica*, *Pinus sibirica*, *Betula pendula*, *B. humilis*, *Alnus hirsuta* (*A. sibirica*), *Sambucus racemosa*, *Lilium martagon*

ssp. sooiatum, L. pensilvanicum, Cypripedium guttatum, Mitella nuda, Euphorbia discolor, Anemone sylvestris, Cerastium maximum, Valeriana officinalis, Linaria acutiloba, Galium verum, Draba sibirica, Spiraea salicifolia, Cacalia hastata, Ranunculus repens, Trifolium lupinaster, Gentiana barbata, Sedum purpureum, Saussurea stubendorffii, Lychnis sibirica, Eleocharis palustris, Campanula glomerata, C. turczaninovii и др. Таким образом, 4 вида деревьев и 2 вида кустарников, а также целый ряд травянистых центрально- и южносибирских видов в своем распространении достигают южной части Путорана, но неизвестны на нем севернее. Однако некоторые из них встречаются близ Енисея в районе Дудинки. В южных районах плато имеется серия видов, не распространяющихся в более северные его районы: *Carex tenuiflora, Majanthemum bifolium, Populus tremula, Salix rhamnifolia, Rheum compactum, Ribes nigrum, Angelica sylvestris, Mertensia sibirica, Pedicularis sceptrum-carolinum, Swertia obtusa, Artemisia mongolica, Senecio integrifolius* (Куваев, 1980).

В северо-западной части Путорана известны флорогенетически южные виды, неизвестные в южных районах плато: *Cotoneaster melanocarpa* (*C. niger* s. l.), *Stellaria palustris*, включая *S. dilleniana* (*S. fontana*), *Subularia aquatica, Erysimum flavum, Potentilla norvegica, Vicia cracca* и др. (Кожевников, Андреева, 1980).

Географическое положение Путорана, его своеобразное геологическое и геоморфологическое строение обуславливают пестротность растительного покрова в весьма четко выделяющихся геосистемах, вложенных одна в другую и образующих естественные ряды. В пределах каждого ряда геосистем на плато наблюдаются существенные изменения в растительности и наборах видов в долготном и широтном направлениях, а также по высоте.

В западной части Путорана наиболее развитыми являются леса на надпойменных террасах (фото 48). Они превышают 20 м и обычно образованы *Larix sibirica*, но примесь *Picea obovata* в них может быть очень значительной. В более южных районах по окраинам таких лесов встречаются высокотравные участки с *Lamium album, Delphinium elatum, Aconitum septentrionale, A. czekanovskyi, Heracleum sibiricum, Angelica decurrens, Senecio nemorensis, Achillea impatiens, Saussurea parviflora, Solidago dahurica, Cirsium helenioides, Thalictrum minus, Veronica longifolia* и др.

К числу спорадических видов растений в лесах относятся многие бореалы: *Moneses uniflora, Carex parallela* ssp. *redowskiana, Goodyera repens, Diplasium sibiricum, Carex loliacea, Dryopteris carthusiana, Phegopteris connectilis, Filipendula ulmaria* и др. По числу этих видов западная часть плато богаче восточной.

Леса на шлейфах (фото 49) и склонах гор по структуре и наборам видов различаются весьма существенно, что связано с различными комплексами факторов среды. Они охарактеризованы в работах «Флора Путорана» (1976), В. Б. Куваева (1980, 1983) и особенно детально на эталон-



Фото 49. Лесной пояс на шлейфе гор близ оз. Лама. Сибирская лиственница.

ном участке в районе оз. Капчук в работе «Горные фитоценоотические системы Субарктики» (1986). Следует отметить, что основательно исследованные районы отнюдь не исчерпывают все многообразие растительности и флоры, существующие уже по соседству с ними в той же самой орографической геосистеме. Так, эталонный участок на оз. Капчук не включает чернично-моховые лиственничники, широко представленные на противоположной стороне озера, т. е. в 13 км, где обнаружен также целый ряд видов, отсутствовавших на эталонном участке. При этом никаких экологических преград между сопоставляемыми участками нет, а, наоборот, вдоль горного склона для многих видов открыт миграционный путь к эталонному участку. В бассейне оз. Лама (включая оз. Капчук) особенно четко выявляется струйчатый характер расселения видов на новые территории. Виды расселяются по соответствующим ЛЭ или даже только по определенным типам местообитаний струями, оставляя незанятыми соседние участки и целые районы с необходимыми для них условиями. Поскольку потенциальные местообитания обычно разобщены, направления струй расселения определяются случайностью (Кожневиков, 1984—856).

Чистые сльники на западе Путорана встречаются нечасто. В районе оз. Кета их уже нельзя назвать обычной растительностью, а севернее они становятся и вовсе редкими, уменьшаясь по площади. Однако в качестве примеси в лиственничниках на нижних гипсометрических уровнях ель принимает участие до широты оз. Пясино.

Березняки весьма обычны на моренных прилавках и высоких террасах, на склонах гор. На нижних уровнях крупные деревья обычно прямые, ничем не отличающиеся от деревьев в березняках из *Betula pubescens* в умеренных широтах. Лишь в лесотундровых геосистемах и в подгольцовом поясе деревья искривлены. Напочвенный покров в березняках не обладает спецификой и непостоянен.

На горизонтальных поверхностях моренных террас и низких коренных возвышений часто распространены белошнурные березовые мелколесья, чередующиеся с мочажинами и болотами. На этих поверхностях встречаются и типично лесные виды (*Actaea erythrocarpa*), и лесо-болотные (*Oxycoccus microcarpus*), и арктоальпийцы (*Carex glacialis*, *Cassiope tetragona* и др.). Арктоальпийцы для лесного пояса (без учета приозерий) нехарактерны, хотя отдельные виды в нем встречаются (*Koenigia islandica*, *Juncus triglumis* и др.).

На речных галечниках в лесном поясе тундровая растительность отсутствует, хотя отдельные горные виды на них обитают. Сами по себе галечники очень бедны растениями из-за мощных паводков. Но низкие надпойменные террасы близ устьев рек с закрепленным песчано-галечным субстратом являются одним из наиболее насыщенных видами типов местообитаний. Общее покрытие растительности здесь обычно не превышает 40—50%, имеются редкие кусты ольхи, *Salix hastata* и *S. dasyclados*. Набор видов включает *Chamerion angustifolium*, *Arabis alpina*, *Thalictrum minus*, *T. alpinum*, *Solidago daurica*, *Poa pratensis*, *P. nemoralis*, *Tanacetum boreale*, *Luzula multiflora*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus repens*, *Cardamine macrophylla*, *Geranium albiflorum*, *Potentilla hyperctica*, *Taraxacum* sp., *Erigeron eryocalyx*, *E. politus*, *Empetrum nigrum*, *Equisetum variegatum*, *Parnassia palustris*, *Trisetum spicatum*, *Minuartia biflora*, *Achillea impatiens*, *Hedysarum hedysaroides*, мелкая *Salix lanata*, *S. lapponum*, *Pachypleurum alpinum*, *Dryas octopetala*, *Angelica decurrens* (прикорневые листья), *Delphinium elatum*, *Pedicularis uncinata*, *Cerastium jenisejense*, *Galium boreale*, а также совсем юные побеги *Larix sibirica*, ели и можжевельника. В этом наборе смешаны горные, приречные и лесные виды (сочетание дриады и борщевика весьма оригинально). С течением времени такие терраски покрываются почвенным слоем, на котором поселяются мхи. Хвойные деревья к тому времени подрастают и образуют лес. На таких местах отсутствует сукцессионная стадия ивового леса, которая очень характерна в процессе смен пойменной растительности данного района.

В межгорных котловинах весьма характерны обширные осушающиеся болота во впадинах, флористический состав которых обогащен луговыми и прочими неболотными мезофитами. В качестве примера приведем следующее описание.

Бугорковатое болото с мочажинами в низине, с редкими деревьями ели и лиственницы, со сфагновыми бугорками. По мочажинам растут *Eriophorum polystachyon*, *Baeothryon alpinum*, *Carex brunnescens*, *Pedicularis parviflora* ssp. *pennellii*; по бугоркам — *Parnassia palustris*, *Veratrum oxysepalum*, *Peucedanum salinum*, *Galium boreale*, *Allium schoenoprasum*, *Vaccinium uliginosum*, *Hedysarum hedysaroides*, *Trollius asiaticus*, *Juniperus sibirica*, *Saussurea parviflora*, *Ptarmica* sp., *Betula nana*, *B. tortuosa*, *Oxycoccus microcarpus*, *Geranium albiflorum*, *Antennaria dioica*, *Salix saxatilis*, *S. phyllicifolia*, *S. glauca*, *Selaginella selaginoides*, *Andromeda polifolia*, *Equisetum arvense*, *E. palustre*, *Thalictrum alpinum*, *Kobresia myosuroides*, *Comarum palustre*, *Carex caespitosa*, *Polygonum viviparum*. Такие болота часто находятся на берегах довольно крупных озер, затянутых слявиной из *Carex aquatilis*. Поодаль от открытых участков воды слявина переходит в обычное осоковое болото с обилием *Carex wiluica*, *C. limosa*, вахты и др.

Окраины многих уменьшившихся озер заняты россыпями валунов, уходящими внешним краем под склон ближайшего возвышения. Небольшие провальные озера иногда затянуты слявиной целиком.

В низовьях речек, впадающих в большие озера, нередко развиты болота — сырые осоковые в понижениях, сухоторфяные с морошкой на возвышениях, чередующиеся с зарослями ивняков. Далее следуют низкопродуктивные листвяги. К речкам выходят, обрываясь к ней, суглинистые толщи. Выше начинается моренный ландшафт, на котором лиственничники сразу улучшают качество. Появляются пойменные, каменистые луга с тонким почвенным слоем на валунах на месте давних проток. Набор видов на этих лугах включает *Antennaria dioica*, *Angelica decurrens*, *Euphrasia subpolaris*, *Arnica iljinii*, *Pedicularis uncinata*, *Parnassia palustris*, *Hieracium robustum*, *Tanacetum boreale*, *Achillea impatiens*, *Galium boreale*.

Высотная дифференциация растительного покрова в горах северной тайги в точности соответствует широтной его дифференциации в равнинных условиях, хотя и в «сжатом виде». Однако верхний предел древесной растительности и характер перехода лесного пояса в подгольцовый весьма различны даже в одной орографической геосистеме, в частности, крупной межгорной впадине.

В средней части долины с оз. Кета на вершине низкой (400 м) краевой горы существует лесотундровый ландшафт, а на более высоком плато (600 м) соседней горы — тундровый. На северо-западной оконечности озера лиственница местами поднимается до высоты 600 м, но чаще она идет до высоты 500 м, в том числе и в широких межгорных долинах, закрытых со стороны оз. Кета, но выходящих к нему. Лесотундровый ландшафт на вершине сочетает разности лиственничных редколесий, разреженных кустарниковых ольшаников, типичных и щебнистых тундр. Характерно отсутствие березовых редколесий и вообще березы. Ель здесь также не растет. Лиственница заметно угнетена, хотя имеется разновозрастный подрост. Сырые типичные тундры изобилуют большими голыми пятнами вязкого суглинка — пльвуна, выступившего на поверхность. Вечная мерзлота под пятном залегает на глубине 20 см, а под бугорком — еще менее. Весьма характерны некоторые тундровые виды: *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *Juncus biglumis*, *Parrya nudicaulis*, *Hyperzia selago* ssp. *arctica* и др. Но кассиопя растет только по пологому привершинному скату, где образует *Cassiopea*, указывающие на залеживание снега до июля. Впрочем, в первой половине июля в понижениях этой вершины еще лежат огромные снежники, по краям которых торчат из снега кусты ерника и ольхи с нераспустившимися листьями.

В других районах западного Путорана верхняя граница лесного пояса находится на иных высотах. Ее могут образовывать лиственничные или березовые горные редколесья. Выше их часто расположен пояс зарослей *Alnus fruticosa*, однако в некоторых местах он как бы опущен в лиственничные редколесья, образуя в них подлесок.

Лесотундровые геосистемы могут существовать на весьма низких уровнях, в пределах лесного пояса. Они связаны обычно с моренными толщами. Сниженные (островные в лесном поясе) лесотундровые геосистемы отличаются от поясных лесотундр сильным развитием лишайникового покрова. В поясных лесотундровых геосистемах, там, где они выражены, преобладают моховые покровы.

Распределение растительности в районе оз. Кета, как характерном для запада Путорана показано в разделах 2.7 и 2.8 в связи с обсуждением геосистемных связей и температурно-влажностных режимов.

Севернее оз. Кета мощные пойменные леса еще обычны, но высокотравных участков в них уже нет, хотя отдельные виды высокотравья встречаются. В таких лесах нередок 2-ой ярус из древовидных *Salix jensseensis*, *Alnus fruticosa*, *Betula pubescens*; обычно примесь ели; кустарников мало (рис. 15). Напочвенный покров включает *Diphysastrum complanatum*, *Lycopodium alpinum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Rubus arcticus*, *R. saxatilis*, *Linnaea borealis*, *Carex mollissima*, *Pyrola rotundifolia* и др.

В озерно-болотных массивах в лесном поясе доминируют аркто-субаркты: *Carex aquatilis* ssp. *stans*, *Eriophorum polystachyon*, *Ledum palustre*, но набор видов включает много бореалов: *Drosera rotundifolia*, *Carex rostrata*, *C. limosa*, *C. loliacea*, *C. juncella*, *Chamaedaphne calyculata*, *Menyanthes trifoliata*, *Peucedanum salinum* и др. В этих массивах обычны бореальные кустарники (*Salix phylicifolia*) и подрост лиственницы и ели.

По берегам больших озер, особенно на мысах, а также на малых островах, име-

ются участки инверсионной тундровой растительности. Своим существованием здесь эта растительность обязана влиянию озера, на котором до середины июля сохраняется ледовый покров. Замеры температуры и влажности в одно время свидетельствуют о различии физических режимов на приозерных участках с тундровой растительностью и в соседнем лесу. Некоторые виды обитают только в тундровых приозерьях и

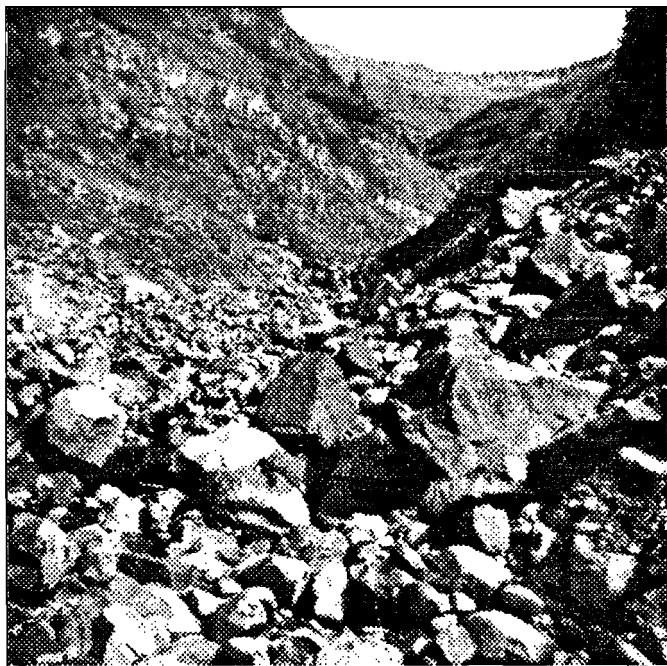


Фото 50. Желоб в верхней части гор, переходящий внизу в каньон. По каньонам и выше, по желобам кустарники и деревья поднимаются намного выше, чем на склонах.

не встречаются в гольцовом поясе (например, на оз. Аян: *Sagina intermedia*, *Armeria maritima*, *Carex maritima*). Однако большая часть видов является общей с гольцовым поясом, хотя в лесном или лесотундровом поясах они могут не встречаться.

Поясная лесотундровая геосистема может находиться и на самом низком уровне местности, как на оз. Аян, находящемся на выс. 470 м. В этой геосистеме вкраплены отдельные (островные) геоморфологические геосистемы с лесным типом растительности. В центральной и восточной частях Путорана существует единственная древесная порода — *Larix gmelinii*.

Лесотундровый пояс отличается от лесного тем, что в нем мало настоящих лесных видов, но зато обычны арктоальпийцы. Каньоны пересекают вертикально все пояса и являются важнейшей геоморфологической геосистемой, вдоль которой происходит миграция видов вверх и вниз. Вдоль каньонов режим среды плавно изменяется от наивысшей местной континентальности внизу до существенной океаничности вверх. Поэтому каньоны являются буферными геосистемами. В целом их режим среды связан с макроклиматом, что определяет миграционные возможности растений в них. На западе плато нижняя оконечность каньонов находится на очень низком гипсометрическом уровне и здесь складывается столь континентальный режим среды, что большинство арктоальпийцев его не выдерживают. Обычные виды в этих условиях — *Phlojodicarpus villosus*, *Atragene sibirica*, *Dracocephalum nutans*, *Potentilla crantzii*, *Rubus sachalinensis*, *Campanula rotundifolia*, *Thymus serpyllum* s. l. и др., но встречаются и *Aster alpinus*, *Dryopteris fragrans* и др. На уровне лесотундрового пояса на западе Путорана арктоальпийцы в каньонах становятся обычными. Это соответствует ситуации в центре плато, где, как отмечено выше, низший гипсометрический уровень является лесотундровым.

В верхней части подгольцового пояса (фото 50), где разреженные кустарники растут на щебне, набор видов часто очень богат и включает представителей различных

флорогенетических и экологических элементов. Здесь свободно сочетаются бореалы (*Lactuca sibirica*, *Atragene sibirica*, *Spiraea media* и др.) и арктоальпийцы (*Dryopteris fragrans*, *Thalictrum alpinum*, *Senecio resedifolius* и др.).

В гольцовом поясе (фото 51) существует собственная мозаика геоморфологических геосистем, образующих 2 класса: склоновых и вершинных на плато. Наборы



Фото 51. Гольцовый пояс Путорана над ручьем Таймырским. На пер. плане — моренные валуны. Справа — конец большого снежника

видов на склонах выше лесного пояса зависят от экспозиции и рельефа. Самыми распространенными на западе являются *Trollius asiaticus*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Potentilla nivea* ssp. *hookerana*, *Dianthus repens*, *Galium boreale*, *Arabis alpina*, *Calamagrostis purpurascens*, *Silene tenuis* ssp. *paucifolia*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *spinulosa*, *Solidago dahurica*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Arnica iljinii*, *Minuartia arctica* и др. К числу спорадических видов относятся *Carex macrogyna*, *C. ledebouriana*, *C. buxbaumii* ssp. *alpina*, *C. aterrima*, *Allium strictum*, *Alyssum obovatum*, *Potentilla stipularis*, *Hedysarum dasycarpum*, *Pinguicula alpina*, *Pedicularis amoëna*, *Senecio resedifolius* и др.

На тундровой поверхности плато на высоте 600 м не встречается даже ерник. Тундра — преимущественно дриадовая, в начале июля очень сырая, с почти не ожившими растениями и нецветущей дриадой, которая цветет в это время на привершинных уступах. Обильны криогенные голые пятна суглинка. Кроме дриады, здесь многочисленны *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *Salix polaris*, *Luzula confusa*, *Hierochloë alpina*, *Huperzia selago* ssp. *arctica*, *Rumex arcticus*, *Cassiope tetragona*.

В то время как растительность вершинного плато имеет еще не оживший облик, в верхней скалистой части склона горы под этим плато имеются настоящие цветники в преимущественно желтой гамме. В данном случае проявляется «отепляющий эффект» скал, поскольку снежные наносы зимой здесь были невелики и снег быстро стаял, хотя ниже, на днище ложбин, тянувшихся вниз по склону, лежат длинные снежники, спускающиеся в лесной пояс. Их верхний конец скал не достигает, что и свидетельствует об тепловом эффекте СЛЭ. В верхней части ЮЗ склона горы под скалами, образующими карниз платообразной вершины, на выпуклом каменисто-щебнистом с обилием дресвы участке (выступе коренных пород) с уклоном от 25 до 40°, с покрытием растительности от 20 до 80% в верхней части участка отмечен особенно богатый набор видов на сравнительно небольшой площади, порядка 15 м²: *Alyssum obovatum*, *Hedysarum hedysaroides*, *Festuca rubra*, *F. altaica*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *spinulosa*, *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Oxytropis nigrescens*, *Papaver variegatum*, *Ranunculus propinquus*, *Polemonium boreale*, *Valeriana capitata*, *Dryas octopetala*, *Potentilla nivea*, *Pedicularis amoëna*, *Trollius asiaticus*, *Salix arctica*, *S. hastata*, *S. recurvigemmis*, *Thymus serpyllum*, *Viola uniflora*, *Senecio resedifolius*, *Sedum roseum*, *Erigeron politus*, *Arnica iljinii*, *Polygonum viviparum*, *Poa* sp., *Geranium albiflorum*, *Chamerion latifolium*, *Hierochloë alpina*, *Minuartia arctica*, *Myosotis asiatica*. На ближайших скалах набор видов беднее, но включает некоторые другие виды (*Potentilla hookerana*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica* и др.).

В верхней части склонов гор под скалами обычна разнотравная монтанная растительность с покрытием 30—40%, с куртинами *Juniperus sibirica*, *Betula nana*, *Salix saxatilis* и единичными кустами *Salix saposhnikovii*. Ее составляют следующие виды: *Geranium albiflorum*, *Dianthus repens*, *Dryas octopetala*, *D. o.* ssp. *punctata*, *Trollius asiaticus*, *Viola uniflora*, *Potentilla gelida*, *Ranunculus propinquus*, *Veratrum oxysepalum*, *Eritrichium villosum*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *spinulosa*, *S. nelsoniana*, *Solidago dahurica*, *Galium boreale*, *Dracocephalum nutans*, *Pachypleurum alpinum*, *Anthoxanthum odoratum*, *Papaver variegatum*, *Festuca rubra*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Chamerion angustifolium*, *Taraxacum glabrum*, *Saussurea parviflora*, *Atragene sibirica*, *Rosa acicularis*, *Hedysarum hedysaroides*, *Empetrum nigrum*. Встречаются также единичные всходы *Larix sibirica*.

Красочные луговины на западе Путорана в беслесной склоновой геосистеме широко представлены и очень разнообразны, но в центре плато их роль существенно снижена и некоторые их виды становятся очень редкими (*Saussurea parviflora*, *Trollius asiaticus* и др.). Вместе с тем в центре плато увеличено разнообразие тундр.

Вершинные геосистемы, т. е. на собственно плато, наиболее бедны флористически. Среди них выделяются каменные моря (поля), щебнистые и дресвяные россыпи и болота. К специфическим видам относятся *Salix reptans*, *Eritrichium villosum*, *Draba oblongata*, *Rumex arcticus* и др.

В аналогичных геосистемах в разных частях плато отмечаются неодинаковые наборы специфических и спорадических видов. Как было отмечено (2.9), растительный покров Путорана неравновесный и большое число спорадических видов тому подтверждение. Особенно хорошо это видно на картах распространения видов (Флора Путорана, 1976). Наряду с незначительной ролью арктоальпийских видов, многочисленные находки спорадических бореалов на фоне преобладания бореалов и субарктов во всех геосистемах свидетельствуют об относительно недавних изменениях растительного покрова в связи с ухудшением климата.

В районе оз. Капчук 128 видов и подвидов приурочено к лесному поясу. Только выше лесного пояса отмечено немногим более 70 видов. Больше 100 видов встречается и в лесном поясе, и выше его, хотя нередко с разной частотой. В районе оз. Аян в лесотундровом поясе (лесного здесь нет) 77 специфических видов, а в гольцовом — 22; видов, распространенных в обоих поясах — 141. Таким образом, флора на

западе плато более дифференцирована в высотном отношении, чем в центре его, где лесной пояс замещен лесотундровым.

Взаимовлияние смежных орографических геосистем хорошо прослеживается на северо-западной окраине плато Путорана, где оно стыкуется с обширной низменностью с оз. Пясино, прогрессиивно

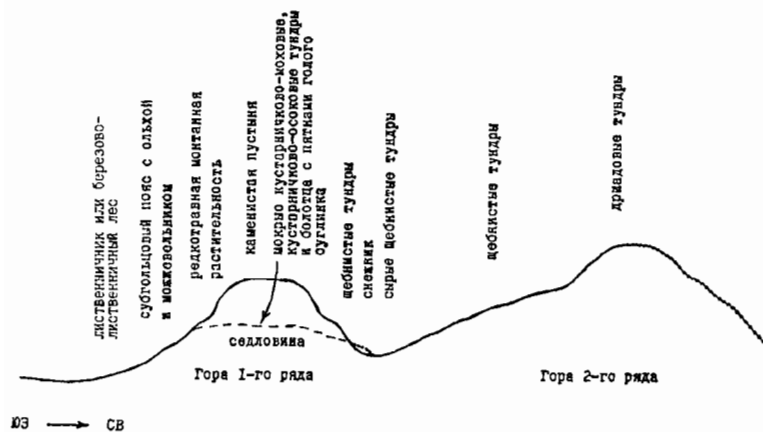


Рис. 49. Профиль через крайние горы за пос. Талнах.

уменьшается. В районе г. Талнах крупный лес с сомкнутостью крон до 0.7—0.8 и с хорошим подлеском не поднимается высоко. В основном он ограничен нижней половиной шлейфов, а выше лиственница уже редко превышает 10 м, хотя одиночные деревья такой высоты встречаются и на каменистых склонах выше границы леса. Крупный лес можно называть лесом подножий гор. Его существование обусловлено влиянием гор на климат вдоль своего внешнего края. Южные склоны излучают тепло, которое в сумме составляет большую величину, чем в условиях иного рельефа и окружения. Это — своеобразный красный эффект гор. В их глубине или уже за первым рядом гор в распадках создаются совсем другие условия — такие, при которых в желобах под склонами или на каровидных выемках в тупиковых распадках на низких уровнях все лето сохраняется снег (рис. 49).

На южной стороне лес поднимается даже на склоны гор до высоты порядка 100 м, но отдельными языками.

Уже в верхней половине шлейфов появляются щербнистые плечи с горными видами: *Silene tenuis* ssp. *paucifolia*, *Dianthus repens*, *Plojodicarpus villosus* и др. Здесь же встречается *Sorbus sibirica*.

Ольховниковый пояс поднимается на южных склонах до высоты порядка 400 м, но изреживается и становится низким. Только на привершинной осыпи ольховник не растет. Самые верхние его куртины приурочены к мелким западинкам, над которыми он не возвышается и растет очень плотными куртинами.

По мере того как изменяется экспозиция склонов гор от южной к северной, снижается граница леса, а под строго северными склонами лес исчезает вовсе. Это связано не только с экспозицией, но и с тем, что именно северные склоны вместе с подножьями открыты в сторону обширной низины с оз. Пясино. Кроме того, зимние ветры дуют преимущественно с юга и северные склоны оказываются подветренными. В результате у их подножий скапливается огромное количество снега, не успевающего в ряде мест стаять за лето, чему способствует северная экспозиция. Так, вдоль речки, текущей под северным склоном за пос. Талнах, и в конце августа под склоном шлейфо-террасы лежит огромный фирновый снежник рядом с наледью. Лиственничное редколесье на этой шлейфо-террасе существует лишь над верхним (вдоль речки) концом снежника, так как против этого места находится гора. Над нижним его концом, выходящим на равнину, деревья не растут; здесь развиты кустарники, причем их нет на плоских верхушках моренных холмов и на их южных склончиках.

На противоположном южном склоне горы (также красвой) лес поднимается на высоту 200—250 м, причем в нем преобладает береза. Склон весьма крут, что и ограничивает продвижение леса еще выше. Он оказывает влияние и на прилежащие части ландшафта, в том числе и на противоположный шлейф, а также и на долину. В месте, где речка выходит из гор, на ее надпойменной террасе высотой 1.5 м находится высокоствольный разнотравный лиственничный массив, который резко кончается, как только начинается небольшое ущелье. Характерно, что в этом массиве есть участки листвяга с дриадовым напочвенным покровом. Еще выше, за ущельем, где речка течет уже среди гор, деревья редки и также растут под крутым склоном горы.

Таким образом, существование и характер древесной растительности за пос. Талнах обусловлены не столько локальными условиями среды, сколько условиями окружения или целой геосистемой.

На подножьях шлейфов гор, обращенных к западу (к Норильску), еще имеется крупноствольный лес, но уже на самих шлейфах он сменяется зарослями кустарников, хотя отдельные и весьма крупные деревья лиственницы растут на высоте до 50—70 м на склоне. Заросли кустарников (в основном ерники) представляют здесь субгольцовый пояс. Последний не везде выражен. Так на южных склонах во многих местах этого пояса практически нет; лес сразу переходит в растительность каменистых осыпей и щербнистых склонов. Граница леса имеет здесь «язычковый» характер. На щербнистых участках вдоль этой границы встречаются открытые ксероморфные и мезоксероморфные группировки, характерным примером которых служит следующая: щербнистый участок близ скал с крутизной 30°, с невыраженной почвой и покрытием растительности 50%, которую составляют: *Plojodicarpus villosus*, *Dianthus repens*, *Thymus serpyllum*, *Atragene sibirica*, *Papaver* sp., *Dendrathera zawadskii*, *Alyssum obovatum*, *Stellaria fischerana*, *Oxytropis adamsiana*, *Hedysarum dasycarpum*, *Campanula rotundifolia* ssp. *langsdorffiana*, *Salix hastata*, *Erigeron eriocalyx*, *Pedicularis amoena*, *Carex macrogyna*, *Ribes triste*, *Juniperus sibirica*, *Chamerion latifolium*, *Bromopsis pumpelliana*, *Poa attenuata* ssp. *bryophila*, *Arabis alpina*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Dryopteris fragrans*, *Sedum roseum*, *Minuartia verna*

ssp. *glacialis*. По соседству с этим участком на низких скалах найден *Cotoneaster melanocarpa*. Под скалами встречается также *Senecio nemorensis*. Крупнотравные листья занимают конусы выноса из ущелий, выходящих на юго-запад или юг.

Выше границы леса флористический состав меняется очень резко, хотя многие горные виды встречаются на щелнистых «языках» и плешах в полосе леса близ его верхней границы. Видовой состав сразу обогащается арктоальпийскими видами, распространенными и в тундровой зоне, которые растут вместе с монотанными сибирскими видами, не выходящими в тундру.

На горизонтальных площадках уступов над границей леса можно встретить также богатый набор видов. Так, на одной площадке над ущельем с водопадом с тонким слоем щебня на коренных породах и покрытием мезоморфной растительности 50—60%, на нескольких кв. метрах найдены: *Elymus kronokensis* ssp. *subalpinus*, *Potentilla* aff. *arenosa*, *Oxytropis adamsiana*, *Myosotis asiatica*, *Pachypleurum alpinum*, *Crepis chrysantha*, *Carex macrogyna*, *Hedysarum hedysaroides*, *Astragalus frigidus*, *Luzula confusa*, *Campanula rotundifolia* ssp. *langsdorffiana*, *Polygonum viviparum*, *Phlojodicarpus villosus*, *Thymus serpyllum*, *Erygeron eriocephalus*, *Saxifraga cernua*, *S. bronchialis* ssp. *spinulosa*, *Stellaria fischerana*, *Silene paucifolia*, *Poa glauca*, *Rhodiola rosea*, *Salix hastata*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Saussurea tilesii*, *Dianthus repens*, *Dendranthema zawadskii*, *Draba lactea*, *Dryopteris fragrans*, *Pedicularis amoena*, *Minuartia rubella*, *Papaver* sp., *Atragene sibirica*, *Androsace bungeana*, *Viola epipsila* ssp. *repens*, *Festuca auriculata*, *Polygonum bistorta*.

Как щелнистые «островки» с горными видами встречаются в верхней части лесного пояса, так и «островки» леса на южных склонах обнаруживаются выше лесной границы. Связь лесных «островков» со средой автокоррелятивна. Они располагаются в местах, где происходит медленное движение субстрата вниз по склону, но сцепление корней задерживает это оползание, сохраняя пласт гумусированного мелкозема, на котором находятся. В свою очередь, этот пласт поддерживает высокий уровень вечной мерзлоты в данном месте, что также препятствует оползанию. Обычно этот пласт обрывается ступенькой вниз по склону. «Островки» леса образуют листовенницы 6—7 м высотой, сохраняя под своим пологом свойственную им структуру растительности. В нижней части, под леском, как правило, имеется открытый задернованный участок.

На южных щелнистых участках наборы видов беднее, чем приведенные выше выборочные описания, но слагаются они теми же видами. Большинство щелнистых участков относится к категории редкотравных. Однако встречаются сухие участки со скоплениями мелкозема, которые можно назвать альпийскими лужайками. В период буйного цветения такие участки очень красочны и резко выделяются среди каменистых россыпей. Они чаще встречаются на западном склоне гор первого ряда, то есть обращенных на равнину. Площадь этих участков не превышает десятка кв. метров. Почва на них хорошо гумусирована, покрытие растительности 100%. На них сочетаются *Astragalus frigidus*, *Pachypleurum alpinum*, *Claytonia joanneana*, *Dryas octopetala*, *Tofieldia coccinea*, *Senecio resedifolius*, *Erigeron eriocalyx*, *Salix arctica*, *Polygonum bistorta*, *Hedysarum hedysaroides*, *Carex fuscicula*, *Arctous alpina*, *Phlojodicarpus villosus*, *Thalictrum alpinum*, *Woodsia glabella*, *Minuartia arctica*, *Pedicularis oederi*, *P. amoena*, *Rhodiola rosea*, *Potentilla nivea*, *Draba fladnizensis*, *Festuca altaica*, *F. brachyphylla*, *Papaver variegatum*, *Poa glauca*, *Saxifraga firma*, *Saussurea tilesii*, *Novosieversia glacialis*, *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Dendranthema zawadskii*, встречаются единичные ползучие кустики *Larix sibirica*. В наборе преобладают виды, распространенные в Арктике или, по крайней мере, выходящие в нее.

Всего лишь 50 м над границей леса можно встретить участки тундрового типа, с лишайниково-разнотравно-кустарничковой растительностью с покрытием 100%.

Такие участки также приурочены к местам со скоплением мелкозема, который увлажняется грунтовыми водами от подтаивания вечной мерзлоты на выше расположенных каменисто-щебнистых участках. На одном таком участке с фоном *Dryas octopetala* отмечены: *Carex fuscidula**, *C. melanocarpa*, *C. rupestris*, *Novosieversia glacialis**, *Androsace bungeana*, *Polygonum bistorta**, *P. viviparum*, *Pedicularis oederi**, *Tofieldia coccinea**, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea*, *Arctous alpina**, *Pachypleurum alpinum**, *Astragalus frigidus**, *Dianthus repens*, *Festuca altaica**, *Artemisia arctica*, *Thalictrum alpinum**, *Salix arctica**, *Hedysarum hedysaroides**, *Oxytropis adamsiana*, *Larix sibirica** (одно деревцо высотой около 1 м), *Saxifraga bronchialis**, *Phlojodicarpus villosus**, *Dendranthema zawadskii** (два последних вида на локальном скоплении камней), *Silene paucifolia*, *Minuartia arctica*. Звездочкой отмечены виды, общие с набором альпийской лужайки. Таких видов 16, то есть флористическое сходство той и другой растительности достаточно велико и объясняется это, конечно, сходством условий среды. Но и различие по наборам видов также выразительно. На альпийской лужайке имеется 14 видов, отсутствующих на тундровом участке, на котором, в свою очередь, имеется 9 видов, отсутствующих на лужайке. Кроме того, внешний облик растительности в том и другом случае существенно различен. Это различие, очевидно, складывается уже в ходе развития растительности, когда она сама начинает трансформировать режим среды.

Сравнение показывает, что альпийская растительность на северных горах в типологическом отношении нерезко отграничена от горнотундровой. Существуют переходные варианты, как, впрочем, и во взаимоотношениях других типов растительности в зоне их контакта. Переходные варианты, по-видимому, представляют сукцессионные стадии.

Кустарничково-моховые тундры, обогащенные разнотравьем, довольно обычны на южных склонах в ущелья, где долго залеживается снег. Характерно, что на выходе из ущелий располагаются особенно мощные листьяги, а уже в нескольких сотнях метров выше по ущелью снежники сохраняются до конца июля. Тундры спускаются здесь особенно низко, несмотря на южную экспозицию. Некоторые из них, расположенные под каменистыми склонами от вершины, имеют нивально-луговинный характер из-за подтока сверху талых грунтовых вод от подтаивания мерзлоты под каменистыми участками. В таких тундрах существует сплошное покрытие, мхи создают фон. Здесь растут *Claytonia joanneana*, *Salix polaris*, *S. lanata*, *S. reticulata*, *Betula nana*, *Saxifraga nelsoniana*, *Astragalus frigidus*, *Polygonum viviparum*, *Luzula nivalis*, *Pedicularis oederi*, *P. dasyantha*, *Cassiope tetragona*, *Tofieldia coccinea*, *Valeriana capitata*, *Stellaria ciliatosepala*, *Hedysarum hedysaroides*, *Vaccinium uliginosum*, *Dryas octopetala*, *Saussurea tilesii*, *Novosieversia glacialis*, *Draba micropetala*, *Eritrichium villosum*, *Equisetum scirpoides*, *Nardosmia glacialis*, *Carex* sp., *Festuca altaica*, *F. brachyphylla*, *Empetrum nigrum*. Эта растительность ничем не отличается от растительности подобных местообитаний на Чукотке. Однако на более сниженных участках в подобных тундрах обильна *Trollius asiaticus*. Тундра здесь весьма эуτροφная поскольку подток грунтовых вод идет от базальтовых скал.

В верхних частях гор — на плоских вершинах и привершинных плато, на высоких седловинах существует пояс тундр. Нужно подчеркнуть, что это не какая-то тундроподобная растительность, а настоящая тундровая со всеми присущими ей особенностями. Имеются сухие горные и сырые тундры, последние с пятнами голого суглинка и без таковых, кочкарные, кустарничковые, осоковые и разнотравные варианты с мхами или лишайниками.

На привершинном плато с мокрой пятнистой тундрой с пятнами голого суглинка, с покрытием от 30 до 80% зафиксированы (звездочкой отмечены виды, не оби-

тающие внизу): *Rumex arcticus**, *Koenigia islandica**, *Salix polaris*, *S. reticulata*, *S. lanata*, *Melandrium apetalum**, *Lagotis glauca* ssp. *minor**, *Oxyria digyna*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica**, *C. misandra**, *C. ledebouriana**, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*, *Thalictrum alpinum**, *Cerastium beeringianum* ssp. *bjalinickii**, *Minuartia rubella*, *Pedicularis hirsuta**, *P. oederi**, *Myosotis asiatica*, *Juncus triglumis**, *Pachypleurum alpinum*, *Antennaria villifera**, *Tofieldia coccinea*, *Saxifraga foliolosa**, *Hedysarum hedysaroides*, *Eriophorum vaginatum*, *Betula nana*, *Astragalus frigidus*. На других подобных участках встречаются *Salix fuscescens*, *Kobresia myosuroides* (растет на сухих и сырых местах), *Carex sabyensis*, *Saussurea tilesii*, *Senecio tundricola*, *Nardosmia glacialis*, *Pedicularis labradorica*, *Draba flandizensis*, *Ranunculus nivalis*, *Juncus biglumis* и др.

Вершины гор сухие, как и края привершинных плато. Мокрые тундры находятся на плато под привершинными склонами. Совершенно очевидно, что мокрота тундр связана с подтаиванием вечной мерзлоты на выше расположенных каменистых склонах и под самими этими тундрами. Суглинок, являющийся субстратом этих тундр, гигроскопичен, и влага хорошо в нем сохраняется. Все же по пологим скатам происходит некоторый отток и в нижних частях скатов тундры обычно более сырые, чем в их верхних частях.

На сухих тундрах с фоном *Dryas octopetala* встречаются *Oxytropis nigrescens*, *Potentilla uniflora*, *Carex glacialis* и другие, более обычные в данном районе горные виды. *Kobresia myosuroides* встречается в качестве доминанта мелких сухих луговин на привершинных участках южных и западных склонов.

На наклоненной к югу поверхности (от 5° до 30°) вершины горы второго ряда на прибитом ветрами щебне с дресвой существует куртинная *Dryadetum octopetalae* с покрытием 40%, в которой отмечены *Alyssum obovatum*, *Hierochloe alpina*, *Androsace bungeana*, *Myosotis asiatica*, *Phlojodicarpus villosus*, *Dianthus repens*, *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Saxifraga bronchialis*, *Novosieversia glacialis*, *Pedicularis dasyantha*, *Luzula confusa*, *Carex rupestris*, *Cardamine bellidifolia*, *Cerastium beeringianum*, *Stellaria fischerana*, *Festuca brachyphylla*, *Potentilla uniflora*, *Papaver* sp., *Pachypleurum alpinum*, *Silene paucifolia*, *Lloydia serotina*. В верхней части этот обширный участок идеально ровен, а в нижней имеет волнистый микрорельеф, который, однако, не оказывает влияния на набор видов, поскольку в углублениях нет скопления мелкозема. Он выдувается ветром. На участке нет лишайников.

На склонах западной и северной экспозиции по внешней стороне гор (то есть обращенных к обширной равнине) уже в их нижних частях имеются участки кустарничково-моховых и ерниковых тундр, которые начинаются непосредственно от шлейфа и поднимаются до высоты 50—100 м, сменяясь затем щебнистыми и крупнокаменистыми участками редкотравных склонов. Однако в этих сниженных тундрах видовой состав очень беден и виды «верхних» тундр в подавляющем большинстве отсутствуют. Основную роль здесь играют эрикоидные кустарнички, изредка дриада, а также карликовая березка.

Участки сниженных тундр чередуются с кустарниковыми массивами и куртинами, создавая в целом подгольцовый пояс, который занимает и верхнюю часть шлейфов, где кустарники образуют почти сплошную полосу.

В большей степени сниженные тундры выражены на межгорных склонах и их шлейфах. Лесной пояс здесь отсутствует, но на цокольной террасе над речкой, текущей по тектоническому разлому, растут низкие лиственницы и древовидный ольховник, возвышаясь над зарослями кустарниковых ив с разнотравьем из тривиальных для данного района видов. Над скалами растет также рябина в виде низких деревцев. Существование деревьев здесь возможно лишь благодаря близости крутого западного склона, выполняющего роль теплового экрана и значительной ширине

межгорной долины. В данном случае наблюдается в миниатюре «краевой эффект» гор. Однако уже с незначительным повышением дна долины и приближением к ее верховьям деревья исчезают, но крупные кустарники сопровождают речку вплоть до ее истоков в каровидной выемке с огромным козырьковым снежником.

На пологих шлейфах, спадающих в эту долину, хорошо выражен субгольцовый пояс кустарников, быстро мельчающих и изреживающихся в направлении вверх по шлейфу. В верхней части этого пояса ольховник не превышает 30—50 см, однако и здесь его сопровождает *Boschniakia rossica*.

Самая верхняя часть межгорных шлейфов типично тундровая. Вдоль полосы перехода шлейфа в каменисто-щебнистый склон имеются сырые лоскутные тундры с *Cassiopea* и полидоминантные кустарничково-моховые со щебнистыми бугорками

с куртинами шикши и дриады. Полоса перехода шлейфа в склон очень наглядно показывает влияние грунтовых вод от подтайки вечной мерзлоты на более высоких уровнях. Кроме того, здесь задерживается таяние снега и хотя в августе его уже нет, результат нивации очевиден. Это — нивальный ил, заполняющий «поры» в щебне. Наблюдается даже оползание каменисто-илистого субстрата, что очень характерно для подобных местоположений в горах северо-восточной Азии. Поэтому и растительность здесь имеет нивальный оттенок. *Cassiopea* и кустарничково-моховые тундры с *Lagotis glauca*, *Saxifraga foliolosa*, *Oxyria digyna*, *Ranunculus nivalis*, *Poa paucispicula* (найденный только здесь), *Carex tripartita*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *Trisetum spicatum*, с обилием *Salix polaris* представляют целый комплекс нивальной растительности. К ней же относятся замоховелые полосы стока с *Polygonum viviparum*, *Saxifraga foliolosa*, *S. nelsoniana*, *Claytonia joanneana* и др. В большей степени нивальной

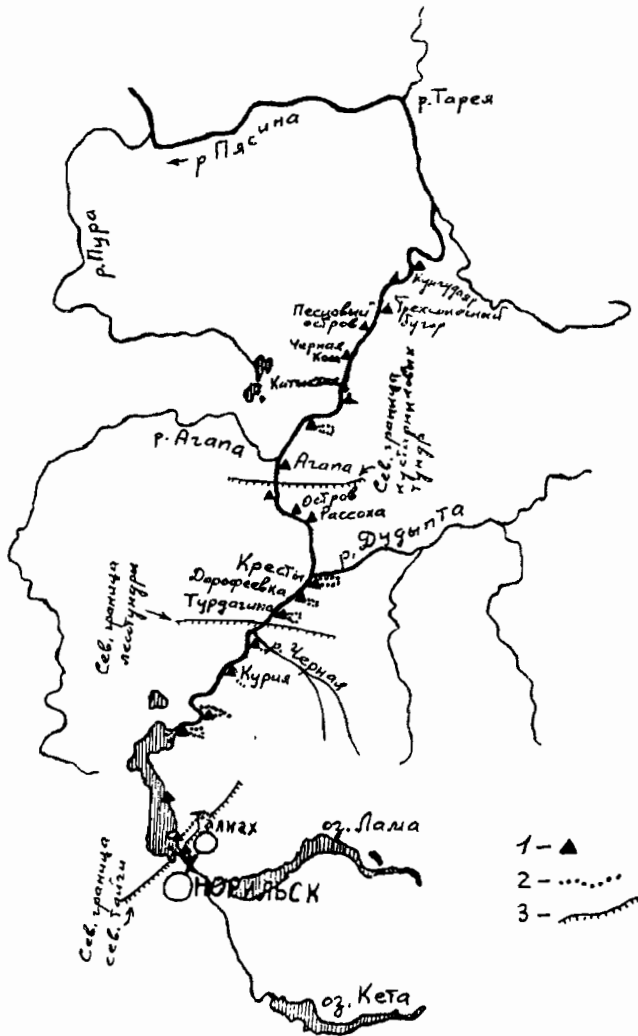


Рис. 50. Схема маршрута в бассейне оз. Пясина и р. Пясина: 1 — стоянки, 2 — пешие маршруты, 3 — границы зон.

растительности (например, редкотравной, подснежниковой) мы не встречали даже в непосредственной близости от многолетних снежников, хотя не исключено, что глубже в горах она имеется.

Ниже полосы с нивальным илом на пологих шлейфах отмечена сырая кустарничково-осоковая бугорковатая тундра с пушицей, березкой и *Salix pulchra*, которая переходит в субгольцовый пояс довольно резко. По длинной ложбине, тянущейся от седловины, спускается почти донизу мощный ленточный многолетний снежник длиной 1 км и шириной около 10 м с бугорковатой твердой поверхностью. К концу лета снежник освобождает смежную полосу щебня, забитого нивальным илом. Эта полоса лишена растительности. Снежник и нивальная полоса протягиваются через субгольцовый пояс, несколько оттесняя его формации.

На основе наблюдений в горах Харахлах близ пос. Талнах можно сделать некоторые выводы об экологии ландшафтов. Прежде всего местность хорошо делится на мезогеохоры, существование которых определяется климатотрансформирующим влиянием рельефа. В этом влиянии особую роль для лесной растительности имеет «краевой эффект гор», заключающийся в создании «воздушной подушки» вдоль внешних склонов гор за счет рефлекторной способности склонов. Этот эффект выражен и в межгорных долинах, если они достаточно широки. Напротив, узкие долины способствуют сохранению снежников, независимо от их ориентации.

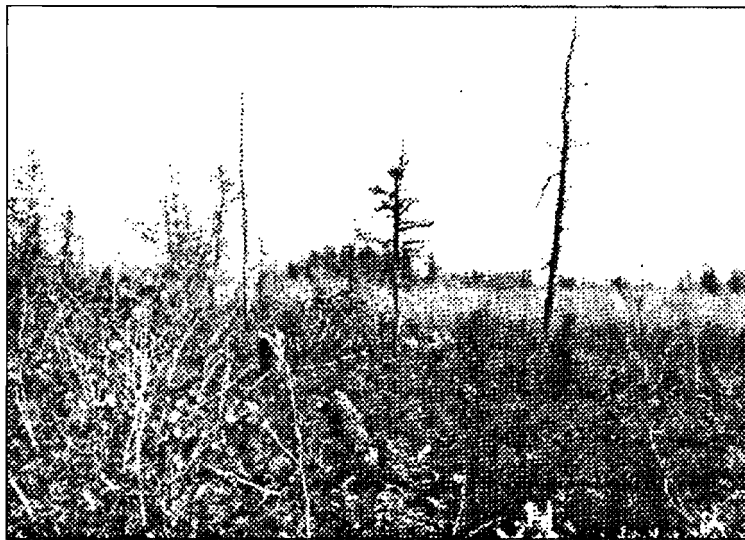


Фото 52. Островные лиственничные леса в районе устья Норилки.

Существование мокрых тундр в значительной степени обязано подтаиванию вечной мерзлоты на выше расположенных каменистых участках. Поэтому южные каменистые участки в верхних частях гор более крутые, чем северные, поскольку получают больше радиации, мерзлота тает интенсивнее и подвижки поверхностного материала на склонах усиливаются.

Субгольцовые формации — это неизменные ярусы лесного пояса, то есть являются его производными. Среди них встречаются каменисто-щебнистые «островки» с горной растительностью, то есть наблюдается мозаичность верхних и нижних типов растительного покрова.

Судя по «островам» леса выше границы сплошного леса, его верхняя граница снижается, но в целом распределение растительности находится в гармонии с условиями обитания. Существование этих «островов» в значительной мере самоподдерживается вследствие фитосоциологических связей, которые противодействуют не-

благоприятному влиянию абиотических факторов. Когда же это влияние берет верх, исчезает синузия деревьев, но другие синузии остаются без изменения.

Наличие фитосоциальных отношений в условиях сомкнутого растительного покрова убедительно показано Б. Н. Нориным (1979) на количественной основе.

Северная граница подзоны северной тайги на западе Путорана находится в устье р. Норилки (рис. 50). Она весьма условная. Здесь исчезают ель и древесная береза, а также целый ряд кустарничковых и травянистых бореалов (*Pleurospermum uralense*, *Aconitum czekanovskyi*, *Vaccinium myrtillus*, *Juniperus sibirica* и др.). Условность границы состоит в том, что переход от северной тайги к лесотундре носит островной характер. Острова лиственничного леса (фото 52) в направлении на север постепенно уменьшаются и разреживаются, отходя к категории редколесий.

Во многих случаях лиственничные острова расположены на возвышениях, представляющих геоморфологические геосистемы. Близ границы тайги и лесотундры такие геосистемы целиком покрыты лесом, а севернее — лишь частично. Разрежение и уменьшение площади лесов сопровождается расширением болот разного типа, включая пушичники из *Eriophorum vaginatum*, и сырых тундр. В приозерных участках тундр у оз. Пясино появляются виды, которые южнее, на плато Путорана обитают только в гольцовом поясе: *Claytonia joanneana*, *Saxifraga hirculus* и др.

4.4. Таймыр

4.4.1. Увалистые равнины

Вдоль оз. Пясино тянется ландшафт с чередованием лесных и безлесных участков, причем последние во многих случаях являются неопределенными, т. е. такими, которые можно рассматривать как тундровые или северотасжные. На больших мысах сочетаются лесной, лесотундровый и тундровый типы растительного покрова. На севере оз. Пясино (фото 53) растительный покров еще более комплексный. В нем сочетаются типичные и кустарничковые тундры, луговины, редколесья и различные болота, обычны неопределенные участки «лесотундры — северной тайги».

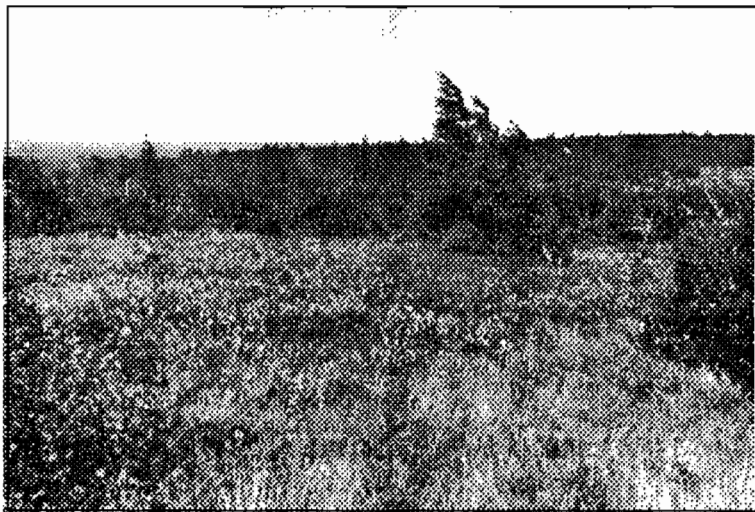


Фото 53. Лесотундра близ северной оконечности оз. Пясино (видно слева). Лиственничные колки, кусты ольховника, кустарничковые тундры, луговины.

Если близ южной оконечности оз. Пясино растительный покров носит переходный характер от северотасжного к лесотундровому, то близ северной оконечности этого озера он уже типично лесотундровый. В нем уже нет островков тайги, хотя, судя по пням, они здесь существовали сравнительно недавно. В районе не встречается це-

льный ряд борсальных видов, достигающих предела распространения в полосе от Норильска до окраинных гор Хараелах (*Filipendula ulmaria*, *Salix pyrolifolia*, *Thalictrum minus*, *Cicuta virosa*, *Moneses uniflora* и др.).

К западу от оз. Пясино лесотундра занимает более южное положение, чем к северу от него. Северная граница лесотундры тянется близ железной дороги Алыкель—Дудинка и лишь у самого Енисея редколесья выдвигаются на север от Дудинки до самого генерального поворота Енисея на юго-запад. В этом выдвигании решающая роль принадлежит отепляющему влиянию воды в Енисее, что отражается и другими показателями растительного покрова (наличием березовых колков и ивовых лесков в районе Дудинки, высокотравных лужков и опушек кустарниковых зарослей). Необходимо отметить, что в приенисейской лесотундре нет ели, а ее указания в более южных районах, называемых южной лесотундрой (Сыроечковский и др., 1983), возможно, относятся все-таки к северной тайге. Вдоль Енисея в лесотундру распространяется целый ряд борсальных видов, отсутствующих на плато Путорана или известных лишь из южных районов этого плато (*Mertensia sibirica*, *Corthusa matthioli*, *Artemisia leucophylla*, *A. dracunculus*, *Euphorbia discolor*, *Cerastium davuricum*, *Campanula glomerata*, *Corydalis bracteata*, *Gentiana barbata*, *G. acuta*, *Linum perenne*, *Rheum compactum* и др.).

Типичные тундры, как и редколесья, в приенисейской лесотундре имеют островковый характер на фоне различной кустарниковой растительности. Только к ним приурочен ряд тундровых видов (*Silene tenuis* ssp. *paucifolia*, *Carex fuscidula*, *Minuartia macrocarpa*, *Festuca brachyphylla* и др.), набор которых на разных островах варьирует. Последнее, как и то, что типично тундровых видов очень мало, говорит скорее об их остаточном характере от предыдущих периодов, чем о современной их экспансии в лесотундры, которая явно затруднена. Об этом же можно судить и потому, что в 80 км западнее, на р. Большая Хета, где островковые типичные тундры переходят в зональные, число тундровых видов резко увеличивается именно в местах контакта.

На востоке Таймыра к северу от р. Хатанги еще находится более или менее разреженная листовициная тайга. Однако вскоре начинается полигональный ландшафт (фото 9), в южной части которого на валиках существуют редколесья, а в северной — южные (кустарниковые) тундры или болотная дернина. Еще севернее, в подзоне южных тундр находится самый северный в мире массив леса (Ары Мас, 1982). Леса, редколесья и редины из *Larix gmelinii* в этом массиве приурочены к различным геоморфологическим геосистемам, не ограничиваясь укрытыми местоположениями.

Севернее плато Путорана северная тайга с большим количеством торфяных болот тянется полосой, имеющей ширину около 50 км. Лишь на северо-западе плато контактирует с лесотундрой. Вдоль р. Пясины лесотундровый ландшафт простирается на север до района р. Черной (рис. 50). Древесная растительность постепенно изреживается. Низкие увалы заняты кустарниковыми зарослями до 2 м выс. Большие площади покрыты пушичниками из *Eriophorum vaginatum*. Целый ряд видов, на Путорана обитающих в гольцовом поясе, в зоне лесотундры встречается на низших гипсометрических уровнях, часто в редколесьях. Обитание арктоальпийских видов в редколесьях и является одним из признаков лесотундрового типа растительности как в пояском его проявлении, так и в широтном.

Песчаная субстратная геосистема имеется и около оз. Пясино, но только значительно севернее, на р. Пясины в ней обнаруживаются виды, отсутствовавшие южнее на этой реке: *Rumex sibiricus*, *Arenaria stenophylla* ssp. *polaris*, *Eritrichium sericeum*. Кроме того, набор видов на песках включает *Polemonium boreale*, *Tanacetum bipinnatum*, *Dianthus repens*, *Melandrium affine*, *Polygonum laxmannii*,

Salix reptans, *S. saxatilis*, *S. nummularia*, *S. lanata*, *Calamagrostis holmii*, *Armeria maritima*, *Arnica iljinii*, *Festuca rubra*, *Campanula rotundifolia* ssp. *langsдорffiana*, *Sanguisorba officinalis*, *Equisetum pratense*, *Empetrum nigrum* и др. Открытые пески существуют лишь вдоль речных долин, а на водоразделах они скрыты под тундровым покровом таким же как на суглинках. Обычно это кустарничково-осоково-моховые тундры, а также пушичники из *Eriophorum vaginatum*.

В припясинской лесотундре весьма обычны пышные луговины, набор видов в которых очень непостоянен. Могут доминировать *Valeriana capitata*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Ranunculus propinquus* и др. Обычны также *Pachypleurum alpinum*, *Polemonium boreale*, *Astragalus alpinus*, *Trollius asiaticus*, *Saxifraga nelsoniana*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Stellaria ciliatosepala*, *Polygonum viviparum* и др. Спорадически встречаются *Castilleja pallida*, *Oxytropis adamsiana*, *Phlojodicarpus villosus*, *Koeleria asiatica* и др.



Фото 54. Приречный растительный покров на р. Пясина севернее Крестов. Пески. Далее, на увалах заросли ольховника. Район самой северной лиственницы (стланиковой формы).

В верховьях Пясины высшие террасные уровни представляют ровную валунную поверхность, очень сходную с булыжной мостовой. Местами эта поверхность обнажена и покрыта горной разреженной растительностью. Однако уже по соседству она может быть хорошо задернованной. Здесь видно, что растительность стремится скрыть субстрат под собой, но этому мешают внешние факторы, такие как ветер, оголяющий поверхность зимой, в результате чего поверхностный слой грунта промораживается, развитие растительности задерживается.

Еще в 1922 г. Н. Н. Урванцев (1978, 1981) отметил границу леса в районе р. Черной. В виде издали здесь действительно представляются леса, так как в поле

зрения слагаются мелкие участки редколесий и групп низких лиственниц на возвышениях. По-видимому, и 70 лет назад здесь существовала лесотундра, а не настоящие леса, поскольку никаких их следов нет. Высокая терраса Пясины продолжается в направлении от реки сухой равниной с типичной тундрой. Заросли кустарников приурочены лишь к местам расчленения равнины ложбинами. Однако водораздельные увалы покрыты густыми зарослями кустарников, в которых чаще всего и растет лиственница до 3—4 м выс. Подобное соотношение геосистем очень характерно для пясинской лесотундры. Оно прослеживается и в южных тундрах, например, в районе Крестов.

К северу от лесотундры массивы кустарников занимают 30—40% площади, исключая озера. лиственница распространяется и в южные тундры. Ее крайнее местонахождение на Пясине — в 15 км севернее Крестов в устье Дудыпты. Рубеж между лесотундрой и южными тундрами отсутствует и граница проводится условно. Фактически наблюдается плавный переход. Особенностью западно-таймырской лесотундры является широкое распространение в ней арктоальпийских видов: *Dryas octopetala*, *Carex glacialis*, *Minuartia arctica*, *Thalictrum alpinum*, *Saxifraga cernua*, *S. hirculus*, *S. hieracifolia*, *Pedicularis hirsuta*, *P. oederi* и др., что напоминает ситуацию с высотной лесотундрой в районе оз. Аян. Многочисленны также бореалы, число которых в направлении к северу уменьшается, но они спорадически обнаруживаются и в южных тундрах (*Angelica decurrens*, *Cardamine macrophylla*, *Saussurea parviflora* и др.).

Сразу к северу от намеченной границы лесотундры появляются нивальные луговины с обильными *Ranunculus pygmaeus*, *Carex tripartita*, *Minuartia biflora* и др. Южнее их нет, несмотря на наличие огромных снежников-перелетков в узких долинах.

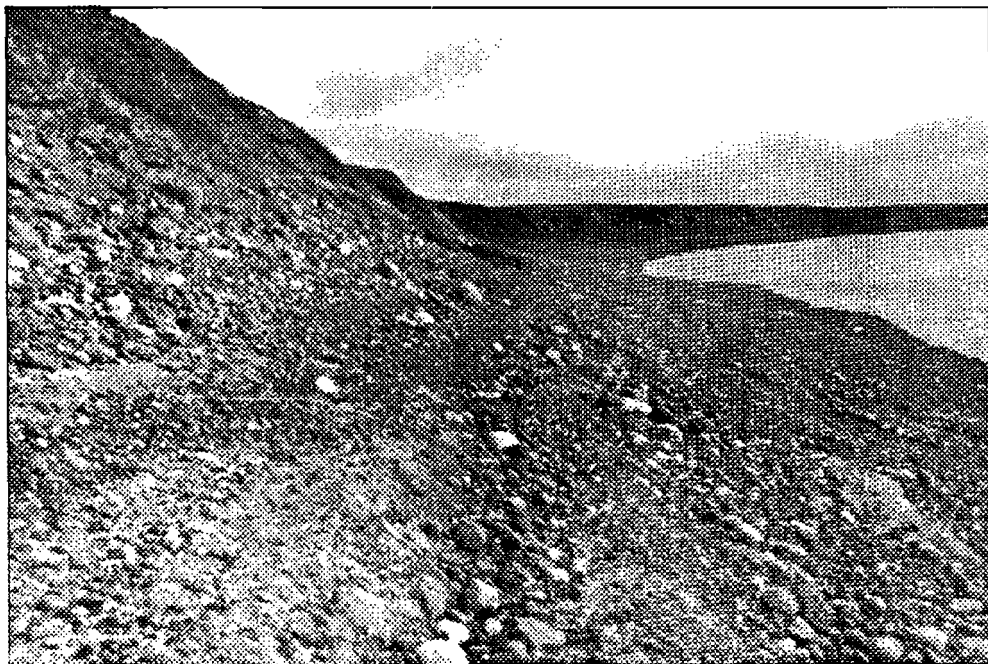


Фото 55. Высокие террасы вдоль р. Пясины (тундровая зона): в основании террасы — морена, на поверхности — морские отложения.

Растительный покров южных тундр охарактеризован на эталонном участке в районе Крестов (Южные тундры Таймыра, 1986). Специфической чертой этих тундр является наличие массивов ольховника в верхней части увалов на торфяной дренине (фото 54). Крупные кустарниковые массивы встречаются также в приречных понижениях. По долинам ручьев ивняки из *Salix lanata* достигают выс. 1.5 м. Скатy к рке нередко образованы закрепленными или открытыми песками. На первых развиты хвошево-кустарничковые тундры с *Dryas octopetala*, *Equisetum arvense*, *Oxytropis adamsiana*, *Salix nummularia*, *Campanula rotundifolia*, *Armeria maritima*, *Betula nana*, *Pedicularis amoena* и др. На открытых песках отсутствуют дриада и березка, а виды разнотравья в основном повторяются, причем существует весьма стойкое сочетание видов на песках, варьирующих по своему обилию. В верхней части скатов и на приречных ярах растительность разрежена, но здесь идет процесс затундрования песков.

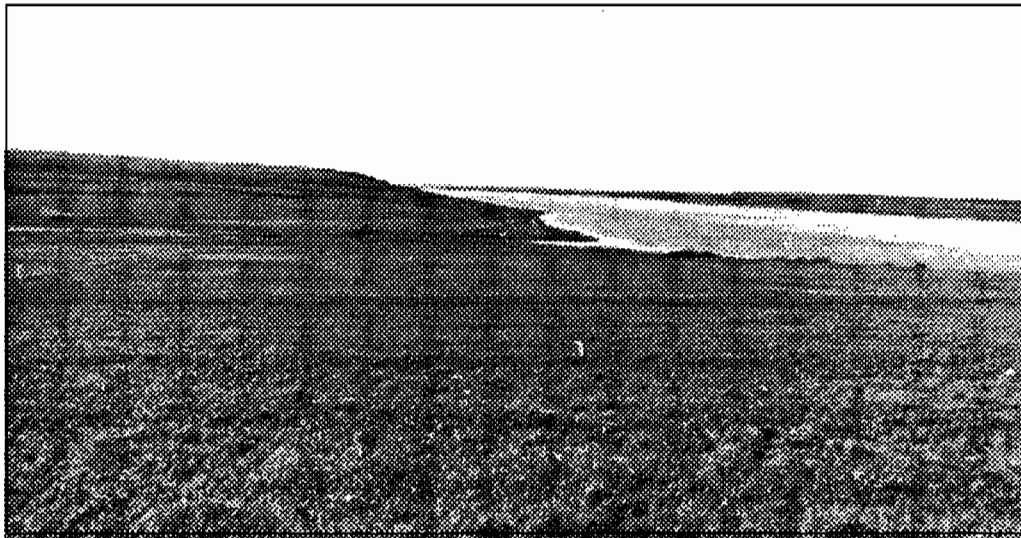


Фото 56. Скатy к р. Пясине в подзоне типичных тундр.

На пологих склонах на песках уже развитые нормальные тундры, ничем не отличающиеся от подобных тундр на суглинках. Однако на песках идет интенсивное расчленение поверхности, в результате чего постоянно образуются новые местообитания, на которых формируются луговины, сильно различающиеся между собой флористически.

На приречных возвышенностях, образованных галькой, валунчиками и суглинком существуют горные тундры с *Lychnis sibirica*, переходящие в направлении на водораздел в полигональные тундры. Местами на склонах из плотного суглинка фон создаст *Elymus macrorus* ssp. *turuchanensis*, желтые пятна которого издали похожи на степные участки. Однако даже степоидов на Пясине не обнаружено.

На скатах с возвышенностей близ рки встречаются наборы видов, в которых совмещаются ксеро-, мезо- и гигрофиты, псаммофиты и виды, предпочитающие хорошо гумусированные почвы. В таком наборе участвуют мелкие кусты *Alnus fruticosa*, *Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala*, *Arctous alpina*, *Salix nummularia*, *Betula nana*, *Equisetum arvense*, *Minuartia arctica*, *Dianthus repens*, *Lychnis sibirica*,

Artemisia borealis, *Oxytropis nigrescens*, *Armeria maritima*, *Poa glauca*, *Pedicularis capitata*, *Tofieldia coccinea*, *Parrya nudicaulis*, *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *C. fuliginosa* ssp. *misandra*, *Thymus reverdattoanus*, *Eritrichium sericeum*, *Stellaria ciliatosepala*, *Luzula confusa*.

К южным тундрам, по-видимому, следует относить растительный покров, в котором кустарниковый тип растительности занимает 20—30% площади.

Массивы ольховника не позволяют четко установить северную границу подзоны южных тундр. Снижение их роли в растительном покрове происходит постепенно. С сокращением их общей площади наблюдается исчезновение ольховника на околоречных местообитаниях. Здесь мы и ограничиваем с севера южные тундры (рис. 50), немного севернее устья Агапы, отдавая должное условности такого решения.

На высоких террасах близ р. Пясины (фото 55) и на водораздельных увалах в подзоне типичных тундр господствуют кустарничково-моховые и кустарничково-осоково (*Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*)-моховые тундры (фото 56), но на приречных скатах увалов еще далеко к северу распространены небольшие и редкие массивы ольховника. Полосы ивняков обычны под склонами террас, в различных выемках и вдоль ручьев. Наиболее обычные виды — *Salix pulchra*, *S. glauca*, *Dryas octopetala*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *Cassiope tetragona*. В тундрах характерно значительное снижение роли голубики, брусники и багульника. На пологих склонах с волнистым микрорельефом обычна разнотравно-кустарничковая растительность с березкой, дриадой и кассиопсией и обильным разнотравьем, включающим *Astragalus frigidus*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga hirculus*, *Pedicularis oederi*, *Senecio resedifolius*, *Potentilla stipularis*, *Melandrium affine* и др.

Бугорковато-пятнистые тундры существенно различаются между собой по соотношению бугорков и пятен, а также по площади, однако набор видов на них весь-

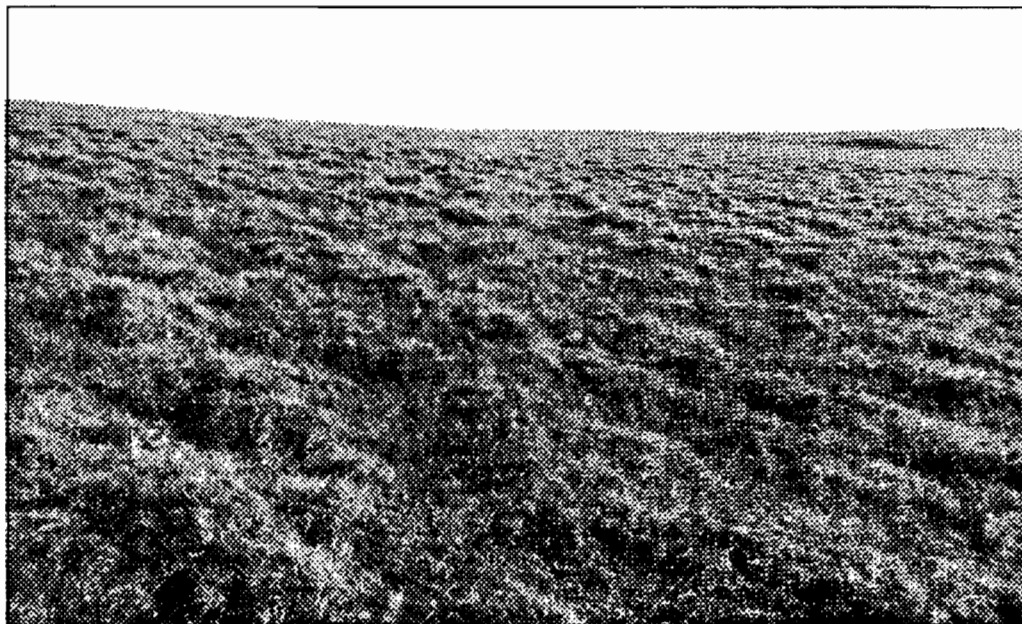


Фото 57. Водораздельная бугорковатая тундра в бассейне р. Пясины. Равновесная растительность.

ма постоянен. Его составляют *Festuca brachyphylla*, *Carex fuscidula*, *C. misandra*, *Juncus biglumis* и др. Эти тундры находятся в постоянном процессе обновления: в то время как одни пятна зарастают, другие образуются и расширяются.



Фото 58. Пойменная пушицево-осоковая растительность на р. Пясице. Расчлениемый край террасы.

На приречных высоких склонах, образованных ледниковыми отложениями, существуют разноликие луговины с богатым набором видов, включающим *Papaver pulvinatum*, *Koeleria asiatica*, *Polygonum laxmannii*, *Polemonium boreale*, *Arenaria stenophylla* ssp. *polaris*, *Oxytropis adamsiana* и др. Луговины сильно различаются по структуре и набору видов. В некоторых отмечены виды, не обнаруженные в подобных условиях южнее: *Alyssum obovatum*, *Kobresia myosuroides*, *Aster alpinus*, *Draba nivalis*, *Hedysarum dasy carpum* и др.

На приречных местообитаниях глубоко в тундровой зоне встречаются некоторые бореальные виды: *Salix viminalis*, *Trollius asiaticus*, *Delphinium elatum*, *Angelica decurrens*, *Galium verum* и др. Эти местообитания во многих случаях характеризуются интенсивной динамикой. В толще террасы по разным причинам закладываются ложбины, которые вследствие нивации быстро расширяются и углубляются. Растительность на их склонах не успевает стабилизироваться, поэтому отличается чрезвычайной пестротностью в то время как на водоразделах она равновесна на огромных площадях (фото 57). В пойме, однако, так же существует равновесная растительность (фото 58).

Использование метода Preston (1962) показало, что переход от зоны лесотундры к тундровой зоне в районе р. Пясины флорогенетически не выявляется, т. е. флоры северной окраины лесотундры и южной окраины тундры развивались как одно целое. Флоры по разные стороны границы, разделяющей южные и типичные тундры, также развивались сбалансированно, хотя немного севернее соседние флоры формировались невзаимосвязанно. Более точная интерпретация состоит в том, что развитие соседних флор в историческое время происходило преимущественно деградационным путем, причем в большей сохранности оказались флоры террито-

рий с более разнообразными геосистемами. Далеко оторванные от основной области своего распространения местонахождения бореальных видов на фоне относительно закономерного увеличения арктоальпийцев свидетельствуют о более термофильной флоре на юге современной тундровой зоны и в лесотундре на предыдущем этапе развития растительного покрова.

Подзона типичной тундры на Таймыре простирается до морского побережья и делится на две полосы: с доминантной ролью *Betula nana* и без таковой.

Подобно тому как отмечено в европейском Приуралье (4.2), вдоль Пясины постоянно обнаруживаются различные нюансы взаимоотношений геосистем и растительности, имеющие зональное значение. Однако в отличие от европейского Приуралья, представляющего собой сходную орографическую геосистему с Северо-Сибирской низменностью, в последней зональные рубежи очень расплывчаты.

Типичные тундры распространены не только на увалистой равнине (фото 59) перед горами Бырранга, но вдоль широких долин в горах. *Betula nana* в этих тундрах неповсеместна и доминирует лишь на отдельных участках надпойменных террас выс. 3 м, а на моховых буграх вдоль низинных озер и в нижней части южных скатов образует пятна.

В геосистемологическом отношении подзона равнинных типичных тундр на западе Таймыра аналогична таковой на востоке этого полуострова. Там и здесь широко распространены пески, являющиеся субстратом в разных типах местообитаний. Луговины на песках составляют *Polemonium boreale*, *Pachypleurum alpinum*, *Tanacetum bipinnatum*, *Rumex graminifolius*, *Valeriana capitata*, *Saxifraga cernua*, *Melandrium affine*, *Alopecurus alpinus*, *Papaver pulvinatum*, *Pedicularis villosa*, *Dianthus repens*, *Armeria maritima*, *Oxytropis sordida*, *Cerastium arvense* и др.

На возвышенных местах, на хорошо гумусированных песках существуют дриадовые тундры с *Salix nummularia*, *Pedicularis amoena*, *Erigeron komarovii*, *Silene tenuis* ssp. *paucifolia*, *Kobresia myosuroides*, *K. sibirica*, *Oxytropis adamsiana* и др. Имеется ряд видов, встречающихся на песках либо на западе, либо на востоке Таймыра, однако флористическое сходство песков в этих районах больше, чем различие. Некоторые виды песков различаются частотой встречаемости на западных и восточных песках (*Kobresia sibirica* и др.).

Несмотря на широкое распространение, в целом открытые пески на востоке Таймыра занимают относительно малую площадь. На больших пространствах они скрыты тундровой дерниной, во многих местах сменяются суглинистой толщей с включениями валунов. Широко распространены болота и ни-

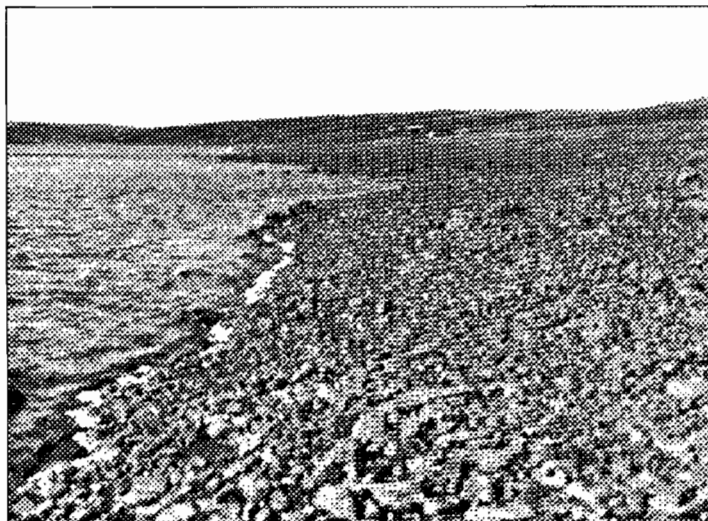


Фото 59. Увалистая равнина вдоль р. Бикада с типичной тундрой. Вдали стационар по изучению овцебыков.

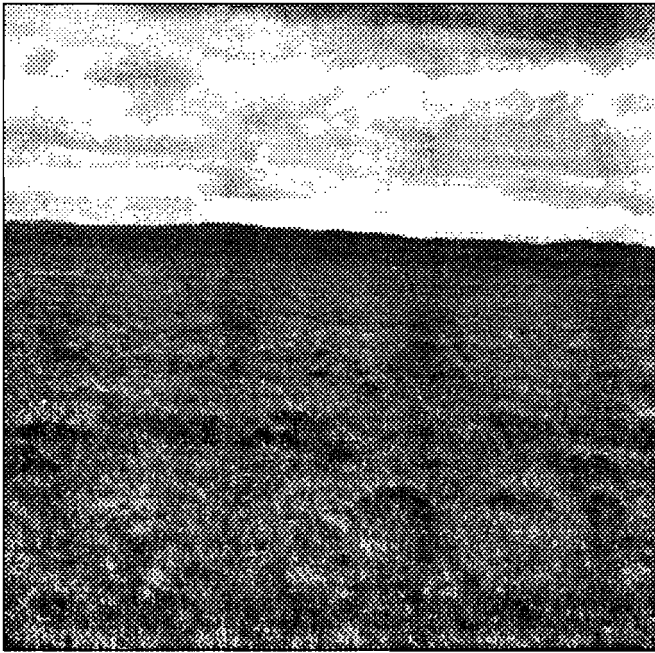


Фото 60. Бугорковатая тундра на прибыррангской равнине.

зинные озера, играющие важную роль в динамике поверхности равнины. Благодаря рыхлой толще, выстилающей равнину, озера мигрируют, растекаются и спускаются, образуя новые местообитания.

На увалах существуют однообразные бугорковатые дриадово-осоковые тундры (фото 60), иногда сменяющиеся пятнистыми.

В понижениях и на расчлененных приречных склонах обычны луговинны с кустами *Salix reptans*

и *S. lanata* ssp. *richardsonii*. На останцах размытой террасы имеются горные тундры с *Alyssum obovatum*, *Saxifraga flagellaris* ssp. *setigera*, *Potentilla uniflora*, *Oxytropis nigrescens*, *Festuca auriculata*, *Papaver radicum* и др. В межувальных понижениях вдоль ручьев представлены нивальные тундры с *Ranunculus pygmaeus*, *Saxifraga hyperborea* и др.

В предгорной части долины одного из притоков Малахайтари существует реликтовый массив ивняков из *Salix alaxensis* выс. до 1.5 м с луговинным набором видов, среди которых нет реликтов. Флора этого района включает 182 вида (Рапота, Кожевников, 1981), т. е. отличается повышенным богатством по сравнению с местными флорами в горах Бырранга вдоль Малахайтари (136, 142, 125 видов).

4.4.2. Горы Бырранга

Горы Бырранга являются орографической геосистемой высшего ранга, а отдельные крупные долины или межгорные понижения можно рассматривать как орографические геосистемы низшего ранга или геоморфологические геосистемы высшего ранга. Между этими категориями проявляется принцип неопределенности, т. е. их можно расценивать и в одном, и в другом качестве в зависимости от выбранной схемы.

На юге гор Бырранга типичные тундры, хотя и обедненные кустарничками, проникают в них по широким долинам, постепенно выклиниваясь по мере поднятия днищ долин. Кое-где на скатах в главные долины существуют даже островки низких ивняков из *S. lanata* с обилием *Betula nana* вытянутые поперек склона, т. е. фактически являющиеся остатками низкокустарникового фрагментарного пояса.

Как орографические геосистемы, межгорные долины модифицируют среду геоморфологических геосистем в сторону большей теплообеспеченности по сравнению с аналогичными геосистемами за пределами долин. Поэтому на разных высотных

уровнях растительность в долинах, с учетом обращенных в нес горных склонов более богата видами, чем за ее пределами. Максимум видового богатства приходится, естественно, на низшие уровни. Имеется всего лишь с десятков видов, которые встречаются исключительно на высоких уровнях.

В осевой части гор растительный покров хорошо развит, но флористически беден. На востоке изменение богатства местных флор от водораздела гор Бырранга до Таймырского озера находится в тесной связи с изменением климата, подчиненном крутому высотному градиенту (рис. 51). Самая бедная флора находится по соседству с ледником Неожиданным в районе верховий р. Ледниковой (фото 61). В этом районе на уровнях выше 600 м расположен пояс арктических пустынь. В интервале высот 400—450 находится полоса бедных горных тундр. Ниже существует весьма разнообразная растительность, очень четко (под давлением суровых условий) дифференцированная по геоморфологическим и субстратным геосистемам. Основными доминантами тундр выступают *Dryas octopetala* и *Cassiope tetragona*. Крайне редкими являются багульник и брусника, а другие субарктические кустарнички, а также многие арктоальпийцы, отсутствуют.

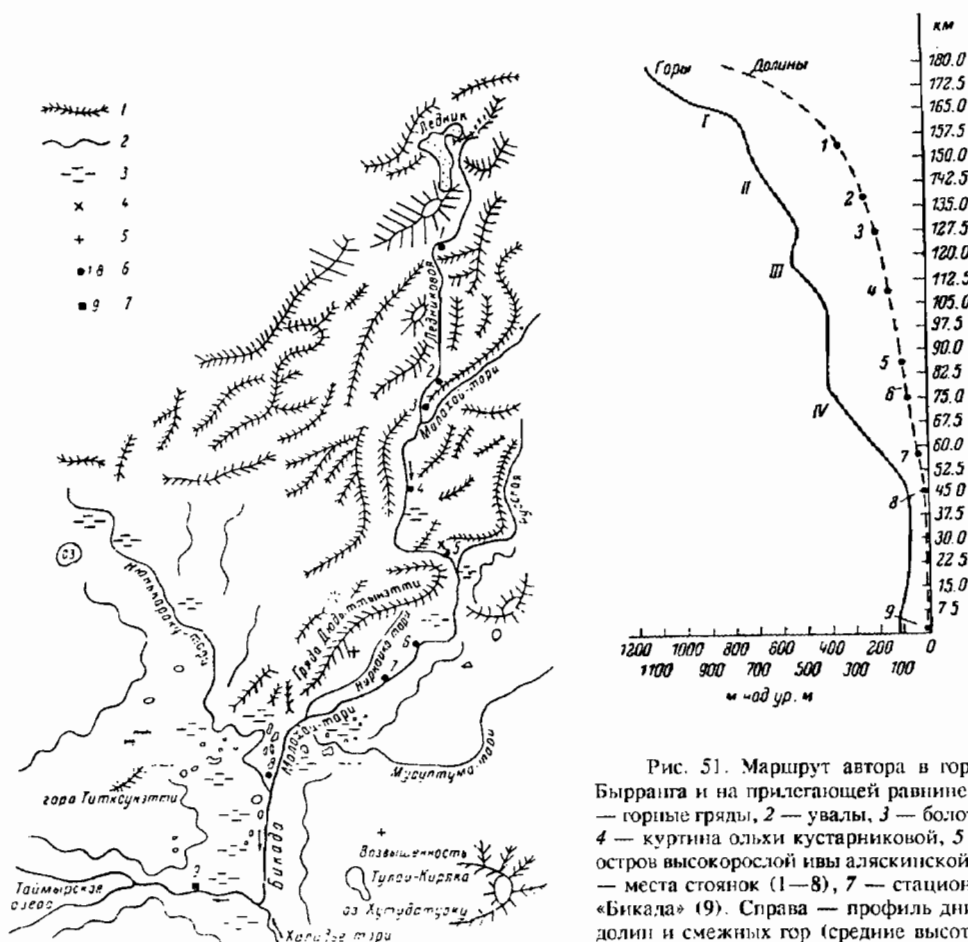


Рис. 51. Маршрут автора в горах Бырранга и на прилегающей равнине: 1 — горные гряды, 2 — увалы, 3 — болота, 4 — куртина ольхи кустарниковой, 5 — остров высокорослой ивы аляскинской, 6 — места стоянок (1—8), 7 — стационар «Бикада» (9). Справа — профиль днщ долин и смежных гор (средние высоты) вдоль маршрута: I—IV каскад горных гряд, 1—9 — пункты детальных исследований.

Среди обычных видов — *Lloydia serotina*, *Luzula confusa*, *Artemisia furcata*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. serpyllifolia* ssp. *glutinosa*, *Oxytropis nigrescens*, *Novosieversia glacialis*, *Eritrichium chamissonis*, *Draba pilosa*, *Poa arctica* и др.; велика роль бобовых (Кожевников, 1981е).

Уже близ устья Ледниковой флора существенно обогащается, появляются низкие кусты *Salix lanata*, а на р. Малахайтари здесь же *S. alaxensis*. По теории Preston (1962), флоры верховий и низовий р. Ледниковой, различающихся по высоте на

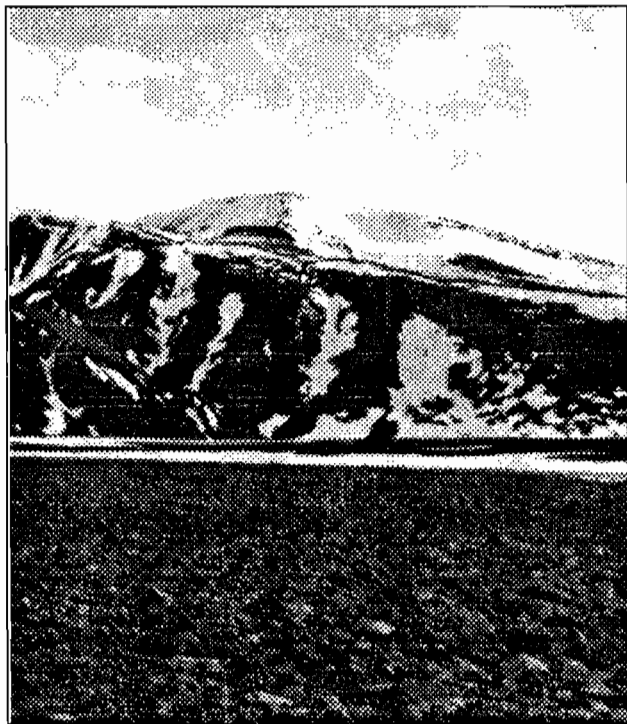


Фото 61. В долине р. Ледниковой близ ледника Несжиданного (близ водораздела Бырранга).

100 м, развивались невязанно, однако более правильно считать, что флора верховий претерпела обеднение сравнительно недавно в связи с послеоценовым похолоданием в го-лоцено (Таймыро-Североземельская область, 1970). Ниже по р. Малахайтари наблюдается непрерывное увеличение числа видов в разных геосистемах (*Arctagrostis arundinacea*, *Calamagrostis lapponica*, *Crepis nana*, *Pachypleurum alpinum*, *Tofieldia coccinea*, *Salix hastata*, *Orthilia secunda* ssp. *obtusata* и др.). Появляются участки субарктических тундр. На одном таком участке на ЮЮЗ склоне горы близ устья р. Русской найдена *Alnus fruticosa*. Это местонахождение оторвано от основной области распространения ольховника на 500 км.

Местные флоры вдоль р. Малахайтари в горах и предгорная флора на равнине, со-

гласно теории Preston (1962), представляют единую совокупность, развившуюся как единое целое. На фоне языка типичной тундры, глубоко внедряющегося по долине Малахайтари в горы, флорогенетическое единство горной части этой долины и примыкающих предгорий и обособленность ее от равнинной флоры свидетельствуют о деградиционном ходе развития флоры восточной части гор Бырранга (и, видимо, всей этой горной системы).

Бассейн р. Малахайтари приходится на наиболее высокогорную часть гор Бырранга. Но геосистемные связи растительного покрова, выявленные здесь (Кожевников, Рапота, 1983), оказались в общем такими же и в других районах этих гор, отличаясь лишь деталями. Наиболее основательно эти связи были изучены в бассейне р. Большая Боотанкага (Кожевников, 1995). Здесь обнаружены иные, чем на востоке гор, реликты, в частности, *Artemisia sericea*, *Carex macrogyna*, *Dryopteris fragrans*. Первые два вида обитают на скалистом гребне (на южной его стороне) в средней части склона горы, обращенного в долину с рекой. Здесь осуществляется

максимальный прогрев, очень сухо, и поэтому растительность представляет степоид с участием, кроме полыни, *Erysimum pallasii*, *Oxytropis middendorffii*, *O. arctica*, *Astragalus alpinus*, *Potentilla hookerana*, *P. nivea*, *Pachypleurum alpinum*, *Draba hirta*, *D. fladnizensis*, *D. lactea*, *D. cinerea*, *D. groenlandica*, *D. glacialis*, *Papaver angustifolium*, *P. pulvinatum*, *Arabis petraea*, *Bromopsis pumPELLIANA*, *Sedum roseum*, *Silene tenuis*, *Carex rupestris*, *Hierochloë alpina*, *Festuca brachyphylla*, *Myosotis suaveolens*, *Minuartia verna*, *Arnica iljinii*, *Dendranthema zawadskii*, *Saxifraga nivalis*, *S. bronchialis*, *Androsace chamaejasme*, *Dryas octopetala*, *Cystopteris fragilis* ssp. *dickieana*, *Poa glauca*. Характерно, что *Carex macrogyna* не растет вместе с *Artemisia sericea*, а встречается немного выше по склону, куда протягивается степоид, несколько обедняясь в видовом наборе. Оба этих уникальных для района вида обитают на данном скалистом гребне в одном месте каждый. Вместе с тем, они обнаружены и в других геосистемах. Полынь, в частности, найдена в одной пышной мезоморфной луговине под скалами в средней части склона низкой горы.

Охарактеризованный степоид является, можно сказать, весьма типичным благодаря сочетанию экологических факторов, весьма редкому в данном районе. Хороший прогрев сочетается в данном месте с исключительной сухостью. Поэтому отсутствует моховой покров и растения сидят в мелкозем, который совершенно не гумусирован. Сухость обусловлена тем, что в данном местоположении снег зимой не только не накапливается, но в значительной степени уносится с него ветрами, т. е. помимо того, что имеется низкий гребень, сам склон является продольно выпуклым.

Совсем иначе обстоит на соседнем склоне, где имеется целый каскад скал южной экспозиции, и, где существует единственное в бассейне Боотанкаги местонахождение *Dryopteris fragrans*. Эти скалы расположены на слегка вогнутом участке склона. Их положение благоприятно для накапливания снега зимой, чему способствует их блоковая структура, в которой имеются глубокие ниши. Таким образом, хотя скалы и прогреваются в наименьшей степени, чем ранее рассмотренные, тепло в начале лета тратится на стаивание снега. В результате происходит нивальная эрозия горной породы, дающая илистый субстрат. Кроме того, положение скал таково, что сверху происходит частый подток поверхностных вод и перманентный подток грунтовых, надмерзлотных вод. В результате прогрев сочетается с влажностью. Обнаженные части глыб и уступов обильно покрыты лишайниками и подушками мхов, на которых селятся цветковые растения.

Эти примеры показывают, что значение скальных геоморфологических геосистем для флоры, а отсюда и для растительности трудно переоценить. Скальная геосистема в исторической трансформации растительного покрова выполняет роль буфера. Когда климатические изменения (в сторону похолодания) таковы, что существование каких-либо видов в данном районе становится критическим, они удерживаются только на скалах, в которых достигается необходимая для них сумма температур.

Для гор Бырранга в целом можно отметить распространенность комплексных геосистем, к которым принадлежат различного облика пятнистые, лоскутные, полосчатые, бугорковатые и др. поверхности. Монотонных биогеоценозов, как например, пойменные осоковые болота, мало. Комплексность условий обитания способствует заселению многими видами разных геосистем. Очень немногие обильно представленные и даже редкие виды являются верными каким-то одним условиям обитания. Однако многие виды отдают предпочтение определенной субстратной геосистеме, в которой они более обычны и обильны. Комплексные геосистемы могут быть сухими и влажными, причем влажные более обычны. т. к. вода часто и является причиной грунтовых процессов, результатом которых становится комплекс-

ность. Формирование микрорельефа при этом таково, что в нем взаимосвязаны разные процессы: вспучивания грунта, солифлюкция, эрозия и т. д. Создается богатый ассортимент условий обитания растений, и поэтому наборы видов таких геосистем богаты и включают виды разных экологических предпочтений. Так, днища небольших распадков со значительным уклоном представляют ступенчато-пятнистую сырую поверхность с моховым покровом между голыми пятнами, которые нерегулярны. По днищу происходит интенсивный сброс талых вод, проявляется солифлюкция, являющаяся главной причиной образования голых пятен, которые могут быть выпуклыми или не выступать над общей поверхностью. По днищу часто стекает ручеек или имеются лужи.

Луговины распространены более в нижнем поясе гор, но они встречаются и в верхнем поясе, где претерпевают плавный типологический переход в щебнистые тундры, т. е. в другой экофон. В наиболее характерном обличье, т. е. с доминированием или существенным участием трав, луговины приурочены к разным местоположениям, в том числе подверженным воздействию ветров, если прочие экологические факторы оказываются благоприятными для них. Важными условиями существования луговин являются достаточное, незастойное увлажнение, относительное укрытие от ветров летом и от промораживания зимой, причем снеговой покров должен быть такой мощности, чтобы быстро исчезать весной. Некоторые луговины располагаются на весьма постоянном стоке поверхностных вод. В таких местах снег быстро исчезает. Другие луговины приурочены к подножьям скальных массивов или располагаются рядом со скалами. Наиболее сниженные луговины находятся в пойме, где они представляют этап развития галечниковой растительности в местах, вышедших из сферы активного поемного режима. Между растительностью, которую можно называть галечниковой, и луговинами на галечниках существует плавный переход. Довольно часто одну часть растительности галечника следует именовать луговиной, а другую рассматривать как галечниковое редкотравье.

Луговины на склонах гор по соседству со скалами могут быть влажными и сухими. Первые имеют в период цветения растений несобыкновенно красочный аспект, напоминающий альпийские луга, и значительную фитомассу. Вторые имеют весьма тусклый облик и малую фитомассу. В качестве примера охарактеризуем луговину в верхней части 3 склона горы, под массивом привершинных скал. Во время холодных северных ветров в данном месте ветер почти не ощущается. Со скал поступает обильная влага во время таяния снега, а позднее от подтаивания мерзлоты. Поэтому мощный слой хорошо гумусированной почвы постоянно влажный. К тому же породы, образующие скалы, имеют основной состав, т. е. вода с них сочится обогащенная элементами минерального питания. Сочная растительность имеет покрытие 100%. Ее составляют обычно *Astragalus umbellatus*, *A. alpinus*, *Oxytropis middendorffii*, *Dryas octopetala*, *Potentilla hyparctica*, *Myosotis suaveolens*, *Saussurea tilesii*, *Senecio tundricola*, *Papaver angustifolium*, *Hierochloë alpina*, *Luzula confusa*, *Sedum roseum*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. flagellaris*, *S. cernua*, *S. nivalis*, *S. hieracifolia*, *S. bronchialis*, *S. cespitosa*, *Arabis petraea*, *Festuca brachyphylla*, *Pachypleurum alpinum*, *Lloydia serotina*, *Silene tenuis*, *Draba hirta*, *Erysimum pallasii*, *Stellaria peduncularis*, *Melandrium affine*, *Eritrichium villosum* и др.

Флоры межгорных долин южного макросклона гор Бырранга характеризуются относительным богатством, особенно близ выхода этих долин из гор, где имеются наиболее различные высотные уровни, а сами долины представляют своего рода тепловые ловушки. Во флоре бассейна р. Б. Боотанкага зарегистрировано 222 вида (Кожевников, 1992; Поспелова, Куваев, 1994). Цифра 253 вида последними авторами приведена как результат дробного понимания видов. Для района устья р. Шайтан приведено 223 вида (Сафронова, Соколова, 1989). Авторы отметили неско-

торос флористическое различие западной и восточной частей гор Бырранга. Примечательно, однако, то, что в более западных районах обнаружены виды, распространение которых по отношению к Таймыру является восточным, но на востоке гор Бырранга они не обнаружены. В качестве ярких примеров можно назвать *Artemisia sericea*, *Taraxacum phymatocarpum*, *Lesquerella arctica*. Эндемичный вид *Taraxacum byrrangicum* имеет восточные родственные связи (Кожевников, 1993). Геосистемное исследование растительного покрова гор Бырранга и прилегающей равнины (Кожевников, 1984—85б, 1995 и др.) привело к заключениям актуалистского содержания, касающимся периодов оледенения. Горная растительность со всеми присущими ей качествами формируется на равнинах в местах с соответствующим экофоном. В суровых климатических условиях растительный покров дробится на контрастные малые по площади участки. Флористически эти участки сильно различаются. Топография всех размерностей играет выдающуюся роль в динамике растительного покрова, которая практически не достигает равновесного состояния, поскольку постоянно действуют грунтово-мерзлотные процессы.

4.5. Анадырский край

Лиственничная северная тайга распространена в Анадырском крае в верховьях р. Анадырь и на р. Майн (фото 62). Северотасажные лиственничники сочетаются в ландшафтах с околоречными лесами из *Populus suaveolens*, *Betula platyphylla* и *Alnus hirsuta*, с ивняками из бореальных видов: *Salix udensis*, *S. schwerinii*, с зарослями *Pinus pumila*, с настоящими лугами и лесными травяными болотами. Околоречные заросли ивняков характеризуются особой густотой, создающей режим среды, который выдерживают лишь немногие травы. Однако в этих зарослях нередки одиночные деревья разных видов. В анадырской части подзоны северной тайги имеется 10 видов деревьев. Тундровые формации в этой тайге отсутствуют, хотя неко-



Фото 62. Лиственничный лес вдоль р. Майн.

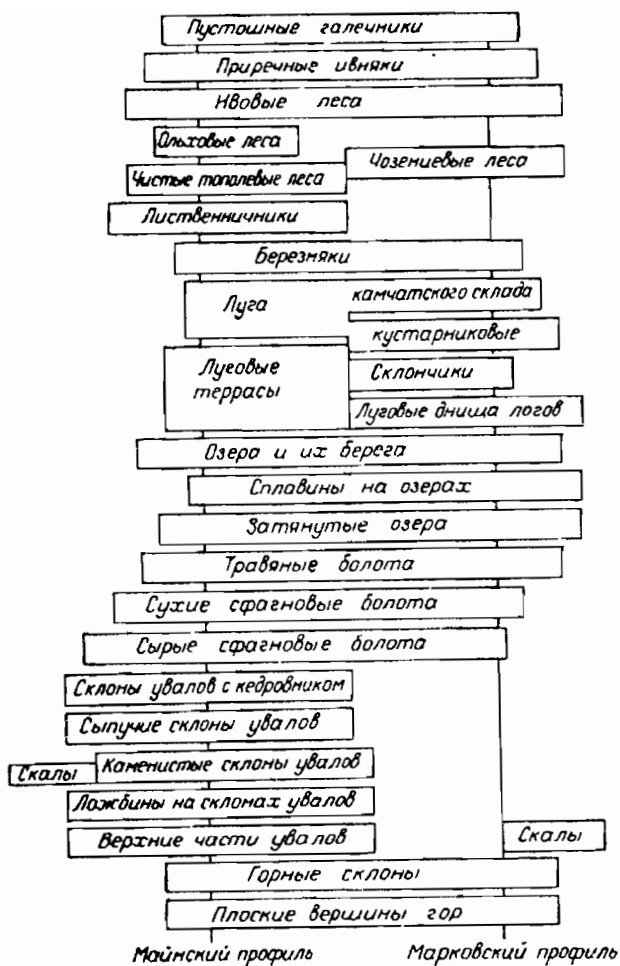


Рис. 52. Состав геоморфологических геосистем и растительности на параллельных профилях пос. Марково — хр. Русский и пос. Ваеги — Алганский кряж (р. Майн).

торые болота внешне сходны с тундровыми. В Марковской депрессии лиственница исчезает, а тополь уступает лесообразующую роль *Chosenia arbutifolia*. Это отличие обусловлено иной орографической геосистемой, хотя район пос. Марково является одним из наиболее континентальных в северной половине Магаданской области. Особенности растительного покрова позволяют рассматривать южную часть Марковской депрессии как окраинную часть подзоны северной тайги (Кожевников, 1981). Сопоставление профилей в орографических геосистемах с лиственничной тайгой (майнская депрессия) и только с лиственными лесами (марковская депрессия) (рис. 52) показывает их существенные различия по составляющим их геоморфологическим геосистемам, а отсюда и по характеру растительного покрова. Соответственно, наблюдаются и флористические отличия. Только на майнском профиле обнаружены *Gymnocarpium robertianum*, *Hieracium odorata*, *Poa glauca*, *Elymus confusus*, *Allium strictum*, *Smilacina trifolia*, *Salix myrtilloides*, *S. sphenophylla*, *Alnus*

hirsuta, *Rumex sibiricus*, *Corispermum sibiricum*, *Stellaria longifolia*, *Minuartia arctica*, *M. verna* ssp. *glacialis*, *Silene stenophylla*, *Melandrium affine*, *Dianthus repens*, *Nymphaea tetragona*, *Pulsatilla dahurica*, *P. nuttalliana* ssp. *multifida*, *Draba cinerea*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. nivalis*, *S. bronchialis* ssp. *anadyrensis*, *Parnassia palustris*, *Rubus sachalinensis*, *Potentilla anadyrensis*, *P. nivea*, *P. stipularis*, *Sanguisorba officinalis*, *Oxytropis adamsiana* ssp. *vassilczenkoi*, *O. kamtschatica*, *Phlojodicarpus villosus*, *Orthilia secunda* ssp. *obtusata*, *Androsace septentrionalis*, *Gentiana barbata*, *Menyanthes trifoliata*, *Lappula echinata*, *Dracocephalum palmatum*, *Pinguicula spathulata*, *Lonicera edulis*, *Senecio congestus*. Только на марковском профиле найдены: *Anthriscus sylvestris* ssp. *aemula*, *Cnidium ajanense*, *Rhododendron kamtschaticum*, *Trisetum sibiricum*, *Carex sordida*, *Allium schoenoprasum*, *Stellaria calycantha*, *Ermania parryoides*, *Parnassia kotzebuei*, *Geranium erianthum*. Виды, отличающие один профиль от другого, рассеяны по различным геосистемам.

В зональном отношении особой флористической специфичностью обладают приречные леса и кустарниковые заросли, в которых имеется богатый набор лесных видов, не распространяющихся даже в лесотундры: *Lactuca sibirica*, *Thalictrum minus*, *Lonicera edulis*, *Ribes dikuscha*, *Carex pallida*, *Urtica angustifolia*, *Cacalia hastata*, *Impatiens nolitangere* и др. На безлесных приречных местообитаниях также имеется серия бореальных видов, не выходящих или выходящих очень ограниченно в лесотундровую зону: *Sedum purpureum*, *Antennaria dioica*, *Salix bebbiana*, *Tanacetum vulgare* ssp. *boreale*, *Oxytropis kamtschatica*, *Gentiana barbata*, *Lappula echinata* и др. Как большая или меньшая редкость на этих местообитаниях встречаются арктоальпийцы: *Minuartia verna* ssp. *glacialis*, *Astragalus frigidus*, *Cystopteris fragilis* ssp. *dickieana*, *Saxifraga nivalis* и др.

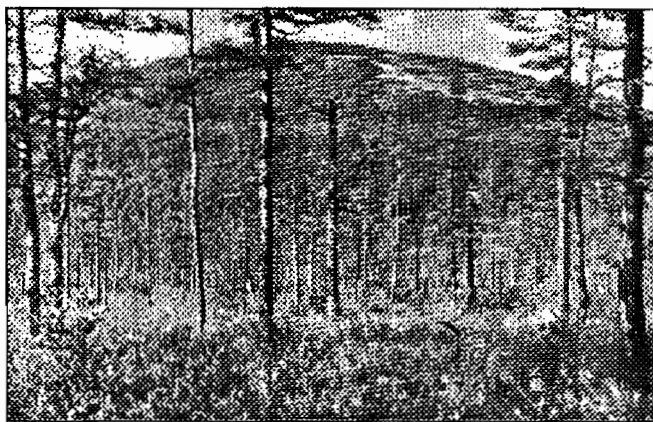


Фото 63. Лиственничник с кустарниковым подлеском близ Алганского края, склоны которого покрыты кедровым стлаником.

На травяных болотах фон обычно создаст *Carex rhynchophysa*. Среди прочих видов: *C. vesicata*, *C. appendiculata*, *C. limosa*, *Equisetum fluviatile*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Comarum palustre*, *Cicuta virosa*, *Caltha arctica*. На озерах очень редко обнаруживается *Nymphaea tetragona*. Как и в северной тайге Якутии болота и низинные озера создают единую систему. Многие озера постепенно затягиваются славвиной. Среди водораздельных болот наиболее распространены сфагновые с различным микрорельефом, для которых характерны *Oxycoccus microcarpus*, *Smilacina trifolia*, *Chamaedaphne calyculata*. В мочажинных болотах нередки *Utricularia vulgaris*, *U. intermedia*, *Galium trifidum*.

На придолинных горных склонах леса из лиственницы быстро изреживаются, но отдельные корявые деревья встречаются даже на плоских вершинах на выс. 300—400 м, например, на Алганском крыже. На склонах гор господствует кедро-

вый стланик, слагающий иногда непроходимые заросли, а в верхней их части образующий парковые насаждения (фото 63). Береза и рябина поднимаются по склонам до 200—250 м.

На открытых участках горных склонов существуют степоиды с покрытием растительности до 35% с *Dracocephalum palmatum*, *Phlojodicarpus villosus*, *Potentilla anadyrensis*, *Selaginella rupestris*, *Bupleurum triradiatum*, *Lathyrus pilosus*, *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*, *Artemisia gmelinii* ssp. *scheludjakoviae*, *Thymus serpyllum* s. l. и др. Степоиды встречаются и внизу, в лесном поясе на небольших возвышениях. Здесь в них обычны *Juniperus sibirica* и обильна *Carex pediformis*.

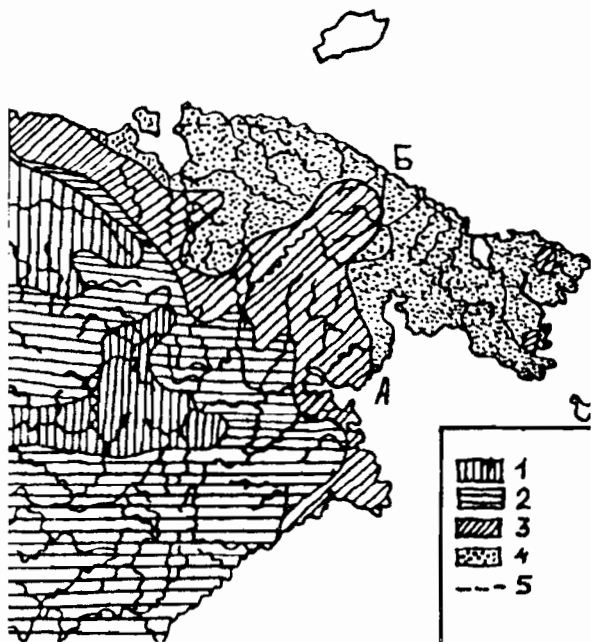


Рис. 53. Схема зонального деления Анадырско-Чукотского региона: 1 — северная тайга, 2 — лесотундра, 3 — южные тундры, 4 — типичные тундры, 5 — южная граница высокоарктических тундр (Кожевников, 1982в).

В смежных геоморфологических геосистемах обнаруживаются резко контрастирующие экологические наборы видов. Например, на песчаном аллювии речки между пос. Отрожным и р. Майн растут *Galium verum*, *Cerastium arvense*, *Alyssum obovatum*, тимьян и др., а рядом на террасе с пятнистой тундрой — *Dryas octopetala*, *Artemisia glomerata*, *Carex misandra*, *Thalictrum alpinum* и др. Некоторые виды, на Чукотке приуроченные исключительно к степоидам, на среднем Анадыре обнаруживаются совсем в иных условиях (*Silene repens*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum* и др.).

Северную границу лесотундры в бассейне Анадыря мы проводим по пределам распространения зарослей *Pinus pumila*, как она была установлена еще Л. А. Портенко (1939). Господство борсальных формаций в анадырской лесотундре наряду с ничтожной ролью древесной растительности свидетельствует о том, что здешняя лесотундра возникла на месте северной тайги. Признаков современного продвижения тайги в лесотундру не имеется.

Особое значение при полевых исследованиях придавалось установлению и характеристике природных границ, в отношении которых среди исследователей издавна существовали разногласия. Результатом явилась схема зонального деления региона (рис. 53).

Граница северной тайги в бассейне Анадыря довольно резкая, хотя и не линейная. Вдоль нее существуют массивы погибшего леса. Севернее встречаются разрозненные деревья и отдельные островки леса. В лесотундру распространяются из тайги заросли кедрового стланика, ивняки с борсальными доминантами, тасжные болота. В предгорьях появляются тундры. В степоидах произрастают виды с красивыми местонахождениями (*Artemisia laciniata*, *Leontopodium ochroleucum*, *Scorzonera radiata* и др.) и известные севернее (*Carex obtusata*, *Thymus serpyllum* и др.).

Наиболее существенными отличиями этой схемы от предыдущих является включение лиственничных лесов в бассейне Анадыре в контур северной тайги, признание зоны лесотундры (вместо района крупных стлаников) и выдвигание далеко на север подзоны южных тундр.

4.6. Чукотка

Чукотка, расположенная севернее лесотундры, делится на два района: континентальный (материковый) и океанический (полуостровной), разделенные переходной полосой шириной до 100 км. Южная часть континентального района относится к подзоне южных тундр. В ней имеются в определенных орографических геосистемах островные лиственные леса (фото 64), широко представлены кустарниковые заросли (ивняки, ольшаники). Некоторые виды ив нередко приобретают древесную форму роста (*Salix udensis*, *S. schwerinii*, *S. boganidensis*, *S. alaxensis*, *S. pulchra*). С учетом тополя, чозении и березы на Чукотке насчитывается, таким образом, 8 видов деревьев, сосредоточенных в южной части континентального района. Северная граница этого района расположена немного к северу от долины р. Чанталъвергын, оставляя к югу орографическую геосистему с Телекайской чозешиевой рощей (фото 65), в которой встречаются деревья *Salix udensis*, а по соседству — *Betula platyphylla* (фото 66, 67).

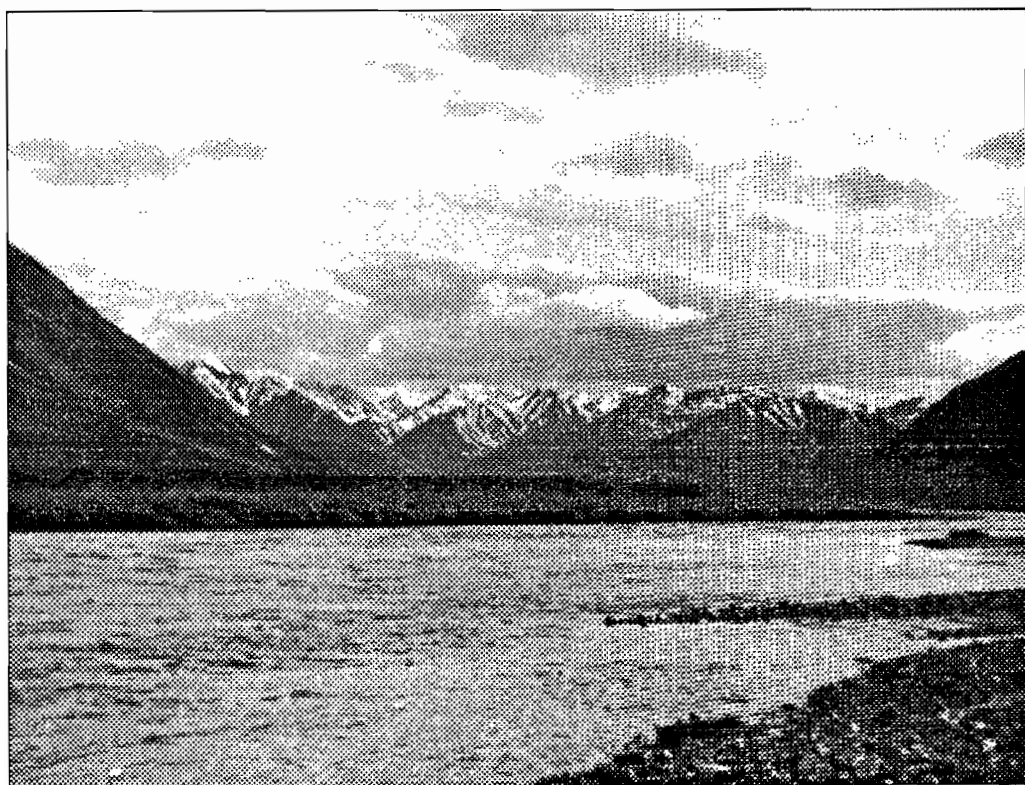


Фото 64. Орографическая геосистема с Телекайской чозешиевой рощей (вид на юг).

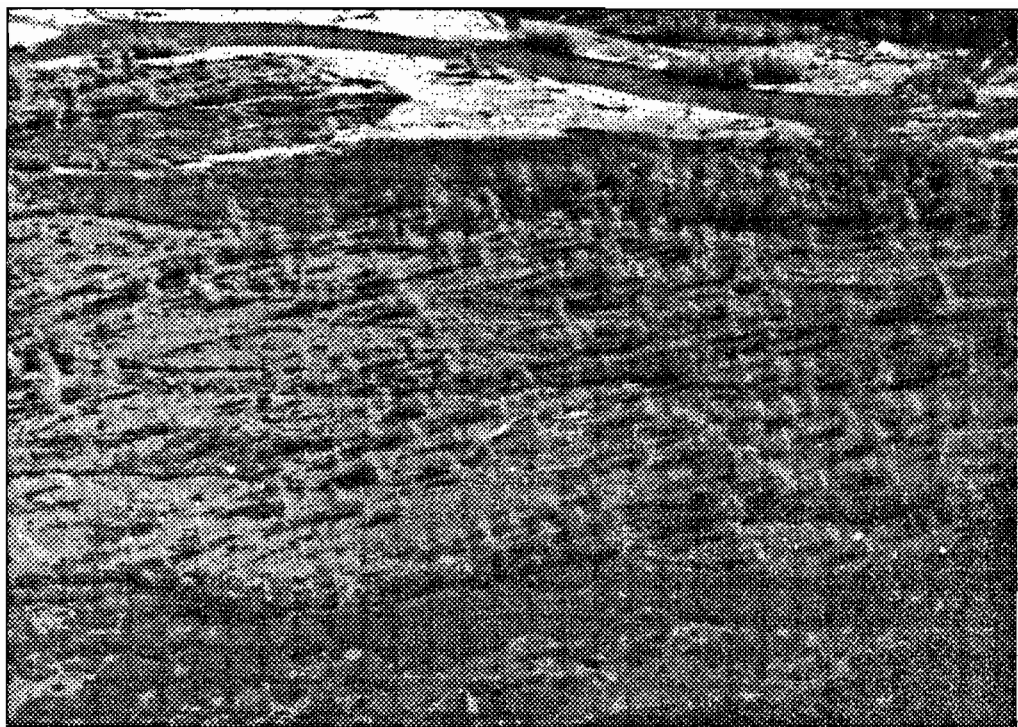


Фото 65. Телекайская чозениевая роща (вид с вертолета).

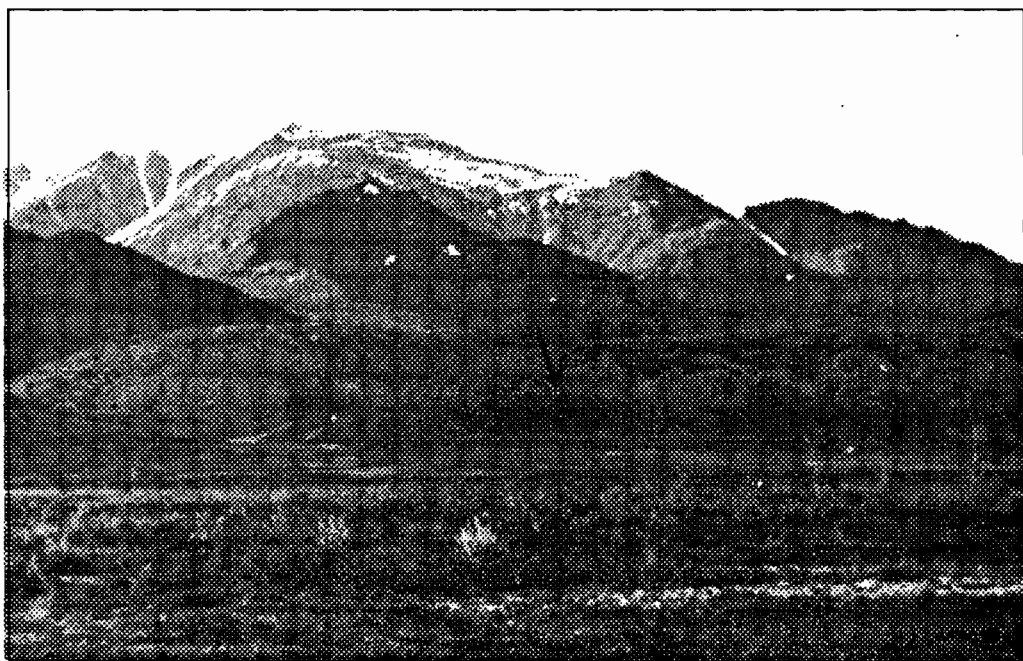


Фото 66. Южный макросклон котловины с Телекайской рощей. Стрелкой показано местонахождение небольшого березняка на склоне горы.

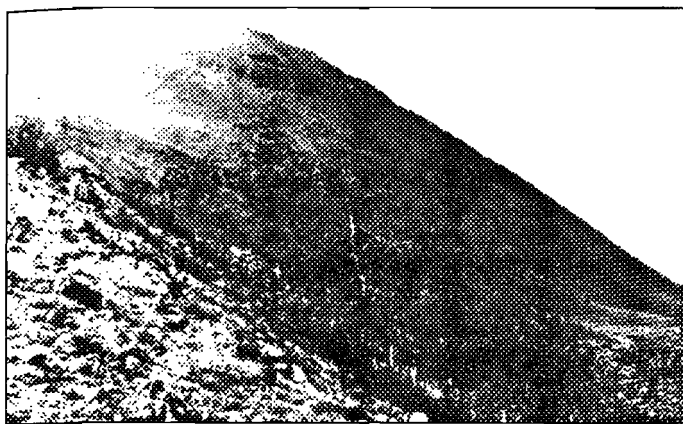


Фото 67. Березнячок на склоне горы близ Телекайской роши. На переднем плане — степойд.

В юго-восточной части этого района, относящейся к приморской равнине (Анадырской низменности), древесные формы практически отсутствуют. Самое восточное местонахождение чозении — р. Канчалан в среднем течении (Кишинский и

др., 1983). Это местонахождение укрыто с востока Золотым хребтом и приходится на геоморфологическую геосистему — глубоко врезанную речную долину. Далее к западу находится Тнэквемская чозениевая роша (Юрцев, Секретарева, 1983). Согласно описанию, эта огромная роша не укрыта горами, т. е. ее существование обеспечивается суммарным эффектом геоморфологической (пойма) и субстратной (галечники) геосистем. Этот район входит в иную орографическую геосистему по сравнению с Телекайской рошей, а именно, в Нижне-Анадырскую низменность. Его более южное положение (на 200 км) компенсирует то количество летнего тепла, которое на Телекае создается благодаря орографической геосистеме. Вместе с тем, отмечено, что видовой состав этих рош более различен, чем сходен. Их сравнение между собой и с другими чозениевыми рошами Северо-Востока, в том числе в районе Магадана, показывает, что набор видов в чозениевых лесах не связан с этими лесами, а зависит только от пойменной флоры района, в котором находится данный лес. То же самое можно сказать о тополевых лесах.

Сравнение районов с рошами очень убедительно показывает, что растительный покров и, прежде всего, флора связаны с орографическими геосистемами и разумеется, историей. Набор видов различных геоморфологических и субстратных геосистем складывается практически независимо друг от друга. Корреляция существует лишь на уровне географических элементов флор, что определяется свойствами орографических геосистем. Проникновение далеко к северу относительно южной растительности на материковой Чукотке обусловлено Амгуэмо-Куветским горным массивом, хребты которого разделены широкими межгорными долинами (фото 68). В этих долинах формируется физико-географический режим континентального типа, сближающий их условия с таковыми более южных районов.

В приморской части южных тундр широко распространены массивы ольховника (иногда образующие пояс на склонах увалов) и ивняки, хотя обширные пространства имеют облик типичной тундры. Вместе с тем на возвышениях существуют степойды и встречается *Juniperus sibirica*. Это сочетание, соседствующее с ольховником, обнаруживается и в более северных, но глубинных районах чукотских южных тундр, свидетельствуя о том, что в орографических геосистемах внутренней Чукотки достигается такая же степень континентальности климата, как и на отдельных геоморфологических геосистемах более южных, но приморских районов.

В подзоне южных тундр горной Чукотки дифференциация геосистем более сложная, чем в других регионах вследствие различных горных пород, образующих пеструю мозаику фаций из-за разного химизма и неодинаковой деструкции. Вме-

сте с тем, степень дробности растительного покрова здесь значительно меньше, чем в подзоне типичных тундр. Особенностью южнотундровых ландшафтов Чукотки является интенсивное развитие мощных (до 30 см) моховых покровов на шлейфах гор и в нижней части их склонов. Луговинно-нивальная растительность на нижних уровнях не формируется, поскольку не сохраняются снежники-перелетки. Многие виды, составляющие эту растительность, очень редки или отсутствуют. На каменистых субстратах на многих местобитаниях развиваются густые заросли *Betula nana* ssp. *exilis* и *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, а в других местах — *Vaccinium uliginosum*, *Salix pulchra*. Эти заросли, занимая наиболее

благоприятные местообитания, наряду с широким распространением моховых покровов, являются фактором обеднения местных флор, включающих 200—230 видов. Геосистемы разного ранга насыщены редкими видами с преимущественно континентальным типом распространения. Многие из этих видов находят в подзоне южных тундр Чукотки северо-восточный предел распространения. Они распределены по разным геосистемам, т. е. континентальный элемент флоры заполняет все экологическое пространство территории, под которым понимаются совокупности местообитаний, слагающие ландшафты. К этим видам относятся *Melandrium angustiflorum*, *Pinguicula villosa*, *Juniperus sibirica*, *Lychnis sibirica*, *Menyanthes trifoliata*, *Erigeron acris*, *Stellaria longifolia*, *Potentilla anadyrensis*, *Trollius chalthosepalus*, *Iris setosa*, *Pedicularis tristis*, *Arenaria tshuktschorum*, *Cicuta virosa*, *Chartha natans*, *Saussurea oxodonta*, *Aruncus kamtschaticus* и др.

Граница между кустарниковыми и типичными тундрами на Чукотке может быть проведена лишь условно, так как пространственная перестройка растительного покрова происходит очень постепенно. Как и на Таймыре, эта граница сообразуется с широким распространением массивов *Alnus fruticosa*, однако, сокращение их к периферии ареала не индицирует границу, поскольку они встречаются и на территории несомненно относящейся к подзоне типичных тундр (фото 69). Граница проводится там, где массивы ольховника практически не встречаются на равнинной и шлейфовой болотной дернине (ограничиваясь склонами гор и высоких тер-

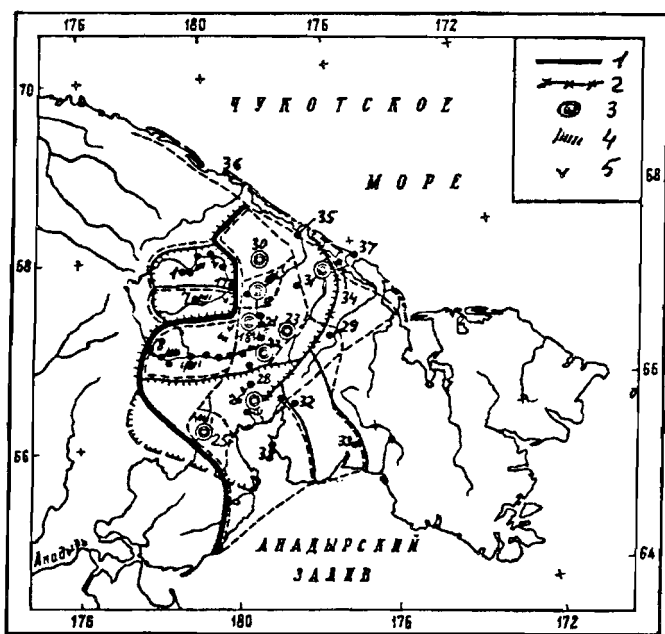


Рис. 54. Соотношение фитогеографических границ на Чукотке (Кожевников, 1989б): 1 — ботанико-географическая (геоботаническая) граница континентального и океанического округов, 2 — флористическая граница континентального и океанического районов, 3 — центры флористического своеобразования, 4 — массивы ольховника за пределами подзоны южных тундр, 5 — одиночные кусты ольховника. Номера пунктов исследования соответствуют таблице 4.

рас) и сочетаются в ландшафтах с появлением развитых луговинно-нивалных комплексов и сниженных горных тундр, поскольку резко снижается роль мощных моховых покровов (рис. 54). К востоку от территории, на которой активность ольховника сильно снижена, и, где поэтому проведена граница южных тундр, имеются, однако, районы, где ольховник снова становится активным (фото 70). Особенно примечателен в этом отношении район амгуэмских труб, где за счет малого количества осадков увеличена континентальность климата. В подобных районах на отдельных геоморфологических геосистемах существует островной южнотундровый растительный покров, в том числе массивы ольховника. Соответственно, многие континентальные виды спорадически встречаются к востоку от границы южных тундр на расстоянии до нескольких десятков километров, хотя неизвестны в океанической части Чукотского п-ова: *Carex obtusata*, *Elymus confusus*, *Rosa acicularis*, *Oxytropis campestris*, *O. middendorffii*, *Astragalus inopinatus*, *A. schelichovii*, *Dryas grandis*, *Polygonum laxmannii*, *Helictotrichon krylovii*, *Saxifraga punctata*, *Thymus serpyllum* s. l., *Cassiope ericoides*, *Salix tschuktschorum*, *Castilleja pallida*, *Cerastium arvense*, *Corydalis sibirica*, *Artemisia kruhsiana* и др.

К континентальным особенностям растительного покрова бассейна р. Амгуэмы относится наличие степоидов, которые выклиниваются в этом районе вместе с другими континентальными элементами и признаками (фото 71, 72).

Некоторые континентальные виды обнаруживаются изолированно в глубине Чукотского п-ова (*Pedicularis villosa*, *Trientalis europaea*, *Helictotrichon dahuricum*, *Equisetum pratense*, *Oxycoccus microcarpus*, *Sanguisorba officinalis* и др.). В переходной полосе континентальные виды на восточном пределе своего распространения нередко смешиваются в одной субстратной геосистеме с океаническими видами,

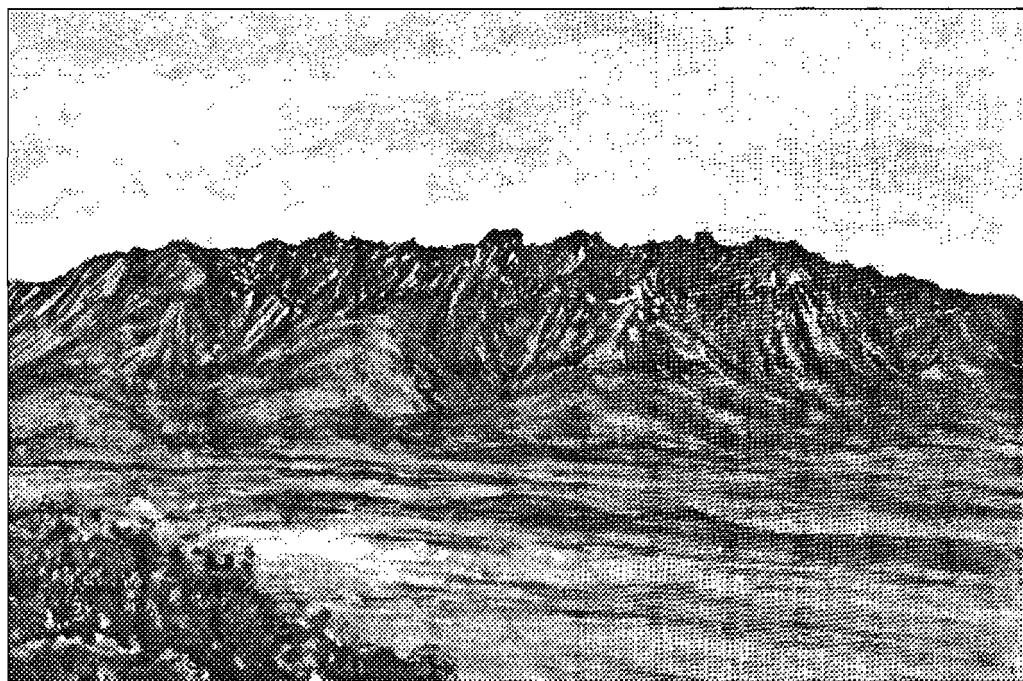


Фото 68. Один из хребтов Амгуэмо-Куветского горного массива, разделяющий район оз. Эрвынай и верховья Амгуэмы (с акварельного рисунка автора, 1987 г.)

Входные данные для сравнения местных флор в основании Чукотского полуострова

Слева от диагонали приведены числа необычных видов (в числителе той флоры, которая расположена выше в левом столбце, в знаменателе — флоры, расположенной ниже в левом столбце). Справа от диагонали в числителе число общих видов (при сложении с числами необычных видов получается «с» в уравнении Престона, а при сложении с каждым из необычных видов получается «а» и «б»), в знаменателе — $(1-z) \times 100$.

Сравни- мые флоры (номер флоры на рис. 54)	Теле- кай- ская роцца	Эки- тыки	159- 165 км транс- сы	Мара- ваам	111- 123 км транс- сы	87-94 км транс- сы	Гыт- хытх- вооу- ваам	Эвче- ки- нот	32- 45 км транс- сы	Кы- мы- ней	Иуль- тин	Яйра- маве- см	Сеу- такан	Реку- уль	Ван- ка- рем- ская сопка	Низо- вая Амгу- эмы	Шмидт	Ван- ка- рем	Ко- нер- чдан гино	Кан- чдан	Вер- ховья Амгу- эмы
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Телекай- ская роцца (1)		174 72	186 66	160 62	169 63	173 63	171 58	170 47	160 54	140 53	165 61	162 55	156 53	143 53	115 48	116 50	108 45	63 36	145 51	172 58	147 69
Экитыки (7)	58 35		184 70	168 70	166 72	173 68	175 66	178 62	162 59	140 57	159 63	168 65	162 61	145 57	114 51	123 57	109 47	66 37	143 55	178 66	138 63
159—165 км трассы (17)	46 104	25 106		206 77	236 76	226 75	241 78	250 72	226 71	194 73	212 72	227 75	228 75	195 68	149 60	163 73	172 75	85 45	201 67	236 75	159 68
Мараваам (18)	72 67	41 59	84 21		196 85	201 77	197 72	205 70	187 66	179 73	188 72	183 66	187 68	174 70	135 60	146 66	133 58	78 45	167 61	199 73	136 62
111—123 км трассы (21)	63 47	43 50	54 39	31 20		223 78	221 72	233 69	214 68	185 69	201 72	215 71	210 70	192 71	149 63	155 70	144 56	83 47	192 66	225 73	139 57
87—94 км трассы (22)	59 89	36 89	64 36	26 61	51 39		212 72	232 72	207 68	189 72	205 75	210 72	209 70	197 74	149 76	159 71	145 59	86 49	189 66	229 77	145 63
Гытхытхэ- оуваам (23)	61 118	34 114	49 48	30 92	53 68	46 73		254 76	244 78	196 73	213 72	237 78	239 78	195 68	150 60	158 70	162 66	85 47	196 67	213 73	146 60
Эвкекиот (26)	62 190	31 182	40 110	22 155	41 127	30 128	35 106		267 80	204 34	223 72	254 77	243 70	200 66	166 66	159 65	180 74	106 60	239 83	263 77	156 61

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
32—45 км трассы (28)	$\frac{72}{129}$	$\frac{47}{127}$	$\frac{64}{63}$	$\frac{40}{102}$	$\frac{60}{75}$	$\frac{55}{82}$	$\frac{45}{45}$	$\frac{93}{22}$		$\frac{188}{69}$	$\frac{208}{70}$	$\frac{230}{75}$	$\frac{237}{78}$	$\frac{184}{64}$	$\frac{144}{57}$	$\frac{148}{64}$	$\frac{158}{66}$	$\frac{82}{45}$	$\frac{193}{63}$	$\frac{232}{73}$	$\frac{144}{59}$
Кымынй (29)	$\frac{92}{82}$	$\frac{69}{82}$	$\frac{96}{28}$	$\frac{48}{43}$	$\frac{89}{37}$	$\frac{73}{33}$	$\frac{93}{26}$	$\frac{156}{18}$	$\frac{101}{37}$		$\frac{187}{74}$	$\frac{194}{72}$	$\frac{197}{74}$	$\frac{177}{72}$	$\frac{146}{66}$	$\frac{148}{70}$	$\frac{136}{59}$	$\frac{86}{50}$	$\frac{179}{69}$	$\frac{156}{73}$	$\frac{122}{54}$
Иульгин (30)	$\frac{67}{84}$	$\frac{50}{90}$	$\frac{78}{37}$	$\frac{39}{61}$	$\frac{73}{48}$	$\frac{57}{44}$	$\frac{16}{36}$	$\frac{137}{26}$	$\frac{81}{41}$	$\frac{35}{62}$		$\frac{201}{70}$	$\frac{202}{70}$	$\frac{174}{66}$	$\frac{143}{61}$	$\frac{145}{65}$	$\frac{143}{61}$	$\frac{78}{43}$	$\frac{179}{62}$	$\frac{213}{75}$	$\frac{146}{66}$
Янрамаевем (32)	$\frac{70}{116}$	$\frac{41}{110}$	$\frac{63}{51}$	$\frac{44}{95}$	$\frac{59}{63}$	$\frac{52}{68}$	$\frac{52}{41}$	$\frac{106}{24}$	$\frac{59}{48}$	$\frac{28}{84}$	$\frac{48}{77}$		$\frac{243}{82}$	$\frac{191}{69}$	$\frac{148}{62}$	$\frac{155}{68}$	$\frac{154}{63}$	$\frac{86}{47}$	$\frac{202}{70}$	$\frac{233}{75}$	$\frac{145}{60}$
Сеутакан (33)	$\frac{76}{124}$	$\frac{47}{118}$	$\frac{62}{52}$	$\frac{40}{93}$	$\frac{64}{70}$	$\frac{53}{71}$	$\frac{50}{41}$	$\frac{117}{37}$	$\frac{52}{43}$	$\frac{25}{83}$	$\frac{47}{78}$	$\frac{35}{37}$		$\frac{189}{67}$	$\frac{149}{62}$	$\frac{156}{68}$	$\frac{155}{63}$	$\frac{90}{52}$	$\frac{205}{70}$	$\frac{237}{78}$	$\frac{144}{60}$
Рекулль (31)	$\frac{89}{89}$	$\frac{64}{87}$	$\frac{95}{37}$	$\frac{53}{58}$	$\frac{82}{40}$	$\frac{65}{35}$	$\frac{94}{37}$	$\frac{160}{32}$	$\frac{105}{48}$	$\frac{45}{55}$	$\frac{75}{58}$	$\frac{87}{41}$	$\frac{91}{43}$		$\frac{155}{70}$	$\frac{160}{76}$	$\frac{139}{70}$	$\frac{89}{54}$	$\frac{174}{65}$	$\frac{192}{68}$	$\frac{120}{50}$
Вал- каремская сопка (34)	$\frac{117}{66}$	$\frac{95}{67}$	$\frac{141}{32}$	$\frac{92}{46}$	$\frac{125}{32}$	$\frac{113}{32}$	$\frac{139}{31}$	$\frac{194}{15}$	$\frac{145}{37}$	$\frac{76}{35}$	$\frac{106}{38}$	$\frac{130}{33}$	$\frac{131}{32}$	$\frac{77}{26}$		$\frac{128}{64}$	$\frac{132}{66}$	$\frac{95}{64}$	$\frac{159}{70}$	$\frac{151}{60}$	$\frac{101}{47}$
Низовья Амгуэмы (35)	$\frac{116}{59}$	$\frac{86}{52}$	$\frac{127}{12}$	$\frac{81}{29}$	$\frac{119}{20}$	$\frac{103}{16}$	$\frac{131}{17}$	$\frac{201}{16}$	$\frac{141}{27}$	$\frac{74}{27}$	$\frac{104}{30}$	$\frac{123}{20}$	$\frac{124}{19}$	$\frac{72}{15}$	$\frac{53}{47}$		$\frac{116}{57}$	$\frac{78}{50}$	$\frac{147}{65}$	$\frac{159}{67}$	$\frac{107}{53}$
Шмидт (36)	$\frac{124}{77}$	$\frac{100}{76}$	$\frac{118}{13}$	$\frac{94}{52}$	$\frac{130}{41}$	$\frac{117}{40}$	$\frac{127}{23}$	$\frac{180}{5}$	$\frac{131}{27}$	$\frac{86}{49}$	$\frac{106}{42}$	$\frac{124}{31}$	$\frac{125}{30}$	$\frac{93}{46}$	$\frac{49}{53}$	$\frac{59}{69}$		$\frac{91}{59}$	$\frac{153}{63}$	$\frac{152}{65}$	$\frac{100}{49}$
Ванкарем (37)	$\frac{169}{47}$	$\frac{143}{44}$	$\frac{205}{25}$	$\frac{149}{32}$	$\frac{191}{27}$	$\frac{176}{24}$	$\frac{204}{25}$	$\frac{254}{4}$	$\frac{207}{28}$	$\frac{136}{24}$	$\frac{171}{32}$	$\frac{193}{24}$	$\frac{190}{20}$	$\frac{143}{21}$	$\frac{86}{15}$	$\frac{97}{32}$	$\frac{94}{19}$	$\frac{103}{69}$	$\frac{89}{52}$	$\frac{89}{52}$	$\frac{57}{33}$
Консрино (38)	$\frac{87}{110}$	$\frac{66}{112}$	$\frac{89}{54}$	$\frac{60}{88}$	$\frac{82}{63}$	$\frac{73}{66}$	$\frac{93}{59}$	$\frac{121}{16}$	$\frac{96}{62}$	$\frac{43}{76}$	$\frac{70}{76}$	$\frac{76}{53}$	$\frac{75}{50}$	$\frac{58}{81}$	$\frac{22}{96}$	$\frac{28}{108}$	$\frac{32}{102}$	$\frac{7}{152}$	$\frac{209}{70}$	$\frac{123}{53}$	
Канчалан (25)	$\frac{60}{120}$	$\frac{31}{114}$	$\frac{54}{56}$	$\frac{28}{93}$	$\frac{49}{67}$	$\frac{33}{63}$	$\frac{58}{61}$	$\frac{97}{29}$	$\frac{57}{60}$	$\frac{26}{96}$	$\frac{36}{79}$	$\frac{45}{59}$	$\frac{43}{55}$	$\frac{40}{100}$	$\frac{30}{141}$	$\frac{16}{133}$	$\frac{23}{140}$	$\frac{21}{203}$	$\frac{46}{83}$		$\frac{155}{67}$
Верховья Амгуэмы (8)	$\frac{85}{28}$	$\frac{71}{37}$	$\frac{131}{16}$	$\frac{91}{39}$	$\frac{135}{36}$	$\frac{117}{30}$	$\frac{143}{29}$	$\frac{204}{19}$	$\frac{145}{31}$	$\frac{100}{53}$	$\frac{103}{29}$	$\frac{133}{30}$	$\frac{136}{31}$	$\frac{112}{55}$	$\frac{80}{74}$	$\frac{68}{68}$	$\frac{85}{75}$	$\frac{53}{118}$	$\frac{132}{52}$	$\frac{137}{20}$	

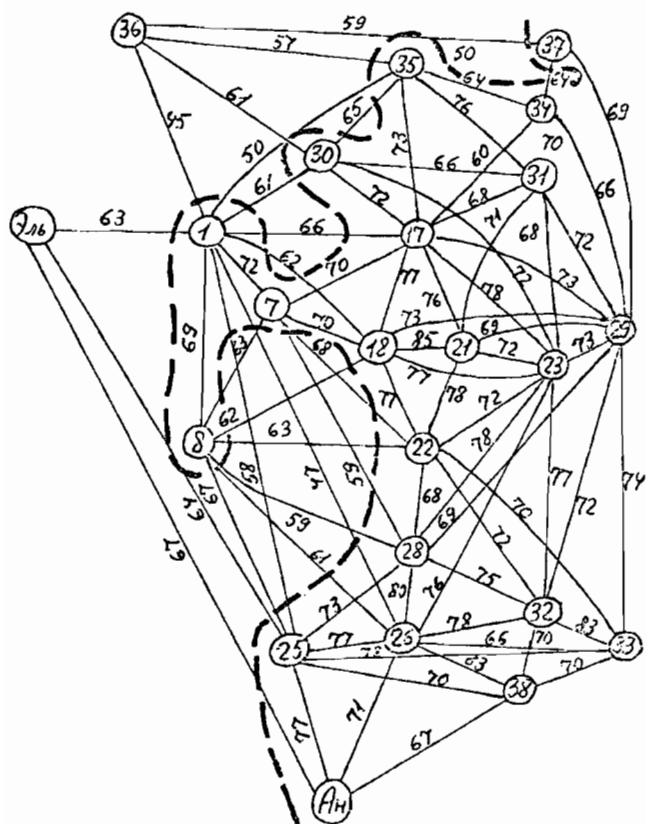


Рис. 55. Граф флористических связей средней Чукотки по уравнению Престона (номера местных флор см. табл. 4 и рис. 54, Эль — оз. Эльгыгытгын, Ан — г. Анадырь). Прерывистая линия разделяет пороговые и наиболее близкие к ним значения $(1-2) \times 100$.

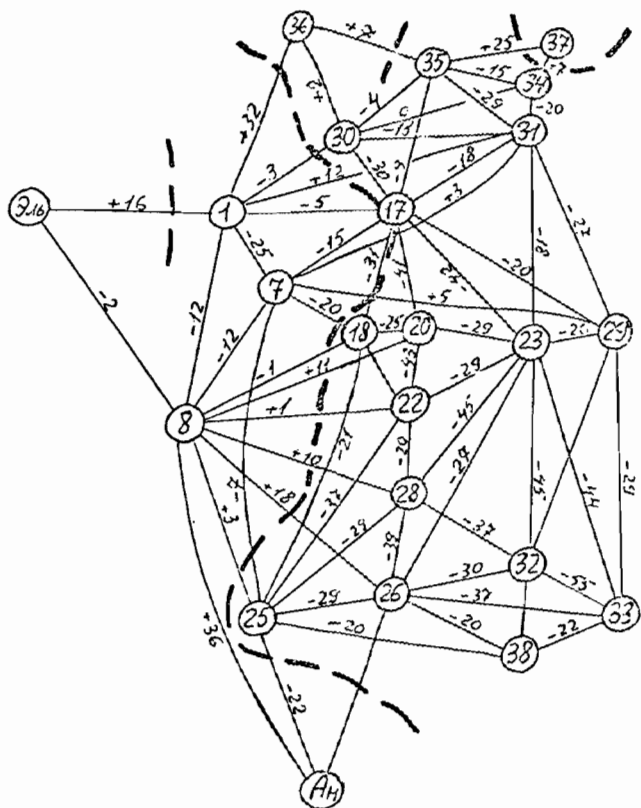
имеющими здесь западный предел распространения: *Smelowskia calycina* ssp. *integrifolia*, *Dodecatheon frigidum*, *Rhododendron camtschaticum*, *Carex nesophila*, *Papaver macounii*, *Phyllodoce coerulea*, *Saxifraga eschscholtzii* и др. Имеется большая серия условно восточных видов, т. е. распространенных на Чукотском п-ове, но отсутствующих в Амгуэмо-Куветском массиве, хотя западнее вновь появляющихся.

Во многих районах переходной полосы кустарниковая растительность

представлена очень слабо. Обычно это ивняки, сопровождающие водотоки, причем как в горных (фото 73), так и в равнинных условиях. Пойменные ивняки обычные на Чукотке в подзоне типичных тундр. Рже встречаются ивняки склоновые, занимающие, как правило, малые площади. Широко распространены пятнистые, медальонные и бугорковатые тундры, нередко обогащенные разнотравьем, Горный и полугорный рельеф при неразвитой кустарниковой растительности обуславливает существование огромного ассортимента местообитаний в результате чего объем местных флор в подзоне типичных флор увеличивается по сравнению с южными тундрами, достигая 260—280 видов, а на востоке и на юге Чукотского п-ова он иногда превышает 300 видов.

Для переходной полосы Чукотки и прилежащих к ней территорий проведено сопоставление местных флор по уравнению Престона и коэффициенту Стугрена-Радулеску в модификации П. В. Тамарина и В. М. Шмидта. Входные данные представлены на таблице 4. По результатам сопоставления построены графы (рис. 55, 56). В соответствии с теорией Престона (1962) получается, что флора района г. Анадыря формировалась независимо от флор районов оз. Эльгыгытгын и пос. Конергино, расположенных: первая на материковой, вторая — на океанической Чукотке, но с обеими ими флора района г. Анадыря имеет одинаковый уровень связи (к тому же мало отличающийся от пороговой величины 63). Это свидетельствует о том, что ранг подпровинций, на которые Чукотка подразделялась ранее, завышен. Другие связи (рис. 55) убеждают в том же. Согласно авторам «Флоры Путорана» (1976), значение $(1 - 2) \times 100 = 69$ является критерием для проведения границы флористи-

Рис. 56. Граф флористического сходства — различия по коэффициенту Стюггена—Радулеску в модификации Тамарина и Шмидта ($\times 100$) местных флор средней Чукотки, а также районов оз. Эльгыгытгын (Эль) и г. Анадыря (Ан). Прерывистые линии разделяют наиболее близкие к нулю значения.



ческих округов. При такой оценке большинство сопоставляемых нами флор относится к одному округу. Однако на графе видно, что необходимая величина часто имеется у сравниваемой флоры только с одной соседней флорой. Выясняется также, что связи сравниваемых флор зависят от расстояния между их территориями. Так, флора Янрамавсем (32) имеет связи с флорами Эгвскинота (26) и Ссутакана (33), позволяющие рассматривать их в рамках одного округа. Однако если бы флора 32, территориально промежуточная между 26 и 33, не была изучена, то сопоставление только последних флор показало бы наличие границы ранга округа между ними.

Попытка провести границу ранга округа по критерию авторов «Флоры Путорана» (1976) представляет на рис. 55 очень извилистую линию, объединяющую к востоку весьма неоднородные территории, флора которых развивалась как одно целое.

Коэффициент Стюггена—Радулеску в модификации Тамарина и Шмидта изменяется от +1 (полное различие) до -1 (полное сходство). На значениях этого коэффициента ($\times 100$) видно, что переход через 0 обнаруживается лишь при сравнении значительно удаленных друг от друга местных флор. Линия, означающая переход через 0, может быть проведена только с некоторыми допущениями. Кроме основной такой линии нулевой переход существует и между отдельными флорами. Можно, однако, отметить, что основная нулевая линия на графе весьма соответствует ботанико-географической переходной ситуации в природе. Последовательное сопоставление красных флор на учитываемой территории со всеми остальными дает переход через 0 между другими флорами по сравнению с рис. 55, но этот аналитический переход остается в пределах природной переходной полосы. Последовательное сопоставление флор по числам общих и необщих видов (табл. 4) приводит к заключению о скользящем равновесии этих чисел в зависимости от географического положения территорий этих флор. При сопоставлении обращают на себя внимание значительные числа необщих видов, хотя и по методу Престона, и по распространению дифференциальных видов территория средней Чукотки представляет единую, слабо дифференцированную флору. Ее нечеткие пространственные различия обуслов-



Фото 69. Полоса ольховника с включением ив на приречном склоне р. Амгуэмы против устья р. Экигыки. На зад. плане видна высокая терраса со стеноидами.

лены пестротой геоморфологических и субстратных геосистем, трансформирующих переходный макроклимат либо в сторону большей океаничности, либо в сторону большей континентальности.

В отличие от ботанико-географических границ, отражающих пространственные различия растительного покрова по растительности (что может быть установлено непосредственно на местности), флористические границы отражают историю флоры, поскольку их проведение обычно опирается на редкие виды, часто являющиеся реликтовыми. Флористическое разграничение территорий на основе списков видов может проводиться без учета распространения видов, но такой учет придает границам историческое осмысление. Флористические границы, устанавливаемые аналитически, могут не иметь в природе репера, как, например, выявилось на оз. Аян (Ухачева, Кожевников, 1987).

На средней Чукотке было установлено, что отношение числа сибирских и восточносибирских видов (т. е. не переходящих на Аляску) к числу чукотско-западноамериканских (т. е. распространявшихся с Аляски) находится в соответствии со степенью континентальности климата. Это отношение (критерий Ч) отражает соотношение миграционных потоков в прошлом, трансформированное современными условиями, поэтому оно закономерно изменяется географически: Телекайская роща — 12, Экитыки — 7, Амгуэма (мост) — 7, истоки Канчалана — 4.5, низовья Амгуэмы — 4, Эгвекино — 3, истоки Гытхытхвоуваам — 3, устье Рскууля — 3, гора Кымынэй — 2.5, Ванкаремская сопка — 2.5, низовья Янрамавеем — 2, пос. Конергино — 2, оз. Сеутакан — 2, мыс Ванкарем — 1.5, вся переходная полоса — 3.5. Во флорах переходной полосы Чукотки западные виды составляют 10—12% всей флоры, тогда как восточные — 3—4%. Среди заходящих видов отношение западных к восточным — 2:1. С учетом этих отношений за флористическую границу между материковой и океанической Чукоткой была принята Ч — изолиния 3—2.5 (Кожевников, 1978а) (рис. 54). Эта граница, основанная на однозначном показателе, проводится через очень различающиеся в природном отношении территории, в чем ее достоинство. К западу от этой границы находится большинство изолированных и предельных местонахождений континентальных видов.

Переходная полоса Чукотки, таким образом, ограничена на западе ботанико-географической, а на востоке — флористической границами. Поскольку в ходе изменений природных условий растительность трансформируется быстрее, чем флоры, то соотношение границ на средней Чукотке является ярким свидетельством пе-



Фото 70. Высокая приамгуэмская терраса. На ее склоне существуют многочисленные степонды (Кожевников, 1995).

рестройки растительного покрова от более континентального типа к более океаническому. Этот процесс продолжается в наше время, и растительный покров переходной полосы является неравновесным.

На севере Чукотки к западу от Колючинской губы тянется низменная примор-

ская полоса 20—30 км шириной с высокоарктическими вариантами растительности. К таковым относятся крупнопolygonальные, преимущественно травяные тундры на увалах (с растительностью по межpolygonальным канавкам) и крайне разреженные горные тундры на каменистых поверхностях. Объем местных флор в этой полосе 100—200 видов.

На востоке Чукотского п-ова распространены геоморфологические и субстратные геосистемы, образованные известняками. Растительность на них чаще открытая, горная, реже луговинная. Набор видов включает целый ряд кальцефитов, неизвестных из других частей Чукотки: *Braya purpurascens*, *Stellaria dicranoides*, *Phlox sibirica*, *Hedysarum mackenzii*, *Papaver walpolei*, *Erigeron hyperboreus*, *Dendranthema integrifolium*, *Artemisia senjavinensis*. Отдельные виды встречаются исключительно на известняках (калькареофиты), другие только предпочитают их.

Имеется еще категория редких видов, обитающих на хорошо гумусированных почвах с подтоком грунтовых вод от известняков (*Primula egalikensis*, *Arenaria longipedunculata*, *Cardamine*



Фото 71. Облик наиболее продуктивного степонда с *Oxytropis inopinatus* и *Calamagrostis purpurascens*.



Фото 72. Массив ольховника на горе Паратка, против устья р. Экитыки.



Фото 73. Положение ивняков вдоль водотоков в предгорьях амгурмской долины.

sphenophylla и др.). Некоторые восточночукотские кальцефиты известны и из более западных районов Чукотки, где они обитают либо на известняках (*Carex glacialis*, *Cryptogramma stelleri*, *Oxytropis nigrescens* ssp. *pygmaea*), либо на очень плотных песчаниках (*Lesquerella arctica*, *Erigeron compositus* и др.).

Восточная оконечность Чукотского п-ова тесно связана флористически с остальной Чукоткой. Об этом свидетельствует большая общность состава флор здесь и там. На фоне этой общности проявляется группа видов, каждый из которых более обычен на востоке, чем на западе (*Botrychium lunaria*, *Kobresia simpliciuscula* и др.). Флорогенетически эта группа связана с другой восточночукотской группой, компоненты которой вообще неизвестны на западе Чукотки, хотя распространены южнее Чукотки (*Chamaepericlymenum suecicum*, *Claytonia sarmentosa*, *Selaginella selaginoides*, *Epilobium hornemannii*, *Cystopteris montana* и др.).

Значительную флористическую специфичность восточной оконечности Чукотского п-ова придают геосистемы термальных источников (Тихомиров, 1959; Тихомиров, Гаврилюк, 1966; Экосистемы..., 1981; и др.). На них существует группа бореальных видов значительно оторванных от области своего сплошного распространения (*Athrium distentifolium*, *Phegopteris connectilis*, *Agrostis scabra*, *Galium trifidum*, *Juncus balticus* ssp. *sitychensis*, *J. nastanthus*, *Triglochin palustre*, *Eleocharis acicularis*, *Plantago asiatica*, *Mentha arvensis* s. l. В истоках р. Гильмимливеем обнаружены также *Gymnocarpium dryopteris*, *Potamogeton filiformis*, *Ruppia maritima*, *Bolboschoenus planiculmus*, *Carex lapponica*, *Eleocharis uniglumis*, *Juncus filiformis*, *Chenopodium glaucum*, *Rorippa palustris*, *Tillaea aquatica*, *Plantago major*, *Gnaphalium uliginosum*, *Ptarmica camtschatica*, *Senecio succisifolius* (Экосистемы... 1981). На разных термальных источниках наборы видов существенно различаются, как они различаются и на других геосистемах, включающих совокупности реликтов.

5. НЕКОТОРЫЕ СТРАТЕГИЧЕСКИЕ ПОЛОЖЕНИЯ ЛАНДШАФТНОЙ ЭКОЛОГИИ

5.1. Общность и различие таксономических, фитосоциальных и ландшафтных структур

В разных отраслях знания использовался один и тот же термин для обозначения общего и части общего. Понятия «фация» в ландшафтоведении или «ассоциация» в геоботанике применялись и к конкретным участкам земной поверхности, и ко всей совокупности сходных по принятым параметрам участков. Ко второму случаю близко еще одно понимание тех же терминов — нечто среднее, общее для всех участков, исключая специфические индивидуальные детали. Аналогичная ситуация имеет место и в систематике, где видом называют отдельное растение и всю совокупность растений сходных с типовым экземпляром. Точно также человек — это и отдельная личность, и все человечество.

Понятийный аппарат в систематике и геоботанике включает аналогичные представления. Например, неранжированные множества особей в систематике было предложено называть феноном (Майр, 1971), а такие же множества геоботанических выделов — фитоценоном (Миркин, Розенберг, 1983).

Отдельные сообщества слагают ассоциации и более высокие таксоны растительности так же, как отдельные растения слагают виды. Весьма примечательно, что по отношению к ассоциации и к виду существовало сходное расхождение мнений. Вид одни ботаники понимали в качестве единицы, созданной для удобства, не являющейся биологической реальностью, а другие считали, что вид — это реальная биологическая категория, отличающаяся генетически от других подобных единиц. Аналогично многие исследователи понимали ассоциацию как нечто абстрактное, среднее арифметическое из некоторой совокупности описаний. Другие, в том числе Л. Г. Раменский (цит. по: 1971) и ассоциации, и другие единицы растительности признавали как реально существующие, а не абстракции. «Они даны самой природой», — писал Раменский.

Отнесение отдельных фитоценозов к какой-либо ассоциации, как и отнесение особей к какому-либо виду предполагает уже существующее представление о них. Однако первоначальное выявление ассоциации, как и вида, представляет собой классификационную задачу, которая может решаться как индуктивно, так и дедуктивно. С дедуктивной позиции «под классификацией понимается, с одной стороны, логическая операция, заключающаяся в делении какого-либо родового понятия на классы по признаку сходства объектов, входящих в один класс, и их отличия от объектов, входящих в другие классы, с другой — система соподчиненных классов разного ранга, полученная в результате этой операции» (Арманд, 1964). С индуктивной позиции каждый ранг формируется путем сложения объектов до тех пор, пока не обнаруживается резкое увеличение различия и уменьшение сходства между объектами. В систематике растений и их сообществ очень часто встречается ситуация, аналогичная таковой в физической географии. А именно: «Разграничение территорий проводится сразу по нескольким признакам. В результате всегда находятся местности, которые удовлетворяют одному признаку, но не удовлетворяют другому и могут быть по произволу отнесены к той или иной единице районирования» (Арманд, 1952).

Не все виды фитоценоза являются равнозначными в фитосоциологическом отношении, поэтому ядро видов, обладающих самыми сильными ценотическими связями Н. Schluter (1980) назвал «формой растительности». Таким образом, в фитоценозе подразумеваются виды, необязательные для него. В сущности, Schluter раз-

вивает подход Браун-Бланке с несколько иных позиций, а именно, более углубляясь в сущность взаимодействий между видами. Поэтому он утверждает, что между синтаксономическими и пространственными единицами растительности отсутствует соответствие. Представление о том, что функциональные признаки растительности следует изучать отдельно от пространственных, развито Б. Н. Нориным (1979). Этого представления не достаёт в систематике растений. По аналогии с геоботаникой, в пределах многих видов, устанавливаемых систематиками, имеются типичные и нетипичные формы, разного рода отклонения и переходы к другим видам. Другими словами, в систематике растений имеются узловое (компактные) и соединяющие (рыхлые) множества особей. Аналогия с геоботаникой (деление видов фитоценоза на относящиеся к ядру и не относящиеся к нему) углубляется тем, что в последние годы развито представление о том, что каждый геном включает мономорфную и полиморфную составляющие. Первая из них является законсервированной частью генетической программы, чему обязано долговременное существование видов (Алтухов, 1983). Согласно названному автору, образование новых видов происходит путем изменений именно в мономорфной составляющей генома через макромутации, когда среда (в ее временной трансформации или в ее пространственных вариациях) допускает существование и репродукцию макромутантов. На фоне мономорфной составляющей генома, обеспечивающей генетическую непрерывность видов во времени, полиморфная составляющая генома обеспечивает существование видов в пространстве в любой интервал времени. К нему относятся миграции, колебания численности, отбор определенных аллеломорф, проявление точковых мутаций, дрейф генов и т. д.

Таким образом, общность представлений в ландшафтоведении, геоботанике и систематике состоит в том, что в каждой из этих наук классификация объектов основана на создании узловых множеств. При этом выявляется, что узловые множества связаны переходными, как бы образуя цепь волн. Различие взаимодействия объектов в названных науках о природе заключается в том, что элементы ландшафто-экологических структур и ценофонд образованы системами, не обладающими обменом кодированной информации, тогда как генофонд представляет именно такую систему. Его назначение — консервативное развитие групп организмов, объединенных в популяции разного ранга, между которыми происходит обмен генетическим материалом. Генофонд возник как дисперсная система кодированной информации, адекватная существующему процессу разрыва непрерывности и как способ противодействия второму началу термодинамики. В результате жизнь получила организменный способ существования, благодаря которому происходит постоянный процесс адаптации, т. е. эволюция, направленная на увеличение разнообразия проявлений жизни. Ценофонд при этом выполняет роль буферной системы между генофондом и физической средой. Адаптация на организменном уровне происходит в двух направлениях: к внутренней и внешней средам. Эти направления в целом согласованы, но все же достаточно автономны. Отсюда возникло представление о «цене эволюции», как издержкам на адаптацию генотипических компонентов друг к другу, что понижает адаптированность к внешней среде (Darlington, 1977). В результате происходит снижение жизненного потенциала организмов (их слабая сопротивляемость, неудачное размножение и т. д.) или даже генетическая гибель (Грант, 1991).

На популяционном уровне, особенно в случае эдификаторов, происходит то же самое. Выше приводились примеры того, что даже специфические элементы растительности могут обнаруживаться не в оптимальных для себя условиях, подчиняясь правилу «фактора в минимуме». Таким фактором может быть любой, важно лишь, чтобы при этом интегральный фон соответствовал толерантности данной расти-

тельности. Ослабление толерантности, т. е. рассогласованность внутренней и внешней адаптации, ведет к деградации растительности, что видно по ее облику.

Сама способность к адаптациям является адаптацией, и она проявляется даже на уровне особи. Известно немало поразительных адаптаций на видовом, а также фитоценотическом уровнях. При этом реализуется одна и та же схема с обратной связью. Установлено, например, что степная растительность во влажные годы превращается в луговую, а при восстановлении дефицита влаги возвращается в прежнее состояние за счет доминирования соответствующих групп видов (Хомченко и др., 1974). Что касается видов, то еще Р. Эшби (1964) отметил, что «если угрожающие организму возмущения на протяжении многих поколений имеют бимодальное распределение, мы можем ожидать, что организм под действием естественного отбора выработает функциональную структуру, весьма близкую к ультрастабильной, т. е. будет иметь две ясно различимые формы обратной связи». Действительно, многие виды развили дополнительные механизмы на тот случай, если не сработает главный. Например: у многих перекрестно опыляемых растений образование адаптации к самоопылению, если по истечению определенного срока перекрестное опыление (зависящее от случайности) не произойдет. Взаимодействие экофона однородного участка земной поверхности с окружением наиболее очевидно в районах с неразвитым растительным покровом. Сама эта неразвитость является следствием фактора в минимуме, который определяет и режим абиотических процессов, создавая определенный спектр фаций, отличный от спектров других ландшафтов.

Как сообщества растений, так и локальные популяции, а также совокупность абиотических факторов могут находиться в равновесном или неравновесном состоянии и в промежуточных между ними состояниях. Кроме того, эти природные составляющие (или уровни организации) находятся в отношениях равновесности-неравновесности между собой. При этом соотношения между сообществами и абиотической составляющей среды имеет более тесную зависимость, чем соотношения с популяционной организацией, которая в значительной степени определяется внутренней (генотипической) средой.

Таксон означает множество сходных объектов. И хотя это понятие применяется в основном в систематике, таксономические приемы использовались в других областях. Б. А. Городков (1946) создал классификацию растительности и дихотомический ключ для определения ее таксонов. А. Г. Исаченко (1985) использовал бинарный принцип систематики в классификации ландшафтов. Несовершенство обеих попыток связано прежде всего с недостатками классификаций авторов, но применение таксономических приемов для работы с классификациями, на наш взгляд, совершенно оправдано, поскольку основывается на общих принципах. Эту общность дисперсного множества (таксона) обеспечивает аналогичная внутренняя среда каждого элемента данного множества. Отсюда становится понятно, что возникновение генотипической среды организмов основано на соответствующем архетипе неживой природы. Но каков механизм этого архетипа мы не знаем. Можно лишь предполагать, что в нем заложено информационное (полево?) начало, а не просто механический ответ на внешние воздействия. Если бы эта проблема получила хоть частичное освещение, то и проблема расселения растений предстала бы в новом свете.

5.2. Спиральный круговорот фаций

Уже визуальные наблюдения свидетельствуют о том, что любой ландшафт имеет мозаичное строение. Элементы этой мозаики обозначают по-разному: фитоотоп, экотоп, клеточка ландшафта (Treter, 1974). Используются также термины

биотоп, местообитание, стация, фация. По существу, все это синонимы, обозначающие однородные участки земной поверхности. В ландшафтоведении Л. С. Берг (1945) утвердил использование термина «фация», который применяется как в индивидуальном смысле (к конкретному участку), так и в типологическом смысле (усредненное представление о совокупности генетически близких и сходных по режимам сред участков).

Сущность фаций, как и других ландшафтных единиц, проявляется во взаимодействии всех компонентов их среды, хотя такие компоненты, как климат и тектоника, имеют дифференцирующее значение (Исаченко, 1953). Но действительные причины мозаичности фаций разнообразны. Поскольку с приближением к поверхности земли максимальные температуры повышаются, то в зависимости от геоморфологии, характера растительности и ближайшего окружения, режим среды различных фаций имеет свои особенности. Фацию характеризует собственный микроклимат (Хромов, 1952),

Взаимодействие геоморфологического строения местности и климата представляет собой физико-географический процесс, в котором А. А. Григорьев (1966) выделял гидро-, аэрогеоморфологический и фитогеографический звенья. Эти звенья состоят во взаимной зависимости в ландшафте, но первостепенное значение, по видимому, имеет аэрогеоморфологическое звено. «Погода всегда и всюду определяется, главным образом, ветрами, дующими в данный момент» (Хромов, 1968). Если в данный ландшафт часто поступают воздушные массы издалека, то они в значительной мере сглаживают собственное климатформирующее влияние ландшафта и оказывают воздействие на режим фаций, что отражает характер растительного покрова, усиливая в нем признаки, адекватные характеру приходящих воздушных масс, т. е. континентальные массы усиливают континентальные признаки, особенно заметные по растительному покрову (вместе с тем ослабляя его океанические черты), а океанические массы — наоборот. Если данный ландшафт укрыт, и в нем преобладает собственная циркуляция воздушных масс над их привносом извне, то в местном физико-географическом процессе усиливаются признаки континентальности. В этом феномене первостепенное значение имеет тепловой фактор. Можно сказать, что геоморфологическое строение местности во взаимодействии с климатом в значительной степени определяют флору и структуру растительного покрова, в котором имеются унаследованные, прогрессивные и равновесные элементы. Они обычно связаны с определенными геоморфологическими единицами. Для обозначения связи между растительностью и формами рельефа появился даже термин — фитогеоморфология (Mitchell, 1980). Фитогеоморфологические единицы четко выделяются при дистанционной съемке, например, с самолетов или спутников Земли. Был выполнен ряд показательных исследований с использованием аэрофотоснимков. При наземном изучении ландшафтов фитогеоморфологические единицы выделяются издалека своей однородностью, которая заметно утрачивается при ближайшем изучении этих единиц.

Изучение динамики однородных фитогеоморфологических единиц привело автора (Кожевников, 1984—85б, 1993в) к выводу о том, что в природе существует круговорот фаций. Наглядным примером этого круговорота является чередование склоновых фаций в каньонообразных долинах рек северной тайги. Индикатором круговорота служат арктоальпийские виды растений, находящиеся на положении реликтов. Меандрирование рек обуславливает подмыв склонов и образование безлесных каменистых участков, на которых и обитают арктоальпийцы. Накопление наносов, в том числе со склона, отклоняет русло. Прекращение подмыва склона рекой приводит к его стабилизации и заселению лесными растениями, быстро вытесняющими арктоальпийские виды. Однако вскоре начинается подмыв участка про-

тивоположного склона, на котором постепенно исчезает лесная растительность и его заселяют арктоальпийцы. В долине происходит растянутый во времени волновой процесс, связывающий деятельность реки и склонов в долину. Прослеживаются все стадии фациальных переходов на склонах от пика залесенного участка до пика обнаженного участка. Индикационная роль арктоальпийских видов растений подчеркивается тем, что в течение порядка 10 тыс. лет они не могут сюда мигрировать, представляя группу перигляциальных реликтов. Однако индикация растениями представляет лишь одну из составляющих круговорота фаций.

В этот круговорот задействован весь природный процесс, включая геоморфологию и гидрологию местности, температурно-влажностные отношения и органический мир. Особенно четко это прослеживается на более динамичных ландшафтах, связанных с рекой. Покажем это на примере р. Воркуты.

В относительно прямой долине река мсандрирует от одного борта к другому на расстоянии 3—4 (5) км. Каждая излучина подмывает коренной берег, образуя яр выс. 7—8 м. Здесь склон интенсивно обновляется не только за счет подмыва, но и благодаря нивации (причем снежники во всей местности сохраняются только в углублениях яров). На другой стороне долины яру обязательно противостоит скат, обычно с ручьем. Вблизи реки яры представляют окончания гряд, уходящих на водораздел. По обе стороны от них в направлении простираения долины находятся понижения, так что профиль вдоль долины имеет волнообразный характер. Гряды возникли в результате размыва древней поверхности. Грунт выносился в долину и «отжимал» русло реки к противоположному борту долины. В ходе этого процесса образовались серии однотипных фаций (яры, понижения, гряды и т. д.). Они обладают собственными материально-энергетическими ресурсами и спецификой органического мира.

Углубление русла и снос грунта с яров (который, хотя и уносится, но осаждается опять под ярами, на прижимах) приводит к тому, что постепенно происходит перестройка ландшафта: разросшиеся в результате нивации ложбины на склонах яров дают начало ручьям, и постепенно на месте яров образуются понижения, а в долине около них — участок наносов; на противоположной стороне долины, к которому приблизилось русло, начинается подмыв борта и формирование яра. Соответствующие перестройки происходят в околоречном пространстве, уровень земной поверхности которого понижается на несколько метров. На некоторых отрезках р. Воркуты наблюдаются промежуточные стадии представленного цикла, т. е. русло находится в срединной части долины.

В данном примере, можно сказать, существуют идеальные условия для сопряженного круговорота фаций разного типа, т. к. р. Воркута течет по весьма однообразной увалистой равнине, образованной рыхлой толщей. В большинстве случаев круговорот фаций не столь очевиден, а многие фации, видимо, не состоят в круговороте или он растянут на геологические отрезки времени, в течение которых фации перерождаются. Аналогами круговорота фаций в глобальном масштабе являются этапы складчатости Земли или повторяемость плейстоценовых оледенений. Другими словами, круговорот фаций является отражением циклических явлений на Земле, т. е. преобразований временного ряда в пространственный ряд. Крупномасштабные преобразования касаются макрорельефа. Круговорот фаций является отражением преобразований мелкого или среднего масштаба. Он проявляется на геоморфологически однородном фоне. Каждый участок земной поверхности, состоящий в определенном круговороте, проходит цикл от максимума выражения одного типа фаций до максимума выражения другого типа, как это четко прослеживается в долинах северотаежных рек, о чем сказано выше.

Длительность циклов — предмет специального исследования. Можно, однако, заметить, что она составляет несколько тысячелетий, т. е. цикл одного типа фаций

проходит через заметные климатические изменения, которые сказываются на режимах сред. В этом и заключается стратегия природы, состоящая в том, что наряду с консервативными признаками фаций в них появляются новые, адаптационного качества. Поэтому круговорот фаций является спиральным, а не круговым.

Циклические смены сообществ установлены для некоторых элементов тундрового покрова (Anderson, 1967). Однако они все же не циклические, а спиральные, так как полного повторения структуры сообществ не происходит.

Однородность фаций является функцией масштаба, т. е. условной. При углубленном исследовании устанавливается как материальная, так и энергетическая их неоднородность, что отражают температурные и влажностные показатели (см. 2.7).

5.3. Волновые процессы

Визуально наблюдаемый волновой процесс часто обусловлен одним фактором. Особенно наглядно он проявляется на водной поверхности под воздействием ветра. Из этой наглядности и происходит представление о волновом процессе как о колебательном движении. Волны, аналогичные водным, возникают под воздействием ветра также на растительности, что хорошо видно на лугах или полях, засеянных злаками. На воде и на траве мы видим быстрый волновой процесс, но он может быть и очень медленным, как бы застывшим, например, в случае снежных сугробов или песчаных дюн. Во всех этих случаях видно, что волны различаются по своим размерам, на крупных волнах находятся мелкие. Одним словом, волновое движение не может быть описано какой-либо простой функцией. В настоящее время установлено, что даже световые волны одной длины различаются между собой.

Любой фактор среды имеет волнообразный характер изменения, что связано с движением Земли. Ее вращение вокруг своей оси обуславливает суточные колебания потока солнечной энергии, а вращение Земли вокруг Солнца вызывает сезонные колебания этой энергии, чему подчинено изменение прочих средовых факторов. Волновой характер изменений солнечной энергии на Земле не нужно доказывать, так как он очевиден и легко регистрируется с помощью самопишущей аппаратуры. На рис. 12, 13 показано волнообразное изменение температуры и связанное с ним волнообразное изменение относительной влажности на лентах термографа и гигрографа, стоявших рядом (Кожевников, 1981в). Заметим, что если изменения температуры отражают колебания потока солнечной энергии, то относительная влажность — это уже сугубо земной фактор.

На рисунке заметно, что волны различаются между собой в целом и в деталях. Каждая суточная волна включает нерегулярные волны меньшего порядка. Нерегулярности, нарушающие строго закономерные колебания, обусловлены различными сторонними влияниями. Например, в случае регистрации температуры на фоне ровных метеоусловий может появиться откуда-то воздушная струя с температурой отличной от фоновой или в солнечную погоду солнце ненадолго закроет облако, и температура в тени сразу понизится. Возмущений ровного хода природного процесса очень много и некоторые из них вообще не могут быть учтенными. Тем не менее волновой характер временного изменения температуры очень четкий, где бы не проводились наблюдения на поверхности Земли.

Такой же характер изменений температуры регистрируется и в пространстве (рис. 18—27). Однако в этом случае значительно увеличивается роль различных влияний (рельефа, типа субстрата, растительности и др.), и волны получаются нечеткие. Все же колебательный характер изменений температуры наблюдается по разным параметрам достаточно закономерно. Таким образом, основной энергетический фактор, действующий на поверхности Земли, — солнечная радиация, реги-

стрируемая по температуре, изменяется во времени и пространстве волнообразно и подчиняет колебательному процессу факторы земного происхождения и их взаимодействие.

Колебательный процесс среды обитания во времени фиксируется самой природой в различных абиогенных и биогенных образованиях, например, в ленточных глинах, слоях раковин, древесных кольцах и т. д. Как уже отмечалось в отношении температур, во времени волновой процесс выражен более четко, чем в пространстве. Поэтому можно думать, что и в пространстве имеются зафиксированные самой природой волновые процессы, искаженные сторонними влияниями и взаимодействиями. Под таким углом зрения можно рассматривать некоторые повторяющиеся формы рельефа, образовавшиеся как под действием какого-то одного мощного фактора, например, ледника, так и интегральной совокупности факторов. Выпахивающая работа ледника на равнинах создавала волнообразную поверхность даже на коренных породах (курчавые скалы). Такую же поверхность ледник образовал из рыхлого материала, накопленного в его теле, когда он стаял. Талые воды ледника образовали волнистый ландшафтный рельеф. В настоящее время волнистый микро-рельеф наблюдается на всех северных равнинах, в том числе и тех, которые по многим данным не покрывались льдами. Хорошо заметно, что размыв увалистого рельефа происходит волнообразно в целом, и он составлен несколькими волнообразно изменяющимися составляющими.

Волнистый микро-рельеф мы видим на склонах поднимающихся гор. В наиболее характерных случаях при подъеме мы достигаем точки, бывшей на горизонте и казавшейся нам вершиной, и видим, что это вовсе не вершина, а только ступень, и далее начинается новый подъем. Так повторяется несколько раз, пока мы действительно не достигает вершины. Волнообразно происходит также вертикальное расчленение горных складок. Да и сами складки формируются как волны, причем более низкого порядка, так как и вся горная система представляет волну. Такая волна возникает как распространяющееся колебание земной коры, создающее так называемые компенсационные зависимости: если в одном месте происходит опускание, то по соседству возникает поднятие. Такие отношения, например, существуют между опустившейся Алсутской впадиной и поднявшимся Коржским нагорьем.

В антропогене не раз осушались шельфы северных морей. Одной из составляющих этого процесса является опускание суши соседних регионов под давлением материковых льдов, приводящее к компенсационному поднятию шельфов. В настоящее время шельфы опускаются, увлекая за собой и приморские низменности, а отдаленные от побережий части суши поднимаются, что особенно четко прослеживается по состоянию субарктических горных систем. Их поднятие сопровождается разрушением, имеющим и в пространстве, и во времени волнообразный характер.

Можно привести еще много примеров, свидетельствующих о том, что волновые процессы прослеживаются в геофизическом, геоморфологическом, климатическом, экологическом и других аспектах. Ими насыщена книга Н. Walter, S.-G. Breckle (1989), хотя авторы не упоминают о волновых процессах. Эти процессы выражены в различных масштабах, с многочисленными наложениями, имеют разную скорость и, что очень важно, связаны эффектами отражения. В качестве примера отражения можно указать на формирование практически стоячих волн на песчаном дне мелководных водоемов. Песчаные донные волны возникли под воздействием водных волн, а эти — под воздействием ветра. Но ветер стих, волновое движение воды прекратилось, а песчаные волны на дне остались. Динамическая волновая система запечатлелась в относительно статической волновой системе путем отражения. В данном случае имеется весьма адекватное отражение, т. е. с малыми сторонними влияниями.

Не вызывает сомнения, что волновые процессы происходят на Земле со времени ее формирования. Формирование и развитие жизни было связано с этими процессами, точнее вовлечено в них. Следовательно, любые жизненные проявления в результате отражения имеют волновой характер. И мы постоянно с ними сталкиваемся, хотя зачастую не осознаем. Между тем, любое чередование сходных объектов можно рассматривать как волновой процесс. В качестве примеров можно назвать куртинные тундры, в которых роль поперечных волн выполняют куртины, или медальонные, пятнистые тундры, в которых эта роль отведена латкам голого грунта. Как отражение волнового процесса можно рассматривать опушечную стену леса, бугристые или валиковые болота, пространственную чередующуюся различную растительности.

Последний феномен особенно нагляден в районах соприкосновения природных зон или высотных поясов, в которых происходит затухание встречных волн контрастной растительности. Хорошим примером служит полоса контакта северной тайги и тундровой зоны или гольцового пояса в субарктических горных системах. Независимо от вида деревьев, образующих полярную окраину лесов, общий облик этой окраины одинаков. Это — островные леса и лески, которые уменьшаются по площади и высоте в северном направлении и с увеличением высоты в горах. При этом происходят и другие изменения. В более протяженных южных островных лесах сохраняется еще немало недревесных лесных видов, иногда в значительном обилии. В красивых лесках остаются лишь те лесные виды трав или кустарников, которые в более крупных островах леса были обильны. Волновое затухание лесной растительности происходит сразу по многим параметрам, в том числе биоморфологическим (уменьшение высоты деревьев, преобразование их в кустарниковую или стланиковую форму), геоботаническим (уменьшение обилия), флористическим (исчезновение видов), а иногда даже таксономическим (о чем ниже).

В направлении, противоположном затуханию волны лесной растительности, происходит затухание тундровой растительности. Краевые лески находятся в тундровом окружении, т. е. тундры представляют здесь фон растительного покрова. При движении к югу достигаются территории с приблизительно равным соотношением площадей лесов и тундр, чередующихся в пространстве. Еще далее к югу лесная растительность становится фоновой, а тундры встречаются в виде островов с постепенно уменьшающейся площадью. При этом в них также происходят изменения в наборах видов (исчезают некоторые типично тундровые виды). Показанные встречные волновые процессы наилучшим образом прослеживаются на равнинах и в несколько усложненном варианте в горных системах, протягивающихся из одной зоны в другую.

Пространственные взаимоотношения волновых процессов складываются во времени, исторически. При этом один процесс стимулирует другой. Очень наглядный пример даст волнистый рельеф песков, образовавшийся под воздействием талых ледниковых вод. На нем существуют сосняки. Первоначально, когда пески залегали поверхностно и на грядах, и в понижениях между ними, сосняки на них были одинаковы и в структурном отношении, и по наборам видов. Такие аналоги обнаруживаются и поныне на возвышенностях, откуда происходит сток вод. Однако, если поверхностный сток вод затруднен, то в понижениях между гряд в песке образуется орштейновый горизонт и начинается заболачивание. Образуется торф, перекрывающий песок, и набор видов радикально изменяется, но остается сосна. Однако она представлена теперь болотной формой, т. е. низкими деревцами, слагающими жиденькие древостой. Одновременный обзор понижений и гряд сразу дает представление о волновом процессе только по облику сосны и ее древостоев, различающихся по густоте и высоте в 3—4(5) раза. Этот процесс является отражением в пространстве временного волнового процесса изменения экологического фона.

Изменение его таково, что фактически происходит разрыв непрерывности, создаваемой изначально поверхностью залегающими песками. При сформировавшихся в понижениях болотах мы должны говорить уже о двух экологических фонах, создающих особые режимы среды и совершенно различные совокупности биогеоценозов. Только сосна свидетельствует о прошлой непрерывности, в которой можно убедиться, сделав раскоп в болоте до подстилающего субстрата или еще лучше — до орштейнового горизонта.

Разрыв непрерывности фиксируется по конечному результату, но достигается путем постепенных изменений. В ходе этих изменений возникает состояние объекта, занимающее срединное положение между начальным и конечным состоянием. Для ясности рассмотрим еще одну природную ситуацию. На обширных поверхностях водно-ледниковых отложений в долинах северных рек существует весьма ровный экологический фон, т. е. все факторы на различных участках с обнаженной поверхностью варьируют сходным образом и их суммарный эффект очень близок. На таких участках существует горная тундра с очень разреженным покровом растений. На других участках на тех же поверхностях встречается сомкнутая растительность с доминированием кустарничков, которые в горных тундрах рассеяны настолько, что впечатление голого субстрата возникает с расстояния порядка 10 м. Такие участки относятся к разным типам растительности: горных и кустарничковых тундр. Однако изучение всех вариантов растительности на тех же поверхностях однозначно свидетельствует о том, что между названными концевыми вариантами имеется очень плавный ряд переходов. Такой ряд отражает и временное изменение от горной до кустарничковой тундры конкретных участков. Увеличивая обилие, кустарнички трансформируют среду обитания. На участке формируются развитые почвы, поселяются мелкие мхи, расширяется набор видов. Естественно, что и во временном аутогенном развитии его направленность означает существование срединной стадии между типами горных и кустарничковых тундр. Такие стадии обнаруживаются в пространстве. При детерминистском подходе к классификации правомерен вопрос — к какому типу относятся срединные участки?.. Тем самым ставится вопрос о существовании границы между типами растительности. Ясно, что линейная граница такого рода не существует. Несмотря на детерминистское требование четкости отношений (чтобы все было «разложено по полочкам»), еще, кажется, никому не приходило в голову рассматривать срединные переходные состояния, по крайней мере, между типами горных и кустарничковых тундр как самостоятельные типы.

Среди существующего пространственного многообразия отношений участков горной и кустарничковой тундр на тех же отложениях можно найти конкретный трансект, на котором прослеживаются все переходные стадии от одного типа к другому. Однако чаще отношения соседних участков не отражают всей последовательности стадий. Даже одно пятно с какой-то стороны может иметь плавный переход с любыми стадиями к пятну другого типа, а с противоположной стороны граница этого пятна может быть чуть ли не линией. Отдельные стадии фиксируются как отдельные пятна, свидетельствуя о том, что они разделены временными интервалами, т.е. начали формироваться неодновременно. Но как стадии мы распознаем их лишь после того, как установим все многообразие пятен и определим крайние варианты. Разумеется, это легче сделать на совершенно однородной поверхности, представляющей четкую геоморфологическую волну в верхней ее части, на которой взаимодействуют два типа растительности. Понятно, что проще решить систему уравнений с двумя неизвестными, чем с десятью.

Пространственные отношения пятен, как уже говорилось, можно представить как распространение волн, при этом даже неважно: поперечных или продольных.

Тогда в любом направлении мы получаем систему наложения волн одного типа на другой. Волны будут неодинаковые вследствие различной развитости конкретных пятен.

Попробуем представить начало взаимодействия. Допустим, исходным типом является горная тундра, ровно распределенная на поверхности геоморфологической волны, на которой, в силу изменения внешних условий, начинает формироваться кустарничковая тундра. При этом неважно, формируется ли она на базе уже имевшихся в горной тундре видов или за счет свежих мигрантов. Характерно то, что ее формирование в однородном пространстве происходит не равномерно, а в виде разбросанных пятен, хотя и не обязательно в пределах всего рассматриваемого пространства. Не менее нагляден обратный переход — кустарничковых тундр в горные. При этом на сплошном фоне образуются пятна обнаженного субстрата, постепенно увеличивающиеся. О том, что на месте голых пятен была сплошная растительность, говорит наличие остаточного гумусного слоя с многочисленными остатками корней на глубине 2—3 см.

Таким образом, в обоих направлениях трансформации происходит одно и то же — разрыв непрерывности начального типа или разобщение одной волны другой волной. Фактически мы имеем здесь тот же самый процесс, что и в случае с разрывом непрерывности на песчаной волнистой поверхности с сосняком, о которой говорилось выше. Однако на песчаной поверхности наличие геоморфологической волнистости создавало предпосылку понимания — почему происходит разрыв непрерывности. В случае ровной поверхности такой предпосылки нет, хотя разрыв непрерывности происходит аналогично. Этот процесс аналогичен разрыву непрерывности на полярной или высотной границе тайги или южной тундры на однородной геоморфологической поверхности. Независимо от того, продвигается ли, условно говоря, граница лесов или кустарников к северу или она отступает на юг, движение это сопровождается разрывом непрерывности. И в том, и в другом случае за пределами сплошного распространения лесов или кустарников наблюдаются изолированные островки леса или кустов, а не равномерное убывание, хотя экологический фон между островками тот же самый, что и в островках, с учетом поправки, вносимой в этот фон самими деревьями или кустами.

Следовательно, правомырен вывод, что волновые процессы, фиксируемые в пространстве на разных объектах, отображают какой-то общий закон, который еще не сформулирован, т. е. не осознан. Общность этого закона, очевидно шире биологических систем и образуемых ими сочетаний. Можно предположить, что в самом существе изменчивости самых разных объектов заложено некое информационное начало, обуславливающее именно волновую изменчивость, а не прямолинейную. По-видимому, это связано с тем, что волновой процесс обеспечивает динамическую устойчивость, а вместе с тем, тенденцию к увеличению разнообразия объектов. Вопрос «с чем связана эта тенденция?» остается без ответа (это как бы продолжение вопроса «почему энтропия превращается на Земле в неэнтропию, нарушая второе начало термодинамики?»).

Для наглядности представим двумерную волну. Совершенно ясно, что амплитуда экстремумов максимум будет обеспечивать устойчивость волны, а амплитуда экстремумов минимум — наиболее подходящие места для разрывов этой непрерывности по принципу «где тонко, там и рвется». Разрывы обеспечиваются не только приложением внешних сил, но и при ослаблении внутренних связей.

Некое информационное начало, обеспечивающее волновую изменчивость, отражено или, скажем, унаследовано самим феноменом передачи генетической наследственности. Можно утверждать, что уже на хромосомном уровне детерминистские связи вытесняются вероятностными, а на собственно генетическом уровне по-

следние абсолютно преобладают. Если, например, две скрещивающиеся особи произвели каждая по 10 равноценных гамет двух типов, то слияние этих гамет даст 10 потомков трех типов. Ясно, что число потомков каждого типа будет неодинаковым, так как 10 не делится на 3. Здесь действует вероятностный закон, согласно которому 2 типа потомков имеют вероятность по 25%, а 1 тип — 50%. Этот 50-процентный тип включает потомков, образовавшихся при слиянии гамет разного типа (гетерозигот), а оба 25-процентных типа образовались из гамет одного типа (гомозиготы). Таким образом, имеем волну вероятностей, срединная часть которой (экстремум) более информативна, так как строится на гаметах обоих типов. Гетерозиготы не только более многочисленны, но и более устойчивы к внешним воздействиям. Классическим примером является ситуация с серповидноклеточной анемией у жителей тропической Африки (Айала, 1981).

В любых равновесных природных популяциях существует симметрия частот гомозигот относительно гетерозиготы, которая в таких популяциях вдвое превосходит обе гомозиготы. Равновесные популяции находятся в условиях отсутствия отбора по данному свойству и имеют равную жизнеспособность гамет. Поэтому число доминантных гомозигот равно числу рецессивных гомозигот. Волновые свойства генетического материала, определяемые рекомбинациями, выявляются через свойства фенотипов, а не через отдельные признаки. Существенно то, что свойства, определяемые сочетаниями аллелей, нередко включают качественно различные признаки. Например, свойством может быть цвет венчиков (с признаками: желтый или фиолетовый цвет), или характер края листа (с признаками: цельный или пильчатый край), или опушение плодов (с признаками: плод голый, плод опушенный, иногда еще и по градациям). Если не учитывать тот факт, что некоторые броские признаки, по которым различаются отдельные растения, обусловлены рекомбинациями одного и того же гена, а не различными генами, то в качестве видов признаются формы одного вида, определяемого как совокупность фенотипов одного генофонда. Проверить эту ситуацию можно экспериментально, например, выращивая потомство из семян одного растения. Однако и эксперимент с выращиванием может не дать полной картины, происходящей в природе или, наоборот, дать более красочную картину, когда, например, появятся формы, не способные существовать в дикой природе.

Природа сама — великий экспериментатор и предъявляет нам множество результатов своих экспериментов, правда, со скрытым механизмом связей. Иногда случается наблюдать перемещения растений с места на место, из одних условий в другие. И тогда обнаруживается, что до перемещения растение имело признаки, позволяющие относить его к одному виду, а в новых условиях появились признаки другого вида и, если следовать описаниям, то получится, что два вида сидят на одном корне.

Когда мы рассматриваем модельную ситуацию с одним свойством, включающим менделирующие признаки, то картина в общем — то ясна. Но каждое растение обладает множеством свойств, которые могут быть более или менее взаимозависимы. По любому свойству растение может быть гетеро- или гомозиготой, доминантной или рецессивной. Если взять 10 свойств, то при отсутствии связи между ними по 3 комбинациям у диплоидов возможно 1000 сочетаний признаков. Кроме того, каждый признак обладает собственной изменчивостью, связанной или не связанной с изменчивостью среды. Связь с внешней средой осуществляется рецепторами. Поскольку внешняя среда изменяется волнообразно, то рецепция определяет в качестве отражения волнообразные свойства организмов в функциональном отношении, которые материализуются в виде продуктов жизнедеятельности. Например, фоторецепция определяет волновой характер фотосинтеза и соответствующий рост органов. Это отражено в волновой изменчивости размеров органов.

Некоторые признаки обусловлены нехромосомной наследственностью и, следовательно, не подчиняются законам Менделя.

Известно, что организмы содержат избыточную неоднородную генетическую информацию (мультиплетность генов), а также то, что гены способны перемещаться не только в пределах одной хромосомы, но из одной клетки в другую и даже в другие организмы разными способами. Мультиплетность генов выступает как консервативный фактор. Горизонтальный перенос создает предпосылки фенотипической изменчивости и является фактором эволюции, роль которого, однако, еще далеко не выяснена.

Аналогичные явления и тенденции происходят в растительности. Фитоценозы, насыщенные растениями одного вида, консервативны и автокоррелятивны. Из-за высокой генетической инвариантности перестройка в ней при изменении внешних условий до некоторого предела не происходит. Конечно, тут существуют зависимости от площади фитоценоза, с чем связан экологический потенциал, от эдификаторной силы вида и т. д., однако особое значение имеет сопротивляемость вида на негативные воздействия. Эта сопротивляемость тем выше, чем богаче генофонд вида в данной фитоценозе, т. е. чем больше особей вида. Поэтому доминанты в общем более устойчивы.

Известно, что в фитоценозах, составляющих ассоциации, существует группа более или менее константных видов и некоторое число непостоянных, часто случайных. Непостоянные виды своим присутствием обеспечивают континуальные связи фитоценозов и ассоциаций в экологическом и географическом масштабах, демонстрируя в то же время современную изменчивость растительности и предпосылки ее дальнейшей изменчивости. В этом отношении наблюдается параллель с видовыми генетическими структурами. Было показано, что генофонд вида состоит из двух частей: моно- и полиморфной (Алтухов, 1983). Мономорфная часть обеспечивает целостность вида в пространстве и во времени. Ее перестройка приводит к формированию другого вида. Полиморфная часть генофонда обуславливает фенотипическую изменчивость вида, являясь фактором консервации мономорфной части в изменяющихся условиях.

Таким образом, и структуру ассоциаций, и структуру вида можно представить в облике ядра с сильными связями составляющих, окруженного рыхлой, можно сказать, туманной оболочкой со слабыми связями составляющих. Природа связей, конечно, разная, т. к. в ассоциациях связи осуществляются во внешней, а у видов во внутренней (генотипической) среде. Тем не менее организация и того, и другого не то, чтобы имеет общие черты, но попросту одна и та же, что наводит на мысль о существовании некоего общего принципа.

Логическая модель «ядро — оболочка» может быть усложнена представлением о градиенте силы связей, которые максимальны в ядре и постепенно убывают к периферии. Еще одно представление о такой модели это — наличие нескольких оболочек, различающихся по силе связей, имеющих относительную целостность. Однако и простейшая модель позволяет делать некоторые заключения. Слабые связи обуславливают распространение признаков на разные расстояния. Под признаками понимаем морфологические признаки растений и отдельные виды в ассоциациях. Здесь можно говорить о явлении дифракции, присущем волновым процессам. С этим явлением связана слабая изменчивость видов на пределах их географического распространения независимо от того, продвигается вид на незаселенные им прежде территории или, наоборот, сокращает свой ареал.

Возьмем пример, который послужит далее примером в других аспектах. *Larix sibirica* на западном Таймыре на пределе своего распространения сильно мельчает по всем признакам, в том числе, по диагностическому — размерам шишек. на че-

шухах которых к тому же исчезает рыжее опушение. Важно отметить, что в глубине ареала этого вида такие же изменения наблюдаются на его высотном пределе. Эти изменения можно рассматривать как дифракцию. В элементах растительности явление дифракции проявляется при исчезновении отдельных видов в то время, как сохраняется их большая часть. Дифракция растительности приводит во многих случаях к озадаченности при классификациях в рамках любой геоботанической школы и при определении пределов распространения синтаксонов. В своей превосходной книге «Лесная экология» С. Спурр и Б. Барнес (1984) отмечают, что «довольно трудно классифицировать местообитание, как относящееся к *Oxalis* — *Cornus*-типу, если на нем не содержится ни *Oxalis*, ни *Cornus* в результате предшествующей истории древостоя или постоянного изменения местных условий распространения растений. Однако по общей характеристике всей растительности и характеристике роста леса можно отнести данную площадь к этой категории» (с. 251). Аналогичных суждений много и в работах бланкистов. Они сродни известному представлению о том, как трудно найти черного кота в темной комнате, особенно, если его там нет.

В области контакта зон дифракция проявляется особенно наглядно по мере затухания соответствующих волн растительности разных типов со все большими разрывами непрерывности. Разрывы видовых волн не обязательно сопряжены с разрывами волн соответствующей растительности или абиотических комплексов. Довольно часто вид не обнаруживается в последовательно расположенных островах, а встречается вдруг в удаленных от района с регулярной встречаемостью.

К дифракции относится явление инкубации ярусов.

На уровне растительного покрова диффрагируют виды растительности, образующие зональные спектры. При этом в зависимости от региона наблюдаются сдвиги. В Анадырском крае, например, лесные болота выдвигаются на север дальше лиственничных лесов, а на Таймыре наоборот.

Еще один волновой процесс — интерференция также проявляется в растительном мире. Он означает взаимное усиление или ослабление волн и очень часто связан с интерференцией средовых факторов, что особенно четко прослеживается на геоморфологических волнах в буквальном смысле, например, в увалистом ландшафте, но, впрочем, в любом другом. Сначала, скажем, скапливается влага, появились мхи, которые стали дополнительно удерживать влагу и чем дальше, тем больше. Можно сказать, сложились две волны в одной фазе. В лесных островах на севере, чем больше складывается волн отдельных деревьев, т. е. чем крупнее остров, тем он стабильнее и тем представительнее в нем набор лесных видов.

В качестве противофазных отношений можно рассматривать различную конкуренцию между видами или элементами растительности. Сгорел лес на песках, образовался всрешатник, и будет очень долго мешать восстановлению леса. В конце концов, на этом месте может сформироваться даже не лес, а болото, которое также тормозит облесение, как, впрочем, и луга.

Дифракция и интерференция — процессы, рассматриваемые только в физике, хотя они известны и в других областях знания, например, в психологии, которую D. W. Goodall (1952) называл сестрой геоботаники. Однако, если исходить из того, что волновые процессы действуют на всех уровнях растительного мира, хотя бы и с сильными искажениями периодичности из-за взаимодействий, то оба названных процесса должны быть достаточно широко представлены в природе. Мы не оперируем этими понятиями и не видим явлений просто потому, что, как говорил А. Эйнштейн, «что поддается наблюдению, зависит всегда от теории» (Гейзенберг, 1987).

Естественно, что дифракция и интерференция связаны с разрывом непрерывности, с которым мы сталкиваемся на любом уровне растительного мира, даже на

организменном. Может быть использование этих понятий приведет к каким-то количественным оценкам разрывов непрерывности или, по крайней мере, послужит созданию единой логической модели растительного покрова на основе общих законов.

Совокупность имеющихся данных позволяет сделать заключение, что различные временные волны переходят в пространственные. Это можно пояснить следующим образом. Каждый вид или сочетание видов существует во времени. В настоящее время он может быть в разной стадии развития: молодости, зрелости или угасания. Соответствующую роль он и имеет в растительном покрове. Если вид существует в наше время на вершине своей временной волны, то и в нынешнем пространстве его общая волна высока, т. е. включает большой пакет его различных более частных волн (локальных популяций, различных форм, т. е. варибельность разных признаков и т. д.). То же касается и синтаксонов.

Чем больше волн одного качества, тем больше они контактируют с волнами других качеств. Отсюда следует увеличение количественных и качественных переходных состояний, в том числе срединных, которые означают пересечение волн. Эти срединные состояния имеют адекватное русское обозначение «ни то, ни се». В систематике уже прочно закрепилось понятие о переходных формах. Распространение отдельных таких форм стали показывать на картах. Однако в природе их слишком много. Многие сосуществуют с формами, принимаемыми за типичные, и тогда на картах показывается распространение только последних.

Переходные варианты растительности нередко неопределенны. Например, красивые местонахождения лиственницы на Таймыре представляют одиночные деревья (или малые их группы) на типично-тундровом напочвенном покрове или в кустарниковых зарослях. Относить ли такие участки к типичнотундровым или лесотундровым структурам?.. — вопрос, лишенный особого смысла, т. к. они являются промежуточными и в пространственном, и во временном отношении. На западном Таймыре ситуация усугубляется тем, что краевая популяция лиственницы образована деревцами, которые на равных основаниях можно относить и к *Larix sibirica* и к *L. gmelinii*.

Западнотаймырская популяция лиственницы в современном понимании лиственниц неопределима. Ее крайние пределы распространения создают здесь неопределенный элемент растительности. И, наконец, ее постепенное убывание не позволяет видеть сколь-либо ясных границ ни собственно тайги, ни лесотундры. Точно так же неопределенна северная граница южных тундр, репером которых является ольховник. Можно, конечно, обсуждать то или иное решение, и в силу существующих правил проводить границы, но фактически их нет. То же самое можно сказать о кедровом стланнике на северо-востоке Азии. В этом случае неопределенность начинается уже с жизненной формы: то ли дерево, то ли куст. Близ пос. Марково есть вполне характерные деревья этого вида, хотя и многоствольные, но в основном — это куст, да еще и лежащий перед первым снегопадом. Многие авторы относили заросли кедрового стланника к лесному типу растительности, но тогда нужно называть лесом и заросли ольховника, который, кстати, бывает и нормальным деревом и образует небольшие лески, например, близ Норильска или на Индигирке.

Элементарная единица геоботаники — ценочайка — признана неопределенной по своей сути (Василевич, 1983). Автор указывает, что «изучать отдельную ценочайку, хотя именно в ней осуществляются конкуренция и сживание растений, в связи с этим не имеет смысла» (с. 30). Ассоциация, в понимании С. М. Разумовского (1981), по-видимому, соответствует ценочайке в понимании В. И. Василевича (цит. соч.). т. е. для первого автора это более определенный объект. Правы оба автора в том смысле, что в равновесной растительности ценочайки образуются, а в неравновесной их нет в принципе.

Выявляется общая закономерность в систематике, геоботанике и ботанической географии, заключающаяся в том, что чем больше информация о соответствующих природных объектах, тем труднее эти объекты разграничить, в связи с чем возникают альтернативы, которые с увеличением знаний не исчезают в общественно-научном сознании, а углубляются. В индивидуальном сознании формируется бездоказательная убежденность, вера, служащая опорой перед неприятной пропастью неопределенности.

Фактически неопределенность давно осознана, как природное явление. Например, были предложены разные критерии для проведения полярной границы лесов на карте. Неопределенность хорошо известна систематикам, даже работающим только с гербарием. Когда материала мало, ситуация более ясна, чем в случае обилия материала. В последнем случае ее старались прояснить, выделяя более дробные сочетания признаков. Если на малых выборках гербариев это и оправдывалось, то в природе не находило подтверждения, т. к. признаки тезы и антитезы совмещались на одном растении. Складывалась познавательная неопределенность, при которой результаты исследований не соотносятся с объективными природными явлениями. Был предложен выход — выделение видов-агрегатов, т. е. фактически группирование неопределимых во всех случаях видов. Формально такой выход логичен, но не осознан до конца, т. е. по сложившимся традициям акцент делается на определение дробных категорий, несущих ту же смысловую нагрузку, что и агрегаты. Некоторые агрегаты включают до десятка форм, называемых в одних работах видами, в других — подвидами или разновидностями, например, *Dryas octopetala*, *Pedicularis sudetica*, *Silene tenuis* и мн. др. Наблюдения в природе убеждают в том, что подход так называемых «укрупнителей» более точно соответствует представлению о виде как генетическом единстве особей и популяций с многомерной волновой изменчивостью. В разных направлениях в пределах ареала вида могут идти какие-то специфические волны общей изменчивости, очевидно, связанные с климатом. Довольно обычна ситуация, когда в какой-то части ареала два родственных фенона различаются как виды, а в другой части — как подвиды, например, *Carex capillaris* — *C. fuscidula*, *Minuartia verna* — *M. rubella* и т. д. То же самое происходит в единицах растительности и растительного покрова. И всюду обнаруживается неопределенность. Ее приходится принимать как данность. Чем больше мы получаем информации о каком-либо свойстве растений, растительности или растительного покрова, тем неопределеннее становятся пространственные и временные ограничения данного свойства. Есть, конечно, и определенность, например, можно определить точные координаты красивых местонахождений видов. Однако определенность этих координат связана лишь с неполным отражением совокупности признаков во всем варьировании каждого из них. Можно сказать, что определенность координат связана с неполной массой признаков этих видов. Неполнота иногда столь заметна, что краевые популяции стремятся выделить как особые таксоны. Во временном же отношении, по-видимому, всегда действует закон автоматического устранения эволюционных черешков Тейяра де Шардена (1987). Несмотря на то, что генетическая непрерывность поколений должна обеспечивать преемственность свойств, дающую возможность однозначного определения эволюционных связей, на практике эта определенность никогда не реализуется. Еще в меньшей степени определены временные отношения в растительности и растительном покрове, где действуют вероятностные и информационные связи. В пространстве же, имея совокупность свойств элементов растительности и растительного покрова, мы никогда не можем точно определить границы этой совокупности.

Имея общую закономерность для видов, элементов растительности и растительного покрова, можно говорить о принципе неопределенности, проявляющемся

на всех уровнях растительного мира. Повторим, что имеется в виду объективная неопределенность, а не неопределенность в нашем сознании, вызванная недостатком информации или понимания.

В создании этой неопределенности действует какой-то механизм, постижение которого, возможно, выходит за рамки наглядности. Попробуем все же представить сколько можно на примере взаимодействия двух средовых факторов — температуры и относительной влажности — внешнюю сторону этого механизма. Берем средовые факторы только потому, что они легко замеряются и нам легче представить их взаимодействие, но механизм этого взаимодействия тот же самый, что и на разных уровнях растительного мира.

В пределах однородной поверхности без растительности ее температура в разных точках оказывается различной. Даже на широте Полярного круга различие достигает 1.5—2° на расстоянии порядка метра. Наблюдается и временное колебание температуры. При порывистом ветре температура колеблется в интервале до 2° за 1 минуту. Обычно определяют среднюю температуру однородного участка, сделав замеры в нескольких точках. Строго говоря, однородный участок поверхности характеризуется каждый момент не одной величиной, а некоторым их спектром. Это касается, по-видимому, любого экологического фактора, т. к. четко прослеживается на ведущих, легко замеряемых факторах: температуре и относительной влажности. Если брать синхронные значения этих факторов с лент рядом стоящих самописцев, то в прямоугольных координатах получается облако значений для данного места и временного интервала (скажем, суток). В этом облаке каждому значению одного фактора соответствует целый ряд значений другого фактора (рис. 16—18). Ситуация в статистике заурядная. Попробуем представить ее образно. Допустим, имеем две жесткие оси (например, спицы, перекрещивающиеся под прямым углом) со значениями факторов. Учитывая, что в каждый момент времени значению одного фактора может соответствовать несколько значений другого, мы должны себе представить непостижимо быстрое движение спиц относительно друг друга в пределах соответствий значений факторов. Но говорить о движении можно только из-за образности, т. к. фактически имеется в виду моментальное нахождение отрезка спицы в нескольких местах по отношению к другой спице. В понятие «моментальное» вкладывается смысл исчезающе малого интервала времени. Таким образом, мы должны покинуть мир привычных образов, если интерпретировать описываемое явление как взаимное растяжение факторов, так как наши спицы играют такую же роль, как, скажем, магнитные силовые линии, пересекающие одну точку околоземного пространства.

Подобное растяжение факторов, вероятно, существует на любом уровне околоземных взаимодействий и в живых системах, и в системах их систем. При этом число действующих факторов едва ли может быть учтено. Логическая модель растяжения факторов возвращает к модели ядро-оболочка, в которой ядро представляют более вероятные значения, а оболочка — менее вероятные и к тому же в разных ее секторах различные.

5.4. Детерминированность и неопределенность во временных сменах фаций

В геоботанике многие годы господствовало представление о фитоценологических сукцессиях, фитоэкологических рядах и т. п. Это представление основывалось на наблюдениях в пространстве и переносилось на временные отношения растительности. По остаточным или прогрессивным элементам в растительности при аутогенном ее развитии ход сукцессий во многих случаях устанавливается без особого

труда. Сукцессии растительности отражают историческую последовательность фаций. Их эволюция связана с увеличением свободной энергии в геосистеме за счет повышения биологической организации (Рамад, 1981). Свободная энергия накапливается и расходуется на поддержание и дальнейшее развитие геосистемы. Сложно организованная благодаря растительности геосистема более устойчива к воздействиям извне и более стабильна в процессе саморазвития.

Недостатком представления о рядах сукцессий являлась их детерминированность. Хотя в ряде случаев и устанавливаются отношения, когда растительность «х», обычно переходит со временем в растительность «у», имеется немало случаев, когда растительность «х» трансформируется в растительность «z», а не «у». Отношения различных перестроек в разных природных условиях были довольно подробно рассмотрены автором (Кожевников, 1981а, б, 1984—85б). Были сделаны выводы о том, что фация, понимаемая как пространственная типологическая единица, может не иметь, а точнее, не имеет общего хода развития составляющих ее конкретных выделов. Каждый выдел способен развиваться по нескольким путям, не имеющим ничего общего. Поэтому уже «внучатые сукцессии» серии выделов исходной фации могут принадлежать разным фациям. Следовательно, фация — это только пространственная типологическая единица. Современную фацию могут слагать выделы генетически различные и, наоборот, выделы различных современных фаций в прошлом относились к одной фации.

Динамику серий выделов, представляющих собой фации, можно рассматривать как волновые процессы (5.3). При этом каждый выдел данной фации сопоставляется с одной волной, которую можно представлять и как продольную (что демонстрируют лесные островки на предтундровых равнинах), и как поперечную (что демонстрируют пятна в пятнистых тундрах). Сущность волновых процессов состоит в том, что при определенном консерватизме природных образований в них содержатся потенции для развития в разных направлениях, что и реализуют отдельные волны (выделы фации).

Показанная динамика фаций отвечает одной из новейших наук — синэргетике (науке о самоорганизации) (Елисеев и др., 1982; Пригожин, Стенгерс, 1986; Самоорганизация..., 1988; Берже и др., 1991; и др.). Синэргетика находит полное соответствие с теорией порогов чувствительности, разрабатываемой в последние годы в геоморфологии (Brunsden, Thornes, 1979; Douglas, 1980; Church, Mark, 1980; и др.). Вкратце суть синэргетики выражается следующим образом.

Любая система, развиваясь под воздействием внутренних и внешних факторов, испытывает флуктуации. Рано или поздно она достигает состояния крайней неустойчивости, так называемой точки бифуркации. Из этой точки система под воздействием флуктуаций становится на один из двух новых путей развития, не являющийся продолжением прежнего пути. На какой из этих двух путей она встанет — дело случая, но пройти точку бифуркации — объективная необходимость на пути развития системы. Этот путь, таким образом, включает стадию устойчивости, при которой флуктуации вынуждают ее колебаться относительно некоторого состояния (центра устойчивости), и стадию неустойчивости в точке бифуркации. Если система является многочленной (например, фация), то каждый член этой системы может независимо подойти к точке бифуркации и, что наиболее существенно, выйти на иной путь развития по сравнению с другими членами системы. Происходит диспация (рассеивание) системы, выход за рамки координат, превращение в новую систему наряду с возможным сохранением прежней системы.

Таким образом, ландшафтные процессы соответствуют общей теории, описывающей самые разные процессы, от химических до социальных (Самоорганизация..., 1988; Кожевников, 1993в). Согласно этой теории в равновесном состоянии

системы ее составляющие ведут себя независимо, а в неравновесном состоянии приобретают новые свойства, в частности, становятся восприимчивыми даже к очень слабым воздействиям (Пригожин, Стенгерс, 1986). Поэтому каждый выдел фации, пришедший в неравновесное состояние, способен начать развитие по иному пути по сравнению с другими выделами той же самой фации. Кроме того, разные выделы могут приближаться к состоянию неравновесности с разной скоростью.

5.5. Некоторые штрихи эволюции растений

В последние десятилетия в понимании эволюции наметились тенденции сближения ранее противостоящих концепций. Например, концепция номогенеза (Берг, 1922, цит. по: 1977) сближается с концепцией стохастической эволюции, поскольку признано, что эволюционные преобразования происходят весьма направленно (Croizat, 1962; Пианка, 1981; Кордюм, 1982; Красилов, 1984, 1986; и др.). Появились новые данные о связях фенотипа и генотипа. Так, стало известно, что количество ДНК в ядрах избыточно (Кимура, 1985). Было показано, что чужеродная ДНК способна внедряться в геномы и включаться в них, т. е. выступать в качестве мощного фактора эволюции (Кордюм, 1982). Правда, аргументация Кордюма в отношении внедрения чужеродной ДНК почерпнута исключительно из области микробиологии, где половой процесс происходит по типу конъюгации, а эволюционные изменения характеризуются высокой скоростью в связи с малой продолжительностью жизни индивидов. Ряд примеров убедительно свидетельствует о значительном влиянии экзогенного генетического материала на эволюцию простейших.

В мире высших организмов влияние чужеродной ДНК также известно. Бактерию *Agrobacterium tumefaciens* называют природным генным инженером, т. к. она способна вставлять участки своей ДНК в хромосомы растений, что вызывает у растений опухолевое разрастание ткани (корончатый галл) (Мозес, Чуа, 1988). С помощью этой бактерии гены гороха были пересажены в хромосомы табака и петунии. Пересадка определенных генов позволила прояснить механизм фоторецепции растений, т. е. их реакцию на свет и соответствующую динамику роста. Непосредственное внедрение чужеродной ДНК давно известно как явление гибридизации. Кордюм подчеркивает распространенность этого явления и, касаясь проблемы вида, пишет: «смешивание генофондов — нормально протекающая процедура, которую только ради спасения парадигмы из всех сил не замечают даже те, кто прекрасно осведомлен о происходящем» (с. 178). Ему, очевидно, остались неизвестными работы двух крупных отечественных ботаников: М. Г. Попова и Е. Г. Боброва (не говоря уж о зарубежных, в частности об Э. Андерсоне), в которых он мог бы много почерпнуть для своих построений. Попов (1963) разрабатывал гибридизационную теорию эволюции и отметил, что в этой теории необходимо учитывать явление мерогонии, которое для растений «может заменить понятие одновременного опыления смесью пыльцы, т. е. участия в процессе оплодотворения нескольких разных мужских гамет» (с. 30). При этом Попов имел в виду пыльцу разных видов и даже родов. Он считал, например, что антоциановая окраска лепестков *Glaucium* возникла путем мерогонического влияния *Papaver* или *Roemeria*. Явление мерогонии, таким образом, следует понимать как внедрение в геном фрагментов чужеродной ДНК, в дальнейшем экспрессированных, т. е. оказывающих влияние на фенотип. Тут, правда, возможна и другая интерпретация, а именно, что признак, объединяющий некоторую совокупность видов близких родов, является унаследованным без изменения от исходного для этих родов таксона. Подобная ситуация существует, по-видимому, во многих родах, архаические признаки которых, не являю-

шиеся адаптационными (почему и сохраняются!), расцениваются ботаниками как результат гибридизации или мерогонии.

Возникновение гибридных видов, в том числе аллополиплоидных, с неравным числом хромосом у исходных форм представляет сравнительно редкое явление, несмотря на убежденность отдельных авторов (например, Попов, 1963) в том, что все таксономическое разнообразие возникло в результате гибридизации. Последнюю, как говорилось, нередко смешивают с географической дифференциацией аллеломорф, и в результате дивергенция форм представляется в совершенно противоположном свете. Важно, однако, то, что гибридизация происходит и даже тогда, когда геномы несопоставимы, как показано, например, П. М. Жуковским (1970) в случае с *Papaver nudicaule* ($2n = 14$) и *P. striatum* ($2n = 70$). Этот процесс является одним из результатов экзогенного потока генетической информации по Кордюму (1982), т. е. информационной концепции эволюции (ИКЭ). Поэтому нет оснований отрицать ИКЭ и в более широком смысле, т. е. внедрение фрагментов чужеродной ДНК в существующие генотипы и их последующую экспрессию. Однако значение этого процесса Кордюмом, по-видимому, существенно преувеличено, т. к. данные по микробиологическим объектам вряд ли могут быть распространены на мир более высокоорганизованных организмов, в том числе высших растений, вследствие более совершенных систем размножения, что связано с увеличением точности при передаче генетической информации потомкам. Об этом свидетельствует возникновение покрытосемянности у растений и живорождение у животных, т. е. развитие плода в изоляции от внешней среды. ИКЭ, в понимании Кордюма, следовательно, относится к той же категории эволюционных шумов, что и гибридизация, апомиксис, инбридинг и т. п. Тем не менее, реальность ИКЭ не вызывает сомнения. Те общие закономерности в развитии неорганического и органического миров, о которых говорилось выше, и, может быть, будет сказано далее, представляют собой единые информационные алгоритмы. Их, разумеется, передают не генетические структуры, а, скорее всего, полевые.

Существование в природе волновых процессов (5.3) позволяет предположить, что все живое в процессе эволюции приспособилось к этим процессам и, более того, включено в них. Следовательно, выявление волновых процессов следует искать в эволюции таксонов (ось времени) и в их современной изменчивости (ось пространства).

О волновой природе генотипа говорит симметрия частот гомозигот относительно гетерозиготы, которая в равновесных популяциях вдвое превосходит обе гомозиготы. Волновые свойства генетического материала, определяемые рекомбинациями, неполностью соответствуют волновым свойствам отдельных признаков фенотипа, т. к. разные сочетания аллелей одного гена обуславливают разные признаки, и, может быть, волновые свойства фенотипов следует исследовать не по отдельным признакам, а по свойствам. Плейотропизм генов оказывает влияние на выраженность признаков фенотипа или на физиологические адаптации, скоррелированные с морфой. Нестабильные, т. е. блуждающие гены, вероятно, могут быть причиной мозаичного выражения отдельных признаков, не являющихся адаптивными.

Слабая корреляция признаков или свойств обуславливает их дифракцию на экологических и географических пределах распространения данной группы растений, т. е. признаки или свойства рассеиваются на разные расстояния. Явление дифракции согласуется с явлением полифилии видов и, может быть, выступает причиной последнего. Монгольско-алтайская *Stellaria pulvinata* и амфиберингская *S. dicranoides*, по-видимому, представляют собой один вид, обособившийся от сибирской *S. cherlandiae* на севере и на юге под давлением сходных арктических и высокогорных условий.

Аналогизируя далее признаки или свойства с определенной длиной волны, можно без труда обнаружить в природе проявление другого волнового процесса — интерференции, при которой происходит либо налегание волн и взаимное усиление признаков, либо, наоборот, совпадение максимумов с минимумами и соответствующее гашение волн, т. е. исчезновение признаков. Интерференция способна объяснить динамику границ арсалов и экологические амплитуды видов.

Выявление картин дифракции и интерференции может установить большую объективность существования различных типов видов и их связи со средой, включая биологические взаимодействия. Феноменологически, по предложению Э. Врба (Волькенштейн, 1984), можно различать виды «генералисты» и «специалисты». Последние являются узко специализированными и поэтому терпимы по отношению к близким видам. Наоборот, «генералисты» не обладают узкой специализацией, имеют широкие экологические ниши и отсюда менее терпимы по отношению к близким видам. Применительно к роду *Dryas*, можно отметить, что *D. octopetala* является «генералистом», и обнаружение в локальных популяциях этого вида форм, ранее описанных в качестве самостоятельных видов, можно расценивать как еще один аргумент при отрицании их видовой обособленности.

Понятия «генералисты» и «специалисты» могут быть углублены изучением волновых проявлений их свойств. Здесь мы не можем обсуждать частные вопросы волновой природы изменчивости. Наша задача — только отметить самое существование этой природы, а также некоторые аналогии, могущие иметь значение при разработке методик. В частности, существование волновых свойств в изменчивости растений позволяет предположить применимость в генетике популяций представлений де Бройля об обратной зависимости импульса (произведение массы на скорость) и длины волны. Возможно, что импульс связан с массой генетического материала и скоростью его переноса. Реализация в фенотипах этого материала обуславливает дифференциацию популяций, а также размывает границы между видами. Изменение массы генетического материала, как уже говорилось выше, может быть очень существенным. По предположению Кимуры (1985), эта масса должна сильно коррелировать со средней гетерозиготностью. Увеличение массы в соответствии с закономерностью де Бройля уменьшает скорость ее движения и длины волны (в нашем случае изменчивость). Следовательно, увеличение массы генетического материала может иметь значение для экологической консервации наподобие эффекта полиплоидии, но не дает эволюционного импульса, превосходящего таковой согласно синтетической теории эволюции (СТЭ).

Разнокачественность морф является предпосылкой их различной проникающей способности в новые ландшафтно-экологические структуры и дальнейшего поведения. Освоение видом новых условий обитания зависит от преадаптации, которая в генетическом отношении обозначает различные комбинации аллелей. Это хорошо доказано тем, что семена одного растения развиваются оптимально в несколько различающихся средах. Теперь уже ясно, что каждый вид включает большее или меньшее число экологически дифференцированных форм, широта амплитуды которых (т. е. спектр занимаемых местообитаний) перекрывается, но оптимумы не совпадают. Каждое растение имеет свою норму реакции, отличную от норм других растений данного вида, обусловленную генетически (Mason, 1946). Отсюда вытекает следствие, что местообитания, на которых наблюдается наибольшее морфологическое разнообразие растений данного вида, являются для него оптимальными, а местообитания, на которых существует какая-то одна форма, следует рассматривать как периферические. Именно в таких популяциях, как считает Кордюм (1982), ослаблено сопротивление для поступления экзогенной информации. С позиций СТЭ в красных популяциях происходит проявление в фенотипе мутаций,

которые в глубине экологического ареала вида находятся в рецессивном состоянии. Последнее более соответствует имеющимся ботаническим данным. У некоторых видов с обширными ареалами, охватывающими разные природные области, обнаруживаются на периферии одни и те же признаки, отсутствующие во внутренних районах ареала. Поскольку такие признаки проявляются в разной среде, то более вероятно, что они представляют результат скрытых в глубине ареала мутаций, чем результат потока экзогенной информации, которая, естественно, должна быть различной в слишком не сходных районах.

По мнению Кордюма (цит. соч.), преадаптация происходит не только в результате рекомбинаций и мутаций, но также и при внедрении чужеродной ДНК и РНК. Он указал, что проникновение экзогенной нуклеиновой кислоты облегчается при замораживании-оттаивании или охлаждении организмов в присутствии ионов кальция (с. 108). Это согласуется с хорошо известным фактом обилия реликтовых видов на выходах кальцийсодержащих пород. Вполне допустимо, что в этом феномене важную роль играет преадаптация, возникшая в результате информационного потока, но на этот счет требуется проведение специальных, весьма трудоемких исследований, т. к. Кордюм прав, утверждая, что «целенаправленных исследований информационного фактора ценозов до сих пор не проводилось» (с. 194). Ценотические взаимодействия до сих пор рассматривались в свете внешних по отношению к составляющим ценозы организмам причин (физиологических, трофических и т. п.), что согласовывалось с результатами визуальных наблюдений. Проблема существования внутренних причин ценотических взаимодействий, а именно обмен генетическим материалом, поставлена самим Кордюмом на основе данных по такому обмену в микробиологии. На пути разрешения этой проблемы в природных фитоценозах находятся немалые методологические трудности. Но особое значение имеет то обстоятельство, что в природных фитоценозах не прослеживается генетическое влияние друг на друга составляющих фитоценозы таксонов и, наоборот, довольно четко заметна зависимость этих таксонов от среды фитоценозов. Поэтому само наличие мощного информационного потока, пронизывающего генетические системы, не может считаться твердо установленным. Однако экзогенная информация может быть молчащей, не проявляющейся в фенотипах. Кроме того, появляется все больше данных о дифференциации локальных популяций, что привело некоторых эволюционистов к отрицанию эволюционной роли вида (Erllich, Raven, 1969). Названные авторы связывают эту дифференциацию с различным давлением отбора. Они стремятся доказать незначительную роль потока генов, который по широкому признанию исследователей, когезивно связывает локальные популяции в один вид, отграничивая его в то же время от других видов, не принимающих его гаметы. Другими словами, авторы считают, что локальные популяции стягиваются в вид не изнутри, благодаря панмиксии и репродуктивному барьеру, а снаружи, благодаря отбору. Такое представление с одной стороны согласуется с позицией Кордюма, т. к. влияние отбора можно связывать с экзогенной информацией. Но, с другой стороны, представления Эрлиха и Рэйвена не только не противоречат СТЭ, а скорее подкрепляют последнюю, поскольку вынуждают признавать длительный консерватизм генофондов. Последнее подразумевает генетическую изменчивость в основном по типу рекомбинаций в соответствии с законами Г. Менделя.

В новых условиях может экспрессироваться «молчащая» информация (Кордюм, 1982), что приведет к появлению целой волны новых фенотипов (дифракция), или какой-либо прежний фенотип существенно изменит свою численность (интерференция). Важно подчеркнуть волновые свойства пространственно-временного полиморфизма видов, а, следовательно, и их ценозов. Эти свойства возникли и существуют адекватно волновой природе отдельных факторов среды и их интег-

рального ансамбля. Волновые свойства среды существуют изначально вследствие периодичности (суточной, сезонной и др.). Полиморфизм видов и ассоциаций возник как ответ на волновые свойства среды. По мнению А. С. Мончадского (1962), только периодически изменяющиеся факторы, особенно первичные, являются движущей силой эволюционного прогресса и видообразования. Вместе с тем, до сих пор противопоставляются концепции постепенной и прерывистой эволюции (Кей-лоу, 1986), т. к. имеются факты в пользу той и другой.

Реакции ценопопуляций на давление отбора разнообразны, в связи с чем различают несколько типов отбора, в том числе зависящие от характера среды К-отбор и г-отбор (Солбриг, Солбриг, 1982). К-отбор свойственен растительности с выраженными ценотическими отношениями и усиливает биологическую специализацию растений, например, более жесткую связь с определенными опылителями, в связи с чем уменьшается производство пыльцы, т. е. материально-энергетические затраты на производство потомства снижаются без ущерба на число потомков по сравнению с неспециализированными растениями. Последние вовлекаются в г-отбор, характерный для сред с преобладанием абиотической компоненты. В. Грант (1984), относящийся к понятиям К- и г-отбора с некоторым скептицизмом, тем не менее видит связь между рекомбинациями, отбором и средой. По его словам, «причину разнообразия рекомбинационных систем следует искать в неодинаковости требований, предъявляемых к размножению местообитаниями разного типа» (с. 25). По-видимому, правильнее было бы говорить не о требованиях к размножению, а о возможности физиологии потомков, т. к. размножение может происходить в благоприятной среде, а вот судьба семян, попавших волею случая в другую среду, целиком зависит от потенций развития, обусловленных комбинаторикой родительских аллелей.

Неабсолютность действия отбора, связанная с пространственным разнообразием его давления, объясняет существование стратегий эволюции, тормозящих изменчивость. К таким относятся явления поли- и анеуплоидии, апомиксиса, инбридинга, гибридизации, расщепляемые как эволюционный шум (Wagner, 1970). Названный автор считает, что основная магистраль эволюции, судя по подавляющему большинству существующих растений, проходит через диплоидные, размножающиеся половым путем и перекрестной, растения. Все остальные способы размножения представляют тупики изменчивости, хотя они, вероятно, способствовали на протяжении всей истории растительного покрова. Половое размножение может существенно ускорить эволюцию, особенно в больших популяциях, разделенных на многочисленные локальные популяции, однако, по некоторым расчетам половое размножение имеет преимущество перед бесполом только тогда, когда размер всей популяции обратнопропорционален скорости образования благоприятных мутаций на локус оцениваемой порядка 10^{-8} на поколение (Maynard Smith, 1974). Соответственно, и популяция должна включать около 10^8 особей.

Неодинаковое давление отбора в разных частях арсала объясняет тот факт, что у многих видов и даже родов наблюдается в комплексе присущих им признаков остаточные (реликтовые) признаки их предков, позволяющие устанавливать родство. Например, у *Pinus sibirica* Du Tour на р. Н. Тунгуске в пучках встречается 2, 3, 4 хвоинки, хотя преобладают пучки с 5 хвоинками. У *Lychnis sibirica* L. на одном растении бывают цветки с 3—4—5 столбиками. На р. Усе, против пос. Сейда, на месте залеживания снега на северном подножье склона в долину ручья нами собраны экземпляры *C. cerastoides* с 5 столбиками, но среди них есть и 3-столбиковые, а также такие, у которых хотя и 3 столбика, но 2 из них имеют по паре рылец, т. е. они представляют собой сросшиеся столбики. Здесь наглядно видно, что 3 столбика в роде *Cerastium* происходят из 5 путем срастания двух пар в одну. Подобных примеров можно привести еще очень много. Они свидетельствуют об отсутствии жестких

границ не только между видами, но и между родами. Осознание волновой природы полиморфизма не только объясняет размытость границ видов и ассоциаций, представляющих своего рода сгущения в непрерывном ряду изменчивости, но утверждает эту ситуацию как закон. Соответственно, чем больше изучена изменчивость совокупно с реалиями обмена информацией, тем труднее обосновать границы таксонов, которые в разной среде (в разных ЛЭС) оказываются различными. Изменчивость, представляющая взаимодействие генетических и экологических факторов в разных ЛЭС имеет различные координаты. Определение скорости изменчивости исключает точное нахождение координат и наоборот, в чем проявляется принцип неопределенности, в физике связанный с именем Гейзенберга. Неопределенность нередко проявляется в объективной неопределяемости растений, что влечет за собой разночтения. Хорошим примером является краевая северная часть арсала *Larix* на Западном Таймыре. Е. Г. Бобров (1978) относил ее к *L. gmelinii*, поскольку деревья там мелкие и, соответственно, имеют мелкие шишки без рыжего опушения на чешуях. На р. Пясины Бобровым показан выступ арсала *L. gmelinii*, к югу от которого он изобразил разрыв ареалов *L. gmelinii* и *L. sibirica*. Однако выяснилось, что никакого разрыва ареалов не существует. *L. sibirica* распространена вдоль Пясины сплошь до северного предела лиственницы. Но близ этого предела дерева до 4 м выс. утрачивают диагностические признаки, как наблюдается и в глубине ареала *L. sibirica* на верхнем пределе ее распространения. Оба упомянутые вида имеют аллморфы с выемкой на верхушке чешуй, представленные с разной частотой, и по этому признаку не могут быть различаемы. Таким образом, пясинская окраина арсала лиственницы представлена деревьями, которые на равных правах могут быть отнесены либо к *L. gmelinii*, либо к *L. sibirica*. Является ли эта ситуация результатом вторичной интеграции или конвергентного подобия под прессом неблагоприятных условий — вопрос специальных исследований, который не может быть подменен домыслами о том, куда больше тяготеет эта популяция. Без этих исследований можно лишь констатировать, что она неопределенна морфологически. Такие популяции и отдельные деревья лиственницы, сочетающие признаки двух видов, известны в разных районах севера и к тому же давно. Еще А. Миддендорф (1887) писал: «на одном и том же сучке лиственницы я нашел, что в некоторых шишках чешуя имела значительные выемки, а другие состояли из овальных чешуек, закругленных к концу в виде широкого ланцета» (с. 493). Он полагал, что сибирская и даурская лиственницы могут быть лишь формами одного вида, «которые не везде резко отличаются одна от другой, и только там, где они в своих крайностях являются порознь, могут быть принимаемы за особые виды, тогда как при совместном произрастании являются смешанные формы» (с. 494). Уделив в поле много внимания лиственницам, автор этой работы совершенно солидарен с Миддендорфом и в замалчивании фактов, обнаруженных им (которые легко проверяются даже в гербарии), видит определенную тенденцию систематики, тем более, что в разных таксономических группах подобных примеров существует великое множество. Они также демонстрируют волновой процесс в природе: в глубине ареала каждый вид обладает наибольшей изменчивостью, а на периферии — наименьшей. Поэтому, если выявляется, что на стыке ареалов популяции не обособлены ни от одного из смежных видов, то вырисовывается две соединенных, стоячих на данный момент, волны по общей изменчивости, приведенной к однозначному показателю, например, в случаях *Juniperus communis* L. и *J. sibirica* Burgsd. или *Orthilia secunda* (L.) House и *O. obtusata* (Turcz.) Jurtz. Точно неопределимые экземпляры и целые локальные популяции имеются у разных пар видов и в глубине их ареалов, например, *Betula pubescens* Ehrh. и *B. pendula* Roth, *Dryas octopetala* var. *pilosa* Bab. и *D. integrifolia* ssp. *crenulata* (Juz.) Ju. Kozhevnik.

Объективно неопределимы и довольно многие участки растительности. Например, в северных районах обычна ситуация, когда участок растительности на равных может быть отнесен и к тундровому типу, и к болотному.

Оправдывая размытость границ между видами и ассоциациями, принцип неопределенности подразумевает существование минимальной порции изменчивости — биокванта действия, аналогичного кванту действия (постоянной Планка) в принципе Гайзенберга. Определение биокванта действия способно внести новое понимание и отношение к проблеме таксономической дискретности в изучении растительного покрова. Однако определение биокванта не относится к области систематики в современном понимании ее задач, т. к. требует применения генетических методов. Очевидно, что это — проблема будущих исследований, которые должны биологизировать систематику.

В настоящее время можно считать общепризнанным, что элементарной эволюирующей единицей является локальная популяция или топодем. Локальные популяции — основное структурно-функциональное звено в антиэнтропийной направленности жизни. В них соблюдается единство дискретности и непрерывности свойств, стагнации и эволюции частей и целого. Степень полиморфизма локальной популяции связана и с ее устойчивостью, и с ее трансформацией. Менделирование обеспечивает экологическую дифференциацию генотипов, что является залогом дивергенции, т. к. создает разный мутагенный фон. Локальная популяция представляет собой диссипативную структуру в смысле И. Пригожина. Поглощая материально-энергетические ресурсы своего местоположения, она постоянно их и рассеивает. Из равновесного состояния она переходит в неравновесное и в некотором временном интервале достигает точки бифуркации по какому-либо свойству. Это свойство может быть связанным с адаптивными признаками или касаться только организационных признаков. Из точки бифуркации локальная популяция выходит по одному из двух непредсказуемых путей развития под влиянием флуктуаций. Этот процесс происходит в течение тысячелетий. Он, например, четко прослеживается в исторической дифференциации рода *Dryas* (Кожевников, 1984—85). Здесь важно подчеркнуть, что генетико-автоматические процессы, в частности, дрейф генов, ведущие к дифференциации фенотипов и далее к видообразованию, описываются теорией диссипации и синэргетики.

Любое природное явление представлено некоторым множеством разнообразных форм в зависимости от локальных условий. Существуют весьма различные морены одного типа, камы (Рухина, 1978), проявления озерного термокарста (Рябчун, 1976), циклы седиментации, формы выветривания, фитоценозы и виды.

«Общая изменчивость» означает изменчивость по многим свойствам, т. е. многомерную изменчивость. Она характеризует иерархически особи и виды, сообщества и ассоциации, выделы фаций и фации, выступая как единство дифференциальной и интегральной изменчивости, связанной принципом неопределенности. Последний не является результатом нашего временного незнания, а представляет природную закономерность, к которой непривычно сознание исследователей (благодаря этому и существует установка выделения в качестве особых видов внутривидовых категорий).

Возможность создания ординаций в системах конкретных единиц, с одной стороны — средовых (в условиях отсутствия растительного покрова), с другой стороны — биологических (со взаимодействием генотипа со средой через фенотип) и, с третьей стороны — экологических, фитосоциологических (комплементарных двум первым), свидетельствует о существовании в природе стратегии, которая уже была сформулирована (Кожевников, 1989): в природе происходит постоянный процесс разрыва непрерывности, который породил многообразие явлений.

6. ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СЕВЕРНОЙ АЗИИ

6.1. Некоторые общие соображения

Растительный покров является производной исторического развития ландшафтов, в познании которого он сам имеет значение важного компонента. Различая флору и растительность как две стороны существования растительного покрова, мы считаем, что при историческом рассмотрении последнего более целесообразно делать упор на флору, а уж затем на растительность. Это следует из того, что любая растительность является производной флоры, связанной с историей ландшафтов, областью происхождения составляющих ее видов и их генетических качеств, определяющих их жизненные проявления. География растений является пограничной наукой (Cain, 1944). При заселении растениями открытых пространств (например, после отступания ледника или трансгрессии) динамичные виды, слагающие флору, составляют растительность различных местообитаний. На каком-то этапе растительность начинает оказывать влияние на флору путем трансформации среды и механизмами конкуренции. Пионерная флора деградирует, а развитие растительности подготавливает условия для развития новых иммигрантов, в результате чего формируется новая флора. Об этом свидетельствуют одинаковые объемы флор, существующих при различных условиях. Так, флоры районов Телекайской роши (подзона кустарниковых тундр) и устья Рекууля (подзона типичных тундр) имеют равный объем, но в первом районе велика роль конкуренции, а во втором главная роль принадлежит суровому климату.

Изменение климата необязательно приводит к исчезновению или перестройке всей прежней растительности. Она может сосуществовать с прежними элементами, появившимися в результате изменения климата. Так, в Северных Андах в интервале 14—21 тыс. лет назад установился засушливый климат, и это привело к смешению появившихся здесь типов засухоустойчивой растительности с растительностью парамо, бывшей здесь ранее (Hammen, 1981).

При изменении климата от перигляциального до северотасжного в ландшафтах могут сохраняться благодаря абиотическим процессам типы обитаний, аналогичные перигляциальным. Об этом свидетельствуют местонахождения ряда растений в глубине тайги, возможность миграции которых сюда через несколько сотен километров зоны тайги исключена.

Историческое развитие растительного покрова в связи с изменением климата сочетается со стабилизацией типов геосистем, растительность которых обладает свойством инвариантности. При изменениях климата она перестраивается таким образом, чтобы ее собственные изменения были минимальными. При этом важным фактором стабилизации растительного покрова типа геосистем является спиральный круговорот фаций (5.2). Он особенно четко прослеживается в каньонообразных долинах тасжной зоны, особенно в районах поверхностного залегания кальцийсодержащих пород, на которых со времени конца оледенения сохраняются арктоальпийские виды. Эти виды являются индикатором абиотического механизма, в который они включены. Процесс длится уже около 10000 лет, и все это время в нем участвуют арктоальпийцы в числе 20—30(40) видов на долину. Кроме того, в него включались виды разных направлений миграции. Например, в пределах Беломорско-Кулойского плато к свите арктоальпийцев подключены южные мигранты атлантического периода в среднем голоцене (*Scorzonera austriaca*, *Dracocephalum ruyschiana* и др.). Однако именно участие арктоальпийцев говорит о том, что круговорот склоновых фаций в каньонообразных долинах происходил еще в то время, когда территория освобождалась от ледника и входила в перигляциальную зону.

Должно быть ясно, что пример с арктоальпийцами в каньонообразных долинах в тайге северной Европы выделяется лишь крайней убедительностью. Практически же спиральный круговорот фаций проявляется повсеместно во всех ландшафтных узлах, обеспечивая единство их статики и динамики. В разных орографических геосистемах набор видов в этом круговороте зависит от экофона и истории, но в нем всегда имеются реликты, стабильная часть и свежие иммигранты.

Достаточно надежные (в силу обилия фактического материала) представления о связи растительного покрова с природными процессами геосистем позволяют уточнять имеющиеся сценарии, используя реликтовые виды и растительность в разных категориях геосистем, а также таксономические связи видов и их филогенетические отношения, что проливает свет на экологическую ситуацию, в которой происходили миграции и дифференциация.

Необходимо отметить, что во множестве палеогеографических работ прослеживается непонимание современных природных процессов и незнание экологии растений, что приводит к фантастическим интерпретациям. И. В. Антошенко-Оленев (1982) отметил, что главные причины разногласий между исследователями в оценке различных событий четвертичного периода Забайкалья заключаются в разном понимании пригодности данных, полученных с помощью определенных методов и методических приемов исследований для палеогеографических реконструкций, корреляции разрезов, определения генетических типов отложений, неотектонических построений и в приязни к привычному, когда исследователи не могут отказать от испытанных моделей интерпретации, созданных и отработанных ими в других районах. Это относится и к любой другой территории и касается не только интерпретации палеогеографических данных, но и истолкования современных ландшафтных и фитогеографических особенностей разных территорий, особенно обусловленных историей.

Каждый метод имеет свои разрешающие способности, однако этим нередко пренебрегают. Особенно некорректные интерпретации прошлого появляются в палинологических трудах. Всеобщим заблуждением палинологом является отнесение *Selaginella rupestris* (*S. sibirica*) к степным растениям. Поэтому обнаружение его спор в образцах рассматривается как признак степей или тундро-степей в период формирования слоев, откуда взяты пробы. Иногда тундро-степи интерпретируются на основе видов, принадлежащим к противоположным экологическим группам, как, например, в работах Р. Е. Гитерман (1985 и др.), «Новейшие отложения...» (1980) и др.

Опыт работы автора с палинологом, который не видел растительности, под которой брались поверхностные пробы, показал, что интерпретация этой растительности по спорово-пыльцевым спектрам только в немногих случаях может расцениваться как удовлетворительная (Вошилко, Кожевников, 1982). Метод палинологии в палеогеографии не оправдал тех надежд, которые возлагались на него 25—30 лет назад. Если на него полагаться, то нужно сделать заключение, что на Новосибирских островах в настоящее время существуют леса (Куприянова, 1951). Однако в некоторых случаях палинологический метод служит источником надежной информации. Это прежде всего желудочно-кишечные тракты ископаемых животных (Ukrainitseva, 1993 и др.), в меньшей степени — торфяники и донные отложения озёр.

Сами по себе трупы животных представляют клады в палеогеографических исследованиях. Но это касается только целых корпусов или их крупных частей. Разрозненные же кости плейстоценовых животных постоянно вымываются и разносятся реками. В местах прижимов эти кости концентрируются и погребаются. Этот процесс, происходящий в настоящее время, несомненно происходил и раньше. Поэ-

тому скопления разрозненных костей, а тем более одиночные кости в аллювиальных отложениях говорят лишь о том, что труп был захоронен в бассейне данной реки.

Существует большое число ограничений во всем арсенале методов палеогеографии, которые не позволяют использовать всю имеющуюся информацию или использовать только фактический материал, если таковой приводится. По каждой проблеме в палеогеографии существует не менее двух различных и даже противоположных решений. В этой ситуации возможен лишь один выход — синтетический подход к каждой отдельной проблеме. Опора на недостаточно изученные феномены и явления до сих пор приводит к конфронтации ботанико-географов и палеогеографов. Это хорошо показано в книге И. Ф. Удры (1988). Он считает, что биоэкологические свойства древесных пород невозможно совместить со скоростью их миграций на те расстояния и за то время, которые вытекают из ледниковой теории. Поэтому Удра отрицает эту теорию. Однако скорость миграций деревьев зависит от местных факторов среды. Расчеты Удры, хотя и справедливы, не учитывают все возможные случаи. Если бы виды деревьев мигрировали только в соответствии с этими расчетами, то они никогда бы не преодолели крупные физические преграды, такие как горные хребты, морские проливы и т.д. Что же касается ледниковой теории, то отрицать ее на основе одних ботанико-географических построений не следует, потому что без нее невозможны другие ботанико-географические построения в том же регионе. Так, выстраивая свою логику на скорости миграций деревьев из южных районов России, Удра отрицает среднеплейстоценовое оледенение, но при этом он, конечно, не заботится об объяснении как попала на Кавказ дриада — растение пегляциальных ландшафтов.

Имеется немало свидетельств, в том числе и документальных, об изменениях климата и растительности в историческое время. При этом замечено, что циклическое развитие климата и других природных компонентов при возрастающей точности датировок позволяет думать, что каждое столетие голоцена было неповторимым во всех деталях (Fairbridge, 1981).

В историческое время документированы периоды сильных засух на Среднем Востоке: 484, 512—517, 591—640, 700—850 гг. (Rognon, 1983).

В Кагсиарсуке (Гренландия) изучение древнего торфяника, образовавшегося около 1000 лет назад показало, что ивовые кустарники, папоротники и различные травянистые, существовавшие до появления норвежцев, были сведены и сменились ассоциациями с преобладанием осок. К концу «норвежской эпохи» климат стал несколько влажнее, и ивовые кустарники снова начали распространяться (Fredsklad, 1978). В 13—14 веках колония норманнов в Гренландии погибла под наступившими льдами.

В Китае чрезвычайно жесткие зимы наблюдались в 1680—1720 и 1780—1850 гг. В XIII, XV, и XVII вв. происходили особенно опустошительные тайфуны. X век отмечен сильными засухами. В целом между изменениями климата Европы и Восточной Азии в историческую эпоху наблюдается хорошее соответствие, но если взглянуть в более детальном плане, имеются существенные различия (Иосино, 1983).

6.2. Поздний голоцен

Сведения о времени существования конкретных растительных сообществ в северных районах очень отрывочны и недостаточны для обобщений. Судя по жесткой связи реликтовых сообществ с определенными местообитаниями в тундровой зоне некоторые из них существуют, по крайней мере, несколько сотен лет. Климатические сообщества в глубине северной тайги в отдельных случаях, возможно, существуют

не менее тысячи лет. Однако постоянные изменения среды по различным причинам приводят к мысли, что возраст большинства конкретных сообществ непродолжителен. Наоборот, типы сообществ, а тем более, агрегаций, связанных с определенными типами местообитаний или субстратными геосистемами, способны существовать многие тысячелетия. Каждый тип имеет в любом интервале времени своеобразный рисунок в ландшафте, который изменяется в следующем интервале наподобие светового табло. В одном интервале рисунок может быть богаче, в другом — беднее деталями, т. е. в первом случае разнообразие и общая площадь местообитаний данного типа больше, чем во втором случае. Происходит спиральный круговорот геосистем, обеспечивающий, с одной стороны, преемственность прежних качеств, с другой — трансформацию и переход на другой уровень, неразрывно связанный с предыдущим или, наоборот, совершенно с ним не связанный после прохождения точки бифуркации (см. 5.4). При этом роль одних видов усиливается, других — ослабевает. В некоторых случаях изменение активности видов может быть истолковано как результат конкуренции, но на самом деле это — результат изменения абиотических условий, в основном микроклимата. Например, иногда пишут о вытеснении тундровых видов бореальными. Однако отсутствие первых на тех местообитаниях в данном районе, где конкуренция заведомо отсутствует, говорит о другой причине — климатогенной, по которой параллельно усиливается роль бореальных видов. Когда последние составят растительность, обладающую стабильностью, арктические виды, конечно, не могут в нее вселяться из-за конкуренции, но они не селятся здесь и до развития конкурентных отношений.

Переходные варианты растительности нередко обладают свойством классификационной неопределенности. Например, красные местонахождения лиственницы на Таймыре представляют одиночные деревца (или малые их группы) на типично-тундровом напочвенном покрове или в кустарниковых зарослях. Относить ли такие участки к типично- или южнотундровым, или лесотундровым?.. — вопрос, лишенный особого смысла, т. к. они являются промежуточными и в пространственном, и во временном отношении. На Западном Таймыре ситуация усугубляется тем, что красная популяция лиственницы на р. Пясине сложена деревьями, которые можно на равных относить и к *Larix sibirica*, и к *L. gmelinii* (Кожевников, 1984—85в). Эта популяция образовалась при движении деревьев к северу более чем на 50 км в начале нашего века. Возраст деревьев на предделе их распространения не превышает 30—40 лет. В это же время в горах Путорана лиственница распространилась вверх на 100 м выше, чем прежде, достигнув высоты 600—900 м над ур. м. В верховьях Колымы тот же вид лиственницы распространен до высоты около 1000 м (Шило и др., 1983).

В текущем столетии в северном полушарии отмечается потепление с центром в северо-западной Гренландии, где средние температуры повышались более чем на 3° (Рубинштейн, Полозова, 1966). Начиная с 40-х годов идет похолодание, которое, вероятно, наложено на многовековое слабое общепланетное потепление по А. В. Шнитникову, и продлится еще 2—3 десятилетия (Гедеонов, 1973). Пик глобальных температур указывают для периода от начала 30-х до середины 40-х годов (Lamb, 1977). Во многих районах запада Сев. Америки в этот период верхняя граница леса поднялась (Keague, 1982). Судя по возрасту деревьев, в это же время в некоторых местах на Полярном Урале произошло массовое поселение лиственницы на верхнем ее предделе, который был обозначен одиночными деревьями, в настоящее время имеющими возраст около 150 лет. Из межгорной долины с р. Сось *Larix sibirica* и *Betula pubescens* распространились к западу, в предгорное расширение этой долины, в котором существует ландшафт южных тундр. *Betula pubescens* в это время проникла в Приуралье до Воркуты. Тогда же достигла нынешнего предела древес-

ной растительности на Чукотке *Betula pendula* (*B. platyphylla*) (в районе Телекайской рощи наиболее старые деревья имеют возраст 60—70 лет и нет следов отмерших деревьев). Однако предел распространения лиственницы в Анадырском крае в это время не изменился, хотя не исключено, что отдельные деревья появились там, где их раньше не было. Мелкие деревца лиственницы были, например, отмечены в начале 30-х годов близ пос. Марково (Тюлина, 1936). В островных лесах в тундровой зоне (Море-Ю, Ары-Мас, Телекайская роща) произошло оживление древесной растительности, фиксируемое по подросту (Толмачев, Токаревских, 1968; Норин и др., 1971; Кожевников, 1984—85б) по окраинам этих лесов. На Аляске в годы войны отмечено расселение бальзамического тополя на ранее не заселенные им территории, тогда как с елью этого не произошло (Griggs, 1946).

Таким образом, потепление в первой половине XX века привело к экспансии деревьев в тундровую зону, и при этом северная граница лесотундровой зоны сдвинулась на север до предслов, обозначенных отдельными деревьями во время более ранней миграции.

Более существенное потепление, чем в начале нашего столетия, происходило около 150 лет назад; согласно Н. В. Ловелиусу (1979), в 1840-х годах. По свидетельству А. Миддендорфа (1867), в 18-м столетии Олафсен видел в Исландии березовые леса средней высоты 2—3 м с отдельными деревьями 5—6 м, протягивающиеся на милю и более. «В настоящее время они превратились в кустарник» (с. 578), — писал он далее. В равнинном Приуралье граница произрастания деревьев продвинулась к северу на 20 км. На границе произрастания деревьев в наше время в Приуралье, а также на верхней границе лесного пояса на Полярном Урале хорошо различаются деревья двух генераций: потепления в текущем столетии и периода порядка 150 лет назад. Очевидно, между этими периодами было время, неблагоприятное для прорастания семян, но терпимое для уже росших деревьев. Ползучие ели (ниже срика) были известны на южном берегу Новой Земли. Миддендорф (1867) считал эти сведения надежными. Появление там ели, а также древесной березы (согласно тому же автору) скорее всего относится к потеплению около 150 лет назад. В этот период лиственница поселилась на современной верхней границе произрастания деревьев на Полярном Урале. В современной лесотундре Западного Таймыра росли более толстые деревья, чем теперь (сохранились пни). В свое время Миддендорф (1867) отметил, что предел лесов на р. Пясине находится под 70 1/4° с. ш. Он указал, со слов своего толмача, что при поселении Крыжево (Кряжево) на р. Пясине лес достигает 4.2 м высоты и 10 см в поперечнике только в хорошо защищенных местах. «Не полную четверть мили оттуда лес совершенно прекращается. С Угарного начинается в том крас криворослый лес».

В настоящее время близ Кряжей растет такая же лиственница (до 5 м выс.), как указана Миддендорфом, а та, которую он видел, выросла в довольно крупные деревья, подвергшиеся вырубке лет 40 назад (судя по состоянию пней), т. е. в годы строительства Норильска, куда часть грузов доставлялась по Пясине. При этом лес не восстановился.

Данные Миддендорфа, таким образом подтверждают, что наиболее северные деревья (точнее деревца) тогда еще не росли. Однако в 30-х годах стланиковые формы лиственницы были отмечены близ устья Дудыпты (Виноградова, 1937). Следовательно, их рост начался на пороге нашего столетия, а современные редколесья в районе р. Черной существовали и 150 лет назад. В 1922 г. их видел Н. Н. Урванцев (1978, 1981).

На р. Хатанге Миддендорф (1867) указал предел лесов под 72 1/2° с. ш. Он отметил почти внезапно прекращение леса на Боганиде. Около 150 лет назад деревья распространились севернее и произошло заселение лиственницей валиков на

полигональных поверхностях низин. Но вдоль р. Новой (Ары-Мас) мелкая лиственница, согласно Миддендорфу, еще росла. Перестойные деревья на Ары-Масе имеют возраст 200—250 лет (Норин и др., 1971).

В узкой полосе лесотундры в низовьях Колымы в настоящее время растут деревья возрастом около 150 лет. В это время лиственница начала селиться в тундрах в Анюйском нагорье. Уже тогда в бассейне Колымы *Populus tremula* встречалась в долине Анюя до 67 1/2° с. ш. (Миддендорф, 1867). Однако до сих пор осина встречается в северной тайге Северо-Востока спорадически даже в средней части бассейна Колымы (Кожевников, Андреева, 1980), причем в виде молодых деревьев в наиболее прогреваемых местообитаниях. Современные форпосты осины на северо-востоке Азии, а также и Европы (Кожевников, 1988в), находятся в глубине тайги и, судя по возрасту и состоянию деревьев, отражают современное ее распространение к северу. В Европе оно происходит в условиях словой тайги, в Азии — лиственничной.

В средней части бассейна Анадыря признаки продвижения лиственницы на север в течение последних двух столетий отсутствуют. Наоборот вдоль границы северной тайги имеются крупные массивы погибших на корню лиственничников. По их окраинам встречаются одиночные живые деревья двух поколений. Вместе с тем, красивые чозениевые леса составлены деревьями с возрастом не более 150 лет. Этот возраст близок к естественной продолжительности жизни дерева чозения, поэтому он не способствует определению времени формирования островных чозениевых рощ на Чукотке. Но и палеоботанических данных не имеется. Поэтому время появления той или иной рощи может быть только предположительным, основанным на косвенных соображениях, а именно на времени формирования геоморфологической геосистемы, занимаемой рощей.

В период потепления около 150 лет назад к северу и вверх в горах расширился ареал *Pinus pumila*. Потепление в текущем столетии на границах стланика, очевидно, не сказалось, поскольку молодые кусты на них отсутствуют. Верхняя граница стланика на снимке Л. Н. Тюлиной (1936) по нашим наблюдениям с той же точки на Алганском кряже (1975 г.) не изменилась ни на йоту.

С потеплением около 150 лет назад, а также и в нашем веке можно связывать некоторые находки бореальных видов в северной тайге. При потеплениях в течение последних 150 лет многие бореалы больше распространялись меридиально, чем широтно, т. е. в пределах бореальной области. Они не выходят в Арктику или едва выходят в нее узким клином ареала. На Чукотке к ним относятся *Saussurea schanginiana*, *S. oxyodonta*, *Leontopodium ochroleucum*, *Caltha natans*, *Pedicularis tristis*, *Rhododendron aureum*, *Geranium erianthum* и мн. др. (Петровский, Королева, 1975; Кожевников, 1976д и др.). Имеется также ряд видов, в настоящее время едва заходящих на Чукотку, но известных в Сев. Америке (*Elymus jacutensis*, *Poa platyantha*, *Adoxa moschellina*, *Gentiana barbata*, *Galium verum* и др.), что свидетельствует об их вторичном продвижении на Чукотку (после периода отступления в ледниковое время).

В тундровую зону Таймыра в это время распространились из бореальной области *Salix philicifolia*, *S. dasyclados*, *Phlojodicarpus villosus*, *Galium boreale*, *Peucedanum salinum*, а в Приуралье — *Lactuca sibirica*, *Carex juncella*, *Equisetum sylvaticum*, *Polygonum amphibium*, *Coronaria flos-cuculi*, *Filipendula ulmaria* и др. Для большей части бореалов, обитающих в тундровой зоне с более ранних времен период потепления около 150 лет назад был временем оживления популяций. Они увеличились в числе особей и виды заселили новые для себя местообитания.

В последние годы установлено, что комплекс термоксерофильных видов Чукотки, считавшийся ранее реликтовым со времени существования Берингии, составляют преимущественно иммигранты последних столетий. Как показал анализ

геосистем, большая часть этих видов находится в фазе активного расселения (Кожевников, 1988б, в, 1993а). Следует подчеркнуть, что расселение этих видов на северо-восток происходит на фоне усиления океанических признаков климата на Чукотке и отступании границы южных тундр. Следовательно, ухудшение климата не препятствует расселению ряда континентальных видов. Оно связано только со временем, которое потребовалось им для достижения внутренних районов Чукотки. Это подтверждается и расселением птиц в те районы, где они раньше не обитали. Некоторые континентальные виды птиц отмечены как залетные на территории с субконтинентальным климатом, а другие — как уже гнездящиеся, т. е. расширившие свои арсалы (Портенко, 1939, 1972, 1973; Кожевников, 1977в, 1982в, 1984—85б, 1993а; Кожевников, Железнов, 1979). Закономерности размещения птиц в геосистемах в значительной мере те же самые, что и растений (Кожевников, 1982в и др.).

При изменении климата в одних геосистемах вид сокращает численность и исчезает, тогда как в других сохраняется. Следующее изменение климата (возвратное) оживляет сохранившиеся популяции, прежде чем произойдет расселение вида. В северной тайге многие борсальные виды прошли через неоднократное сокращение и оживление популяций. Современный этап (оживление в течение последних 150 лет) выражен крупными жизненными популяциями многих видов в одних геосистемах и полным их отсутствием в других геосистемах со сходной средой. Это характерно для *Dryopteris carthusiana*, *Cystopteris montana*, *Diplazium sibiricum*, *Hierochloe odorata*, *Senecio nemorensis*, *Pyrola minor*, *Carex atterima*, *C. mollissima*, *Moneses uniflora*, *Lamium album* и др. Спорадическая встречаемость крупных популяций дифференциальных видов при наличии многочисленных геосистем, пригодных для заселения этими видами, свидетельствует о том, что они пережили критическое состояние в прошлом. Вместе с тем, это говорит о том, что они не являются свежими иммигрантами. На борсальных видах в северной тайге это положение особенно хорошо прослеживается.

Период потепления в последние 150 лет выделяют в разных северных регионах, часто не дифференцируя его на чередование холодных и теплых интервалов. В Гудзонской провинции на северо-востоке Америки современный климатический период с незначительным потеплением и малыми изменениями лесной растительности устанавливают с 1850 г. по наше время (Dawson, 1983). Таким образом, синхронное потепление в середине прошлого века отмечается циркумполярно, но интенсивность его в океанических и континентальных районах была различной.

За последние 150 лет увеличилось и количество осадков. Это четко фиксируется увеличением заболоченных площадей во всех северных регионах. В водораздельных лесах северной тайги наблюдается развитие сфагновых покровов. Прослеживаются все стадии этого процесса от мелких разбросанных латок сфагнов до сплошных покровов на площадях в сотни гектаров. В тундровой зоне повсеместно отмечается начало заболачивания и расширение давно существующих болот. В высокой Арктике увеличение количества осадков фиксируется по растущему числу снежников, которые появляются на местах, где их раньше не было (судя по количеству нивального наилка). В арктических горах (на Чукотке и Таймыре) сформировалось немало эмбриональных ледничков, а некоторые достигли уже значительной массы. Они не исчезают в аномально теплые годы.

Важным признаком ухудшения климата является деградация растительности на высоких уровнях. При этом остается мощный (до 20 см) почвенный слой, который можно назвать реликтовым. Прослеживаются стадии этого процесса, приходящиеся на разные участки.

Несмотря на многочисленные расчетные данные, касающиеся прогноза изменения климата, состояние геосистем на протяжении всей северной Азии не позво-

длест видеть признаки современного потепления климата, связанного с «парниковым эффектом». Наоборот, по состоянию растительного покрова можно говорить о тенденции похолодания, что подтверждается не только появлением многочисленных ледничков на Чукотке и в горах Бырранга, но и по популяционной географии отдельных видов растений в высокой Арктике. На арктических островах имеется обширная группа видов, представленных исчезающими популяциями (см. 8).

Таким образом, потепления за последние 150 лет, фиксируемые продвижением к северу деревьев на полярной и вверх на высотной границах лесов, не отразились в высокой Арктике.

Еще Л. С. Берг (1947) указал, что за последние 100 лет климат Европы стал менее континентальным: годовая амплитуда температуры воздуха уменьшилась, хотя, как сказано выше, климат изменялся неоднаправленно. Скорее всего, ослабление континентальности началось раньше, чем 100 лет назад и к тому же как в Европе, так и в Азии, за исключением ее внутренних районов.

В XVIII веке начали интенсивно расти ледники на Аляске (Дайсон, 1966; Massulloch, 1967). По-видимому, это было глобальное похолодание, т. к. в XVII—XIX веках и в начале XX века несколько расширились ледники на о. Ю. Джорджия (Clapperton et al., 1978). На Шпицбергене в конце XIX — начале XX века сформировались моренные гряды, которые до сих пор содержат лед (Sinkiewicz, 1982). По свидетельству автора, морены интенсивно преобразуются под действием солифлюкции, смыва, оползания по эрозионным бороздам. На Земле Оскара II (Шпицберген) одна конечно-моренная гряда также образовалась в начале XX века, но у более крупных ледников подвижки происходили и позднее (Lankauf, Preisner, 1982). Кратковременные подвижки льда типа сердечей происходили на этом острове в 20-е и 50-е годы нашего столетия (Niewiarowski, 1982).

Наступание ледников в последние столетия происходило при кратковременных изменениях климата. Возможно, что не все эти изменения вызывали существенные перестройки растительного покрова по соседству с ледниками. На леднике Клатлан (Юкон) установлено, что морены, выносимые из боковой долины на поверхность ледника, приблизительно через 75 лет покрываются лишайниками, затем кустарниками, а через 120 лет елью (Driscoll, 1980; Wright, 1980).

J. Grove (1979) пришел к выводу о том, что глобальная синхронность ледниковых событий доказана лишь для нескольких последних столетий, а для более ранних голоценовых ледниковых наступлений она остается проблематичной.

Интервал 1550—1850 лет в Гудзонской провинции называют небореальным или малым ледниковым периодом, когда леса отступили к югу (Dawson, 1983). На востоке Чукотки в период с 1500 г. по 1850 г. был холодный климат и низкое стояние моря (Арутюнов и др., 1982). Этот период был продолжением сильного похолодания, начавшегося около 1200 г., по данным американских авторов, и переходным интервалом от теплого периода 800—1300 гг., по данным исследователей Чукотки. Согласно обзорным данным (Гриббин, Лэм, 1980), малая ледниковая эпоха охватила все северное полушарие с 1430 по 1850 годы. Однако и в этом интервале отмечаются потепления, а 1421 год в дендрохронологии известен как пик роста (Champion, 1980). Тепло было 100 лет, а в 1530—1540 годах отмечено сильное колебание условий, зафиксированное в годичных кольцах деревьев.

В XIV—XVI веках в Гренландии, Исландии и на Шпицбергене значительно расширились ледники. По-видимому, то же самое произошло на Аляске. Ледник Клатлан длиной 82 км имеет у своего края 7 поясов конечных морен, возраст самого древнего из которых всего около 1200 лет (Driscoll, 1930). Конечные морены на выходе долин из гор отражают подвижки ледника на поздней стадии его существования, а не являются свидетельством предела его распространения. Подвижки лед-

ников отражают циклы «похолодание — потепление», связанные с количеством осадков в области питания ледников. Выводные языки ледников в горах обычно находятся в неравновесии со средой, особенно при потеплениях. Они могут существовать (в результате автокорреляции) среди древесной растительности, как, например, ледник Клатлан, в 3 км от которого на моренах растут *Picea glauca* и *Betula glandulosa* (Birks, 1980). Пыльца этих видов в значительном количестве обнаруживается на поверхности ледника.

Отмечается, что современные ледники Шпицбергена испытали подвижку несколько сотен лет назад, при этом они продвигались дальше, чем ледники райнего дриаса 10 тыс. лет назад (Salvigsen, 1981). В период 750—100 лет назад на Шпицбергене происходили сначала рост ледников, затем их сокращение (Bapanowski, 1977). В последние столетия отмечают интенсивные подвижки ледников в Скалистых горах средней Канады, но они не превышали 1—2 км от современного положения (Luckman, Osborn, 1979).

На формирование местного горного оледенения оказывают влияние многие факторы (Тронов, 1966), причем те же факторы определяют характер дифференциации растительного покрова на ином климатическом фоне. К числу этих факторов относятся размеры массивов гор, их расчлененность, уплощенность водоразделов и вершин, положение по отношению к влагонесущим потокам воздушных масс и т. д. Похолодание, обусловившее местное оледенение, характеризуется кратковременностью. Оно оказывает влияние на растительный покров, устраняя из него теплолюбивые элементы (преимущественно борсальные), и, благоприятствуя холодолюбивым (преимущественно арктоальпийским). При этом происходит более резкая дифференциация геоморфологических геосистем.

Похолодание, имевшее место в период с XIII по XVIII столетия, сдвигало границы древесной растительности к югу и вниз (в горах) и, следовательно, подтверждает приведенные выше данные о продвижении ее к северу и вверх (в горах) в течение последнего 150-летия. Из этого следует весьма важный вывод, что на изменения климата реагируют прежде всего древесные породы. При потеплениях, даже краткосрочных (несколько десятилетий), они выдвигаются на север и внедряются в тундровую растительность, а при похолоданиях первыми исчезают также деревья, но лесной растительный покров, сформировавшийся под древесным пологом, остается, постепенно трансформируясь, если похолодание продолжается.

Похолодание, начавшееся 1200—1300 лет назад, существенно понизило границу древесной растительности на Урале (Шиятов, 1982). Надо полагать, что и в других, особенно субарктических горных системах, она снизилась, хотя и одновременно. В горах Сунтар-Хаята остатки погибшего лиственничного леса, находящегося на 100 м выше современной границы лесов, имеют возраст 420 ± 50 лет (Максимов, 1972). Вероятно, сдвигалась на юг и северная граница лесов. Отмечено, что на севере Западной Сибири наблюдается синхронность прироста деревьев на больших пространствах на разных экотопах и большой возраст (400—500 лет) деревьев (Комин, 1979). Наиболее сильное снижение прироста и даже отступление полярной границы леса происходили во время совпадения минимумов вековых и полуторовековых циклов (Шиятов, 1979). Вместе с тем, судя по фитогеографическим показателям, таким, как сохранение многих лесных видов в глубине тундровой зоны со времени голоценового оптимума, это похолодание было все же незначительным. Оно не привело, например, к радикальному изменению тундровых геосистем на севере Путораны и на Чукотке. К категории радикальных изменений можно относить, например, разрушение тундровой торфянистой дернины, если не на равнинах, то хотя бы на возвышениях и в предгорьях. В результате поток мигрантов на плато Путорана с севера был слабым. До сих пор на этом плато обнаруживаются районы, в

которых отсутствуют даже вездесущие арктоальпийцы, такие, как *Salix reticulata*, *pedicularis oederi* и др., несмотря на изобилие адекватных местообитаний. На Чукотке также во многих горных районах отсутствуют обычные арктоальпийцы (*Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Minuartia arctica* и др.), т. е. их расселение еще не закончилось, хотя происходит оно уже в пределах ареала вида.

В этом же интервале (1200 г. — 1850 г.) могло усиливаться или даже произойти сызначала обезлесение анадырской лесотундры, на месте которой сохранились лесные болота с высокорослыми осоками и зарослями бореальных ив. В последнее время эту лесотундру включают в тундровую зону (в подзону крупных стлаников) за пределами Арктической флористической области (Юрцев и др., 1978) или относят к южнотундровому подтипу субарктического притихоокеанского типа ландшафтов (Исаченко, 1985). Было, однако, показано, что в бассейне среднего течения р. Анадырь тундровая компонента в растительном покрове отсутствует и, хотя деревья здесь редки (за исключением прирусловых рош), низкорослая растительность в разных геосистемах, а также высокорослые ивняки являют собой продолжение северной тайги, которое не распространяется на Чукотку (Кожевников, 1977б, 1978ж, з, 1980а, б, 1981а, б, 1982в). Поэтому данная территория относится к лесотундре.

Похолоданию, начавшемуся в 1200—1300 гг., предшествовало потепление, на Чукотке длившееся 500 лет (Арутюнов и др., 1982), а в Гудзонской провинции — 800 лет (Dawson, 1983). Период 1200—1100 гг. называют даже вторым климатическим оптимумом голоцена (Гриббин, Лэм, 1980). Средняя летняя температура возросла более, чем на 1°. На Полярном Урале в период IX—XIII веков древесная растительность поднималась выше, чем в последующие столетия, и только в последние 60 лет началось заселение деревьями тех мест, где они росли в названный период (Шиятов, 1984).

События, происходившие при потеплении в этот период, не могут быть достоверно увязаны с современным растительным покровом без результатов использования других методов. Можно лишь предположить, что граница древесной растительности сдвигалась к северу. Чередование похолоданий и потеплений, фиксируемое разными методами в разных странах, происходило и в более ранние фазы субатлантического периода — 0—2500 тыс. лет назад. В целом, этот период считается холодным, поскольку он сменил суббореальный период, следующий после голоценового оптимума. Таким образом, потепления в субатлантическое время происходили на фоне общего похолодания. Несмотря на длительность некоторых потеплений (несколько столетий), данных о продвижении границы леса в субатлантическое время севернее современной не имеется. Следовательно, на территории южных тундр происходило чередование усиления и ослабления развития кустарников. При этом возникли смешанные заросли бореальных и арктоальпийских видов ив в долинах рек (*Salix phylicifolia*, *S. lanata* на Полярном Урале, *S. boganidensis*, *S. alaxensis* на Западной Чукотке).

Самые северные островные леса: Морс-Ю, Ары-Мас и Телекайская роща образованы разными древесными породами, но имеют довольно много общих видов, в том числе кустарников: *Salix pulchra*, *S. lanata*, *S. hastata*, *Juniperus sibirica*, *Betula nana*, а также кустарничков и трав. В массиве Морс-Ю имеются характерные для северной тайги Европы виды: *Salix dasyclados*, *S. viminalis*, *S. phylicifolia*, которые обычны в тайге и встречаются в лесотундре Путораны — Западного Таймыра, но в массиве Ары-Мас эти виды отсутствуют. Зато в нем представлены восточносибирские виды, достигающие на востоке Азии Телекайской роши: *Salix boganidensis*, *S. alaxensis*, *Betula divaricata*.

При потеплениях древесная растительность стабилизировалась за счет семенного возобновления. При этом появлялись формы физиологически более адаптированные к суровым условиям. При похолодании древесная растительность поддерживалась за счет автокорреляции. При внешних воздействиях определенной силы она могла исчезнуть. Выше было отмечено, что в настоящее время во многих северных районах древесная растительность находится близ точки бифуркации. То же самое отмечено другими авторами. Так, Г. Н. Егорова (1983), характеризуя древесную растительность в горах, окружающих Омолонскую впадину, пишет: «Структура фитоценозов редколесий здесь, в экстремальной для лесной растительности климатической обстановке, чрезвычайно неустойчива. Малейшие неблагоприятные изменения субстрата ведут к ее перестройке по тундровому типу значительно ниже температурного предела распространения лиственницы» (с. 54). В подтверждение сказанного можно привести наши данные о причине гибели лиственничных массивов в Анадырской лесотундре (Кожевников, 1977б, 1981б) — изменение почвенно-грунтового водного режима, что повлекло за собой поднятие зеркала мерзлоты и гибель леса.

На обнаженных склонах гор при потеплении формировался сплошной моховой покров, способствовавший поднятию верхней границы субарктических кустарничков и *Betula nana*. Его деградация при похолоданиях приводила к расширению щебнистых и гумусных субстратных геосистем. В настоящее время на многих плоских вершинах гор наблюдается мощный гумусный горизонт, который не мог образоваться под горной растительностью, существующей здесь теперь. Следовательно, разнообразие и общая площадь субстратных гумусных геосистем увеличились, что и способствовало миграции арктоальпийцев, отсутствовавших здесь прежде. Аналогичный процесс происходил на Аляске, несмотря на то, что Чукотка и Аляска различаются не только массивностью, но и условиями физико-географического окружения. Приаляскинское поверхностное течение теплос и направлено с юга вдоль побережья Аляски к мысу Барроу. Наоборот, Чукотский полуостров омывается холодным течением из Северного Ледовитого океана, подходящим к Чукотке восточнее мыса Сердце-Камень и огибающим полуостров с севера (Коучмен и др., 1979).

В субатлантическое время активизировались арктические и арктоальпийские виды. Некоторые из них только в этот период достигли с запада Берингова пролива (*Crepis chrysantha*, *Silene stenophylla*, *Salix reptans*, *S. nummularia*, *S. krylovii*, *Nardosmia glacialis*, *Erigeron komarovii*, *Carex melanocarpa*, *Festuca kolymensis* s. l., *Claytonia arctica*, *Luzula beringensis*, *Antennaria villifera*, *Polygonum tripterocarpum*, *Stellaria fischerana*, *Cardamine victoris*, *Ermania parryoides* и др. Они отсутствуют на Аляске, где широко представлены пригодные для них местообитания, что и является доказательством их недавней миграции на Чукотку (когда Берингов пролив открыт) наряду с их редкостью на востоке Чукотского п-ова. Это подтверждается и тем, что целый ряд арктоальпийских видов на Чукотке еще не достиг Берингова пролива, но находится в процессе расселения на восток (*Oxytropis middendorffii*, *Polygonum laxmannii*, *Dicentra peregrina*, *Pachypleurum alpinum*, *Saxifraga punctata*, *Pedicularis amoena*). Некоторые арктоальпийцы в настоящее время едва расширили свои ареалы на Чукотку (*Pedicularis hirsuta*, *Nardosmia gmelinii*, *Arenaria tschuktschorum* и др.).

Сходная ситуация наблюдается на Аляске, где многие арктоальпийцы распространены до Берингова пролива (*Boykinia richardsonii*, *Saxifraga tricuspidata*, *Lupinus arcticus* и др.) (Hulten, 1968), но отсутствуют на Чукотке, где имеются соответствующие для них условия. Следовательно, когда существовала Берингия, через которую мигрировали на Чукотку многие американские виды, этих видов в

районе Берингии не было, хотя они, вероятно, существовали где-то в восточной части бассейна Юкона.

Не лишне заметить, что аналогичные явления по обе стороны Берингова пролива означают не что иное, как симметрию, установление которой говорит о правильном понимании природного процесса. Кроме того, становится очевидным, что одним из географических параметров является понятие «ось симметрии». Наиболее наглядной осью симметрии как раз и является Берингов пролив.

О расширении ареала, а не о сужении его свидетельствует фронтальная, а не островная, граница ареала вида и состояние его краевых популяций. Равнинные территории с практически сплошным тундровым покровом, как в южных тундрах, являются заметным препятствием для многих арктоальпийцев. Тем не менее, в субатлантический период, в фазы его похолодания, когда складывались похолодания разных циклов, арктоальпийцы распространялись на юг, где их до того не было. Это хорошо видно в южных тундрах европейского Приуралья, где во время похолоданий субарктический тундровый покров на верхних частях возвышенностей трансформировался в связи с пучением грунта в типично тундровый или вовсе разрушался, что давало возможность селиться в таких местах арктоальпийцам (*Dryas octopetala*, *Pedicularis oederi* и др.). Реки, текущие из тундровой зоны в лесотундровую и таежную, способствовали вселению арктоальпийцев в нехарактерные для них зональные условия (путем переноса диаспор), если там имелись подходящие местообитания. Такие местообитания обычно связаны с деятельностью реки и, как говорилось, находятся в спиральном круговороте ландшафтных перестроек, сопровождавших изменения климата. Многие арктоальпийцы не распространились, однако, южнее лесотундры.

Похолодание привело к формированию островных лесотундровых участков в северной тайге, например, в районе пос. Сивая Маска (Растительность и почвы..., 1982). Такие участки приурочены к возвышенным элементам рельефа. Их недавнее образование объясняет обилие в них бореалов и отсутствие столь характерного арктоальпийца, как *Dryas octopetala*. На о. Ньюфаундленд было отмечено, что тундра может образовываться и при сведении леса, но арктоальпийские виды населяют искони безлесные территории (Dammann, 1983). Под «искони» подразумевается период после оледенения, но арктоальпийцы способны заселять территории, занятые прежде лесом, если геосистемы пришли в соответствие с их экологическими потребностями, и, если имелись агенты заноса их диаспор. Естественно, что заселение островных геосистем сопряжено с трудностями преодоления барьеров, которыми являются территории с неадекватными условиями.

Расширение тундры к югу отмечено в районе западнее Гудзонова залива (Kallio, Soneson, 1983). Авторы считают, что это расширение сузило лесотундру до 10 км. Однако, по другим источникам, ширина лесотундры на востоке Канады варьирует до 300 км (Larsen, 1974), и облик растительности в этом экотоне очень непостоянен (Elliott-Fisk, 1983). Лесотундра представляет буферную зональную геосистему. Она больше реагирует на похолодания в северной своей части, а в южной может сохраняться неизменной. В ходе потеплений лесотундра сужается с юга больше, чем расширяется на север.

Изменение климата может быть опосредованно тектоническими движениями. Как уже говорилось, на Чукотке происходит интенсивное поднятие Амгуэмо-Куветского массива. В результате сравнительного анализа двух параллельных равнин (верхней части Амгуэмы и Чантальвергына), находящихся на востоке этого массива, установлено, что долины поднимались равноценно, но при этом в первую открылся свободный доступ океанических воздушных масс, а во вторую доступ этих масс был затруднен горным массивом и к тому же имелся отвод их по долине р.

Экитыки. В результате в долине р. Чантальвсергын существовал и до сих пор проявляется более континентальный режим среды, чем в верхней части долины р. Амгуэмы. Топографические показатели позволяют думать, что уровень долины Амгуэмы, при котором в нее начали проникать океанические массы воздуха, был на 20 м ниже, чем теперь. Геоморфологические признаки свидетельствуют о такой же скорости поднятия в данном районе как в Скандинавии и Забайкалье — до 1 (2) см в год. Следовательно, поднятие на 20 м происходило около 2000 лет. Значит, 2000 лет назад началась деградация южнотундрового растительного покрова в верхней части долины Амгуэмы, тогда как в долине Чантальвсергына он хорошо сохранился (Кожевников, 1984—85в, 1989б). Переход растительного покрова из категории южнотундрового в категорию типично тундрового, таким образом, произошел за время порядка 2000 лет. При этом на зональном фоне типичных тундр остаются «островки» южных тундр, положение в ландшафте и состояние которых обусловлено свойствами орографических и геоморфологических геосистем.

Глюциоизостатическое поднятие гор Бырранга способствовало образованию ледников в субатлантический период, которые существуют поныне (Таймыро-Североземельская область, 1970). В это же время на севере о. Элмир возник ледник, от которого откалываются ледяные острова (Крэри, 1958). В более южных районах формировались гидролакколиты (пинго) (Васьковский, 1970).

За последние 3000 лет в Скалистых горах предполагается 8 наступаний ледников, на Баффиновой Земле — 5, на Аляске и Юконс — 2 (Grove, 1979). В некоторых районах Скалистых гор неогляциальные конечные морены находятся на большем расстоянии от ледников, чем морены самой последней фазы наступания (Hepoch et al., 1979). Авторы указали, что в Национальном парке Банф в долине (на выс. около 2200 м над ур. м.), освободившейся от ледника около 10 тыс. назад у конечных морен «малого ледникового периода» ледниковый язык находился еще в 1917 г. В настоящее время ледники хр. Брукса отступают. Когда отодвинулся фронт ледника Голден-Игл мощностью 60 м, то обнажился участок с неразрушенными грунтами и валунами с отмершими мхами и лишайниками. Возраст мхов 1120 ± 80 лет, т. е. они оказались погребены при неогляциальной подвижке. Сохранность мерзлотного рельефа, мхов и лишайников, вероятно, можно объяснить тем, что ледник рос путем постепенного накопления снега и льда перед своим фронтом, а не двигался активно вниз по склону (Calkin, Ellis, 1981).

Близ Фэрбенкса имеются торфяники, накопление которых происходило приблизительно 3500 лет назад. С самого начала в них образовывались ледяные клинья. Лишь около 2000 лет назад их развитие прерывалось, вероятно, в связи с лесными пожарами и сухими летними сезонами, когда повысилась граница лесов на Аляске (Hamilton et al., 1983). Авторы установили возобновление развития ледяных клиньев в последние 300—400 лет, что совпало с наступаниями ледников.

На противоположном конце американского материка — на Баффиновой Земле после 3200 лет назад наступил период новоледниковья с чередованием холодных сухих и влажных теплых условий, сопровождавшийся золотой активностью и развитием торфяников (Дукс, 1979). Вместе с тем указано, что на п-ве Камберленд (Баффинова Земля) в интервале 4—5 — 2—2.5 тыс. лет назад отмечена пыльца ив, достигающая максимума 2.5 тыс. лет назад. Позднее фиксируется максимум пыльцы всерскоцветных. В последнюю тысячу лет преобладает пыльца злаков, на сырых местах — осок (Short, Andrews, 1980). Наступание льдов на Баффиновой Земле происходило и 1800 лет назад (Corbellini, Valentino, 1977). Однако на этом острове в зал. Фробишер получены СПС, свидетельствующие об относительно теплом климате 2000—1650 лет назад, когда в район поступали южные ветры. В период 1650—900 лет назад климат там стал холодным и аридным. Он был холоднее современно-

го (Short, Jacobs, 1982). А около 300 лет назад возник ледовый покров, который в настоящее время располагается на 200—300 м выше, чем в период образования (Williams, 1978). Расчет показал, что современная температура выше таковой в период образования ледника на 1.5°. С. Л. Вильямс объясняет это изменением атмосферной циркуляции над Сев. Америкой, но увязывается ли такое объяснение с наступанием ледников на Аляске?..

В национальном парке Клуэйн (Юкон) и в хр. Брукса около 2.8 тыс. лет назад происходило мощное наступание ледников (Macculloch, 1968). Оно возобновлялось 1250—1050 лет назад и в течение последних 450 лет (Rampton, 1981). В бассейне ручья Гризли (Юкон) следы неоледникового имеют возраст 1890 лет (Bourgeois, Geurts, 1983). Близ оз. Эннадай в Киватине (Канада) предполагается отступление леса и распространение тундры ~ 2200 и 1500 лет назад, связанные, очевидно, с похолоданием. Лесотундра снова появилась здесь 1000 лет назад (Elias, 1982). Во второй половине голоцена началось вымирание хвойных деревьев в нынешнем альпийском поясе на п-ове Гаспе (Payette, Boudreau, 1984). В Квебеке, на северном побережье зал. Св. Лаврентия изучены реликтовые полигональные торфяники, существующие при отсутствии вечной мерзлоты (Dionne, 1983). Радиоуглеродные датировки торфа позволяют считать, что полигональная сеть образовалась в текущем тысячелетии, возможно, в «малую ледниковую эпоху» и среднегодовая температура не должна была превышать -3°. Автор отметил, что это явление свидетельствует о значительных колебаниях климата в исторический период.

Чередование потеплений и похолоданий в последние тысячелетия на фоне направленного увеличения влажности обусловило изменения рельефа, т. е. перестройку ландшафтно-экологических структур. Интенсифицировались склоновые процессы. Неустойчивость склоновых грунтовых масс и спусковой механизм их смещения обусловлены: 1) увеличением крутизны склона вследствие цементации грунтов льдом и снегом; 2) ослаблением базального горизонта склонового чехла за счет деятельности талых вод; 3) высоким давлением поровых вод в отложениях при движении фронта замерзания грунта; 4) вытравливанием погребенных блоков льда ледникового происхождения; 5) тектонической активностью. Склоновые процессы в парагляциальной зоне характеризуются большой интенсивностью и малой повторяемостью (Johnson, 1984). Сползание субстрата по склонам обуславливает образование каменных глетчеров. Пока еще каменные глетчеры не классифицированы и представляют образования разного генезиса (Johnson, 1983). Автор указывает, что каменные глетчеры находятся в ряду аккумулятивных склоновых форм, начинающимся с простого склона с углом естественного откоса для данного типа пород и кончающимся сложными склоновыми формами. Часть каменных глетчеров — показатель перигляциальной обстановки. Каменные глетчеры могут образовываться поэтапно, так что свежие волны накатываются на старый глетчер и в дальнейшем происходит их ассимиляция (Johnson, Nickling, 1979). Скорость движения каменного глетчера может достигать 3 м/год, хотя чаще она менее 1 м/год (Haeblerli et al., 1979).

Субатлантическое похолодание с более мелкими циклами потеплений—похолоданий привело к существенным флористическим различиям аналогичных субстратных геосистем в степени континентальности и орографическому строению районов. Например, на Чукотке в условиях торфяной субстратной геосистемы (ТЛЭ) на оз. Экитыки (глубинный район) и близ пос. Консергино (приморский район) имеется 30 общих видов и почти 60 необщих.

В разных районах Чукотки под поверхностной дерниной обнаруживаются полюбленные остатки стволов кустарников и деревьев (в континентальных районах), свидетельствующие о более теплом климате. Такой климат был в суббореаль-

нос время, представлявшее переход от еще более теплого климата голоценового оптимума (атлантического периода) к современному (субатлантическому). В суббореальный период повсеместно возросла влажность, что, по-видимому, связано с трансгрессией в атлантическом периоде. В Западной Сибири за последние 4500 лет сократились словые леса в связи с похолоданием и усилением континентальности климата. Грандиозных размеров достигло заболачивание. Граница распространения мерзлых пород сместилась к югу до 62—64° с. ш. (Хотинский и др., 1979).

В разных регионах в суббореальный период происходила деградация северных лесов, сформировавшихся в предыдущий период. На северо-западе Канады 3700 лет назад началось смещение северной границы лесов к югу (Кау, 1979). Судя по данным Р. Кау (1. с.), современная лесотундра образовалась именно в этом процессе, а не благодаря продвижению лесов к северу. В низовьях Маккензи около 3700 лет назад высококустарниковая тундра сменилась ерниково-кустарничковой с *Betula glandulosa* (Elliott-Fisk, 1983). Судя по соотношениям современной растительности подобный процесс происходил близ устья Колымы.

Пространственные соотношения растительности в Анадырском крае и на Чукотке также свидетельствуют о длительном отступании границы северной тайги на юг. Следовательно, граница лесов и редколесий, находившаяся на Чукотке, начала смещаться к югу приблизительно в то же время, что и на северо-западе Канады. Однако в приполярной Якутии в это время фиксируется словая тайга (Шофман, 1980), т. е. там леса начали отступать позднее, хотя и на Колыме отмечено сокращение пыльцы древесных (Гитерман, 1985). На пространстве от Анадырского края к западу в пределах северной тайги встречаются геоморфологические и субстратные геосистемы с тундровой растительностью, а самые северные деревья обнаруживаются на тундре. Следовательно, леса надвигались на тундру. Совсем иная картина наблюдается в Анадырском крае. К югу от северного предела лесов здесь нет ничего тундрового. Следовательно, современное положение границы лесов достигнуто при отступании лесной растительности на юг, как на северо-западе Канады.

Таким образом, флуктуация полярной границы лесов в Азии была в течение последних 3500 лет метахронной. В то время, как в Анадырском крае эта граница стабилизировалась при движении с севера на юг, в более западных регионах она выдвигалась позднее к северу. Продвижение хвойных деревьев к северу в текущем столетии фиксируется только на Таймыре, тогда как в других регионах оно лишь сравнялось с пределом, достигнутым 150 лет назад. Однако лиственные деревья (белая береза, чозения, древовидные ивы) продвинулись в XX-м столетии на север за пределы границы лесов. Они расселялись также из островных лесов, существующих в тундровой зоне.

В последние 3200 лет увеличение влажности фиксируется в Европе и на Дальнем Востоке, тогда как в Сибири происходило возрастание континентальности и сухости (Chotinski, 1982). Увеличение влажности началось после снижения температур оптимального времени. На Чукотке завершение оптимума обозначают временем 4000 лет назад (Кинд, 1973; Ложкин, 1973 и др.), тогда как временные рамки суббореального времени в Швеции — 2,5—5 тыс. лет назад (Fries, 1980).

Гибель березы и отсутствие ее возобновления наблюдалось в низовьях Пенжины, в районе, расположенном южнее пределов распространения лиственницы (Тихомиров, 1935). Влияние зал. Шелихова создает здесь ситуацию, аналогичную изменению растительного покрова с юга на север. Но еще 4000 лет назад зал. Шелихова не существовал (Север..., 1970). Следовательно, древесная растительность была распространена южнее, чем теперь.

На юго-востоке Камчатки в середине субатлантического периода существовали хвойные леса с пихтой, которые позднее исчезли в связи с увлажнением и похоло-

данием (Вошилко, 1982). В настоящее время пихта сохранилась на Камчатке в одном месте (Растительность..., 1994).

6.3. Голоценовый климатический оптимум

Время климатического оптимума в голоцене оставило очень выразительные следы в современном растительном покрове всех северных стран. Более того, голоценовый оптимум в той или иной степени проявился на всей Земле либо непосредственно (как потепление), либо благодаря трансгрессии, связанной с ним, которая проявилась даже в Бразилии (Каплин, 1985).

По результатам реконструкции растительного покрова в период климатического оптимума площадь арктического пояса уменьшалась на 30%, субарктического на 40% за счет увеличения площади умеренного пояса (Муратова, Суетова, 1982, 1983). По мнению авторов, фитомасса этих зон могла увеличиться от 13 до 30%, а продуктивность — от 10 до 18%. В Западной Сибири, как полагает О. Н. Шешина (1980а), зональные границы сдвигались к северу во время оптимума неодинаково: северная граница подзоны средней тайги смещалась на 400—420 км, северной тайги — на 150—200 км, лесотундры — порядка 30 км.

Мощное потепление обусловило сильное снижение постоянной ледовитости Полярного бассейна или ее исчезновение, в результате чего и происходила трансгрессия. На Чукотке амгуэмская трансгрессия в зал. Креста и на мысе Дионисия сократилась, вероятно, ~ 5—5.5 тыс. лет назад, и береговая линия приблизилась к современной (Свиточ и др., 1980). В Охотском и Японском морях во время голоценового оптимума уровень моря превосходил современный на 2—3 м (Короткий и др., 1979а). На Чукотке уровень моря повышался до 5 м (Дегтяренко и др., 1982), что соответствует высоте засоленных ландшафтов на приморских террасах. Горячие ключи на востоке Чукотки находились в зоне приморского засоления, и с тех пор около них сохранился целый ряд галофитов, нашедших здесь благоприятный солевой режим.

В Исландии 9—3 тыс. лет назад уровень моря был на 2—4 м выше современно (Bodere, 1977). В сочетании с таким же уровнем моря в это время на противоположной стороне Земного шара это может говорить о стаивании льдов Полярного бассейна во время голоценового оптимума.

Палинологи рассчитали, что в голоценовом оптимуме на севере январские температуры повышались на 10—15°, июльские — только на 2—3° (Суетова и др., 1979). Считается, что набор лесных видов в окрестностях горячих ключей на востоке Чукотского п-ва сохраняется со времени климатического оптимума в голоцене (Тихомиров, 1975б, 1959; Экосистемы..., 1981). Возможно, однако, что он более древний, поскольку в него входят виды с огромным отрывом от области основного распространения. Так, *Athyrium distentifolium* оторван на тысячи километров; *Mentha arvensis* ssp. *piperascens* (*M. sachalinensis*), кроме Сенявинских горячих ключей на востоке Чукотки, известна на Северо-Востоке лишь в верховьях Майна; *Bolboschoenus planiculmis* широко распространен в умеренном поясе Азии, но на Северо-Востоке известен лишь с горячих ключей Гильмимливеем на востоке Чукотки. Этот вид не указан даже для юга Магадаской области (Хохряков, 1985). Ближайшее к восточно-чукотскому местонахождение *Juncus leschenaultii* находится на Камчатке (Hulten, 1972).

На Аляске, на горячих ключах п-ва Сьюорд также имеются виды, находящиеся в значительном отрыве от области основного распространения (*Aphragmus eschscholtzianus*, *Androsace alaskana*, *Crepis nana*, *Carex bicolor*, *Alopecurus aequalis*, *Agrostis scabra*) (Kelso, 1983). Только последний вид, широко распространенный в Азии (Цвелев, 1976), является общим с набором чукотских терм, однако, и на Се-

веро-Востоке его ареал находится значительно южнее, в северной Охотии (Хохряков, 1985).

Таким образом, наборы лесных видов близ горячих ключей Чукотки и п-ова Сьюорд специфичны, что опять говорит о симметрии явления, как и наличие на юге Чукотки и на юге аляскинской Арктики серий бореальных видов, оторванных от основных ареалов на 200—640 км (Phillips, 1983). Их изоляция произошла скорее всего после оптимума. Отметим, что это — принципиально иной комплекс видов по сравнению с южной Чукотской, т. е. параллельная история растительного покрова на северо-востоке Азии и на Аляске осуществлялась во время оптимума разными видами.

Надежных данных о проникновении на Чукотский п-ов *Pinus pumila* не имеется. Однако, судя по тому, что в первой половине голоцена он был представлен на Северо-Востоке слабо (Шило и др., 1983), в оптимальное время кедровый стланник активизировался и проник на западе Чукотки до о. Айон (Новейшие..., 1980). По видимому, к этому же периоду относится пыльца лиственницы, сосны и березы в торфянике на о. Раутан (Тюлина, 1936). Не исключено, что в это время на Чукотке росла даже ель, пыльца которой обнаруживается в поверхностных слоях и в торфе даже на мысе Дежнева (Тюлина, 1936). Ольховник был широко распространен на Чукотке, и вместе с ним достигли восточного предела Азии *Boschniakia rossica*, *Oxycoccus microcarpus*, *Pinguicula villosa*, *P. spathulata*, *Lycopodium annotinum* ssp. *pungens* и др., в настоящее время обитающие совместно с *Alnus fruticosa* в резко континентальных геосистемах Чукотки и имеющие дизъюнкцию через весь Чукотский п-ов.

В низовьях Пенжины в оптимальное время существовала тайга, от которой до настоящего времени сохранились такие реликты как *Moneses uniflora*. Сюда распространились также охотские виды, находящиеся теперь на северном пределе распространения: *Sieversia pentapetala*, *Pulsatilla ajanensis*, *Sorbus sambucifolia*, *Rosa amblyotis*, *Bryanthus gmelinii* (Сочава, 1932; Павлов, 1939; и др.). Из Охотии и с Камчатки в бассейны Пенжины и Анадыря мигрировали *Oxytropis kamtschatica*, *Aruncus kamtschaticus*, *Iris setosa*, *Salix pseudopentandra*, *Lonicera edulis*, *Geranium erianthum*, *Ribes dikuscha*, *Corispermum crassifolium*, *Calamagrostis sesquiflora* и другие виды с бореальными притихооксанскими ареалами.

В период оптимума, который иногда разделяют на два оптимума (Борзенкова, 1992), на фоне глобального потепления четко проявляется метахронность явлений, обусловленная различной инерционностью геосистем. Например, в Канаде и Скандинавии только в оптимальное время дотаяли льды, тогда как на тех же широтах в Азии они стояли за несколько тысяч лет до того. Однако и в Канаде события развивались разновременно. В низовьях Маккензи сомкнутые елово-березовые леса сформировались 8500 лет назад, а 5500 лет назад они сменились высококустарниковой тундрой. На Лабрадоре леса начали формироваться 4500 лет назад (Elliott-Fisk, 1983). В центральной Канаде льды дотаяли 6500 тыс. лет назад. На их месте сформировалась травяная тундроподобная растительность, быстро сменившаяся бореальной. Леса распространялись на 300 км севернее, чем теперь. На о. Кодьяк лес из *Picea sitchensis* оторван от границы сплошных лесов юго-восточной Аляски на 100 миль (Griggs, 1946). Наиболее старые деревья имеют возраст 200 лет. Этот лес является осколком растительного покрова гипситермала, но в последние десятилетия он пережил стадию обновления.

По расчетным данным в северных районах России во время оптимума (5—6 тыс. лет назад) температура июля повышалась на 3—4° относительно нашего времени (Бурашникова и др., 1982). Кроме того, на севере континентов было суше, чем теперь (Дроздов, 1982).

Голоценовый оптимум проявился циркулярно, но по некоторым данным есть территории, где он не выражен, например, на северо-западной Аляске (Швегер, 1973).

На Кольском п-ове лесная растительность в атлантический период достигала побережья Баренцева моря: в ней доминировали сосновые и березо-сосновые формации (Лебедева, 1983). В Швеции *Pinus sylvestris* в настоящее время встречается до выс. 740—860 м. Однако на выс. 920—1035 м, т. е. на верхней границе современного распространения березы, найдены пни сосны, возраст которых от 8550 ± 110 до 4270 ± 90 (Kullman, 1980).

В Азии в течение бореального и особенно атлантического периодов лесная растительность продвигалась к северу на 500—600 км (Белова и др., 1982а). Но в Западной Сибири 7200 лет назад отмечено похолодание (Волкова, Левина, 1982).

На Таймыре уже 8000 лет назад в бассейне Хатанги появились таежные элементы (Никольская и др., 1980). По некоторым данным климат на Таймыре был настолько благоприятнее современного, что древесная растительность распространялась вплоть до мыса Челюскин (Таймыро-Североземельская..., 1970; Урванцев, 1981). Нельзя, однако, сказать, что эта точка зрения серьезно обоснована. Многие заключения о продвижении древесной растительности к северу основываются на спорово-пыльцевых спектрах и нуждаются в подтверждении данными других методов в том, что касается дальности сдвига полярной границы лесов. Более достоверны данные, согласно которым в оптимуме голоцена в центральной части Северо-Сибирской низменности господствовали редкостойные березово-лиственничные леса с примесью ели (Белорусова, Украинцева, 1980). На севере Средне-Сибирского плоскогорья в атлантическое время росли леса из ели, сосны, березы и др. Климат был более теплый, чем теперь и в бореале (Бардеева и др., 1980).

Интенсивные миграции различных экологических групп растений происходили не только в Арктике и Субарктике, но и в более южных районах. На Путорану продвинулись среднесибирские виды, среди которых были лесные (*Actaea erythrocarpa*, *Aconitum czekanovskyi* и др.) и горные (*Dendranthema zawadskii*, *Dracocephalum nutans*, *Carex atterima* и др.) виды. Из Восточной Сибири на Путорану шел субширотный миграционный поток видов, включавший представителей якутского ксеротермного комплекса, многих из которых достигли западных районов плато со значительно менее континентальным климатом, чем в восточных районах (*Phlox sibirica*, *Potentilla inquinans*, *P. asperrima*, *Oxytropis deflexa*, *Arabidopsis bursifolia*, *Dryas grandis*, *Astragalus inopinatus*, *A. schelicholii*, *Thlaspi cochleariforme*, *Artemisia laciniatiformis*, *A. dracuncululus*, *Pedicularis tristis* и др.). На Полярный Урал во время оптимума распространились многие более южные бореальные виды (*Padus avium*, *Geum rivale*, *Milium effusum*, *Valeriana officinalis*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Salix myrsinites*, *Thalictrum minus*, *Rubus humulifolius*, *Nardosmia laevigata*, *Cirsium helenioides* и др.). Из Сибири через Полярный и Северный Урал происходили миграции на европейский северо-восток. Они начались до оптимального времени, но в этот период были особенно интенсивны. Такие виды как *Aconitum septentrionale*, *Delphinium elatum*, *Atragene sibirica*, *Heracleum sibiricum*, *Rubus sachalinensis* и др. придают, по словам А. И. Толмачева (1932), северо-восточной европейской флоре известный сибирский оттенок. В результате гибридизации *Trollius europaeus* и *T. asiaticus* на Полярном Урале возник *T. apertus*, совмещающий признаки родительских видов и не приобретший собственных.

На юге Средней Сибири повсеместно распространились *Tilia sibirica*, *Quercus magnolica*, *Ulmus pumila* (Белова и др., 1982).

Многие бореалы продвинулись к северу по всей Евразии. Это — *Nymphaea tetragona*, *Cicuta virosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Chamaedaphne calyculata*, *Antennaria*

dioica, *Rumex aquaticus*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. praelongus*, *P. pusillus* и мн. др. В настоящее время некоторые из них еще изредка обнаруживаются в южных тундрах, другие сохранились как редкость даже в северной тайге.

Существенные изменения растительного покрова повсеместно установлены палинологами. В Яно-Индигорской низменности в оптимуме голоцена отмечено продвижение древесно-кустарниковой растительности далеко на север (Рыбакова, Пирумова, 1980). В среднем течении Алазсы в оптимальную фазу развития растительности господствовали редкостойные леса из березы и лиственницы с подлеском из ольховника (Каплина, Рыбакова, 1978). Однако в низовьях Яны климатические показатели были ниже современных, хотя в спектре, приводимом для низовий Яны, имеется пыльца *Picea obovata*, исчезающая около 4000 лет назад (Величко и др., 1994). В верховьях Колымы в оптимальное время основной лесообразующей породой была лиственница, но много было и березы, а на поймах существовали леса из тополя и чозении, тогда как кедровника было меньше, чем в настоящее время, и только 4500 лет назад его обилие возросло, и растительность стала близкой современной (Ложкин, Прохорова, 1980). На М. Анюс наступление тайги зафиксировано 6—7 тыс. лет назад по возрастающему количеству пыльцы деревьев и кустарников (Каплина и др., 1980а). Авторы указали, что сезонный слой в это время достигал 1.2—1.3 м против 0.4—0.5 м в настоящее время.

В отложениях голоценового оптимума в Анадырском лимане доминирует пыльца деревьев и кустарников (лиственница, древесная береза, ольха и др.), т. е. здесь существовали лиственничные редколесья (Боярская, Гунова, 1982).

По данным Т. Д. Боярской (1982), в конце борсала и первой половине атлантического времени на о. Айон господствовали кустарниковые тундры с разреженными деревьями (береза, ольха). По-видимому, эта растительность и образовала остатки в отложениях древних аласных котловин на этом острове, представленных слоистыми песками, супесями с прослоями торфа и растительной трухи. Согласно радиоуглеродным датам (5680 ± 90 ; 6920 ± 110 ; 8470 ± 140), возраст их ранне-среднеголоценовый (Свиточ и др., 1979). На северной Чукотке в середине голоцена море проникало до подножий гор (Дегтяренко, 1971).

Согласно Ш. Ш. Гасанову (1969), на Чукотке «во второй половине голоцена после термического оптимума произошло повсеместное поднятие территории, контролируемое по эрозионному врезу гидросети в аллювий первой террасы и возникновению абразионного уступа в отложениях морской террасы. Вслед за этим произошло поднятие уровня моря, связанное с окончательным таянием ледников. Признаки среднеголоценовой трансгрессии выявлены на побережьях Северной Америки (Fairbridge, 1959; Cagray, 1961) и дальневосточных морей (Соловьев, 1959), поэтому вывод о гляциоэвстатической природе этого поднятия кажется вполне обоснованным». Поднятие уровня моря во время оптимума связывается со стаиванием паковых льдов (Norsley, Herman, 1980). Оно происходило на фоне поднятия суши, которое более проявилось в горных районах, а низменные приморские районы затронуло мало или вовсе не затронуло.

На юге Чукотки, в районе зал. Креста в оптимальное время существовала лиственничная лесотундра и разреженные леса наряду с тундрой (Гасанов, 1969, 1979). Равнинную лесотундру показывают до восточной оконечности Чукотского п-ова, тогда как горная лесотундра достигала лишь основания этого полуострова (Гитерман и др., 1968). Имеющиеся представления, таким образом, говорят о дифференциации растительного покрова полуостровной и материковой Чукотки, которая существует и теперь, но в более южной варианте. По всей видимости, растительный покров в западной части бассейна Амгуэмы представлял аналог современного растительного покрова геоморфологических геосистем долины р. Майн и

смежных склонов Алганского кряжа в южной анадырской лесотундре сразу к северу от границы северной тайги (Кожевников, 1877б, 1980а, 1981а). В этом районе существуют горные лиственничные редколесья и березняки, а также степоиды и заросли кедрового стланика, лесные болота, тополевыя рощи и древовидные приречные ивняки из бореальных видов ив. Специфические тундровые формации здесь отсутствуют.

Перечисленные элементы растительности в современных районах Чукотки во всем комплексе не встречаются, а рассеяны по различным орографическим геосистемам. Наиболее полно они выражены в районе Телекайской роши. Более того, кедровый стланик и не распространялся севернее его современной границы, также как и лесные болота с вахтой, цикутой, высокорослыми осоками, а древовидные бореальные ивы представлены одиночными экземплярами. В Анадырском крае тополь (*Populus suaveolens*) в более континентальных районах образует леса, к которым в малом количестве примешана чозения. Такие отношения названных видов деревьев прослеживаются от Колымы до Майна. В менее континентальных районах леса образует чозения, а тополь лишь незначительно примешивается к ней. На периферии таежной зоны в Анадырском крае в более континентальном районе Майна существуют тополевыя с редкой чозенией леса, а в менее континентальной Марковской впадине — чозениевыя с колками тополя. С тополевыми лесами соседствуют лиственничники, а в Марковский впадине лиственницы нет.

На Западной Чукотке существует аналогия: самые восточные островные рощи образованы чозенией, мигрировавшей сюда во время оптимума, тополя в них нет. Тополевыя колки с одиночными чозениями встречаются только в западных отрогах Амгуэмо-Куветского массива, по р. Юрумкувеем, т. е. в более континентальной обстановке.

Таким образом, континентальность климата в долинах материковой части бассейна Амгуэмы во время оптимума приблизительно соответствовала таковой современному району Марково на Анадыре. Отсюда следует проблематичность существования здесь в это время лиственницы, но большая вероятность ее наличия немного южнее — вдоль подножий хр. Искатень и далее на восток, что и подтверждают палинологические данные. Тем самым подтверждается и расчетное повышение температур во время оптимума на 3—4°. Сообщалось, что из долины р. Майн леса из березы, ольхи и лиственницы в оптимальное время выходили на плакоры (Боярская, 1982), но они и теперь не ограничены долиной.

Во второй половине атлантического периода (около 6000 лет назад) на западной Камчатке появились березовые леса, а 5000 лет назад они достигли максимального развития. В конце этого периода появился кедровый стланик, а в Центрально-Камчатской депрессии получили развитие еловые леса (Егорова, 1982).

Предполагают (Shackleton, 1982), что на арктической Аляске в голоцене не было значительных изменений климата. Однако максимальному наступанию льдов в хр. Брукса около 4500 лет назад предшествовал длительный (не менее 1500 лет) период значительного сокращения льдов (Calkin, Ellis, 1980). Этот период и соответствует оптимальному времени. Изучение фауны остракод и палинологические данные говорят о существенном потеплении (порядка на 11° больше, чем теперь) на северном Юконе 7—9 тыс. лет назад (Delorme, Zoltai, 1984). Там же, в районе Долл Крик в интервале 16—11.5 тыс. лет назад реконструирована тундровая растительность, позднее сменившаяся лесотундровой, приобретшей современный облик около 7.5 тыс. лет назад (Ritchie, 1982).

На северо-западе Канады распространение лесов к северу происходило 5500—3700 лет назад, когда температура июля была на 1—3° выше современной (Кау, 1979). Это представление согласуется с расчетными данными М. В. Муратовой и И.



Фото 74. Степной участок на высоком склоне к Индиگیرке в урочище Белая Гора.

А. Суестовой (1982), по которым в Сев. Америке наибольшие положительные отклонения июльских температур ($3-4^{\circ}$) в альтитермале происходили в поясе $64-72^{\circ}$ с. ш., между $44-50^{\circ}$ с. ш. они практически не отличались от современных, а южнее даже понижались на $2-3^{\circ}$. При этом атлантическое побережье было в целом теплее пацифического. Неизменное количество осадков существовало вдоль 95-го меридиана на юге и сдвигалось к 120-му меридиану в направлении на север. К западу от этой линии осадки увеличились, к востоку — уменьшились. Увеличение осадков на 300 мм фиксируется близ Берингова моря, тогда как в районе Новой Шотландии оно уменьшалось на 350—400 мм. В результате зона арктических тундр сдвинулась на север на 9° и южная граница ее проходила по 75° с. ш. Сдвиг южной границы типичной тундры на север в материковой части Канады достигал 1000 км, а на Аляске и п-ове Лабрадор всего 200 км. Южная граница лесотундры (включая северную тайгу) в центре материка смещалась на север на 10° , в районе Гудзонова залива проходила около 60° с. ш., а на п-ове Лабрадор достигала 58° с. ш. Зона степей занимала меньшие, а горные леса — большие площади.

Современные островные леса в тундровой зоне являются наследием климатического оптимума в голоцене. Они отмечают тот предел, которого достигала полярная граница северной тайги в то время, хотя лесотундровые редколесья, а тем более отдельные деревья встречались и севернее. Различие эдификаторов современных островных лесов свидетельствует о такой же секторной дифференциации растительного покрова северной Евразии во время оптимума как современная, но с сильно суженной Арктикой. Последняя рассматривается В. П. Гричуком (1985) как историко-флористический регион, наряду с европейским, сибирским и притихооксанским регионами, которые в период оптимума расширялись к северу за счет Арктики.

Севернее островных полярных лесов со времени оптимума обнаруживаются реликтовые кустарниковые заросли. В горах Бырранга нами найден клон *Alnus*

fruticosa, отстоящий от своего ареала на 500 км. Немного севернее этого местонахождения обнаружен близ 75° с. ш. полярный форпост *Betula nana*, которая к югу встречается с нарастающей частотой и обилием. На р. Таймыре Миддендорф (1867) встречал заросли *Betula nana* до 74 1/2° с. ш. Вдоль рр. Ледниковой и Малахайтари прослеживается от ледника Неожиданного на юг градиент местонахождений и активности субарктических кустарничков. Долина Малахайтари представляет наиболее благоприятную орографическую геосистему на севере Таймыра, поэтому в ней сохранились самые северные следы деградации южнотундрового покрова. В других районах севера они менее выразительны и обнаруживаются южнее. Миддендорф (1867) нашел на р. Таймыре (у Фальхудского озера, под 73 1/2° с. ш.) *Ledum palustre* и папоротник (по-видимому, *Dryopteris fragrans*). Через полтора столетия мы обнаружили эти виды как чрезвычайную редкость приблизительно на той же широте в соседнем районе. В южных предгорьях Бырранга, а бассейне Малахайтари (под 75° с. ш.) со времени оптимума сохранился кустарниковый массив до 2 м выс. из *Salix alaxensis* (Кожневников, Рапота, 1983). Подобные явления на той же широте известны и в канадской Арктике (зал. Минто на западе о. Виктория) (Edlung, Egginton, 1984). Характерно, что *S. alaxensis* является основным компонентом лесов Северной и Центральной Аляски, тогда как на северо-востоке Азии этот вид замещен бореальными видами *S. udensis* и *S. schwerinii* уже в лесотундре и ограничен, таким образом, тундровой зоной. Надо полагать, что в оптимальное время последние виды образовывали на Чукотке такие же приречные леса, как на среднем Анадыре в наше время, оттесняя *S. alaxensis* в горные верховья рек. Оба вида дальневосточных ив были распространены на Камчатке, но в связи с образованием зал. Шелихова около 4000 лет назад и, соответственно, ухудшением климата (даже безотносительно с общеземным похолоданием) у *S. schwerinii* на камчатском перешейке возникла дизъюнкция. В настоящее время *S. udensis* и *S. schwerinii* встречаются как реликты в подзоне южных тундр в геосистемах с концентрацией южных элементов растительности.

В Приуралье наследием оптимума являются ивовые лески вдоль р. Воркуты, занимающие укрытые местоположения под ярами. В них существует богатый набор лесных видов, преимущественно крупнотравья.

Во время оптимума в северо-западной Охотии отмечено увеличение зарослей кедрового стланика (Ананьев, Смирнова, 1981). В этом же периоде на Колыме кедровый стланик относительно редок (Ложкин, Прохорова, 1980). На Камчатке появление этого вида, а также развитие березовых и еловых лесов относится к концу атлантического периода, т. е. ко времени около 5000 лет назад (Егорова, 1982). Позднее, согласно этому же автору, климат ухудшился, в связи с чем расширились за-



Фото 75. Степной участок на месте пожарища у р. Колымы между пос. Черский и пос. Зеленый Мыс.

росли кедрового стланика и лиственничных лесов.

В более ранней литературе голоценовый оптимум нередко называли ксеротермическим периодом, т. к. считалось, что в это время на север продвинулись многочисленные ксерофиты. Однако в северных регионах расширили свои ареалы к северу виды различных экоморф, мигрирующие по разным типам местообитаний. Ксерофиты были лишь одной (и не главной) экологической составляющей миграционной волны на север. Кроме того, видов, которые можно называть настоящими ксерофитами, было очень мало; в основном это были мезоксерофиты — растения с довольно мягкими частями, как правило, слабо опушенные. Ксерофитами их называют из-за того, что они чаще обитают на сухих местообитаниях и их ареалы охватывают территории южнее северной тайги, достигая зоны степей.

В Приуральско-Полярноуральском регионе вообще отсутствуют виды, которые можно было бы назвать ксерофитами по их приуроченности к сухим прогреваемым местообитаниям, поскольку таковых практически не имеется. Однако в этом регионе встречаются виды (иногда они даже обычны), в других регионах называемые ксерофитами (*Alyssum obovatum*, *Dianthus repens*, *Galium verum*, *Thymus serpyllum* s. l. и др.). Группировок типа степоидов они не образуют.

Такие группировки имеются на плато Путорана. Они весьма разнообразны по облику и наборам видов. Их объединяет сухость субстрата и отсутствие кустарничков, а часто и лишайников. Составляют их арктоальпийцы и бореалы-мезоксерофиты (*Crepis chrysantha*, *Poa glauca*, *Phlojodicarpus villosus*, *Carex macrogyna*, *Thymus serpyllum* s. l. и др.). На песчаных склонах близ оз. Аян в центре Путорана степоиды более выразительны. Их составляют *Lychnis sibirica*, *Astragalus inopinatus*, *Artemisia dracunculus*, *A. laciniatiformis*, *Bromopsis pumPELLIANA*, *Aster alpinus*, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Draba cineria*, *Festuca auriculata* и др. Арктоальпийцы в них сочетаются с бореальными мезоксерофитами, мигрировавшими сюда во время оптимума.



Фото 76. Эрозионная поверхность со степоидом над южнотундровой растительностью близ пос. Шахтерский (южная Чукотка).

На южном Таймыре степсподобная растительность встречается на сухих, легко эродируемых склонах речных долин. Она образована из рудеральных видов. На песках нередки группировки, включающие ряд видов, на Чукотке принимаемых за степные (лихнис сибирский, тимьян, горец Лаксмана и др.). Судя по характеру ареалов и по бореализованной растительности Таймыра в середине голоцена, эти виды появились здесь во время оптимума и сохранились до сих пор благодаря свойствам песчаной субстратной геосистемы, в которой позднее они смешались с арктоальпийцами. Степиды обнаружены даже в горах Бырранга (Кожвников, 1995).

Настоящая степная растительность существует в верхней части долин рек Яны, Индигирки, Колымы (Шелудякова, 1938; Яровой, 1939; Караваев, Скрябин, 1971; Хохряков, 1971а, б, 1983 и др.; Юрцев, 1981 и др.). Она занимает большие площади и весьма стабилизирована. Еще М. Г. Попов (1963) относил возникновение степной растительности к неогену и считал степь «бореальным фитоценозом». Такой взгляд увязывается с данными палеографии. Территория верховий названных рек, по крайней мере со второй половины плиоцена, находилась в условиях режима среды, благоприятного для остепнения. В связи с общим поднятием территории в плейстоцене этот режим ослабевал, но, тем не менее, он до сих пор поддерживается. За четвертичное время средняя высота северной Евразии возросла в 1,5—2 раза и достигла средней высоты поверхности России — 430 м над ур. м. (Марков, 1986).

Во время оптимума в голоцене степная растительность распространялась к северу дальше, чем теперь. В послеоптимальное время в связи с похолоданием и увеличением влажности в более северных районах лиственничная тайга вытеснила степи. Они сохранились лишь на обширных эродируемых склонах в долины (фото 74).

На невысоких склонах теперь существуют скорее степиды, чем степные участки, с большим непостоянством набора видов: *Astragalus fruticosus*, *Potentilla viscosa*, *Oxytropis deflexa*, *Euphorbia discolor*, *Artemisia frigida*, *A. gmelinii*, *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*, *Elymus confusus*, *Lathyrus pilosus*, *Allium strictum*, *Arabis turczaninowii*, *A. hirsuta*, *Carex pediformis*, *Bromopsis pumpelliana* ssp. *kazavajevii*, *Poa versicolor* ssp. *stepposa*, *P. attenuata* ssp. *botryoides* и др. Многие из этих видов

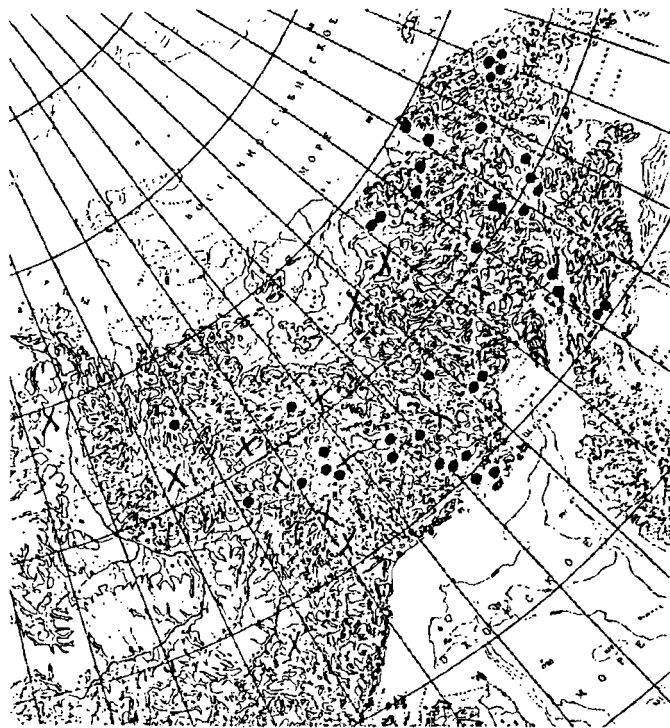
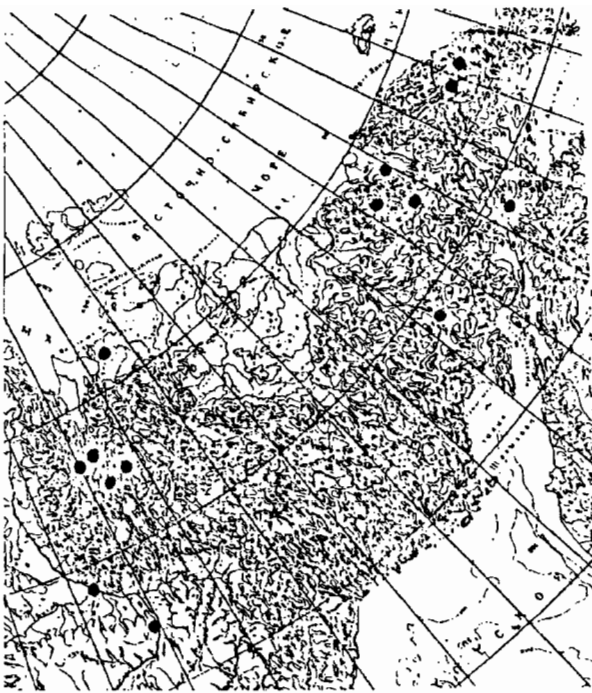


Рис. 57. Распространение *Dracocephalum palmatum* (ориг.).



встречаются в одних степоидах и не встречаются в других. С ними сочетаются различные сухолюбивые виды: иван-чай узколистный, колокольчик круглолистный и т. п. В целом остепненные участки и степоиды уже в среднем течении Индигирки играют ничтожную роль в растительном покрове. В среднем течении Колымы установлено (Кожевников, 1981г, д), что остепненная растительность формируется на месте пожарищ (фото 75). Восстановление таежных ассоциаций уничтожает ее.

Степоиды характерны не только для глубинных районов с резко континентальным климатом. Они имеются близ Мага-

дана на приморских скалах, представляющих геоморфологическую геосистему, перекрещивающуюся с поясными геосистемами (Кожевников, 1984—85б). В этих степоидах встречаются: *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*, *Sedum cyaneum*, *Astrocodon kruhseanus*, *Carex pediformis*, *Allium strictum*, *Rubus sachalinensis*, *Oxytropis campestris* s. l., *Corydalis magadanica*, указаны также *Lychnis ajanensis*, *Caragana jubata*, *Leontopodium kurilense*, *Eritrichium sericeum* и др. (Хохряков, 1976). Большинство степоидов имеет луговой оттенок благодаря крупным мезофильным растениям: *Ligusticum scoticum* ssp. *hultenii*, *Angelica saxatilis*, *Aruncus kamtschaticus* и др. Заметно, что мезофитная растительность вытесняет ксерофитную. Севернее, уже на п-ове Кони степоиды на южных приморских склонах отсутствуют или очень редки.

В Анадырском крае остепненная растительность с доминированием *Carex pediformis* изредка встречается среди северной тайги на возвышениях. Структурально она не отличается от сухолюбивой растительности на надпойменных террасах с доминированием злаков. Степоиды в этом крае редки, поскольку они могут существовать лишь на участках, где отсутствие лесной и субарктической растительности сочетается с хорошим прогревом и сухостью. Чаше они приурочены к горам, где встречаются в прогалинах между зарослями кедрового стланика в подзоне тайги или над тундрами в нижней части склонов предгорий, обращенных в широкие долины. Это позволяет считать, что на Чукотку большинство континентальных «термоксерофильных» видов мигрировали, в основном, по горным цепям вдоль верхней границы лесного или кустарникового поясов. Современные степоиды на Чукотке располагаются всегда над тундрой (тиличной или кустарниковой) на эрозионных поверхностях (фото 76).

Большую часть «термоксерофильного» элемента Чукотки и Анадырского края составляют сугубо азиатские виды, т. е. не проникшие на Аляску: *Helictotrichon*

krylovii, *Poa versicolor*, *Elymus confusus*, *Carex pediformis*, *Allium strictum*, *Polygonum laxmannii*, *Arenaria tschuktschorum*, *Lychnis sibirica*, *Astragalus inopinatus*, *Oxytropis middendorffii*, *Phlojodicarpus villosus*, *Eritrichium sericeum*, *Galium verum*, *Dracocephalum palmatum*, *Thymus serpyllum*, *Senecio jacuticus*, *Veronica incana* и др. (рис. 57—60)

Многие чукотские «степняки» не ограничиваются наиболее прогреваемыми местообитаниями со степоидами, а населяют различные местообитания. Некоторые из них (тимьян, подмаренник и др.) проникают далеко на север на Таймыре, не имея никакого отношения к степям, т. е. они способны к миграциям по весьма несходным со степными местообитаниям. Тем не менее, перечисленные виды отсутствуют на Аляске, где они с неизбежностью сохранились бы, мигрировав туда через Берингию. Отсюда вытекает вывод, что эти виды появились на Чукотке в голоцене частью в период климатического оптимума и частью позднее, когда Берингия уже не существовала. Об этом же свидетельствует то обстоятельство, что целый ряд азиатских ксерофильных видов добрались только до Анадырского края и в настоящее время продолжается их миграция на Чукотке. По направлению к Колыме число таких видов постепенно увеличивается. При этом многие степняки и на средней Колыме относятся к категории редких (*Arabis hirsuta*, *A. turczaninowii*, *Sedum middendorffianum*, *Potentilla viscosa*, *Astragalus fruticosus*, *Artemisia frigida* и др.). Ближе к Колыме усиливается ценотичность горностепных сообществ. Вблизи северовосточного предела своего распространения в Азии горностепные сообщества отсутствуют. Там представлены лишь аналогичные группировки без ценотических связей (степоида), приуроченные к местам с регулярно обновляемым субстратом. При вселении в них тундровых видов образуется «тундростепь», которая представляет

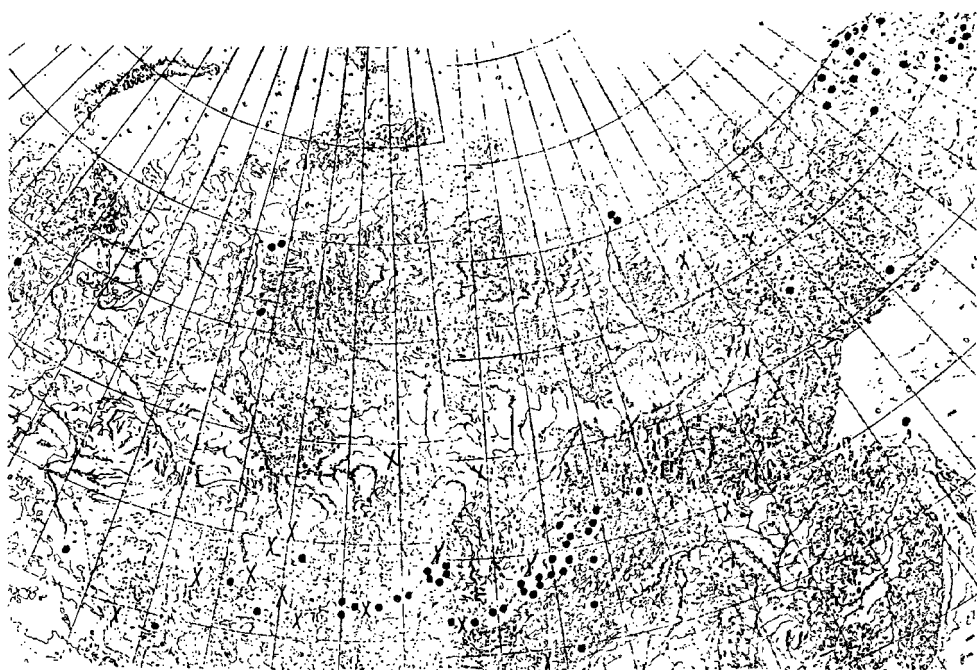


Рис. 59. Распространение *Phlojodicarpus villosus* (ориз.).

лишь весьма скоротечный сукцессионный этап динамики местообитания и растительности. В глубине Чукотки встречаются как большая редкость участки с сомкнутой остепненной растительностью. Близ средней Колымы их становится больше и они приобретают свойства степных экосистем в связи с нарастанием континентальности климата, но там же обычны и степоиды, возникающие на местах пожаров на облесенных склонах или на искони безлесных из-за эрозии склонах. Они формируются очень быстро. Отсутствие многих «термоксерофильных» видов в районе Тнэжквеемской чозениевой роши (Юрцев, Секретарева, 1983), по-видимому, следует объяснять не только более западным путем их миграции на Чукотку (скорее всего западнее хр. Пекульней), но и выпадением их из состава флоры севера Анадырской низменности в субатлантическом периоде. Это следует из упоминавшегося сопоставления долин верхней половины Амгуэмы и Чантальвергына, которое показывает, что при усилении океаничности «термоксерофильный» элемент быстро деградирует до полного исчезновения. Миграционный путь вдоль р. Белой (под прикрытием хр. Пекульней) подтверждается многочисленными находками таких видов не только в отрогах названного хребта и вдоль р. Белой, но и на оз. Эльгыгытгын и севернее — в Чаунской низменности и даже близ северного побережья в районе Певека. Возможно, в это же время «термоксерофиты» мигрировали на о. Врангеля, который соединялся перешейком с материком, и утратил эту связь менее 3000 лет назад (Дегтяренко, 1971).

Общее распространение видов «термоксерофильного элемента» очень различно. Арсалы некоторых ограничены частью Восточной Сибири, другие распространены до Центральной Европы (но, заметим, что нет видов этой группы распространенных в Западной Европе). Некоторые виды широко представлены в евразийских степях и лесостепях (*Veronica incana* и др.), но к северу они выдвинуты лишь на северо-востоке Азии. Следовательно, в Восточной Сибири климат отличался от среднесибирского. Это согласуется с представлениями палеогеографов. В голоцене развитие климата было в Евразии неоднородным, в связи с чем различают 3 типа колебаний климата: 1) атлантическо-континентальный (Русская равнина); 2) континентальный (Сибирь); 3) океанический или тихоокеанский (Дальний Восток) (Chotinski, 1982). Автор привел примеры, согласно которым в борсале в северной Европе и на Дальнем Востоке климат был относительно сухой, а в Сибири — влажный. Лишь в субатлантическое время сформировались современные отношения регионов по степени континентальности — океаничности климата. Факторы этих изменений неизвестны. Однако большая сухость климата в борсале на Дальнем Востоке увязывается с современным распространением видов «термоксерофильного комплекса» на северо-востоке Азии, являющееся результатом длительного времени. Для большинства из них существовали мощные барьеры лесной растительности.

Имеющиеся данные однозначно свидетельствуют о том, что в атлантический период существовала выраженная поясность растительности в горных районах северной Азии. В орографических геосистемах континентального типа, т. е. с преобладанием собственного физико-географического процесса, лесной или лесотундровой поясы существовали там, где теперь нижний пояс представлен южнотундровой растительностью, которая соответственно занимала место на нижних уровнях там, где теперь существуют типичные тундры. Этому представлению отвечают находки реликтовых борсальных видов разных экологических групп в разных регионах.

Геосистемно-флористические особенности отдельных регионов позволяют более четко представить ситуацию миграционных процессов. Так, надо полагать, что борсальный растительный покров на Чукотке в период климатического оптимума являлся весьма серьезным препятствием для миграций арктоальпийских видов, несмотря на то, что существовали огромная площадь и большое разнообразие горных

местообитаний. Следовательно, главным фактором отсутствия на Чукотке ряда арктоальпийцев в оптимальном периоде было время, т. е. они не успели еще мигрировать с юга и запада до Чукотки. Аналогичным образом объясняется отсутствие некоторых арктоальпийцев на Таймыре и на Полярном Урале. Это особенно существенно по отношению к арктоальпийцам совершавшим трансконтинентальные миграции в более ранние периоды, а также к тем, которые обособлялись как виды в периоды оледенений на севере от альпийских мигрантов с южных гор, о чем будет сказано в соответствующем разделе. Задержки миграций обусловили существование разрывов современных ареалов, которые являются показателями направления миграций и перестройки соотношений суши и моря в периоды оледенений.

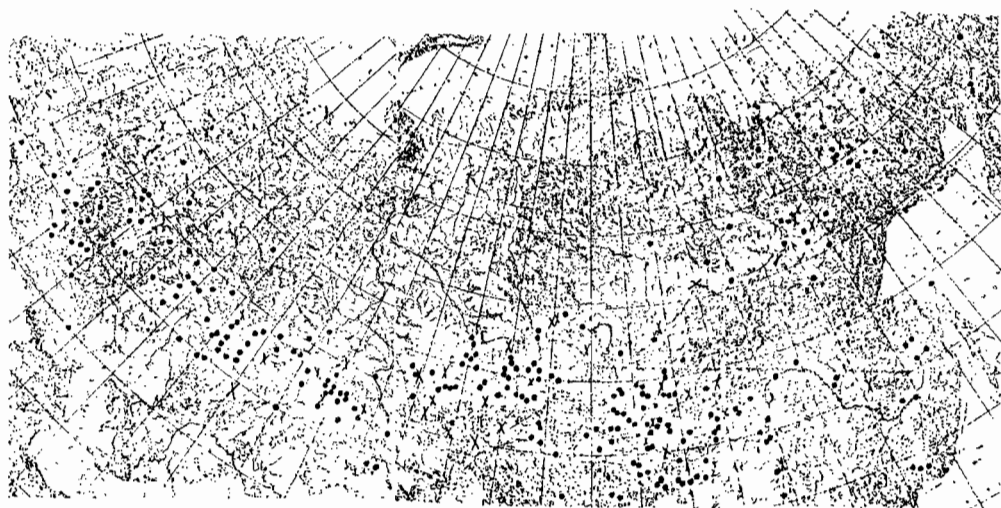


Рис. 60. Распространение *Veronica incana* (orig.).

Следует отметить, что в оптимальное время — 5—7 тыс. лет назад происходил глубокий минимум геомагнитного поля, в результате чего увеличился поток космических лучей и, соответственно, C^{14} в атмосфере. Произошло омоложение радиоуглеродного возраста земных объектов (Векслер и др., 1979). Увеличение космической радиации могло также отразиться на генетическом материале многих видов и увеличить их полиморфизм, с которым мы сталкиваемся в настоящее время. Кроме того, в высоких широтах вообще существует более высокий фон биологически активной ультрафиолетовой радиации (Caldwell et al., 1980).

Исчезновение бореальной растительности в Арктике после оптимума сопровождалось не столько прибытием новых мигрантов, сколько расширением позиций тех, которые уже существовали в оптимальное время в горах. По-видимому, некоторые виды и тогда были доминантами в гольцовом поясе, но в связи с деградацией лесного пояса они спустились на его место. За последние 3—4 тыс. лет значительное поясное различие покрова сгладилось. Расширение экологической амплитуды многих видов привело к увеличению частоты отдельных аллеломорф, которые ранее были редки. Поток космической радиации в оптимальное время мог к тому же обусловить появление новых аллеломорф, которые также включились в процесс расселения. Как считают генетики-популяционисты, изменение частоты аллеломорф дает эволюционный эффект. Если это так, то в последние 3—4 тыс. лет мно-

гие арктические виды переживают эволюционный импульс, который пока дал мало четких таксономических единиц, но привел к увеличению полиморфизма во многих родах, особенно в ведущих семействах. Полиморфизм в большей мере проявляется у видов, не являющихся доминантами, которые, однако, способны образовывать модификации под давлением среды. Это свидетельствует о более длительном периоде стабилизирующего отбора у нынешних доминант.

6.4. Ранний голоцен

Оптимум в голоцене рассматривается обычно как наиболее теплый период, но древесная растительность распространилась к северу раньше. За последние 10 лет появилось много данных, согласно которым в северных районах Азии более интенсивное потепление климата было до атлантического периода.

Полагают, что восстанавливая по палинологическим данным растительность в голоцене и выявляя в ней зональные аналоги современной растительности, можно переносить в прошлое и соответствующие климатические показатели (Савина, Хотинский, 1982). Авторы сделали попытку реконструкции растительности для бореала (около 8600 ± 300 лет назад), когда произошло становление основных современных зон: тундровой, лесной и степной. Согласно представлениям исследователей северо-востока Азии зональность современного типа возникла в конце атлантического периода (Боярская, Кислев, 1980). В том и другом случае авторы говорят скорее о положении зон, т. е. об их границах, чем о собственно их становлении, которое, несомненно, произошло намного раньше (еще до последнего оледенения).

Атлантический период отделен от предыдущего (бореального) кратковременным похолоданием, которое, по-видимому, только притормозило распространение лесной растительности на север.

Полагают, что уже бореальный период (8—9 тыс. лет назад) ознаменовался продвижением к северу лесов. В этом периоде, с максимумом 8500 лет назад, температуры июля были выше современных на $3-4^\circ$, а осадков выпадало на 100—125 мм больше (Величко и др., 1994). Однако авторы считают, что в атлантическом периоде было еще теплее, и лесные ценозы распространялись до побережья Баренцева моря; в словых лесах участвовали лиственница и кедр.

В бореальное время на северо-востоке Азии леса достигали Новосибирских островов, еще входящих в сушу (Ложкин, 1982; Шило и др., 1983). Древесная береза росла на о. Котельном (Каплина, Ложкин, 1982). Однако в среднем течении р. Алази во время 8400 лет назад показаны тундровые ландшафты со значительным участием ксерофитных группировок (Каплина, Рыбакова, 1978).

На Западной Камчатке в пребореале и начале бореала древесной растительности не было, а кустарниковая существовала в виде небольших участков. Господствовала травяная растительность (Егорова, 1982). На севере Камчатки около 8000 лет назад восстанавливаются каменные березняки, но преобладают еще ерники и ольховники. Судя по обилию пыльцы древесной березы, климат был мягче современного. Во второй половине голоцена, вероятно, в связи с увеличением снежного покрова, распространились заросли кедрового стланика и ольховника (Беспалый и др., 1982).

Шельф северных морей был еще осушен или в процессе затопления, но Британские острова отделились в бореальное время (Godwin, 1856).

В бореале лиственница достигла Таймырского озера (Никольская, 1980; Никольская, Черкасова, 1982). *Alnus fruticosa* росла в горах Бырранга. Некоторое противоречие в трактовке климата этого времени имеется с Западной Сибирью, для которой в бореале (8—9 тыс. лет назад) указан климат значительно холоднее со-

временного. Только в начале атлантического периода леса начали продвигаться там к северу. В зоне современной лесотундры существовали ольхово-березовые леса, а в подзоне северной тайги — еловые леса, в средней тайге было много пихты, отмечается вяз (Волкова, Левина, 1982).

На Таймыр и плато Путорана продолжались миграции видов с востока. Позднее эти мигранты достигли Полярного Урала (*Carex pediformis*, *Allium strictum* и др.).

В центральной части Западной Сибири заболачивание началось в пребореале (10.3—9.2 тыс. лет назад) и в борсале усилилось. Многие торфяники на водоразделах в нижних слоях имеют борсальный возраст (Лисс, Березина, 1982). Вместе с тем указывается, что борсальная эпоха была суше, чем современная, и более прохладная (Дроздов, 1982).

В среднем течении Алазсы переход от пребореального к борсальному времени сопровождался потеплением и увлажнением климата, развитием лесотундры (Каплина, Рыбакова, 1978).

В Западной Сибири 9—10 тыс. лет назад слово-березовые редколесья занимали современную лесную и лесостепную зоны. К северу от 66° с. ш. располагалась тундра (Волкова, Левина, 1982). Отмечено, что в северных слово-березовых лесотундрах преобладали то ель, то береза, а в настоящее время на их месте находятся мошкрово-багульниково-сфагново-лишайниковые и пушицево-осоково-сфагновые сообщества (Шешина, 1980а). В голоцене в ископаемых флорах Таймыра констатируется постепенное увеличение роли восточноазиатских, американских и циркулярных видов (Никольская, Черкасова, 1982). Миграции с востока на Таймыр происходили и во время последнего оледенения, поскольку между Путоранским и Быррангским ледниковыми куполами существовало безледное пространство. Около 10.5 тыс. лет назад Путорана еще находилась под шапкой льда, но к западу и к северу от нее существовал подпрудный бассейн, заключенный между плато и ледовым щитом на севере (Гросвальд, 1983). В заключительную фазу отступления сартанского ледника на юге Путорана, на расстоянии 120—150 км от края тающих льдов существовала лесная растительность с березой, сосной, елью (около 30% пыльцы), обилием ольхи (Сахарова и др., 1983). В бассейне Котуя уже в раннем пребореале росли лиственница и береза (Бардеева, 1986). Таким образом, в Азии древняя растительность следовала за отступающим краем льдов на очень близком расстоянии так же, как в Сев. Америке и в Европе. Недавно сделан важный вывод о раннепребореальном потеплении на территории современных приморских и островных районов Арктики, которые в то время еще были глубинными районами суши, т. к. шельф еще не был полностью затоплен (Величко и др., 1994).

Некоторые авторы приходят к выводу, что в начале голоцена был максимум гляциэвстатической регрессии (Возовик, 1982). По другим данным регрессия имела место в позднем плейстоцене, а в голоцене началась трансгрессия моря (Дегтяренко и др., 1982). Согласно третьей точке зрения, относительный уровень, по крайней мере, морей Лаптевых и Восточно-Сибирского в послеледниковое время не был выше современного (Арз, 1982). Большинство данных свидетельствует о трансгрессии в раннем голоцене, что увязывается и с гляциоизо-, и с гляциэвстатисей. В частности в районе Тромсе после регрессии моря 9.35±0.09 тыс. лет назад началась его трансгрессия со скоростью повышения уровня 0.5 м в 100 лет, в результате которой уровень моря поднялся на 10 м (Hald, Vogten, 1983).

На Новой Земле голоцен начался быстрым поднятием уровня моря и последующим его отступлением с образованием морских террас высотой 42—60, 22—40, 12—20 и 6—10 м (Красножен, 1982). На другой стороне земного шара береговая линия о. Сомерсет в раннем голоцене была залита морем, а затем поднималась.

Скорость подъема мыса Анн составляла 8—10 м в 100 лет в течение первых 500 лет. В течение последних 5—6 тыс. лет скорость поднятия оставалась постоянной: 46 см в 100 лет на мысе Анн, 40 и 28 см — в других местах острова (Дукс, 1979). Разная скорость поднятия создаст уклоны одновозрастной поверхности.

Таким образом, поднятие о. Сомерсет в голоцене шло непрерывно. Что же касается Новой Земли, то поднятие суши, видимо, опережало поднятие уровня моря, и создается впечатление, что море отступало, образуя при этом лестницу террас. Однако раннеголоценовая трансгрессия, видимо, не везде затопляла северные окраины суши. Следов позднеледниковой трансгрессии в пределах Северо-Сибирской низменности не зафиксировано, что, по мнению некоторых авторов, свидетельствует о незначительном масштабе предшествовавшего сарганского оледенения (Андреева, Кинд, 1982). Следовательно, в районе Таймыра море заливало только осушавшийся в сарганский период шельф. Дельта Енисея образовалась в период стабилизации послеледниковой трансгрессии 5—7 тыс. лет назад (Гаррисон и др., 1981). На о. Октябрьской Революции I морская терраса 5—8 м выс. датирована 8—10 тыс. лет. В интервале 8.08—9 тыс. лет назад здесь установлены более благоприятные, чем современные, климатические условия (Костяев и др., 1981). Вместе с тем, около 10 тыс. лет назад растаяла примерно только половина объема льда на континентах (Olausson, 1982).

Переходный период от последнего оледенения к голоцену (10—12 тыс. лет назад) включал очень контрастные фазы (ранний дриас, аллеред, поздний дриас), которые, хотя и длились всего по несколько столетий, радикально изменяли облик растительного покрова. В более южных районах переходный период начался 14 тыс. лет назад.

6.5. Позднеледниковье

По некоторым оценкам, позднеледниковое потепление началось в тропиках около 14—13.5 тыс. лет назад, в умеренных широтах — 11—10.5 тыс. лет назад, в высокой Арктике около 6 тыс. лет назад (Fairbridge, 1982). По другим данным, распад вюрмских ледников начался 16.5 тыс. лет назад и связан с увеличением инсоляции (Зубаков, 1986). Согласно еще одной оценке, распад ледников в Арктике начался 9.5 тыс. лет назад в максимум инсоляции позднего плейстоцена (Возовик, 1982б).

Имеются указания, что таяние последних материковых льдов началось на северо-западе Европы (Bergrlund, Lagerlund, 1981). В Англии (графство Манахан) интерстадиальные условия отмечены в интервале 14000—11000 лет назад, похолодание и подвижка ледников 11000—10000 лет назад, потепление и возвращение деревьев в северо-западную Европу после 10000 лет назад (Coore et al., 1979). Во время интерстадиала 13—14 тыс. лет назад произошло разрушение морских льдов в северной Атлантике и приток более теплых вод в Норвежское море. В свою очередь это привело к проникновению вглубь Арктики масс влажного воздуха, увеличению осадков и росту ледников на островах Арктики, включая Шпицберген, где максимум оледенения пришелся на позднеледниковье (Pipping et al., 1981). Разрушение ледового щита на Шпицбергене произошло около 11 тыс. лет назад, после чего на западе архипелага ледники быстро сократились (Пунниг, Троицкий, 1980), но 10.4 тыс. лет назад на западе зафиксирована подвижка льдов и депрессия фирновой линии на 246 м (Kuhle, 1983).

14 тыс. лет назад началось потепление и на Аляске (Свупар, 1982; и др.). Таким образом, потепление проявилось циркумполярно, однако его последствия в северной Евразии были различными. На севере Сибири и далее на востоке не проис-

ходил мощный колебательный процесс изменений климата, описанный на севере Европы. В позднем дриасе (10—11 тыс. лет назад) в Скандинавии началась подвижка ледника, образовавшая линию морен Ра-Сальпаусселька (Lundqvist, 1980). В некоторых тропических районах в это время происходит похолодание. Например, в Мозамбикском проливе 10 тыс. лет назад температура была на 5° ниже современной (Coetzee, 1978). По некоторым данным, в позднем дриасе было двойное похолодание (~10.8 и 10.5 тыс. лет назад). Температура года в северной Атлантике понижалась на 7° (Зубаков, 1986).

10—11 тыс. лет назад крупное наступление ледников происходило не только в Канадском архипелаге, но и в Гренландии и на Шпицбергене. В центральной Индии (США) после отступления ледника 13—14 тыс. лет назад фиксируется по СПС существование словой лесотундры или бореальных лесов с преобладанием ели, в которых находил оптимальные условия существования мастодонт (Whitehead et al., 1982).

На о. Принца Эдуарда (Канада) уже 10 тыс. лет назад растительность представляла тундру с участием кустарников (березки, ивы), полыни, злаков, осок. Эта тундра сменилась лесотундрой с елью и кустарниковой березой в интервале 8—10 тыс. лет назад, а после 8 тыс. лет назад здесь появилась сосна (Anderson, 1980).

В южном Квебеке леса появились 10.8 тыс. лет назад (через 200 лет после отступления ледника) и с тех пор существовали непрерывно, но и после их формирования еще 500 лет образовывались морозобойные трещины грунта. Более интенсивно перигляциальные формы мезо- и микрорельефа развивались в местах, где древесная растительность по каким-либо причинам отсутствовала (Gandloff, 1981). Автор сделал вывод, что перигляциальные формы свидетельствуют об интенсивности зимних холодов в определенных геоморфологических условиях.

В Карелии во время позднего дриаса (стадия сальпаусселька) образовались напорные и напорно-насыпные гряды, чешуйчато-складчатые массивы, зандровые и озерно-ледниковые равнины и т. д. (Lukashov et al., 1981). Температура морской воды на севере Атлантики в позднем дриасе была такая же, как во время последнего ледникового максимума (Duplessy et al., 1981).

По словам К. К. Маркова и др. (1968), стадия сальпаусселька представляла последнюю вспышку холода валдайского оледенения. Авторы отметили, что, «хотя размер оледенения увеличился очень незначительно по сравнению с межстадиальным промежутком аллерд, деградация растительного покрова была очень велика. Тундровые формации и редколесья занимали еще больше места, чем во время максимума валдайского оледенения — всю Западную и Центральную Европу» (с. 52). Надо заметить, что и в период максимума оледенения распространение тундр и редколесий было столь же обширным, но, конечно, любопытно, что оно приняло такой размах в позднем дриасе. Возможно также, что авторы пользовались устаревшими данными, т. к., согласно источникам последних лет, обстановка в позднем дриасе была не столь суровой, как во время максимума валдайского оледенения.

В Тренделаге (Норвегия) постоянная регрессия моря началась в позднем дриасе, и растительность типа парковой тундры начала замещаться ценозами более южного типа с участием южных элементов флоры (Kjemperud, 1981). В позднем дриасе температура июля в Дании, видимо, не превышала +12° (Kolstrup, Buchart, 1982). В этот период древесная береза там почти исчезает, но на западе Эстонии она для этого времени отмечена, и количество ее пыльцы возрастает в пребореальное время, когда среди древесных отмечаются также сосна (до 60%) и ель (до 5%) (Кессл, 1980). На северо-западе России в среднем и позднем дриасе господствовали ксерофитные травы со значительным количеством тундровых элементов (Хомутова, 1979). Спорово-пыльцевые спектры северной Европы и северной Азии переход-

ного периода от оледенения к голоцену обнаруживают удивительное различие, связанное с предыдущей историей миграций. Европейские спектры содержат пыльцу *Helianthemum*, *Hippophoe*, *Kochia*, *Salicornia*, *Ephedra*, *Eurotia*, *Salsola* (несколько видов). Облепиха считается даже индикаторным видом позднеледниковых условий (Зеликсон, 1994). Ничего подобного нет в сибирских позднеледниковых спектрах, в которых общими с европейскими аналогами являются лишь *Chenopodiaceae* и единично *Eurotia*. Кажется весьма загадочным то, что облепиха (в нашем представлении южное растение, хотя и с легкостью интродуцируемое даже в Ленинградской области) мигрировала следом за отступающими льдами в Скандинавию, где встречалась еще недавно на 70° с. ш. в Тромсё (Venitt, 1939), тогда как в Сибири нет никаких ее следов, хотя ее там значительно естественнее ожидать, чем на севере Европы. Уже в начальной фазе раннего позднеледниковья в Шлезвиг-Гольштейне (ФРГ) росли *Helianthemum*, *Hippophoe*, *Juniperus*, *Betula pubescens* (Usinger, 1981).

Полагают, что наличие пыльцы галофитов в слоях позднего дриаса связано с концентриацией солей в почвенном растворе над многолетнемерзлыми породами (Борисова, 1994). Однако в Сибири было то же самое, но пыльцы галофитов в соответствующих слоях не значится. Отмечено, что на Украине чем теплее, тем больше пыльцы *Artemisia* и *Chenopodiaceae*, тогда как на севере количество пыльцы названных таксонов увеличивается по мере нарастания холода (Климанов, 1994). Это заключение еще более правомерно для Азии. Разумеется, речь идет о разных видах полыни и хеноподиевых. Однако, судя по современному распространению в северных районах, число видов и обилие полыни больше в южной и умеренной Арктике, а в высокой Арктике их нет вовсе.

Указывая, что для европейских диаграмм позднего дриаса очень характерен пик пыльцы полыни, О. К. Борисова (1994) показала, что полыни, как правило, входили не в степные сообщества, а в луговые, либо во временные с нарушенным и несформированным почвенным покровом. Этот вывод палинолога представляется чрезвычайно важным, поскольку уже издавна существует тенденция рассматривать обилие пыльцы полыни как показатель остепнения. «Собственно степные фитоценозы в средней широтной полосе Европы не получили широкого распространения в эпоху позднего дриаса в силу ее недостаточной продолжительности», — резюмирует О. К. Борисова, утверждая приоритет луговых ассоциаций в «попынном вопросе».

О. К. Борисова (цит. соч.) представляет реконструкции перигляциальных лесостепей Восточной Европы в позднем дриасе. Она сопоставляет географию и экологию видов по группам и получает весьма показательные диаграммы. В разрезах от Польши до Подмоскovie преобладают лесные виды. Далее автор использует ареалографические модулы спектров и находит, что флора местечка Жарновец (Польша) соответствует субальпийскому поясу Скандинавии, флора верховий Зап. Двины сопоставляется с югом Тимана и с Зап. Алтаем, с которым сближается и флора позднего дриаса Подмоскovie.

В период деградации ледника существовало Балтийское озеро-море, возникшее благодаря подпруживанию его на западе ледником. Его максимальный уровень зафиксирован на 155 м выше современного уровня моря, но уже в позднем дриасе его уровень упал до 90—123 м над ур. м. (Flogin, 1979). Действительное понижение озера оценивается в 26—28 м (и к тому же 12 тыс. лет назад) (Olausson, 1982). Остальные 129—127 м составляют эффект гляциоизостатического поднятия в голоцене. Во время, когда озеро вытесло, отмечается резкая нестабильность уровня моря, что, возможно, является результатом крупного (магнитуда 7—8) землетрясения, связанного с движением земной коры по глубинному разлому, разграничивающему Добайкальскую и Готскую литосферные плиты (Mogper, 1980).

В дриасовые фазы на Украине формируется молодой лёсс с двумя почвами в средней части. Ландшафты — тундролессостепь и тундростепь с господством злаково-попынно-лебедовых ассоциаций. В фазы потепления отмечены элементы дубового леса (Куница, 1978). В среднем Приднестровье в позднледниковье (15—10.5 тыс. лет назад) проявились все интерстадиалы, известные в Европе, происходит накопление лессовидных образований. Наиболее тепло было в аллереде (~11 тыс. лет назад), когда широко распространились леса со значительным содержанием широколиственных пород (Иванова, 1980).

Торфообразование в Предуралье, связанное с увеличением влажности, началось в позднем дриасе ~11 тыс. лет назад. Однако в отдельных местах (р. Орья) мелкие прослойки торфа формировались еще в раннем-среднем дриасе. При этом наиболее древний торф отмечен в верховьях Печоры до бассейна нижнего течения р. Белой (Немкова, 1978).

В Предуралье уже 13750 ± 70 — $12\ 600 \pm 130$ лет назад климат был близок современному (Панычев, 1979). В Становом нагорье во время дегляциации сформировалось не менее 11 стадийных морен (Осадчий, 1982). В Хамар-Дабане наблюдаются следы 5 стадий сокращения ледников позднего плейстоцена (Заморуев, 1978). Близ оз. Чатыркель (Тянь-Шань) еще 16—18 тыс. лет назад произошло потепление. В это время (ледниковое) уровень озера был выше современного (Алешинская и др., 1980). В Сибири потепление также отмечено, но считается интерстадиальным, тогда как на Тянь-Шане с него, по-видимому, начался новый теплый период развития природной среды.

Отношения континентальности-оксаничности климата в северной Евразии в начале голоцена отличались от современных. К северу от 60° с. ш. температурные амплитуды от позднледниковья до оптимума голоцена уменьшались с запада на восток, а южнее 60° с. ш. — увеличивались в этом же направлении. Существовала асимметрия изменений климата на северо-западе и юго-востоке Евразии относительно меридиана 90° (Величко и др., 1994). В западной части Берингова моря (бухта Оссора) скважина вскрыла на глубине 3.1—3.4 м торфяник, перекрытый аллеридами с морской фауной. Возраст торфяника 10200 ± 145 лет. В нижней части торфяника выделены спектры кустарниково-травянистой тундры и березовой лесотундры. Выше по разрезу торфяника доминируют спектры кустарниково-моховых ассоциаций, ольховника. Трансгрессия, начавшаяся ~10000 лет назад, отмечается и на Аляске, что позволяет предполагать ее эвстатическую природу (Гольдфарб и др., 1980). На о. Б. Роутан датированы озерные отложения мощностью около 4.5 м. Они отлагались в интервале от 9340 до 8210 лет назад, а березовые стволы, заключенные в них имеют возраст 10980 ± 120 лет (Валпетер, 1978). Это говорит о том, что древесная береза произрастала в бассейне Чаунской губы до голоцена. Отмечается, что в аллереде в районе Чаунской губы температуры были выше современных на 2 — 6° , и таких же величин достигали отрицательные отклонения зимней температуры, т. е. климат был значительно континентальнее, что связывается с удаленностью береговой линии (Климанов, 1994). На схеме, однако, автор показывает для остального северо-востока аллередские отклонения только на 2° .

Палинологические данные по дельте р. Маккензи (северо-западная Канада) свидетельствуют, что значительная часть исследованной территории, занятая в настоящее время тундрой, в интервале 10000—6000 лет назад была покрыта еловыми лесами (Ritchie et al., 1983). Следовательно, потепление, приведшее к миграции в этот район ели, началось значительно раньше. Находки в изученных местонахождениях пыльцы некоторых растений — *Typha*, *Populus*, *Myrica gale*, имеющих в настоящее время более южные ареалы, также указывают на потепление климата и притом весьма значительное. По данным радиоуглеродного датирования процессы

термокарста были весьма активными между 10000 и 9000 лет назад. Раннеголоценовое потепление отмечается не всюду. Например, в центральной и восточной частях Сев. Америки подобное потепление не зафиксировано из-за влияния лаврентийского ледникового покрова. Район Аляска-Юкон-Маккензи был более благоприятен, т. к. влияние лаврентийского ледника сюда не распространилось. Вместе с тем в этом регионе, по мнению некоторых авторов, не было среднеголоценового потепления (8000—5000 лет назад) (Швегер, 1972; и др.). По свидетельству В. А. Зубакова (1986), отстаивающего идею глобальных изменений климата, 12000 ± 300 лет назад пик потепления (20°) был в южном полушарии, а следующий пик — 5 тыс. лет назад. Период 9.0—5.3 тыс. лет назад он называет мегатермалом.

Таким образом, разные данные свидетельствуют о том, что интенсивное потепление началось раньше преборсального времени, т. е. раньше голоцена в принятом объеме. Поэтому было внесено предложение относить ранний и поздний дриас и разделяющий их аллеред к голоцену, т. е. изменить границу голоцена до 12 тыс. лет назад (Neustadt, 1982). Более поздние данные согласуются с этим предложением. В частности, было установлено, что уже 10.54 ± 0.17 тыс. лет назад на о. Большой Ляховский существовала южная (кустарниковая) тундра с обилием ольхи и березки тощей (руководящая виды) (Украинцева и др., 1989; Кожевников, Украинцева, 1992). В это время здесь образовался торфяник мощностью 1 м. Аналогичные по положению в разрезах, но не датированные торфяники известны на многих арктических островах (о. Беннета, о. Свердруп и др.).

Потепление, приведшее к миграции ольхи и березки на о. Большой Ляховский, началось, естественно, значительно раньше полученной даты. Поскольку в это время еще сохранялись материковые льды, то, надо полагать, что потепление имело космическую причину. Там, где сохранялись льды, тепло расходовалось на их таяние, но на безледных территориях и в том числе на осушенном шельфе увеличение тепла привело к интенсивным миграциям и усложнению растительного покрова.

В районе Чаунской губы по СПС климатический оптимум голоцена выражен слабо, а наиболее благоприятные климатические условия установлены для раннего голоцена (Вейнбергс и др., 1976). Основанием для такого суждения являются появление непрерывной кривой пыльцы *Pinus pumila*, занос пыльцы *Picea* и увеличение процентного содержания пыльцы *Betula sect. Albae*. По данным авторов, улучшение климатических условий началось несколько позже 12231 лет, и оно соответствует потеплению, установленному Д. Хопкинсом на п-ове Сьюорд.

Ситуация в районе северного осушенного шельфа согласуется с данными по Берингии, существовавшей уже в виде узкого моста суши через о. Св. Лаврентия. На о. Св. Павла пыльца ольхи обнаружена в слоях, отлагавшихся 13—10 тыс. лет назад, тогда как на п-ове Сьюорд (Аляска) появление этой пыльцы датировано в 10 тыс. лет назад (Hopkins, 1972). Следовательно, ольха распространялась на Аляску с Чукотки, на которой она широко распространилась из майнского рефугиума, существование которого следует не только из анализа ботанико-географических данных, но подтверждается палинологически (Муратова, 1973). В это время на Чукотку мигрировали с Аляски *Populus balsamifera* и *Viburnum edule*, сохранившиеся на юго-востоке Чукотки до сих пор (Катнин, 1980). Тогда же *Populus balsamifera*, видимо, «перевалил» хр. Брукса, где до сих пор встречается в условиях специфического сочетания свойств орографических и геоморфологических геосистем у северного подножия этого хребта (Murray, 1983). Краевые местонахождения отдельных травянистых видов на о. Св. Лаврентия свидетельствуют о миграциях с Чукотки на Аляску и наоборот. *Conioselinum chinense* добрался до этого острова с востока, а *Gentiana auriculata* с запада. Но оба вида не успели мигрировать дальше, на соседний материк, где они, безусловно, сохранились бы. Оба они имеют приоксаниче-

ские арсалы, что свидетельствует об узком перешейке с океаническим климатом, по которому они мигрировали.

О мощном потеплении в древнем голоцене свидетельствует выход аянской ели из майнского рефугиума и ее расселение по всей Чукотке. Пыльца ее найдена даже на мысе Дежнева (Тюлина, 1936). Ситуация с елью позволяет считать, что древнеголоценовое потепление превосходило по температурному режиму современный климат среднего течения Майна, где последние маленькие слочки найдены в 1929 г. (Сочава, 1933; Васильев, 1956). Наконец, именно с древнеголоценовым потеплением связывается появление на востоке Чукотки некоторых лесных видов, уцелевших до сих пор близ горячих источников. Они оторваны теперь от области своего основного распространения на сотни километров.

Имеется целая группа видов, распространенная на Чукотке на самом востоке, а на Аляске — в основном, на западе (хотя в целом их ареалы очень разные и отнюдь не ограничены приберингийскими районами). В нее входят *Chamaepericlymenum suecicum*, *Angelica gmelinii*, *Cystopteris montana*, *Carex bicolor*, *C. krausei*, *C. micropoda*, *Epilobium hornemannii*, *Saxifraga nudicaulis*, *Cnidium ajanense*, *Poa alpina*, *Claytonia sarmentosa* и др. К этой группе примыкает несколько приморских видов: *Carex lyngbyei*, *Poa eminens*, *Senecio pseudoarnica*, *Saxifraga bracteata*, *Salix ovalifolia* и др. Все эти виды обитали в южных районах Берингии, которая простиралась, скорее всего, до Алеутско-Командорской гряды. По мере погружения Берингии они отступали на север вместе с южным краем моста суши, пока он не прекратил свое существование. Таким образом сложились симметричные относительно Берингова пролива арсалогиические отношения видов, региональные популяции которых адаптировались к приморским условиям. У некоторых из них образовалась дизъюнкция между североохотской и чукотской частями ареала (дён, клайтония и др.).

Затопление Берингии было сопряжено со стаиванием материковых льдов, что сильно обводнило ландшафты и обусловило механическую нейтрализацию почвогрунтов по тому типу, который происходит и в наши дни (Кожевников, 1986). Это оживило арктоальпийцев и гигрофитов, предпочитающих нейтральные значения рН: *Oxytropis mertensiana*, *Epilobium anagallidifolium*, *Beckwithia chamissonis*, *Luzula wahlenbergii* и др. Некоторые виды мигрировали по соответствующему ЛЭ на Чукотку из более южных районов (*Cardamine victoris*, *Scirpus maximowiczii* и др.), не успев, однако, добраться до Аляски. Нарушение сухопутной связи Чукотки и Аляски вызвало формирование эндемичных чукотских обитателей промывных местообитаний: *Cardamine sphenophylla*, *Saxifraga hieracifolia* ssp. *czukczorum*. Исходные виды (*Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga hieracifolia* s. str.) являются циркумполярными арктоальпийскими видами. Возникновение чукотских эндемиков не потребовало значительных генетических перестроек, т. к. соответствующие отклонения к ним и сейчас встречаются на Чукотке у исходных видов.

На Аляске, где льды в позднем висконсине существовали лишь в горах и на обширных пространствах не требовалось тепло на их таяние, потепление проявилось в интервале 9—14 тыс. лет назад, когда начали доминировать береза, ива, разнотравье, иногда ель (Свупаг, 1982; Hopkins, 1982; Ager, 1982; Хейссер, 1986). Однако и на Чукотке последнее оледенение было весьма ограниченным. Прежние сведения о его масштабах являются преувеличенными, а такие данные, как ледник, тянувшийся с юго-востока Чукотки до о. Св. Лаврентия (Hopkins, 1972), ничем не подтверждаются. Следует также отметить, что гипотеза о шельфовом оледенении Берингова моря (Гросвальд, 1980, 1983; Гросвальд, Возовик, 1982) не согласуется с чукотской геоморфологией и в корне противоречит фитоисторическим построениям. Однако конкретных данных по древнему голоцену Чукотки удручающе мало.

Наиболее раннее торфообразование на востоке Чукотки датировано в 9000 лет (Иванов, 1982).

По теории Миланковича, максимум солнечной радиации в высоких широтах Северного полушария имел место 10000 лет назад. Данные по дельте Маккензи хорошо согласуются с этим представлением (Ritchie et al., 1983). Отмечается, что около 10000 лет назад резко возрастает содержание пылицы ели в осадках.

Выводы, следующие из материалов по Аляске, хорошо согласуются с таковыми по непокрывавшимся ледниками территориям северной Азии. Отмечено, что «изменения глобальной температуры при переходе от позднеледникового к голоцenu превышают скорость естественных колебаний температуры за последние 100 лет» (Борзенкова, 1992). Такая оценка вполне согласуется с ботаническими данными, которые интерпретируются таким образом, что древнеголоценовое потепление было более мощным, чем среднеголоценовое (в атлантическое время). Его интенсивность скрадывалась расходом тепла на стаивание льдов, тем не менее на обширных пространствах, свободных от льдов, оно обусловило столь далекое проникновение к северу южной растительности, которое не было достигнуто в период голоценового оптимума.

Во время последнего оледенения в Сибири и на северо-востоке Русской равнины сток рек происходил на юг (Арсланов и др., 1981а; Гросвальд, 1983), что могло способствовать миграциям некоторых видов растений в этом направлении. Отступление ледника здесь, согласно авторам, приходится на бёллинг и средний дриас. На Русской равнине дегляциация сопровождалась образованием обширных приледниковых и внутрiledниковых водоемов (Чеботарева, Фаустова, 1978). Подпорные бассейны существовали также на северо-западе Русской равнины (Лосева, 1978; Исаченков, 1979; Палеография..., 1982).

«К 13 тыс. лет назад южный край ледникового покрова отступил до рубежа лужских морен Русской равнины и их аналогов на севере Сибири, однако на всем протяжении между горами Путорана и Южной Норвегией этот покров оставался непрерывным; лишь ледниковая перемычка, соединяющая Британский и Скандинавский щиты, успела исчезнуть. Это определило новый рисунок приледниковой системы стока, которая стала маргинальной. Она началась от Байкала и верховьев Енисея, Оби и Иртыша, включала в качестве звеньев остатки Енисейского, Мансийского, Пуровского озер, цепочку североевропейских озер и прадолину Торунь-Эберсвальде» (Гросвальд, 1983).

На севере Финляндии дегляциация происходила очень быстро (ледник отступал со скоростью 200 м в год), и подпорное озеро существовало всего 40—50 лет (Séppälä, 1980).

Приледниковые озера могли быть и не слишком большими. На северо-западе Русской равнины они были приурочены к зоне гляциоизостатического опускания вдоль края ледника и мигрировали вместе с ним по мере отступления ледника. При этом возникла серия разновысотных и разновозрастных озерно-ледниковых равнин.

В низовьях Печоры, по А. С. Лаврову, существует конечно-моренный пояс Мархида, из-под морен которого датированы древесины от 9,9 до 9,1 тыс. лет. По мнению М. Г. Гросвальда, это — «решающее доказательство» в пользу гипотезы палеарктического оледенения. В. А. Зубаков (1986) называет этот пояс псевдоморенной, возникшей на месте погребенного глетчерного льда, сохранившегося, возможно, в течение десятка тысяч лет. Представление о Карском шельфовом щите, как полагает тот же автор, опровергается наличием на берегах Ямала и Гыдана мощных сингенетических полигонально-жильных льдов, нарастающих от 30 тыс. лет до середины голоцена. Кроме того, там датированы торфяники в интервале от 40 до 9

тыс. лет. Как уже говорилось (2.4), несостоятельность представления о Карском шельфовом щите льда, надвигавшемся на сушу, опровергается и другими данными.

6.6. Сартанское (позднезырянское) оледенение

На северо-востоке Азии сартанское оледенение имело горнодолинный характер, тогда как на севере Средней Сибири существовали Путоранский, Быррангский, Североземельский и другие купола льда. В бассейне Котуя отмечены камовые плато и другие камовые формы (Бардеева, Исаева, 1978). Трещинно-камовые формы рельефа в верхнем поясе плато Путорана исключают предположение об ограниченном долинном оледенении плато, свидетельствуя о толще льдов, скрывавшей его. На Полярном Урале из льда торчали лишь вершины гор. Покровные валунные суглинки Печорской низменности имеют ледниковое происхождение и свидетельствуют о покровном оледенении территории (Симонов, 1980; Гуслицер, 1983). На севере Западной Сибири в береговых уступах существуют остатки глетчерного льда со следами послыдного вязкопластичного движения (Соломатин, Баллу, 1982). На западном Таймыре ледник двигался с гор Бырранга. Мокориттские гряды были признаны за краевые сартанские образования (Кожевников, 1984—85б; Исаева, Кинд, 1986). На юге Путорана также имеются следы «бесспорного» покровного последнего оледенения (Сахарова и др., 1983). Морены фиксированы на горизонтальных поверхностях на высотах до 600 м, где они обычно не превышают по мощности нескольких метров. При этом указано, что морены составлены в основном породами траппового комплекса, из чего сделан вывод о движении ледника из Путоранского центра.

Максимальная стадия сартанского оледенения простиралась на юг до низовьев рек Северной Тунгуски и Курейки с центром на Путоранс. Климат в это время там был суровый, и господствовала тундра. По отсутствию карбонатных пород, характерных для енисейского потока с севера, сделан вывод, что этот поток не затрагивал правобережье Енисея, и ледниковые образования здесь сформированы путоранским ледником, наступавшим с северо-востока (Сахарова, Дмитриев, 1983). Две следующие сартанские стадии отражены в рельефе только в строении террасового комплекса долин (Сахарова и др., 1983). В озерно-ледниковых отложениях первой стадии сартанского оледенения на юге Путорана установлена по спектрам растительность кустарниковой тундры, в которой принимали участие ксерофиты (лебедовые, полыни) (Сахарова и др., 1983). Авторы отметили также в этих спектрах много пыльцы ольхи, ольховника и березы и в небольшом количестве ели.

С сартанскими отложениями в верховьях Енисея связаны констративное накопление аллювия, многочисленные криотурбации, стоянки позднего палеолита; растительность менялась от лесостепи до перигляциальной тундростепи (Лаухин, 1982).

В Верхоянье в сартанское время длина долинных ледников западного склона достигала в максимальную стадию 180-250 км, а в бассейнах рр. Собопол и Менгкере — 400—500 км. Длина восточных и южных долинных ледников не превышала 100—170 км при мощности до 200—250 м (Овандер, Башлавин, 1982). В хр. Черском преобладали каровые ледники на выс. 1000—1900 м, но имелись и долинныи ледники, а в высокогорьях — сетчатые ледники. В Анюйском горном узле ледники локализовались на выс. 1800 м также преимущественно каровые, но долинныи достигали дл. 10—15 км, при слиянии они образовывали потоки льда до 75 км длиной (Глушкова, 1982).

В Верхоянье в позднем плейстоцене возникли криогенно-эоловые покровы, многие песчаные и некоторые дефляционные, ныне заросшие пустыни. Механизм

широкого ледникового и олового рельефообразования выключился на рубеже плейстоцена и голоцена, и в то же время включился механизм термокарстовый (Колпаков, 1979).

В Сев. Америке почти вся территория Канады была покрыта толщей льда, достигавшей мощности 3.5 км, как и в Скандинавии (Никонов, 1978). В результате огромной нагрузки льдов и вследствие трансформации воды в материковые льды, обнажались континентальные шельфы. Компенсаторное осушение шельфов происходило и в тех регионах, где льдов было мало. Так, из указания, что 20 тыс. лет назад уровень моря у северного склона Аляски снижался на 100 м (Andrews, 1978), следует более поднятие шельфа, а не действительное понижение уровня моря на такую величину (King, 1979). Целый ряд теплолюбивых растений существовал в этом штате всего в 20 км от края льдов (Cruger, 1972). В Айове обнаружены в карьере остатки биоты субарктического типа с древесиной возрастом 17170 ± 205 лет. Местонахождение находится в 200 км к югу от границы висконсинского ледника. По составу растений предполагается преобладание открытых пространств типа тундры со средней температурой июня $10-12^\circ$ (теперь 23°) (Бейкер и др., 1982). Борсальные леса к югу от узкой полосы приледниковой тундры на территории США 18 тыс. лет назад простирались полосой до 1000 км шириной. В них встречались лиственные породы умеренного климата (клен, гикори, дуб и др.), и полагают, что современных аналогов этих лесов не существует (Wright, 1981).

На юге Британской Колумбии значительные площади оставались свободными ото льда. Даже во время продвижения (21500 лет назад) ледники располагались только в горных долинах и на низменностях северо-западнее Ванкувера (Clague et al., 1980). Согласно авторам, максимальное продвижение ледников произошло 15000 лет назад, т. е. несогласно с северо-восточной частью США. 19 тыс. лет назад ледник продвинулся через пролив Джорджия на юго-восток о. Ванкувер, где он покрыл все возвышенности острова и стекал к югу, возможно, достигая края континентального шельфа. Мощность льда в проливе оценивается в 1100-1200 м (Alley, Chaiwin, 1979). Высшие отметки (1550 м) на о. Ванкувер льдами не покрывались (Howes, 1981).

В парке Девлис (Колорадо) граница леса снизилась во время последнего оледенения примерно на 500 м по отношению к современной (Lecss, Baker, 1980). По другим указаниям, очевидно, для другого (степного) региона на этом плато 12 тыс. лет назад растительные сообщества были сдвинуты вниз на 1500 м, где служили пастбищами мамонтов накануне их исчезновения. В пище североамериканского мамонта преобладали травянистые растения, в том числе *Artemisia tridentata* и молодые побеги березы (Larry et al., 1984).

Пустынные группировки на юго-западе США появились в позднем висконсине. Наиболее раннее свидетельство — 14.8 тыс. лет назад в пустыне Мохаве на высотах до 1000 м над ур. м. (Spaulding, 1983).

Ледники могли двигаться не только к югу, но и в направлении северных румбов, как, например, на Лабрадоре (Klassen, Bolduc, 1984). Вместе с тем, некоторые авторы (Tucker, McCann, 1980) считают, что в позднем висконсине оледенение Ньюфаундленда было незначительным. В северных районах Канады оставались свободными ото льдов огромные пространства. В проливе Кеннеди в поясе от горных вершин до 470 м над ур. м. нет следов оледенения; в поясе 470—370 м встречаются редкие эрратические валуны; в поясе 350—250 м развиты морены, происходящие из центра о. Элсмир (England et al., 1981). Нужно, однако, заметить, что в верхних частях гор следы оледенения сохраняются очень плохо. Во время последнего оледенения между о. Элсмир и Гренландией существовал свободный ото льда пролив, ограниченный промерзшими шельфами, причлененными к покровным льдам Сев. Аме-

рики и Гренландии (England, 1983). Полагают, что за последние 35 тыс. лет проливы близ Баффиновой Земли не заполнялись наземным льдом (Klassen, 1981), т. е. ледники не спускались в них.

Таким образом, согласно многочисленным данным, перигляциальная зона включала территории вдоль южной окраины материковых льдов и вдоль их северной окраины.

Выступал над поверхностью океана и подводный ныне хребет (порог Уиля Томсона), пересекающий Сев. Атлантику. Об осушении порога Уиля Томсона писали уже давно (Кобельт, 1902; Hadas, 1948), но относили это явление к третичному времени, когда еще не существовала арктическая флора. Однако флористические связи Скандинавии, Исландии, Гренландии и Сев. Америки касаются арктоальпийских и североборсальных видов, миграции которых происходили в плейстоцене. К их числу относятся: *Potentilla chamissonis*, *P. erecta*, *P. stellaris*, *Papaver dahlianum*, *Draba norvegica*, *D. incana*, *Harrimanella hypnoides*, *Bartsia alpina*, *Saxifraga aizoides*, *S. aizoon*, *S. cotyledon*, *Arabis alpina*, *Veronica alpina*, *V. fruticans*, *Viscaria alpina*, *Carex rufina*, *C. paleacea*, *C. panicea*, *Gentiana aurea*, *G. nivalis*, *G. purpurea*, *Sedum annuum*, *Campanula barbata*, *Linum catharticum*, *Calluna vulgaris*, *Cardamine flexuosa*, *Pedicularis sylvatica*, *P. flammea*, *Rhinanthus groenlandicus*, *Molinia coerulea*, *Deschampsia alpina*, *Polygonum raji*, *P. oxyspermum* и др. Часть этих видов оказалась в Европе в период последнего оледенения. Заселение растениями Шотландии, после стаивания там льдов, происходило не с юга, а с северо-запада, со стороны Гебридских о-вов (Sparks, West, 1972), т. е. фактически с североатлантического моста суши. Отмечено со ссылкой на работу Н. Нуваринен (1975), что и на севере Скандинавии ситуация была аналогичной (Палеогеография Европы..., 1982), «однако, несмотря на обилие подобного рода фактов (значительная часть их установлена уже давно), до сих пор придерживаются мнения о широком и сплошном оледенении северо-западной и северной окраины Европы и баренцевоморского шельфа» (с. 101). Слова, примечательные в том отношении, что именно в этом фундаментальном труде проводится идея оледенения баренцевоморского шельфа, а мысль о появлении североатлантического моста, на которую наводит приведенная цитата, не развита.

О существовании этого моста говорят и некоторые косвенные факты. Так, в начале голоцена, когда мост затонул, в более северных водах начало сказываться влияние Гольфстрима. На севере Шпицбергена около 9400 лет назад появился моллюск *Mytilus edulis*, что свидетельствует о потеплении вод (Salvigsen, Osterholm, 1982).

Благодаря Гольфстриму, которому этот мост преграждал путь в Полярный бассейн, климат вдоль южных его побережий был значительно мягче, чем на окраинах перманентной суши, по соседству с ледниками. Многие виды мигрировали в Европу через североатлантический мост в период предыдущего оледенения, а в позднем валдае распространялись на восток по перигляциальной зоне иногда до Урала и даже восточнее. Следует отметить, что отдельные виды — мигранты из Скандинавии на восток — в настоящее время отсутствуют на Полярном Урале, хотя есть в Приуралье и на Северном Урале (*Bartsia alpina*, *Chamaepericlymenum suecicum* и др.). Это принуждает считать, что на юге североатлантического моста условия среды были более благоприятными, чем на современном Полярном Урале. Но весьма вероятно, что до Полярного Урала эти виды еще не добрались.

Средние температуры приземного слоя воздуха самого теплого месяца в максимальную фазу валдайского оледенения южнее ледников уже на расстоянии 100–200 км составляли 5°, а севернее их — -5° (Асеев, Маккавеев, 1985). По данным В. А. Зубакова (1986), 20—17 тыс. лет назад на севере Европы и Азии температуры по-

нижались на 8—10°, а на севере Скандинавии, Канады, Гренландии до 15—20°. С этим увязывается представление (Van der Hammen, 1974) о том, что в северо-западной Европе в период последнего оледенения (а также предпоследнего) существовала полярная пустыня. Южнее (в центральной полосе Западной Европы) показывают широкое распространение тундростепей (Iversen, 1973), которые автор аналогизирует с современными степоидами Гренландии по описаниям Т. Vocher (1954 и др.).

На севере Восточной Европы ситуация была иная. Приуралье и Урал были заняты льдами. Ледовый язык показан вдоль Печоры до низовьев Усы (захватывая их), но большая часть бассейна Усы была свободна ото льдов и представляла арктическую пустыню (Палеогеография Европы..., 1982). Эта пустыня занимала самый северный угол суши между льдами. К югу от нее показана приледниковая растительность, представляющая сочетание тундровых и остепненных травяных группировок с лиственничным, березовым и сосновым редколесьем. Пояс этой растительности показан от среднего течения Усы до р. Вычегды. Южнее, по тому же источнику, простиралась перигляциальная лесостепь, включающая луговые степи с березовыми, словыми и сосновыми лесами.

Следует отметить, что данная схема растительности основывается на очень редких и далеко отстоящих один от другого палеоботанических разрезах. К тому же интерпретация имеющихся спектров не всегда удовлетворительна. Например, на рис. 66 (отложения близ дер. Покровка на 60° с. ш. на севере Русской равнины) хорошо видна доминантная роль ели (20%), тогда как лиственница отмечается единичными зернами. Получается, что нужно говорить о еловых редколесьях наиболее северных в период поздневалдайского оледенения, а не лиственничных (значительная роль пыльцы сосны может быть результатом заноса ее, тогда как пыльца ели и лиственницы далеко не летит). Доминирование в спектрах позднего валдая ели в наибольшей близости ко льдам хорошо увязывается с современной фитогеографической ситуацией в северном Приуралье. Было отмечено (Кожевников, 1988в), что отсутствие лиственницы в бассейне Усы кажется тем более странным, что она обычна как на Печоре, в которую впадает Уса, так и на Полярном Урале, где она главенствует над елью. Таким образом, современными климатическими причинами отсутствие на Усе лиственницы необъяснимо. Вместе с тем, между Полярным Уралом и пределами древесной растительности на европейском северо-востоке существует обширная полоса южных тундр на высоте около 200 м над ур. м. Она служит климатическим препятствием для современного расселения лиственницы с востока, которая, однако, перевалила Уральский хребет. Наиболее приемлемым нам представляется историческое объяснение. Последний ледниковый период сибирская лиственница переживала в более южных, чем ель, районах. И ель распространялась на север сразу после стаивания льдов, тогда как лиственница существенно запаздывала. Даже в период голоценового оптимума лиственница не смогла вытеснить ель, и к северу распространялась именно последняя порода, о чем свидетельствует островной словый лес Морс-Ю. Надо полагать, что лиственница в настоящее время продвигается в бассейн Усы с запада, но этому по-прежнему препятствует занятость ландшафтов елью.

Таким образом, на северо-востоке как Европы, так и Азии лидирующей пионерной древесной породой после оледенения была ель (разные ее виды). Но на европейском северо-востоке она активна до сих пор, тогда как на азиатском северо-востоке ель исчезла на огромном пространстве.

В Сибири, так же как в Европе, перигляциальная зона переходила в экстрагляциальную, в которой степная растительность, судя по палинологическим данным, была представлена широко. «Холодная степь» охватывала северную Монголию и

Алтай (Равский, 1972). Данных о существовании остепненной растительности на севере Западной Сибири не имеется, что, видимо, закономерно. Льды подпруживали на севере Енисей и другие реки, например, Пяси́ну, и на низких уровнях в летнее время существовали обширные водоемы, роль которых возросла во время дегляциации. Именно в это время, по-видимому, произошло проникновение в озера севера Средней Сибири, с одной стороны, южных водных организмов, с другой — морских. Во многих озерах Приенисейского Заполярья отмечены морские реликты и байкальские эндемики (в том числе на Путоране), что, по-видимому, говорит об их переселении во время морских трансгрессий по Ангаре и Енисею (Земцов, 1983). Не исключено, однако, что миграция байкальских организмов в озера Путораны происходила еще в период оледенения, в заключительную его стадию, когда горы были максимально опущены. Несмотря на глубокое континентальное положение, север Средней Сибири находился в сартанский период в условиях повышенной влажности, создаваемой подпружными водоемами. На юге Сибири эти водоемы, соединяясь друг с другом, образовали «Мансийское море», протягивавшееся с запада на восток на 900 км и имевшее сток по Тургайскому желобу в Аральское море (Волков, Волкова, 1981). В. А. Зубаков (1986) опровергает представление о великом стоке вод «Мансийского моря» через Тургайский прогиб. Он пишет, что ряд датировок по радиоуглероду является омоложенным по термолюминисцентным датировкам. Однако способ получения последних в недавнее время пересмотрен (Шлюков и др., 1990), и найдено, что прежние датировки не верны. Кроме того, Зубаков вовсе не упоминает о стратиграфических данных по Тургайскому желобу и их генетической связи с озерными отложениями, которые он называет мерзлотно-соровыми. Здесь мы имеем тот случай, когда автор, отстаивая свою идею, делает это весьма бесцеремонно.

Леса не отступали далеко к югу от Путораны, но имели островной характер. Были широко распространены моховые покровы. В район плато Путорана по перигляциальной зоне мигрировали с юго-востока виды с различной экологией: от нивальных до псевдостепных (*Rhododendron aureum*, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Astragalus inopinatus*). На Таймыре сформировался *Oxytropis putoranica*. По мнению Б. А. Юрцева (Аркт. фл., 1986), его ближайшим родственником является *O. oligantha*, распространенный в горах Южной Сибири и Монголии. Судя по облику *O. putoranica* (плотная подушка с густым опушением), этот вид возник в перигляциальных условиях, скорее всего на востоке между Быррангским и Путоранским куполами льдов. После их стаивания он расселился и в горы Бырранга, и на плато Путорана, где встречается до сих пор и местами весьма обычен.

Путем редукции, нередко с образованием при этом подушковидной биоморфы, обособлялись таксоны и в Восточной Сибири. Так, в непокрывавшемся льдами районе Колымы, в сартанский период образовалась подушковидная *Arenaria tschuktschorum*, родственная *A. capillaris* ssp. *formosa*. Однако до Берингийского моста суши *A. tschuktschorum* не успела распространиться.

Собственно перигляциальная зона, т. е. территория, находящаяся под воздействием материковых льдов, была, по-видимому, достаточно узкой к югу от ледников. Однако на севере к этой зоне относились огромные пространства осушенного шельфа. Все горные системы Средней и Южной Сибири, а также Дальнего Востока, Средней и Центральной Азии покрывались ледниками и имели собственные перигляциальные территории, аналоги которых существуют по сей день и хорошо освещены в литературе. Для ботанико-географа, работающего в Арктике, посещение перигляциальных территорий южных горных систем весьма поучительно, т. к. он сталкивается с теми же самыми видами, которые обитают в Арктике, и которых нет на огромных пространствах равнинной Сибири, хотя они встречаются в гольцовом

поясе сибирских горных систем. Родственные отношения многих таких видов свидетельствуют об их южногорном (альпийском) происхождении. Их экологические ограничения являются важным показателем среды обитания на пути их миграций на север через пространства всей внутренней Азии. Миграции многих таких видов могли происходить только в условиях перигляциальной зоны, которая представляла собой в общем виде сеть соответствующих геосистем, наложенную на экстрагляциальную зону, составленную другими геосистемами.

Таким образом, перигляциальная и экстрагляциальные зоны весьма условно называются зонами по отношению к современным зонам. Перигляциальная зона

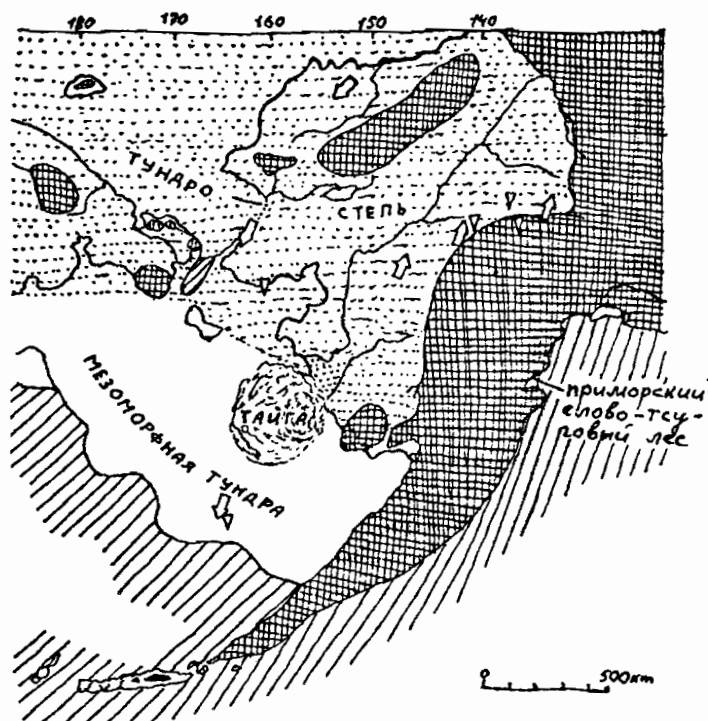


Рис. 61. Палеогеография и растительность Берингии в эпоху последнего оледенения. Лды показаны решетчатой штриховкой, водные пространства — косой штриховкой. Стрелки указывают направление ветров того времени, установленное по морфологии дюн; треугольники — ископаемые клинья льда (по: Hopkins, 1972).

включала спектр выпуклых орографических и геоморфологических геосистем с каменистыми и илистыми субстратами и бедной растительностью. Экстрагляциальная геосистема состояла из вогнутых орографических и геоморфологических геосистем с аллювиальными, гумусными, торфяными и другими субстратными геосистемами. В этих геосистемах сохранялась разнообразная растительность, включая лесную, в том числе широколиственно-лесную в южных районах Сибири.

Красной северо-восточной орографической геосистемой с лесной растительностью была межгорная впадина с р. Майн, ограниченная на севере Алганским кражем

(Кожевников, 1979а, 1982д). Здесь пережили оледенение ель, лиственница, ольха, возможно, береза. Однако не было тополя и чознии, которые появились здесь после оледенения.

Приберингийские районы и сама Берингия входили в перигляциальную зону, в которой по горным поднятиям были рассеяны небольшие ледники.

Многими авторами тундростепям придавалась роль основной растительности северопацифической суши. Тундростепной сценарий Берингии получил одобрение многих исследователей в 1965 г. во время международного симпозиума в Болдере (США). Этот сценарий укрепился при подготовке сборника статей «Bering Land Bridge», который вышел в свет в 1967 г. В своей статье-синтезе D. Hopkins отразил

представления того времени, согласно которым в Берингии существовали тундры и степи, а в бассейнах Индигирки и Колымы леса.

Позднее он (Hopkins, 1972) модифицировал свои представления (рис. 61), оставив тундростепи лишь в северной части Берингии и пытаясь обосновать существование тасжного рефугиума на берингийском шельфе, обнаружив в соответствующих слоях пыльцу ели на о. Св. Павла. Представление об этом рефугиуме никакой критики не выдерживает. Обнаруженная пыльца является результатом ее выноса Юконом, продолжающимся на шельфе именно в месте пресловутого рефугиума. В бассейне Юкона, в частности, на р. Танане существование словых рефугиумов установлено давно (Хейссер, 1969).

Тундро-степной сценарий Берингии был основан палинологами, а затем подкреплен ботанико-географами и палеозоологами. Ботанико-географическая аргументация основана на нескольких видах, являющихся относительными термоксерофитами, общими для Чукотки и Аляски с дизъюнкцией ареалов в океанических районах. Они действительно встречаются на Чукотке преимущественно в степоидах. Однако в пределах своих ареалов они не являются степными, обладая широкой экологической амплитудой. Многие из этих видов проникли по осушенному шельфу и на о. Врангеля, что совсем не проливает свет на характер среды на самом осушенном шельфе. Руководствуясь концепцией «единства организмов и среды», можно думать, что расселение «степных» видов через Берингию происходило именно в степных или, по крайней мере, «тундростепных» условиях. Однако эта концепция не приводит к однозначию, поскольку в современных условиях «единства» не наблюдается. Следовательно, миграции «степных» видов по осушенным шельфам могли происходить вне условий остепнения. Каналами их миграции были, скорее всего, верхние части холмов и увалов, незадерновывающиеся под влиянием сильных ветров. С этим согласуется и то, что основную часть мигрантов с материка на материк представляют арктоальпийцы (более 40% флоры Чукотки) (Кожевников, 1979в, 1981).

В современной флоре Чукотки насчитывается менее 20 видов с азиатско-американским распространением с дизъюнкцией в приберингийских районах с океаническим климатом. По отношению к арктическому климату они могут быть названы термоксерофитами и отчасти являться обитателями степоидов. Некоторые из них (*Silene repens*, *Dianthus repens* и др.) уже в Анадырском крае существенно расширяют диапазон местообитаний. Дизъюнкция в океанических районах является доводом для предположения, что миграция этих видов через Берингию происходила в континентальных условиях. Однако их малое число, весьма широкие экологические возможности каждого вида говорят лишь о том, что в Берингии могли существовать степоиды значительно более бедные «степняками», чем современные степоиды Чукотки. Этот же вывод вытекает и из данных по Аляске, где перечень «степняков» составляют 44 вида (Murray et al., 1983). Из них только 12 известны на Чукотке. При этом *Lesquerella arctica* не обитает в степоидах, а *Artemisia frigida* и *Chamaerhodos erecta* найдены лишь на самой континентальной окраине Чукотки в одном месте (Юрцев, Коробков, 1975).

Чукотские группировки термоксерофитов (степоиды) зачастую настолько разрежены, что уже с расстояния нескольких метров виден лишь каменный субстрат. Понятно, что такие группировки, существование которых в Берингии нельзя исключить, не имели значения в качестве кормовых угодий плейстоценовых животных из-за своей низкой фитомассы и продуктивности. Высокой продуктивностью на Чукотке, как и во всей Арктике и Субарктике, обладает гигрофитная растительность, а не ксерофитная, которая имеет высокую продуктивность только в настоящих степях. Наше критическое отношение к концепции «тундро-степей» было вы-

сказано вскоре после того, как эта концепция получила массовое одобрение (Кожевников, 1977а). Она казалась многим столь безукоризненной, что за доводы против, а также за соответствующее освещение формирования костесодержащих слоев в 1981 г. не вышла книга автора этих строк «Берингия». Ее набор был рассыпан после того, как академиком В. В. Меннеру и А. Л. Яншину было внушено, что книга несостоятельна.

Уничтожающей критике концепция «тундростепей» подверглась со стороны канадских палинологов (Ritchie, Swynar, 1980; и др.). Пионером берингийских «тундростепей» P. Colinvaux (et West, 1982) был развенчан и весь сценарий «плейстоценовый комплекс животных — тундростепь».

R. Barry (1982), реконструируя палеоклимат «тундростепного биома» в Берингии, пришел к выводу, что климатических условий для тундростепей там не было, и растения образовывали случайные скопления, определяемые скоростью их миграции. В этих скоплениях участвовали американские аркто- и субарктоальпийцы, мигрировавшие на Чукотку (Кожевников, 1973в, 1976б, в, 1979в, 1983б, 1984—85б, в, 1986а) и аналогичные азиатские мигранты на Аляску.

Следует также отметить неоднозначное отношение к масштабу осушения шельфов. Имеются данные, по которым на месте Чукотского моря существовал крупный залив (Дегтяренко, 1971), т. е. Берингия, по крайней мере, в сартанское время была уже, чем считает Д. Хопкинс (Hopkins, 1972), и климат на севере ее не был резко континентальным, что согласуется с современной батиметрией Чукотского моря и его влиянием на климат.

Берингию и прилегающие территории составляли несколько орографических геосистем, среда в которых не могла быть одинаковой из-за разного окружения: бассейн Юкона, южная Берингия, северная Берингия, Чукотка.

Основными составляющими тундрового ландшафта Берингии были щебнистые высокоарктические тундры и полярно-пустынные участки на возвышенных элементах рельефа, нивальные тундры и арктические болота в понижениях; в южной гумидной полосе существовали луговины. В Берингии сартанского периода и ее окрестностях возникли немногочисленные эндемичные виды и расы. На Аляске к ним относятся *Melandrium apetalum* ssp. *ogilviense*, *Oxytropis huddelsonii*, *Senecio juconis*, *Draba murray*, *D. ogilviensis* и др. (Porsild, 1964; Hulten 1968; Brunton, 1981). Указывается, что додекаплоидная раса *Oxytropis varians* из цикла *O. campestris* s. l. обитает на непокрывавшихся льдами территориях Аляски и Восточной Сибири и что морфологически она не отличима от сесквиплоидной расы, имеющей более широкое распространение (Elisens, Packer, 1980).

На Чукотке произошла дифференциация *Androsace gorodkovii* ssp. *semiperennis*, *Potentilla anadyrensis*, *Oxytropis sverdrupii* — *O. wrangelii*. В настоящее время на Чукотке указываются и другие эндемичные виды, валидность которых весьма сомнительна.

Обособление берингийских подушковидных эндемиков и субэндемиков (*Draba stenopetala*, *Saxifraga eschscholtzii*, *Artemisia senjavinensis*, *Stellaria dicranoides*, *Oxytropis nigrescens* ssp. *pygmaea* — *O. gorodkovii*), по-видимому, также следует связывать с сартанским временем, хотя нельзя исключить и того, что это произошло в зырянский период, поскольку некоторые из этих видов известны в весьма удаленных от Берингии районах (Корякия, Камчатка). Некоторые прародительские виды берингийских эндемиков и теперь распространены как на северо-востоке Азии, так и на северо-западе Америки (*Draba aleutica*, *Saxifraga aleutica*, *Artemisia globularia*). Другие родственные отношения — глубинно азиатские. Нет ни одного американского вида, прародительского по отношению к берингийским эндемикам. Вместе с тем, обособление берингийских эндемиков, судя по их арсалам, произошло

на Аляске, куда прародительские виды мигрировали в период предыдущего оледенения и в течение последующего межледникового находились в изоляции от Азии.

Значительную общность флор Чукотки и арктической Аляски (120 видов) показывает гипарктическая фракция, что подтверждает представление о существовании сухопутного перешейка в то время, когда климат уже значительно потеплел.

Современные соотношения видов на Чукотке и Аляске способствуют пониманию экологической ситуации не только в Берингии, но и на других осушенных шельфах, благодаря своему географическому положению и окружению.

На осушенных шельфах существовал более или менее развитый рельеф, сходный с рельефом низменностей, т. е. отметки высот над днищем долин не превышали первых десятков метров. Лессовой пыли выпадало, по-видимому, мало. Климат был сухой и холодный, но, вероятно, в летнее время было немало мелких озер, а также минеротрофных болот. Мало вероятно, что на осушенных шельфах существовали даже степи типа современных (не говоря уж о степях), т. е. составленные арктическими термоексифитами. Скорее всего на нем имелись травяные группировки типа пионерных, очень характерные для районов, в прошлом залитых морем. Не вызывает сомнения, что поверхность субстрата постоянно нарушалась криотурбациями. Экспериментально доказано, что наличие солей в воде значительно усиливает морозное выветривание и разрушение горных пород (Williams, Robinson, 1981). Поэтому можно думать, что на осушавшихся шельфах происходило очень интенсивное выветривание. Оно способствовало развитию злаковых и травяных (из смеси арктоальпийцев) группировок, но на большей площади был распространен растительный покров, современный вариант которого некоторые авторы называют полярной пустыней (Александрова, 1971, 1983; Короткевич, 1972; Высокоарктические..., 1979 и др.). По северным шельфам происходило расселение наиболее резистентных видов арктоальпийцев. В сартанский период окончательно сформировался циркумполярный элемент арктической флоры, включающий около 200 видов (Young, 1971), подавляющее большинство которых является арктоальпийцами. Большинство из них имеют южные генетические связи и, следовательно, в сартанский период они уже существовали в Арктике, и их миграция туда происходила в более ранние периоды оледенения (*Oxyria digyna*, *Valeriana capitata*, *Poa glauca*, *P. arctica*, *Alopecurus alpinus*, *Hierochloa alpina*, *Carex rupestris*, *Pedicularis verticillata*, *P. lapponica*, *Cardamine bellidifolia*, *Draba nivalis*, *Saxifraga hirculus*, *S. oppositifolia*, *S. flagellaris* и др.).

Современный амфиберингийский флористический элемент Чукотки в значительной мере является производным южноберингийской флоры, многие виды которой, хотя бы частично, распространены в пределах северопацифической дуги: северо-западная Америка — Командоро-Алеутская гряда — Камчатка — Курильские о-ва — Сахалин — Япония — Дальний Восток (Hulten, 1937, 1963). Южная граница Берингии, видимо, проходила по Командоро-Алеутской гряде, т. е. Алеутская впадина была осушена. Об этом говорит тот факт, что слияние рек Анадыря и Юкона происходило на месте этой впадины, и только оно могло обеспечить обмен между Азией и Америкой пресноводными рыбами (Линдберг, 1970, 1982). Об осушении этой гряды свидетельствуют орнитологические данные (Stegman, 1963), а также энтомологические (Lindroth, 1963). Об этом же говорят фитогеографические соотношения (Hulten, 1960, 1968).

Современное распространение многих видов растений свидетельствует не только об осушении Командоро-Алеутской гряды, но и весьма благоприятном климате южной Берингии в течение всего плейстоцена. К числу таких видов относятся: *Thelypteris phaeopteris*, *T. limbosperma*, *Athyrium felix-femina* ssp. *cyclosorum*, *Dryopteris dilatata*, *Polypodium vulgare* ssp. *occidentale*, *Fritillaria camschatcensis*,

Cypripedium guttatum, *Dactylorhiza aristata*, *Platanthera convallariaefolia*, *P. dilatata*, *Listera convallarioides* и др. (Hulten, 1960, 1968). Благоприятный климат на юге Берингии складывался под влиянием теплого течения (ветвь Куро-Сию). Физико-географическая ситуация здесь складывалась аналогично таковой на севере Атлантики. В конце плейстоцена в связи с постепенным затоплением Берингии в северном направлении расширились ареалы многих видов, мигрировавших вдоль южной Берингии, приходившейся на Командоро-Алеутскую гряду. Об этом, в частности, свидетельствует распространение *Draba hyperborea*: о. Ратманова в Беринговом проливе и Алеутские о-ва, а также градиент северных границ ареалов многих видов, в том числе мигрантов в северную Охотию из Америки (*Pennellianthus frutescens*, *Coptis trifolia*, *Ligusticum scoticum* ssp. *hultenii*). Симметричное распространение относительно Берингова моря имеет *Geranium erianthum*, не заходящая в Арктику, но распространенная по Командоро-Алеутской гряде. *Iris setosa*, с аналогичным распространением, найден лишь на южной Чукотке.

Осушались не только северные шельфы, но и шельфы в Атлантическом и Тихом океанах, по которым также происходили миграции растений и животных. Сахалин и Япония входили в материк. Мамонты распространились на Хоккайдо (Колосов, 1980), также как и ряд арктоальпийских видов растений. Нужно отметить, что таких видов мало. На материковом юге Дальнего Востока они, вероятно, оказались в один из периодов предыдущих оледенений. Некоторые виды в Дальневосточном регионе, мигрировавшие с севера на юг, достигли только Охотии и Камчатки (*Acomastylis rossii*, *Androsace ochotensis*, *Dryas integrifolia* и др.).

Из более южных районов Дальнего Востока происходили встречные миграции на север, причем мигранты не пересекли Берингию, т. е., по-видимому, они не успели до нее добраться (*Oxytropis ajanensis* (*O. semiglobosa*), *Cardamine victoris*). Ближайшим родственником последнего вида, очевидно, является *C. chiricense* на Сахалине (Miyabe, Tatewaki, 1936). Сахалинская *Primula kawasimae* едва ли отличается от *P. borealis* (Hulten, 1968), которая встречается на севере востоке Азии и на арктической Аляске.

Другие азиатские виды с притихоокеанскими ареалами (*Dicentra peregrina*, *Cassiope ericoides* и др.) в сартанский период достигли Чукотки, но не успели глубоко внедриться на нее. Изолированное местонахождение дицетры на востоке зал. Креста, возникшее вследствие ее миграции по осушенному шельфу, т. е. когда зал. Креста не существовал, позволило оценить скорость миграции этого вида — ~2 км в 100 лет. По-видимому, это характерная скорость распространения горных видов, мелкие семена которых лишены приспособлений для переноса. Среди северных видов преобладают именно такие.

На осушенных северных шельфах и в Азии, и в Сев. Америке существовали ледовые переемы, продолжавшиеся на перманентную сушу. В Азии такая переемычка была образована соединением Североземельского и Быррангского ледовых куполов. В Сев. Америке переемычка существовала на о. Элсмira и южнее. На Баффину Землю ледник двигался с о. Элсмira (Christie, 1983). Обе переемычки представляли существенный барьер при миграции вдоль шельфов, поэтому наряду с циркумполярным распространением имеются группы видов с ареалами от Таймыра до Канадского архипелага и амфиатлантические.

Выход мигрирующих растений на шельф происходил, в основном, в районе западного устья Лены. Некоторые виды, выходя на шельф, трансформировались в новые виды, которые и осуществляли долготную миграцию. Идеальным модельным примером служат отношения между *Claytonia joanneana* и *C. arctica*. С некоторыми нюансами отличия подобная дифференциация, связанная с миграцией через «центральносибирский безледный коридор», относится также к *Erysimum flavum* (E.

altaicum) и *E. pallasii*, *Silene tenuis* и *S. stenophylla*, *Potentilla gelida* и *P. hyperctica*, *Erigeron eriocalyx* и *E. eriocephalus* и др. В течение плейстоцена, возможно, было несколько этапов этой миграции в соответствии с осушениями и затоплениями шельфов. Расселение по осушенным шельфам сопровождалось формированием полиплоидных форм, лучше приспособленных к суровым условиям (Jonson, Packer, 1967; Куприянов, 1983; Levin, 1983; и др.). Во флоре о. Врангеля диплоиды составляют 28.7% (Петровский, Жукова, 1983). Скорее всего, в сартанский период сформировались автополиплоиды, нечетко обособленные морфологически от исходных форм, как, например, *Ranunculus sulphureus* от *R. nivalis*, *R. sabinii* от *R. pygmaeus*, *Saxifraga porsildiana* от *S. nelsoniana*, *S. tenuis* от *S. nivalis* и т. д.

Шельфовые мигранты не ограничивались только шельфом. Их популяции имелись и на перманентной суше. Именно эти популяции сохранялись во время межледниковий, когда шельфы затоплялись. При последующем осушении шельфов они вновь распространялись на них, и долготная миграция продолжалась. Сартанский период был завершающим этот волнообразный цикл, когда больше 100 видов замкнули циркумполярное распространение. Многие из них не претерпели морфологических изменений по сравнению с горами южной Палеоарктики (*Eutrema edwardsii*, *Koenigia islandica*, *Polygonum viviparum*, *Potentilla nivea*, *Arctous alpina*, *Minuartia arctica* и др.). Другие образовали арктические появиды (*Minuartia verna* ssp. *glacialis*, *Potentilla gelida* ssp. *hyperctica*, *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, *Epilobium davuricum* ssp. *arcticum*, *Ranunculus pedatifidus* ssp. *affinis* и др.). Какая-то часть арктических подвидов искусственно принимается за виды.

Многие виды не замкнули циркумполярное кольцо. Его разрыв часто приходится на приатлантические районы как, например, у *Salix reticulata*, *Caltha arctica*, *Senecio congestus*, *Stellaria crassifolia*, *Ranunculus lapponicus*, *Androsace septentrionalis* и др. Эти виды, по-видимому, не распространились своевременно до североатлантического моста суши, о существовании которого в период последнего оледенения свидетельствует распространение ряда видов: *Carex scirpoidea*, *Campanula uniflora*, *Erigeron humilis*, *Arenaria humifusa*, *Minuartia rossii* и др. (Кожевников, 1976в).

В сартанский период популяции многих видов были сильно диспергированы, и обмен генетическим материалом был затруднен. По-видимому, в интервалы кратковременных потеплений он все же происходил, по крайней мере, между отдельными популяциями. В результате во многих родах сложился тот полиморфизм, сталкиваясь с которым теперь, систематики испытывают затруднения. Приберингийские территории еще А. Engler (1872) считал центром полиморфизма *Saxifraga rivularis* и *S. brochialis*. Чрезвычайный полиморфизм в Северной Азии характеризует *Cerastium vulgatum* — *C. alpinum*, *Festuca ovina*, *Deschampsia cespitosa*, *Stellaria longipes*, *Potentilla nivea*, *Dryas octopetala*, *Oxytropis nigrescens*, *Pedicularis sudetica* и др.

Некоторые случаи позволяют оценить приблизительное время, за которое произошла дифференциация. Так, *Saxifraga flagellaris* ssp. *platysepala* мигрировала с Аляски по «коридору» между Кордильерским и Лаврентийским ледовыми щитами на юг, на территорию США. После смыкания щитов популяция на этой территории была изолирована подобно популяции людей-праиндейцев, пришедших сюда по тому же «коридору» вслед за мамонтами. В результате камнеломка образовала ssp. *crondallii*, а популяция людей (около 400 человек) стала основателем индейской расы. Таким образом, для образования ssp. *crondallii* (и индейцев) потребовалось 10—15 тыс. лет изоляции.

6.7. Каргинское межледниковье

Сартанскому периоду предшествовало каргинское межледниковье, в Европе принимаемое за интерстадиал. В северо-западной Европе в эемское время (с датировками 30, 38, 50 тыс. лет назад) существовала тундра в условиях температурного максимума 15° (Van der Hammen, 1974).

На европейском северо-востоке 40 тыс. лет назад произошло резкое существенное похолодание, во время которого лесные формации сменились тундровыми и степными (попынно-маревыми) (Арсланов и др., 1980а). Даже в средней полосе Восточно-Европейской равнины среднеюрские межстадиальные флоры (Красная Горка) древесных пород почти не содержат но сочетают в себе признаки лесотундр и лесостепей (Величквич, 1979).

На севере Азии, а также и Восточной Европы это межледниковье началось значительной трансгрессией. На окраинах материков вследствие вязкости земной коры поднятие территорий, находившихся ранее подо льдом, запаздывало, и море вторгалось в пределы суши. Трансгрессии происходили в результате взаимодействия двух процессов: гляциоизостатического (медленное возвращение к изостатическому равновесию опущенной в предыдущий период суши) и гляциоэвстатического (подъема уровня океана вследствие стаивания материковых льдов). На Таймыре морские каргинские отложения в настоящее время находятся на высотах до 200 м (Антропоген Таймыра, 1981).

Для разных районов Таймыра гляциоизостатическая компенсация была неодинаковой в каргинский период (Андреева, Кинд, 1980). На востоке Таймыра море меньше вдавалось в сушу, чем на западе. Это можно расценивать как показатель меньшей ледниковой толщи на востоке в период предыдущего (зырянского) оледенения.

Согласно В. А. Зубакову (1986), внутривюрмский интервал в целом был прохладнее современного, хотя случались осцилляции, во время которых летние температуры поднимались до современных. Вместе с тем он отмечает, что из примерно 300 датировок по радиоуглероду достоверны лишь несколько десятков запредельных дат. Непонятно, как можно опираться на запредельные даты, информативность которых вообще неопределенна, и рассматривать огромный объем данных как недостоверный, не потрудясь сколь либо обосновать свою точку зрения. Оставляя без внимания материалы по северной Азии, Зубаков предпочитает сопоставить каргинское межледниковье с Норвегией и назначает ему возраст 120 тыс. лет, предлагая климатологам и геологам проверить достоверность серийных дат по северу Азии.

В Восточной Сибири в каргинский период чередовались похолодания и потепления, но в целом было значительно теплее, чем во время оледенения. Древесная растительность, по крайней мере, местами достигала побережья Северного Ледовитого океана.

Вместе с тем, внешняя конечноморенная дуга в Алданском Приверхоянье образовалась между 28 и 43 тыс. лет назад (Колпаков, Белова, 1980), т. е. в каргинское межледниковье. Эта датировка, возможно, свидетельствует об активных ледниках в период одного из холодных интервалов каргинского времени в Верхоянье.

На обширной низкой приморской равнине Западной Сибири в конце каргинского времени господствовал лесотундровый ландшафт, жили мамонты. Климат каргинской эпохи был теплее современного (Биджис и др., 1982). По другим данным, на севере Западной Сибири в каргинский период, по крайней мере в интервале 22—30 тыс. лет назад, условия были гораздо суровее современных, а уровень Карского моря в интервале 15—22 тыс. лет назад в ряде районов мог превышать его

современные отметки, и покровного оледенения здесь в это время не было (Васильчук и др., 1984).

В низовьях Енисея каргинская терраса имеет выс. 30—40 м (включая стратотипическую) (Данилов, Парунин, 1982), но еще Сакс (1947) указал, что высота залегания каргинских отложений увеличивается к северу, достигая у Гольчихи 80—90 м над ур. м. Однако в среднем течении Пясины эти отложения находятся на еще большей высоте и к тому же на водораздельной поверхности. «Отложения каргинского времени залегают непосредственно на зырянских ледниковых образованиях, заполняя межрядовые гляциодепрессии или мелкие термокарстовые западины в пределах гряд на разных гипсометрических уровнях» (Андреева, 1980 : 183). Этим же автором показано, что раннекаргинская трансгрессия распространялась на юг приблизительно на 100 км южнее Дудыпты (но сама Дудыпта морем не заливалась), хотя западнее она заходила южнее. В спектрах этого времени представлены ель, лиственница, береза, сосна, кедр (сибирская сосна).

По нашим наблюдениям каргинская трансгрессия распространялась вдоль Пясины на юг дальше оз. Пясино. На северной оконечности этого озера существует красной рельеф зырянского ледника, образованный рядом морен с озерами под ними. Мореной образован также безлесный остров против истоков р. Пясины. Валы, лежащие в основании этого острова не могут быть обточены водой на месте, поскольку коренные породы на острове отсутствуют. Их нет и во всем районе.

У истока р. Пясины, по обе стороны реки имеется одновысотная с моренами идеально ровная галечниковая поверхность. Она образована каргинской трансгрессией. Близ южной оконечности этого озера обнаружен древний береговой вал, отмечающий, по-видимому, размеры озера в каргинский период. Его уровень, судя по этому валу, был на 15—20 м выше, что соответствует высоте галечниковой поверхности у северной оконечности озера. Следовательно, на юг каргинская трансгрессия распространялась значительно дальше, возможно, до оз. Кета.

О характере каргинского межледниковья в Северо-Сибирской низменности свидетельствуют радиоуглеродные датировки. В период 31—43 тыс. лет здесь формировались морские боярские слои, в период 33—39 тыс. лет назад — также и континентальные, но на востоке наиболее молодые морские отложения (26—32 тыс. лет назад) известны в басс. р. Б. Болахня (Исаева и др., 1980). По другим данным (Антропоген Таймыра, 1982), трансгрессивный этап имел место в интервале 50—39 тыс. лет назад, а в период 38—26 тыс. лет назад происходило сокращение трансгрессии. Таким образом, после зырянского оледенения наступила трансгрессия, а затем в результате проявления гляциоизостазии море отступило, и лишь на востоке существовал залив. Климат был теплее современного. В каргинское время в бассейне р. Большой Лесной Рассохи существовали осоковые лиственничные леса (Украинцева и др., 1981). На р. Новой для интервала 25—30 тыс. лет назад установлены вначале кустарниковые и кустарничковые ассоциации, вдоль рек лиственничные леса, затем наступил оптимум потепления (с температурами 10—12°), и леса распространялись до предгорий Бырранга (Белорусова, Украинцева, 1980). На востоке Северо-Сибирской низменности пыльца кустарников преобладает над пылью деревьев (Никольская, 1980). В отложениях возраста 39000 ± 1500 лет в бассейне верховьев р. Б. Болахня указана пыльца ели вместе с *Salix arctica*, *Betula nana*, *B. humilis*, ольховником и др. (Антропоген Таймыра, 1982).

Состав СПС каргинского времени на севере Средне-Сибирского плоскогорья в нижней части почти не отличается от такового казанцевского времени, но в средней части соответствующих отложений исчезает пыльца пихты и кедра, вверху преобладает древесная береза и снова отмечен кедр (Бардеева и др., 1980). Авторы считают, что климат был близок современному.



Фото 77. Стена льда погребенного каргинского водосема, подмываемая в наводок Индигиркой.

Экологическую ситуацию этого времени позволяют лучше представить трупы плейстоценовых животных. Многолетняя мерзлота является надежным субстратом для сохранения скелетных и трупных остатков мамонтовой фауны. Массовые захоронения происходили в каргинское межледниковье и в конце сартанского оледенения. В эпохи потеплений, благодаря развитию термокарстовых процессов, возникали природные «ловушки»: трещины и полости в мерзлых грунтах, грязевые потоки на склонах, «плавучие» берега термокарстовых озер и т. д. Захоронение остатков плейстоценовых млекопитающих с мягкими тканями и сохранение их на многие тысячелетия возможно при быстром попадании трупа на мерзлый субстрат и его замораживание (Лазарев, 1980б).

Нами разработан сценарий захоронения животных, охватывающий большую совокупность явлений (Кожевников, 1981в, 1983а). В каргинское время развитие растительности было не меньшим, чем теперь. Озера на низменностях не имели грунтовых берегов, будучи окружены сплавиной, концентрически нарастающей к их центру. Поднятие зеркала мерзлоты оставало от нарастания сплавины. Под сплавиной существовал уступ мерзлоты, представляющий естественную ловушку. Пока животное идет по мерзлоте, по колено проваливаясь в сплавину, оно вне опасности. Однако на границе сплавины и открытой воды существует этот самый скрытый уступ. Один только неверный шаг, и животное падает с уступа, погружаясь в болотную жижу, выбраться из которой грузному животному практически невозможно (Кожевников, 1983а). Автор этих строк имел возможность смоделировать этот процесс на себе на затянутаом озере близ Индигирки, неподалеку от места находки мылахчинского бизона и терехтяхского мамонта. Только другая весовая категория и меры предосторожности помогли ему выбраться из топи, и сразу стала ясна причина позы березовского мамонта, в которой он был найден и в которой демонстрируется ныне в Зоологическом музее РАН.

После гибели подобным образом, животные облекались мерзлотой, а сами водоемы, превратившиеся в массивы льда в сартанский период были захоронены лесовой пылью. В голоцене начался интенсивный вынос рыхлого материала водой. Если погребенные каргинские водоемы находились в отдалении от потоков воды, они сохранялись вместе с погребенными вдоль их края животными вплоть до нашего времени. На правом берегу Енисея на широте Полярного круга найдена пластовая залежь подземного льда, предположительно сохраняющаяся со времени муруктинского оледенения (Карпов, 1986). Судя по описанию, эта залежь могла быть и озером, промерзшим и захороненным в сартанское время. Вынос субстрата между промерзшими озерами привел к тому, что они превратились в возвышенности с ледяным ядром относительно современного уровня воды в реках. Когда начинается подмыв таких возвышенностей, то обнажается стена льда (фото 77), происходит интенсивное разрушение возвышенности, в процессе которого вытаивают трупы. Они могут вытаивать целиком, но, видимо, чаще вытаивание происходит по частям. В результате вытаявшие куски обламываются движением субстрата и сносятся в реку, где они вмерзают зимой в лед, а весной уносятся льдинами вниз по реке и концентрируются в местах прижима воды к берегу. На одном таком прижиге у протоки Индигирки найден целый пласт костей, принадлежащих разным животным. Судя по некоторым описаниям (например, Harington, 1980), сходные условия для концентрации костей и гибели животных имели место на Аляске.

Хотя целая туша мамонта, виденная якобы Бенкендорфом в 1846 г. на Индигирке, признана теперь мистификацией (Тихомиров, 1958), в принципе такое событие (вытаивание туши и сползание ее в реку) вполне возможно. Описание Бенкендорфом обвала террасы Индигирки, при котором погибли 5 матросов и пропала туша мамонта, совершенно реалистично для тех, кто бывал на этой реке. Происходящее там разрушение террас поистине грандиозно. В реку обрушиваются куски, величиной с вагон.

По мнению других авторов, монолитные толщи имеют другое происхождение или даже не являются монолитными. Отмечают, в частности, что труп мылахчинского бизона вытаял из льдистых лессовидных суглинков в основании 35—40 м обнажения, сложенного мощными повторно-жильными льдами (Лазарев, 1980а). Однако стена льда, показанная на фото 77, в основании которой найден труп этого бизона, не является повторно-жильной, как может показаться из-за наличия в ней земляных клиньев. Эти клинья образовались в трещинах на поверхности погребенного льда.

О том, что погребенные массивы льда представляют собой бывшие каргинские водоемы, свидетельствует обнаружение в этих льдах органики, а также воздушных пузырьков (Сукачев, 1914), по-видимому, изначально бывшими пузырьками с метаном, выделявшимся со дна озер. В месте залегания терехтяхского мамонта обнаружены на уровне залегания трупа пресноводные моллюски (Арсланов и др., 1980).

Представленный выше сценарий гибели крупных животных согласует различные моменты как настоящего (условия захоронения трупов), так и прошлого (палеографические данные по другим объектам). Он отвечает, таким образом, принципу сходимости. Но, разумеется, этот сценарий не объясняет причин массовой гибели животных и не является единственной причиной гибели отдельных особей. Естественно полагать, что животные умирали по-разному, но для долговременной консервации их трупов было необходимо сочетание целого ряда факторов. А именно трупы дают большую информацию об условиях обитания животных по сравнению с разрозненными костями.

Наиболее существенный момент в этом сценарии тот, что уровень низменностей был в каргинское время выше, чем теперь на 50—100 м. Об этом же свидетель-

ствуют террасовалы 70—80 м относительной высоты в Колымском нагорье, которые образованы аллювием (Постоленко, Джобадзе, 1982). Надо полагать, что и в других районах севера большинство террасовалов образованы аллювием. Это и объясняет существование костеносных слоев в них, включающих исключительно разрозненные кости. Отложения, образующие низкие увалы в Майнской котловине, имеют озерно-аллювиальный генезис (Новейшие отложения..., 1980). Ледовый обрыв на р. Майн, в котором найден бивень мамонта, был в конце плейстоцена на 10 м выше, чем теперь, но, по крайней мере, часть этого обрыва составлена озерными отложениями (Котов, Рябчун, 1986). Следовательно, на месте обрыва была впадина, которую окружали более высокие уровни. Все это говорит о том, что к реконструкциям прошлого по спорово-пыльцевым спектрам и костным остаткам нужно относиться с осторожностью из-за большой вероятности переотложений.

Киргильяхский мамонтонок погиб, провалившись в микроозерцо, которое, промерзнув, образовало линзу льда, захороненную поздними склоновыми отложениями (Шило и др., 1983). Данные авторов целиком согласуются с нашим сценарием, однако о том, как могут быть пересмотрены свидетельства прошлого по изучению ископаемых животных, наглядно говорит история с этим мамонтоном. Его труп был обнаружен в линзе льда в толще делювиально-солифлюкционных отложений, перекрывающих аллювий II надпойменной террасы (Дуброво и др., 1980; Дуброво, Верещагин, 1980). По сведениям названных авторов, литологические особенности позднечетвертичных отложений и обнаруженные в них фито- и зоофоссилии показывают, что климат был суровый с холодной зимой и прохладным влажным летом. Во флоре преобладали североборсальные, борсально-гипоарктические и гипоарктические виды, хотя флора в целом была уже близка к современной североборсальной, восточно-сибирской. Это была одна из стадий формирования современных биогеоценозов тундрового и лиственнично-таежного типа бассейна р. Колымы. Гибель мамонтенка произошла в период некоторой аридизации и похолодания климата — в сартанское время.

Согласно другим авторам, киргильяхский мамонтонок найден в ледяной линзе погребенной мочажины с обилием гумуса и органических остатков, выше «голов» ледяных жил (Шило, Титов, 1981). Авторы указали дату его гибели 40 тыс. лет назад и охарактеризовали климат суровой зимой и довольно холодным влажным летом. По данным палинологов, во время гибели мамонтенка «Димы» в ландшафте преобладали гипновые и травяно-гипновые болота, были широко представлены срники, пояс кедрового стланика находился в стадии деградации, участки склонов и долин были заняты лиственничниками и редколесьями с древовидной березой, местами ольшаниками (Белая, Кистерова, 1978). Незначительным было и участие в растительном покрове ольховника. На близ расположенной горе Морджот имелся ледник (Шило и др., 1983). По мнению авторов, климат был холоднее современно-го, хотя средняя температура июля была все же выше 10°.

Таким образом, по одной версии — сартанское время и «некоторая аридизация», по другой — каргинское время (к тому же начало его) и никакой аридизации (растительный покров типа современного). «Стратиграфический парадокс» заключался в том, что труп киргильяхского мамонтенка оказался древнее вмещающих его отложений, что свидетельствует о его перемещении по склону внутри линзы льда и внедрении в более молодые (голоценовые) отложения (Шило и др., 1983). Авторы отметили, что, согласно С. Ф. Биско, пространственное смещение ископаемых остатков наблюдается и в более благоприятных для статичного захоронения условиях, чем таковые киргильяхского мамонтенка. В частности, таймырский мамонт также смещался, будучи захороненным.

Подобные разночтения и пересмотры, касающиеся мамонтовой фауны, очевидно, вполне естественны. В восточной Норвегии был найден бивень мамонта, датированный сначала в 19 ± 1.2 тыс. лет. Однако повторное датирование дало средний результат $32100 \pm 3100/2300$ лет (Follestad, Olsson, 1979). Близ Гарца Nehring еще в 1873 г. обнаружил кости тундровых животных и остатки тундровых растений под лёссом, в котором он же нашел кости степных животных (Танфильев, 1902). Позднее (Пидопличко, 1947) данные Неринга были опровергнуты, т. к. выяснилось, что кости в местах исследований Неринга намывные, и ни о какой последовательности их отложения не может быть и речи. Пидопличко, правда, не отметил, что и смешанный состав фауны отсюда не вытекает, поскольку имеется лишь смешанная совокупность костей, которые могли принадлежать животным разных периодов, а при размыве слов образовалась их механическая смесь.

Предполагается, что во время своего максимального распространения в Сибири обитали около 50000 мамонтов; судя по остаткам растительности, обнаруженных в желудках сохранившихся туш, они жили в условиях умеренного климата. Причины их вымирания остаются загадочными, и по этому поводу высказывались различные гипотезы: гибель в болотах в ходе сезонных миграций к югу, внезапное наступление холодов, вызванное локальными или глобальными факторами (возможно, даже космическими) и т. д. (Falipon, 1982).

Имеющиеся в настоящее время данные по содержанию желудочно-кишечных трактов плейстоценовых животных однозначно свидетельствует о том, что животные обитали в лесотундровых условиях (Сукачев, 1914; Ukrainitseva, 1993; и др.). В каргинский период лесотундровые и лесные ландшафты существовали на Таймыре. В первый этап каргинского межледниковья (43 тыс. лет назад) ель росла даже на Северной Земле. На Таймыре пыльца ели составляла в спектрах до 20—30%; на востоке — даже до 40% (Антропоген Таймыра, 1982), что говорит о существовании тайги, может быть, островной. Поскольку пыльца ели не разносится далеко, то обнаружение ее в слоях (с отсутствием следов переотложений) свидетельствует о произрастании ели в районе обнаружения пыльцы в соответствующее время. Вместе с тем, во флоре Таймыра были представлены тундровые и тасжные виды (Антропоген Таймыра, 1982). Авторы считают, что в основном флора была тундровой, а тасжные виды присутствовали как примесь, однако, из древесных пород названы также пихта, сосна, лиственница. По крайней мере, пихта в настоящее время нигде не ассоциируется с тундрами. Поэтому некоторые интервалы периода были на южном Таймыре сугубо тасжными, а редколесья, вероятно, встречались и близ северного побережья.

В бассейне Индигирки в каргинский период леса достигали побережья океана, и возрастала заболоченность ландшафтов (Украинцева, 1979). Отмечалось также, что в это время на север Якутии проникла с юга степная растительность, которая частично сохранилась до наших дней (Яровой, 1939). В юго-восточном Прибайкалье в это время климат был более сухим и теплым, чем в казанцевский период, а в сартанское время — более влажным, чем в зырянское (Резанов, Иметхенов, 1982).

Кажется весьма загадочным, что в то время, как на севере Азии каргинский период был межледниковым, в Европе его теперь не принимают даже в ранге межстадиала, включая в ранний (безледный) валдай (Палеография Европы..., 1982). Правда, в нем выделяется дунаевское потепление с датами 32650 ± 720 до 25440 ± 270 лет назад, что является до некоторой степени аналогом каргинского периода на севере Азии. Однако это потепление фиксировано в Новгородской области, а относительно северных территорий сведения о растительности и климате двусмысленны. Данные о беломорской трансгрессии позволяют предполагать, что

климат был влажный и на севере Восточной Европы льдов не было. В этих условиях могли существовать обширные моховые покровы с тундровой или редколесной растительностью в зависимости от флуктуаций климата. Наиболее северной древесной породой была ель, которая отмечена в это время даже на севере Печорской низменности (Арсланов и др., 1980а).

На северо-востоке Азии ель (*Picea ajanensis*), по всей вероятности, существовала также, хотя непосредственных подтверждений этого феномена как будто не имеется. В его пользу говорят лишь косвенные данные (наличие пыльцы в голоценовых отложениях и даже находки живых растений на р. Майн). Таким образом, версия предполагает переживание елью периода последнего оледенения в рефугиуме на Майне, откуда, насколько нам известно, пока нет данных о каргинских слоях.

На Чукотке в каргинское время флора отличалась от современной, поскольку около 170 видов (24%) на ней отсутствовало (в этом подсчете не учитывались виды, имеющие азиатско-американское распространение и, соответственно, могли обитать на Чукотке в каргинское время, затем отступить на юг и вновь появиться на ней в голоцене) (Кожевников, 1984—85в). Почти все отсутствующие на Чукотке в это время виды были арктоальпийцы, т. е. они еще не успели добраться до Чукотки.

Растительный покров северо-восточной Азии имел характер северной тайги с гольцовым поясом, который был очень обеднен. Редколесья на севере образовывала *Larix gmelinii*. Был широко представлен *Pinus pumila*. Флора тасежного пояса, видимо, не отличалась особым богатством и своеобразием, напоминая современные северо-таежные флоры.

6.8. Зырянское (муруктинское) оледенение

Окончание муруктинского оледенения многими исследователями определяется однозначно — около 50 тыс. лет назад, однако в отношении начала этого оледенения имеются большие расхождения. В Сибири нижняя граница зырянского надгоризонта указывается 100—110 тыс. лет назад (Архипов, 1983а), в США ледник покрывал Айову (Boellstorff, 1978) и в это же время на Аляске и на Баффиновой Земле отмечают межледниковье (Хопкинс, 1976; Дюке, 1979). Ясно, что дело тут не в метахронности, а в ошибочном определении возраста, вероятность чего увеличивается в более древних отложениях, тем более за пределами возможностей радиоуглеродного анализа.

В большинстве работ начало зырянского оледенения оценивается приблизительно 70 тыс. лет назад. Такой результат дают исследования на севере Европы (Пуннинг, Троицкий, 1979) и в северо-западном Приохотье (Ананьев, Смирнова, 1981).

На Таймыре мощность ледового щита в это время достигала более, чем 2 км и могла предопределить гляциоизостатический прогиб территории не менее, чем на 300—400 м (Антропоген Таймыра, 1982). Льды достигали северных отрогов Путоран и подпирали путоранский купол льда, в связи с чем он расширялся на юг (Антропоген Таймыра, 1982). Согласно этому же источнику, в позднемуруктинское время на Таймыре началась трансгрессия, образовавшая глубокий залив на юго-востоке полуострова (до слияния рек Хета и Котуй).

Полагают, что в зырянский период Западно-Сибирская равнина трижды испытывала обводнение из-за подпора льдов на севере, распространявшихся из карского центра (Архипов, 1982).

Судя по терминальному комплексу аккумулятивных ледниковых форм рельефа в среднем течении р. Усы покровным было оледенение в этот период и на Полярном Урале, по крайней мере, с западной стороны.

На Чукотке зырянские льды лишь в некоторых местах выходили из гор на равнины на расстояния в первые десятки километров. Кое-где языки льда двигались по осушенным фьордам, оставив морены на их выходе, как, например, в верховьях зал. Креста. Верховья других фьордов, как благоприятные в тепловом отношении орографические геосистемы, наоборот, были убежищами для относительно термофильных видов растений. Обширные равнинные пространства оставались свободными от льда и переходили в осушенные шельфы.

В муруктинский период оледенения на южной Чукотке показывают мохово-кустарничковые тундры в условиях сурового климата (Гитерман и др., 1968). Долина Анадыря льдами не покрывалась и имела значение рефугиума для холодоустойчивой растительности. По осушенным шельфам происходили миграции. В частности, в Азии появились виды, сформировавшиеся в Сев. Америке из азиатских мигрантов в период предыдущего оледенения. Они успели далеко внедриться на территорию Азии: на Камчатку, в Охотию (*Acomastylis rossii*, *Erigeron humilis*) и даже в Забайкалье (*Campanula uniflora*).

Перигляциальная зона северных территорий смыкалась на юге Сибири с перигляциальными районами южных гор, которые были покрыты толщами льда. Отмечается, что, например, в Байкало-Патомском нагорье это оледенение было полупокровным (Тищенко, 1982).

В южном Верхоянье зырянское оледенение имело 3 стадии, зафиксированные ярусами ступенчатых каров. В стадиях похолоданий преобладает пыльца трав и споры *Selaginella sibirica*. СПС межстадиалов отражают леса, причем в первом межстадиале сосновые, в следующих — лиственничные с подлеском из ольховника (Сапоева, 1980).

На Колыме в зырянский период, по-видимому, сохранялась древесная растительность, поскольку пыльца лиственницы составляет от 16 до 34%, хотя в некоторых образцах имеются лишь единичные ее зерна. Однако ледники в бассейне Колымы также были. О. Ф. Герц (1902) обследовал берег р. Березовки, покрытый слоем валунов 10—15 м мощностью. Это — явная морена, отложенная ледником, спускавшимся с кряжа Туорастах, и при этом зырянского времени. Если бы это был сартанский ледник, он снес бы холм с погребенным в нем мамонтом каргинского возраста.

По-видимому, сколь бы не был велик ледник, его действие на климат в континентальных регионах распространяется лишь на небольшое пространство. В настоящее время в Гренландии по соседству с ледником развиваются остепненные и другие не высокоарктические сообщества, а в ее южной части растет *Betula pubescens*. На Аляске ледники иногда непосредственно граничат с лесом, в ряде случаев подпирают деревья и искажают их нормальный рост. Разумеется, в висконсине условия были жестче. Ледник, полностью покрывавший Канаду, все-таки оказывал значительное охлаждающее влияние, хотя D. Love (1959) подсчитала, что прямое действие висконсинского ледника распространялось не более чем на 1/2—1 милю от кромки льда. Она установила это по уменьшающейся величине годовых колец деревьев, погибших *in situ* под надвинувшимся ледником.

В зырянский период происходило обособление горных и тундровых таксонов на основе исходных бореальных видов. Немало таких видов было связано с территорией Якутии, откуда они иррадиировали в разных направлениях, при этом трансформируясь.

В период раннезырянского оледенения уже окончательно сложился альпийский элемент флоры в горах Южной Сибири. Виды этого элемента мигрировали на север по перигляциальной зоне в районы, прилегающие к купольным ледникам Путораны, Анабара и др. По безледному коридору на левобережье Лены альпий-

ские мигранты с юга достигали осушенного северного шельфа. Множество таксономических отношений свидетельствует о том, что в районе устья Лены, т. е. на выходе на осушенный шельф, альпийские мигранты трансформировались в новые виды, отличающиеся от родительских, прежде всего, уменьшенными размерами и другими приспособительными признаками к более суровым условиям. Из этого вытекает вывод, что среда обитания на осушенном северном шельфе была очень жесткой. Несколько берингийских эндемиков, имющих азиатские корни и достигшие Берингии в период предыдущего оледенения, сформировались в зырянское время на американской стороне Берингии. Они представляют собой подушковидные и плотнокуртинные мелкие растения. В сартанский период они мигрировали на восток Чукотского п-ова.

Из Азии в Сев. Америку также шел поток мигрантов, среди которых имелись арктические ксерофиты. *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, как и *Calamagrostis purpurascens* (также характерный для степоидов вид) слагает степоиды в Гренландии (Bocher, 1954, 1963). Это дает возможность предполагать, что в Гренландию оба вида мигрировали в течение двух последних оледенений, а не одного, поскольку требовалось преодолеть ледовую перемычку на о. Элсмир-Баффиновой Земле. Это преодоление произошло, видимо, когда перемычка исчезла в период последнего межледниковья. Таким образом, и обособление ssp. *spaniocarpa* в восточной Сибири можно связывать с муруктинским периодом. В это же время в Сев. Америку мигрировала *Festuca altaica* и в следующее межледниковье распространилась там до атлантического побережья, обособившись в близкородственный вид *F. scabrella* (Hulten, 1968). На Великих Равнинах последний вид выступает местами как доминант овсяницевого прерии (Rowe, Coupland, 1984).

Некоторые горные виды в это время имели довольно широкое распространение, а в каргинский период их ареалы были разобщены, в результате чего произошла дифференциация. Так, можно думать, что *Potentilla tollii* была распространена на восток от Верхоянского хребта до бассейна Анадыря, где и обособилась позднее в *P. anadyrensis*. Аналогичное распространение имел *Ansrosace gorodkovii*, позднее обособившийся на Чукотке как ssp. *semiperennis*.

Происходило обособление горных и тундровых таксонов от исходных бореальных. Хорошим примером является *Pedicularis sudetica*. Исходная форма (ssp. *jakutica*) обитает в северной тайге Якутии. От него обособились в процессе радиальной миграции и последующей изоляции ssp. *pacifica*, ssp. *albolabiata*, ssp. *interioroides*, ssp. *arctoeuropaea*, ssp. *novaiiae-zemliae*, ssp. *scopulorum*, ssp. *sudetica*. В сартанское время последний подвид обособился в Судетах, откуда и описан вид. Такая дифференциация не могла произойти за один ритм «оледенение — межледниковье», что хорошо видно на ssp. *scopulorum*. Миграция его предка произошла через Берингию на Аляску (первый этап) и затем (в период роста уже поздневисконских ледников) на юг Британской Колумбии, где и обособился ssp. *scopulorum*.

Многочисленные радиальные миграции происходили из Южной Сибири. В некоторых случаях прослеживается процесс включения в миграцию различных аллеломорф по разным направлениям. Хороший пример — *Silene tenuis*. С территории от Алтая до Забайкалья, где до сих пор существует наибольший полиморфизм этого вида, мигрировали в разных направлениях аллеломорфы, в настоящее время являющиеся подвидами (ssp. *paucifolia*, ssp. *chamarensis*, ssp. *jenisseensis*, ssp. *ichebogdo*) (Кожевников, 1985б). Только *S. stenophylla* из этого же «куста» можно признать за вид, учитывая постоянство его признаков, связанных с миниатюризацией растений.

Суждения о времени обособления и миграций таксонов, основанные на степени морфологических отличий, на расстояниях и известных физико-географических

преградах, не могут быть точными. Они скорее являются постановкой проблемы генезиса таксона, чем ее решением. Однако для многих горных видов такой путь, видимо, единственно возможен на современном уровне исследований, поскольку следы их пребывания в прошлом не обнаруживаются.

В конце муруктинского времени в Северосибирской низменности на Таймыре около 55 тыс. лет назад климат был аналогичен современному на мысе Челюскин (Ukrainseva, 1993), однако подобные датировки по C^{14} не могут считаться достоверными, т. к. находятся за пределами разрешающей способности метода.

В Восточной Европе в раннем валдае почти до 50° с. ш. распространялась мерзлота, что установлено по наличию криогенных образований (Палеогеография Европы..., 1982). Примечательно, что с новой трактовкой подразделения позднего плейстоцена в Восточной Европе сведения о растительности раннего валдая не приводятся. Надо полагать, что большая часть Европы, особенно на севере, имела условия для миграций арктоальпийских, арктических и субарктических видов, а лесная растительность предыдущего межледникового в северных районах была уничтожена. В данный период на Кавказ произошла вторая миграция *Dryas octopetala* (Кожевников, 1984—85а). Это является свидетельством того, что северная перигляциальная зона, по крайней мере местами, контактировала с перигляциальной зоной северного подножья Кавказа.

6.9. Казанцевское межледниковье

Казанцевский (микулинский) период очень подробно освещен в литературе, однако его временные рамки оцениваются по-разному. Расчетные ошибки методов в 2—3 раза превышают длительность голоцена. Поэтому оценки, согласно которым этот период длился всего 10 тыс. лет, кажутся необидительными.

Потепление закончилось несколько ранее 100 тыс. лет назад, поскольку в это время еще фиксируется трансгрессия на современной суше, которая, следовательно, не успела подняться. Начало этого межледникового относится ко времени 130—150 тыс. лет назад.

Во время 120—125 тыс. лет назад на севере Азии теплее было на $5—6^\circ$, а годовые суммы осадков возрастали на 200—300 мм, т. е. на 50% по сравнению с современными (Зубаков, 1986).

Трансгрессия казанцевского периода, ранее называвшаяся бореальной, проявилась по всему северу Евразии и была наиболее мощной в плейстоцене. Море заливало все северные низменности. На севере Средней Сибири оно внедрялось до плато Путорана и даже до оз. Кета по норильской долине. По р. Анадырю море проникло до марковской впадины, заливая сс. Чукотский п-ов представлял собой архипелаг сближенных островов (Кожевников, 1979а, 1982д). Потепление было весьма резким. С. Л. Троицкий (1975) отметил, что в Европе за 2.2—2.5 тыс. лет лесная растительность перемещалась на 1000—1100 км. В Азии таких огромных перемещений лесной растительности не происходило, поскольку острова лесной растительности находились в экстрагляциальной зоне на незначительном удалении от узкой сплошной перигляциальной зоны, южнее имеющей сетчатый облик.

Лесная растительность отмечена в бассейне р. Большая Балахня, где в настоящее время находятся южные тундры (Антропоген Таймыра, 1982). За пределами Таймыра древесная растительность, по-видимому, повсеместно достигала северных побережий, тогда как тундры сохранялись на арктических островах, в высокогорьях и на северной Чукотке.

Характерно, что в спектрах казанцевского периода на восточном Таймыре преобладает ель (Антропоген Таймыра, 1982). Однако в торфсе этого времени найдены

плоды *Dryas octopetala*, что говорит о существовании гольцового пояса, откуда сносились ее семена и пыльца, образующие сочетания с пыльцой термофильных видов. На Камчатке в сочетании с дриадой (судя по описанию в казанцевских отложениях) обнаружена пыльца деревьев, в том числе пихты и ряда теплолюбивых видов (Боярская, Малаева, 1967).

В казанцевское время началось автохтонное развитие флоры Чукотки, поскольку в периоды позднеплейстоценовых оледенений на Чукотке оставались свободные ото льда районы, а в предыдущий (самаровский) период она была скрыта льдами полностью. Этим можно объяснить повышенное богатство флоры Чукотки по сравнению с Таймыром и Полярным Уралом, покрывавшихся мощными льдами в позднем плейстоцене. Богатство чукотской флоры тем более примечательно, что по набору геосистем все эти регионы очень сходны, как и по геосистемным распределениям растительности. Определенную роль во флорогенезе Чукотки сыграло и ее географическое положение как части Берингии, в которой осуществлялись миграции как с Чукотки на Аляску, так и в обратном направлении. Благодаря крупной трансгрессии некоторые приморские (пляжные) виды, которые имеют неогеновый возраст (Jonson, Packer, 1967), проникли в глубинные районы суши и до сих пор там обнаруживаются.

Как и на восточном Таймыре, на Чукотке в казанцевское время отмечена ель и даже не один вид. Для оптимума этого периода на Западной Чукотке указаны листовничные леса с елью (*Picea obovata*) (Ложкин, 1973). В настоящее время такие леса существуют на западе плато Путорана, испытывающего влияние Атлантики. Ель (*P. mariana*) росла и на северном склоне хр. Брукса на Аляске, где теперь существуют кустарниковые тундры (Hopkins, 1972). Другой вид ели (*Picea* sect. *Omorica*), вместе с сосной, древовидной ольхой, березой и др., указан для Анадырской низменности (Гасанов, 1970).

В верховьях Колымы во второе среднеплейстоценовое потепление существовала значительная облесенность (до 45% пыльцы древесных); в числе пород названы *Picea* sect. *Eupicea*, *Pinus* subgen. *Diploxylon*, *Betula costata*, *Alnus* и др. (Постоленко, 1980).

На Чукотском п-ове в южной части указывается «заболоченная ольхово-березовая лесотундра с обилием кустарниковой березки, ольховника» (Гитерман и др., 1968). На севере полуострова в Ванкаремской низменности во время трансгрессии сохранялись небольшие леднички, один из которых одевал шапкой Ванкаремскую сопку (Кожевников, 1982д).

Таким образом, казанцевский период проходил при более океаническом климате. С этого времени в пределах современной Арктики существуют непрерывно (на Чукотке) склоновые геосистемы нижнего пояса гор преимущественно по их внешнему обрамлению. Это — самые древние геосистемы.

Между казанцевским межледниковьем и самаровским оледенением 200(210)—270(280) тыс. лет назад происходил еще один цикл — тазовское оледенение — межледниковье (Архипов, 1983а, б), однако его корреляция с отложениями северной Азии остается проблематичной. Нельзя исключить того, что тазовское оледенение Средней Сибири практически не отделено межледниковьем от предыдущего оледенения точно так, как это имело место в Европе, где многие исследователи не отделяют московское оледенение от диспровского. Указывается, однако, что во второй половине среднего плейстоцена континентальное осадконакопление на востоке Чукотки вновь сменилось морским (т. е. в казанцевское время) с климатом близким современному (Беспалый и др., 1979). Последующее похолодание привело к развитию горно-долинного оледенения, что обусловило накопление ледниково-морских фаций. Затем море отступило, и ледники заняли значительные участки

современного шельфа. С этим представлением согласуются данные о том, что в Беринговом море отложения второй половины среднего плейстоцена содержат наиболее холодноводный комплекс моллюсков и фораминифер максимальной фазы трансгрессии и полупокровного оледенения. Эти отложения слагают террасы высотой 50—70 м (Былинская и др., 1982). Судя по временному указанию они могут быть сопоставлены с тазовским оледенением Сибири, поскольку морские межледниковые отложения среднего плейстоцена известны из района пролива Сенявина. Они отлагались при климате, сходном с современным или более теплом (Беспалый и др., 1979). Эти данные говорят о том, что и на Чукотке в среднем плейстоцене было два ледниковых периода. Следовательно, указания на условия в холодное время может относиться к любому из них. По данным Т. Д. Боярской (1980) в среднем плейстоцене на Чукотке преобладали суровые климатические условия, при которых в приморских районах господствовали травянистые и моховые тундры, во внутренних — тундро-степи. Возможно, что эти данные относятся к тазовскому периоду, если размах его оледенения был меньше, чем в самаровский период, т. к. говорить о тундростепях в это время не приходится.

6.10. Самаровское оледенение

Большинство исследователей придерживается точки зрения, что самаровское оледенение в Сибири (днепровское в Европе) было наиболее пространным. Для него характерны все те физико-географические особенности, о которых уже говорилось, но которые в позднем плейстоцене проявлялись в меньшей степени из-за меньшего распространения льдов. Осушались огромные пространства шельфов,

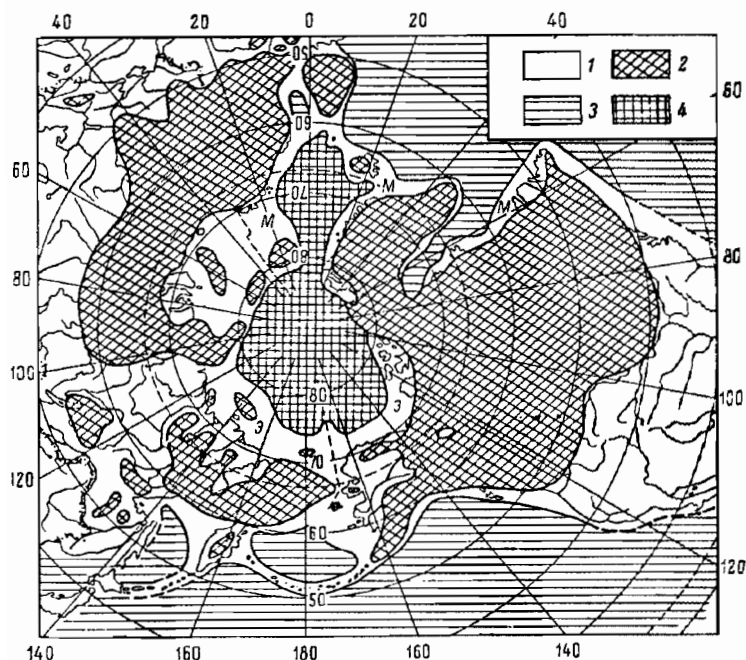


Рис. 62. Палеогеография северного полушария Земли в период максимального оледенения: 1 — суша, 2 — материковые льды, 3 — море, 4 — паковые льды, Э — Эоарктика, М — Мезоарктика (Кожевников, 1979а).

возникали мосты суши и ледовые перемычки циркумполярного кольца, которое, соответственно, подразделялось на гумидную приатлантическую часть — Мезоарктику и аридную приазиатскую часть — Эоарктику (Кожевников, 1979а, 1984—85) (рис. 62). Командоро-Алеутская гряда образовывала сухопутный перешеек или являлась южной окраиной Берингии, т. е. Алеутский бассейн осушался. Несомненно существовали огромные приледниковые озера, поскольку крупные реки были запруже-

ны льдами. Междуречье Енисей-Лена представляло перигляциальную территорию и являлось проходом для миграций горных видов с юга.

По некоторым сведениям в Забайкалье гольцы образовались около 250 тыс. лет назад (Плюснин, 1982). Однако скорее их образование следует связывать с более древними событиями. В Тибете возникли альпийские луга и альпийские пустыни (Wang, 1984). На большей территории Северного полушария климат был очень суровый. В Европе прослеживается связь с экстрагляциальными территориями Сибири. *Picea obovata* мигрировала даже в Западную Европу, где до сих пор обнаруживается в Альпах (Бобров, 1978). Пыльца *Larix* обычна в ледниковых отложениях днепровского и московского возраста на Русской равнине, например, на р. Оке (Крутицы) она достигает 20% (Зеликсон, 1985). Несомненно, это — пыльца *Larix sibirica*.

В северных регионах, в которых в периоды более поздних оледенений сохранялась относительно теплолюбивая растительность, в самаровский период существовала перигляциальная растительность. Так, в отложениях холодного интервала среднего плейстоцена на р. Майн в СПС доминирует пыльца полыней, маревых и споры; пыльца кустарников единична; отсутствуют верескоцветные (Боярская, Гупова, 1982).

Самаровский период был основным временем, в течение которого началось формирование арктоальпийского элемента флоры, т. е. выход на осушенный шельф многих высокогорных адаптантов, возникших в горах Южной Сибири.

Территория от Алтая до Забайкалья имела огромное флорогенетическое значение для северной Азии, что заметно даже по современному полиморфизму многих видов, обитающих на ней, и по специфическому комплексу эндемов и субэндемов. В высокогорьях Предбайкалья и Забайкалья имеется 74 таких вида (Малышев, Пешкова, 1984). Отсюда начались миграции и дифференциация некоторых «кустов» близких видов или подвидов как на север, так и на юг, в Центральную Азию вплоть до Гималаев. Из Гималаев, в свою очередь, мигрировали многочисленные альпийские виды, распространявшиеся не только на север, но и на Кавказ, в частности, некоторые камнеломки. Однако основной путь, поистине великий миграционный путь, пролегал на территории от Гималаев до Арктики по междуречью Енисей — Лена (рис. 62). Чрезвычайно пластичная в биоморфологическом отношении *Stellaria cherleriae* в высокогорьях имеет форму, описанную как *S. petraea*. Эта форма в самаровский период начала миграцию и на север и в конце концов достигла Аляски, где обособилась как *S. dicranoides*. Ее симметрией является *S. pulvinata* в Монгольском Алтае (Кожевников, 1983в).

По нашему мнению, *Oxytropis alpicola*, а не гипотетический вид рода *O. kamschatica* является исходным для «куста» *O. nigrescens*. При этом, если следовать принципу редукционизма (олигомеризации), то получается, что первоначальная миграция, связанная с редукционной трансформацией *O. alpicola* привела к образованию *O. nigrescens*. По-видимому, это происходило в самаровский период. В периоды оледенений позднего плейстоцена *O. nigrescens* продвинулся на Северо-Восток и на Аляску и дал «куст» подвидов или узко локализованных на Аляске видов (напр., *O. glaberrima*). Еще один остролодочник — *O. strobilacea* — был исходным для *O. adamsiana* с его подвидами. В отличие от *O. nigrescens* *O. adamsiana* не добрался до Аляски.

В Алтаебайкальском регионе произошло разделение секции *Rhodiola* рода *Sedum* на группы узко- и широколистных представителей, которые мигрировали как на север, так и в основном на юг, в Гималаи, хотя именно в пригималайских районах находятся исходные формы секции (Кожевников, 1988в). В Гималаях и пригималайских районах происходило видообразование на основе мигрантов с се-

всра, в результате чего в настоящее время этот регион значительно богаче видами родиол, чем исходный.

Сходным путем, т. е. выявлением видов с промежуточными свойствами между внутривидовыми подразделениями, установлено, что в Гималаях и Тибете расположены арсалы видов *Arenaria*, промежуточных между под родами типовым и *Eremogone* (*A. kansuensis*, *A. przewalskii*, *A. ladyginii*). Следовательно, в Центральной Азии находилась область дифференциации *Arenaria*, и оттуда шло расселение на север (Кожевников, 1983, 1985). Обработки только сибирских песчанок приводят к выводу о существовании двух родов, поскольку регион, в котором они морфологически переплетаются, находится южнее.

Полиморфизм *S. flagellaris* издавна привлекал внимание систематиков. Еще Энглер и Ирмшер обозначили этот вид как *typus polymorphus*, и существует несколько его обработок с весьма различными результатами (Porsild, 1954; Толмачев, 1959; Hulten, 1964). В обработке А. И. Толмачева признано 5 видов и несколько подвидов.

S. flagellaris имеет в Гималаях целый клубок родственных, хорошо обособленных видов (*S. microgyna* Engl. et Irmsch., *S. flagellarioides* Engl., *brunonis* Wall. ex Ser., *S. tentaculata* C. Fisch., *S. consanguinea* H. Smith и др.). Полиморфизм самой *S. flagellaris* также выражен в Гималаях и горах вдоль восточной окраины Средней Азии. На эту территорию приходится большая часть форм, описанных в качестве особых видов или подвидов *S. flagellaris*. В южной части своего арсала этот вид распадается на подвиды: *ssp. sikkimensis* Hult. на востоке Гималаев и *ssp. stenophylla* (Royle) Hult. — на западе этих гор. Другие виды, такие как *S. macrocalyx* Tolm., *S. mucronulata* Royle также являются формами изменчивости *S. flagellaris* и в таксономическом отношении они соответствуют рангу подвидов, равно как и высокоарктическая *S. platysepala* (Trautv.) Tolm. Можно, конечно, согласиться с Толмачевым (цит. соч.), что различия между *S. stenophylla* и *S. mucronulata* «особенно явственно заметны на опубликованных им (Ройлсом, Ю. К.) цветных изображениях обоих видов» (с. 260). Точно также заметны различия растений на рисунках в работе самого Толмачева. однако на больших сериях образцов эти различия уже не столь явственны.

Арктическую *S. platysepala* Толмачев (1959) связывал с южносибирской *S. macrocalyx*. Эта связь выражается в строении чашечки, хотя развитость северных и южных растений совершенно разная, что и послужило основанием для их различения в качестве самостоятельных видов. Можно также заметить, что на Таймыре *S. platysepala* не всегда может быть отграничена от *S. flagellaris* *ssp. setigera*. Важно отметить, что в рамках *S. flagellaris*, s. l. различается две категории рас: со сравнительно узкими лопастями чашечки и со сравнительно широкими, причем и та, и другая категории распространены как в Арктике, так и в южных высокогорьях, соответственно, различаясь габитуально.

Можно предположить, что исходным центром образования *S. flagellaris* и родственных ей видов были не Гималаи, а горы Южной Сибири, откуда в обход центральноазиатских аридных территорий происходили миграции в Гималаи, где произошла вспышка видообразования наподобие видов *Sedum* sect. *Rhodiola*.

Триба *Hirculoideae* Engl. et Irmsch., представленная на севере Азии одним видом — *S. hirculus*, наиболее богата видами и их формами в Гималаях и Тибете, где обычен и типовой вид, к которому близки *S. tangutica* Engl., *S. nigroglandulosa* Engl. et Irmsch., *S. tsangshanensis* Franch., *S. chumbiensis* Engl. et Irmsch. и др., в том числе *S. pseudohirculus*, относимая к трибе *Lychnitideae* (Engler, Irmscher, 1913), что, на наш взгляд, неверно (в типовой серии *S. pseudohirculus* (L.) имеется один экземпляр с опушением как у *S. hirculus*). Заметим, что различия триб, выделен-

ных Энглером и Ирмшером (l. c.), весьма не убедительны. Например, трибы *Hirculoideae* и *Lychnitideae* в их понимании различаются только формой лепестков, что позволяет сближать виды явно различного генезиса, как это имеет место в случае с *S. pseudohirculus*, которая, таким образом, сближена более с *S. lychnitis* Hook. f. et Thoms., чем с *S. hirculus*. В то же время с последним видом сближены такие далекие от него виды, как *S. saginoides* Hook. f. et Thoms. и *S. diversifolia* Wall. ex Ser.

К трибе *Hirculoideae* относятся виды, населяющие и высокогорный, и лесной пояса в восточных Гималаях и прилегающих районах. По-видимому, с этим регионом можно связывать происхождение и других групп родственных видов камнеломок. Так, *S. serpyllifolia* наиболее близка к *S. chrysantha* A. Gray, распространенной на юге Скалистых гор и *S. chrysanthoides* Engl. et Irmsh. из Юньнаня. Последний вид является исходным. Его миграция на север, в Берингию, а затем в Скалистые горы сопровождалась уменьшением облиственности цветочной стрелки, что и привело к обособлению *S. chrysantha*. Обособление *S. serpyllifolia* связано с дальнейшей редукцией стеблевых листьев до 1—2 и уменьшением всех частей растения. Естественно полагать, что это происходило в обстановке более сурового климата. Наконец, *S. serpyllifolia* на Таймыре дифференцировалась в ssp. *glutinosa*.

Число видов камнеломок в Центральной Азии (т. е. не принимая во внимание Гималаи) превышает 70, тогда как в северной Азии их около 30. Учитывая, что полиморфизм отдельных видов и родственные группы сосредоточены в Гималаях и прилежащих к ним территориям, резонно заключить, что предки арктических представителей этого рода оттуда и происходят, но на пути их расселения на север имелся вторичный центр видообразования в регионе Алтай-Забайкалье. Центральноазиатско-гималайские родственные связи прослеживаются у многих арктоальпийцев или горных субарктов. Есть случаи, когда родственные связи протягиваются, минуя почти всю Сибирь и азиатскую Пацифику. Так, род *Aphragmus*, согласно Шульцу (Schulz, 1924), включает только 3 вида, из которых *A. eschscholtzianus* известен на Аляске, один вид центральноазиатский (*A. tibeticum*) и еще один — алтайский (*A. involucratus*). В небольшом роде *Eutrema* большинство видов обитает в Центральной Азии. К их числу принадлежит и самый близкий *E. edwardsii* вид — *E. compactum* (Schulz, 1924). Ближайшим родственником подушковидного берингийского вида *Saxifraga eschscholtzii* является *S. hemisphaerica*, населяющая высокогорья Сиккима на выс. 5600—6000 м (Engler, Prantl, 1930).

Взаимоотношения арсалов родственных видов южной и северной Азии при всем своем разнообразии свидетельствуют об этапности миграции, что увязывается с несколькими климатическими ритмами. При этом нельзя назвать ни одного примера миграции и дифференциации в южных горах видов, сформировавшихся в Арктике. Видимо, основной поток миграции в Сибири в самаровский период был односторонним — с юга на север. В Колымском нагорье А. П. Хохряков (1987) установил преобладание ультраальпийского элемента (распространенного до гор Средней и Центральной Азии) над арктическим. В самаровское время образовывались флористические связи Джунгарии и Кавказа, Дальнего Востока и Японии. Граница леса в южных горах сильно понижалась. В альпийском поясе и высокогорьях шел отбор криофитов с различными биоморфами. Этот процесс не отличался от такового в перигляциальной зоне северных районов. В Китае имеются свои мелколистные кустарничковые и низко кустарниковые виды ив (*Salix piptorticha*, *S. hirticaulis*), аналогичные арктическим ивам. Имеется большое разнообразие подушек, куртинных, стелющихся форм. В Арктике, по сравнению в южными высокогорьями, нет ни одной специфической биоморфы. Адаптация растений к суровым условиям происходила, прежде всего, в альпийском поясе гор, когда Арктика еще не существовала. Она происходила в горных районах от Чукотки и Верхоянья до Гималаев, т. е. в

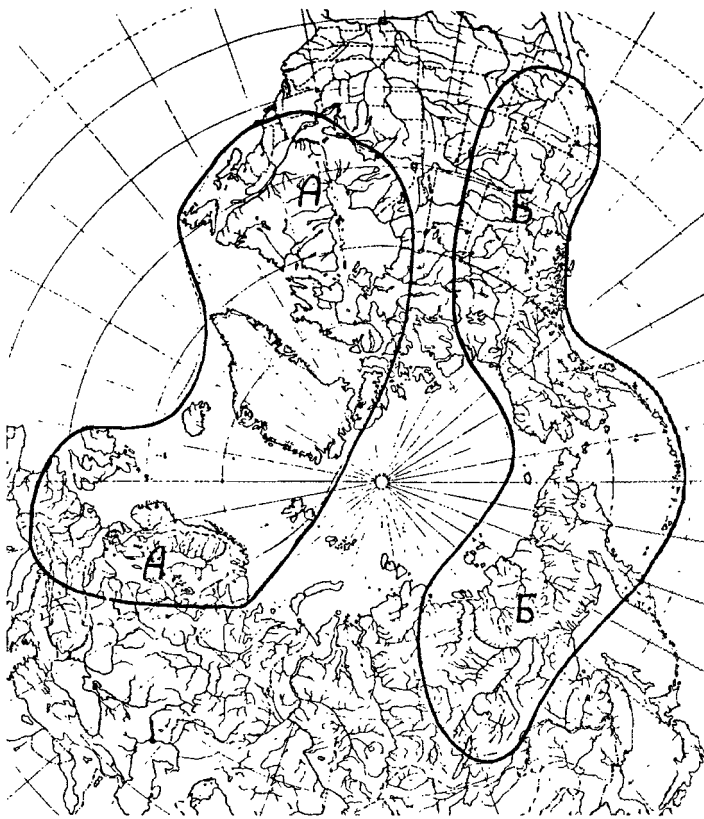


Рис. 63. Палеогеографические межконтинентальные трассы, установленные по современному распространению растений: А — северо-атлантическая трасса, Б — северо-пацифическая трасса.

процесс адаптации к суровым условиям высокогорий были вовлечены самые разные таксономические группы. По филогенетическому родству современных представителей флоры Арктики устанавливаются области происхождения и условия обитания на огромных пространствах Северного полушария, которые согласуются с данными палеогеографии в большом количестве ра-

бот (Равский, 1972; Кузьмина, 1977; Колосов, 1980; Осадчий, 1982; Круппенина, 1985; Kazhamkulova, 1986; и др.).

В Европе в ривисское время, по-видимому, как и в Азии, альпийцы спустились с гор на перигляциальные равнины и начали продвижение к северу на осушенные скандинавский шельф и порог Уиля Томсона. Началось формирование амфиатлантической группы видов, которое продолжалось в периоды позднплейстоценовых оледенений, когда снова появлялась сухопутная связь Европы и Америки. В конечном итоге некоторые мигранты из Альп оказались на северо-востоке Азии, например, *Silene acaulis*.

Таким образом, в плейстоцене периодически возникали североатлантическая и северопацифическая межконтинентальные миграционные трассы (рис. 63). Благодаря этим трассам, а также ледовым перемычкам на северных шельфах и смежной перманентной суше, образовались флорогенетические границы, разделяющие Арктику на два полукруга. Этими границами являются районы ледовых перемычек: восток Канадского архипелага — Гудзонов залив и Таймыр — Путорана. Расплывчатость этих границ позволяет говорить о них именно как о районах (переходных полосах). При линейном способе отображения границ на мелкомасштабных картах они могут быть проведены посередине переходных полос. Было отмечено, что линия, делящая Таймыр пополам и продолжающаяся на Алтай, принимается биогеографами как важный природный рубеж (Croizat, 1962, fig. 10). Граница эта не стиралась и во время межледниковий, хотя, вероятно, затушевывалась, как в настоящее время. Ее образование произошло, возможно, еще в раннем плейстоцене. Те-

перь она лишь статистически выявляется на Таймыре, но на плато Путорана с ней можно связывать различие западной и восточной частей плато.

В самаровский период на северные шельфы мигрировали предки современных приморских галофитов: *Carex subspathacea*, *Calamagrostis deschampsoides*, *Puccinellia tenella*, *P. phryganodes*, *Cochlearia officinalis*, *Armeria maritima*, *Mertensia maritima*, *Honckenya peploides* и др. В это время обособились многие виды, в настоящее время распространенные преимущественно в Арктике и Субарктике: *Pleurogon sabinii*, *Phyppisia algida*, *P. concinna*, *Carex rotundata*, *C. holostoma*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Luzula nivalis*, *Sagina intermedia*, *Stellaria calycantha*, *Draba pauciflora* и др. Многие из подобных видов в позднем плейстоцене продвинулись на юг, и теперь обнаруживаются в изолированных местообитаниях в северной тайге.

Систематика некоторых арктических групп в настоящее время очень несовершенна (*Papaver*, *Draba*, *Potentilla* и др.) и не позволяет рассматривать ее результаты под флорогенетическим углом зрения. Так, крупнейший знаток рода *Draba* О. Е. Schulz (1927), относил к *D. alpina* на правах разновидностей многие виды в современном понимании (*D. glacialis*, *D. pohlei*, *D. bellii*, *D. macrocarpa*, *D. pilosa* и др.). Поскольку Шульц прекрасно ориентировался в изменчивости видов *Draba*, то ясно, что современное отношение к таксономии этого рода не является результатом увеличившихся знаний об этом роде, а представляет просто установку на данный уровень различения видов. При этом, однако, вскрывается отсутствие четкого хиатуса признаков, т. е. в популяциях обычны экземпляры, имеющие признаки других видов. Многие виды *Draba* имеют формы с голыми и опушенными стручками, что показал еще R. Pohle (1925). В настоящее время эти признаки используются в ключах, т. е. признаются диагностическими для видов, что подразумевает постановку проблемы об области и времени их происхождения. Сценарии получаются разными, если формы внутривидовой изменчивости рассматриваются в качестве видов.

Известно несколько случаев современного распространения видов, которые можно весьма однозначно интерпретировать как результат миграции по северным шельфам в самаровский период. К ним относится *Oxytropis arctica*, родственные связи которого тянутся в горы Южной Сибири (Аркт. флора, 1986). Наоборот, *O. campestris* распространился в это время из Сев. Америки и в Азии дифференцировался, по мнению одних систематиков, в вид, других — в подвид — *ssp. sordida*. Из Америки произошла миграция *Lesquerella arctica*, которая достигла Таймыра.

Южногорные перигляциальные территории, переходящие севернее в сетчатую пери- и экстрагляциальную суперзону, а еще севернее в арктическую перигляциальную зону, осушенные шельфы морей и мосты суши составляли геосистему, занимавшую большую часть Северного полушария. О ее единстве свидетельствуют география и родственные связи многих видов. Так, *Diapensia lapponica*, все родственники которой обитают в Гималаях, обособилась в северо-восточной Азии, мигрировала через Берингию в Сев. Америку, пересекла ее и во время следующего оледенения мигрировала в Европу по североатлантическому мосту. Понадобился еще один цикл, чтобы этот вид достиг Полярного Урала и перевалил через него. Правильность этой картины подтверждается отсутствием диапенсины на Таймыре, который осваивается этим видом только теперь. Имеется целая группа видов с подобной историей расселения. Уже упоминавшаяся *Silene acaulis* мигрировала из Альп в Сев. Америку по североатлантическому мосту, пересекла американскую Арктику с востока на запад и в предпоследний период существования Берингии оказалась на северо-востоке Азии. Важно подчеркнуть, что оба примера касаются подушковидных растений с мелкими семенами, лишенными приспособлений для дальнего переноса. Дело не ограничивается этими примерами. Для каждой из межконтинентальных трасс (рис. 63) может быть приведено по сотне примеров подобных миграций (Hulten, 1958, 1963, 1964, 1968; Кожевников, 1984—85в).

6.11. Ранний плейстоцен

Представление о том, что среднеледниковое оледенение было максимальным, в настоящее время поколеблено, поскольку установлено, что раннеплейстоценовое оледенение имело не меньший, а, может быть, и больший масштаб (Архипов, Шелкопляс, 1982, 1984). В Норильском районе установлена морена поздней стадии миндельского оледенения, входящая в санчуговскую свиту (Федоренко, 1978). В раннем плейстоцене на юге Западной Сибири установлены 2 стадии оледенения, разделенные межстадиалом (Волкова, 1979). В районе Новосибирска в разрезах выделены лессы дунайского, гюнцского, миндельского, рисского и вюрмского периодов (Волков, Волкова, 1978), т. е. первое оледенение происходило еще в плиоцене. Слои, выделенные В. Н. Сукачевым на Иртыше как демьянские древнеледниковые с *Salix polaris* и *Dryas octopetala* отнесены к минделю II (Зубаков, 1972). Шайтанские отложения установлены в Байкало-Патомском нагорье (Тищенко, 1982).

Таким образом, на юге Западной Сибири ледниковое похолодание в начале плейстоцена считается твердо установленным, тогда как на севере этого региона оно относится к более поздним интервалам и только прежние данные В. Н. Сакса (1948 и др.) свидетельствуют о нем. Косвенным свидетельством оледенения на севере Западной Сибири являются лессы на юге этой страны, поскольку пыль для их формирования — результат морозного выветривания — образовалась в более северных районах.

Шайтанское оледенение в Западной Сибири происходило в интервале около 400—500(600) тыс. лет назад. По классической схеме оно может быть сопоставлено (в порядке очерченности) с минделем. Однако миндель теперь рассматривают в интервале 585—890 тыс. лет назад (Зубаков, 1986; Борзенкова, 1992). В этот же интервал попадает и палеомагнитная граница Брюнес-Матуяма (700—730 тыс. лет назад), которую еще совсем недавно принимали за границу плейстоцена с неогеном. Проблема нижней границы плейстоцена не разрешена, несмотря на огромный фактический материал последних 20 лет с использованием новейших методов. Было внесено несколько предположений, что считать за начало плейстоцена (Никифорова и др., 1982; Мернер и др., 1982), однако, соглашение не достигнуто, т. к. попытки корреляций порождают новые многочисленные проблемы, тем более, что датировки одного и того же материала разными методами нередко дают разные результаты. В настоящее время совершенно ясно, что только определение абсолютно го возраста способно упорядочить представления о временных и пространственных изменениях природной среды.

На севере Азии нижнеледниковые отложения обнаруживаются лишь с помощью бурения. На Таймыре и Чукотке они находятся во многих районах ниже уровня моря. В низовьях Колымы граница Брюнес-Матуяма датирована в 690 тыс. лет назад. Она находится в отложениях, вмещающих олерскую свиту (Архипов, 1983), формировавшуюся, таким образом, в минделе, с которым согласуется шайтанский период. Если принимать границу Брюнес-Матуяма за начало плейстоцена, то половина минделя, нижняя граница которого датирована в 880 тыс. лет назад, отходит в плиоцен, на который приходится целиком и самое раннее оледенение — европейский гюнц (985—1180 тыс. лет назад) (Зубаков, 1986). Таким образом, ситуация соответствует убеждениям многих авторов в том, что тундровые комплексы флор и фаун сложились в конце плиоцена (Городков, 1952; Успенский, 1969; Шер, 1971 и др.; Лазуков, 1973; Воскресенский, 1973; и др.). Следовательно, кайнозойское общеземное похолодание с развитием оледенений началось приблизительно в середине плиоцена. Однако, согласно многочисленным палинологиче-

ским данным, по северу Восточной Азии тундры в это время еще не существовали. Очевидно, некоторые представления, основанные на относительном возрасте, и относимые к нижнему плейстоцену, создают некоторую познавательную неопределенность. Так, на Чукотке самый богатый палинохрон *Tsuga-Abies* относится к нижнему плейстоцену. Он включает 84 таксона, из них 17 — деревья и крупные кустарники (Верховская, 1986). Автор отмечает, что 18% этих таксонов в современной флоре Чукотки не встречаются. Среди них немало неморалов: *Corylus*, *Eleagnus*, *Osmunda* и др. В палинохроне, отнесенном к сарганскому времени, перечислено 40 таксонов, и Верховская делает вывод о направленном обеднении флоры за счет все большего выпадения из нее бореальных и неморальных таксонов, при этом «каждое очередное обеднение было значительнее предыдущего» (с. 40). Такой вывод, основанный только на палинологии, нельзя считать сколь либо достоверным, т. к. количество пыльцы и спор в современных поверхностных пробах часто не соответствует флоре и даже не приближается к соответствию чисел таксонов.

Существенно, однако, то, что данные Н. Б. Верховской не позволяют говорить не только об оледенении, но и о значительном похолодании климата в нижнем плейстоцене Чукотки. Возможно, что эти данные соответствуют межледниковью миндель-гюнц. Климат во время формирования слосов с палинохроном *Tsuga-Abies* может быть сопоставлен с современным климатом районов Британской Колумбии, где растет тсуга. Смещение тсуги в Азии до Китая свидетельствует о более существенном похолодании в Азии, что связывается с воздыманием Гималаев и центральноазиатских горных систем, преградивших путь на север тропическим массам воздуха. Этот процесс можно рассматривать как взаимодействие геосистем глобального масштаба, при котором космические факторы, определяющие режим природной среды на Земле, трансформируются рельефом. В результате этой трансформации на фоне общеземного похолодания возникла Арктика как глобальная геосистема.

Пульсативный механизм чередования оледенений и межледниковий со всеми их последствиями можно рассматривать в свете принципа спиралоидной дуплекс-сферы, что подразумевает градиентные переходы геосистем разного ранга во времени и пространстве от одного состояния Северного полушария к другому.

Плейстоцен был эпохой интенсивного видообразования, инициированного мощными преобразованиями среды, имеющими направленно-колбательный характер. В результате преобразований возникли новые типы ландшафтов. Они возникли не на голом месте, а путем постепенной трансформации прежних геосистем. Эта трансформация и служила импульсом видообразования, в процесс которого были вовлечены многие древние роды, возникшие еще в меловое время или раньше. Например, целая группа видов калифорнийских сосен (*Pinus attenuata*, *P. muricata*, *P. radiata* и др.) возникла в плейстоцене, в то время, как предковый их вид (*P. masoni*), существовавший в плиоцене, уже в раннем плейстоцене исчез (Cain, 1944).

Возникновение нескольких видов из одного можно расценивать как направленность формации к самосохранению в условиях изменяющейся среды, в которой заключена также потенция к расширению арсала формации. «Кустовое» видообразование свидетельствует также о направленности увеличения разнообразия проявления жизни, выражаемое таксономически. Процесс увеличения разнообразия прослеживается на широком историческом фоне и в растительности. Так, в Китае установлено увеличение разнообразия типов растительности (Wang, 1984). Если в палеоцене и эоцене там существовало 2 типа, то в дальнейшем их число возрастало (в олигоцене и миоцене по 3 типа, в плиоцене — 4, в плейстоцене и голоцене по 6 типов). При этом прослеживается тесная связь с абиогенной трансформацией среды, вызванной орогеническими причинами.

7. ПРОИСХОЖДЕНИЕ АРКТИКИ

Проблема происхождения Арктики в течение многих десятилетий решалась на основе фитогеографических и биостратиграфических данных (Steffen, 1924, 1937, 1938; Толмачев, 1927, 1932—35, 1955, 1963; Городков, 1952; Юрцев, 1966, 1970; Хиббард и др., 1969; Толмачев, Юрцев, 1970; Шер, 1971, 1973, 1982, 1986; Зубаков, 1972; Шер, Зажигин, 1978; Гричук, 1981; Зубаков, Чемсков, 1982; и др.). В меловом периоде и неогене на территории современной Арктики произрастали субтропические и даже тропические деревья. По В. А. Зубакову (1986) представители тропической флоры и фауны в высоких широтах раннего палеогена были адаптированы к 3—5-месячной полярной ночи, и в результате снижения метаболизма у древесных растений возникли годовые кольца. Поэтому он считает, что правы те авторы, которые высказываются за полярное происхождение цветковых растений. Климат, по его мнению, формировался по типу оранжерейного (в отличие от современного), и принцип актуализма при его описании для раннего палеогена не применим.

Хотя точка зрения о высокоширотном происхождении покрытосеменных растений существует поныне, она противоречит множеству фактов, более говорящих о юго-восточно-азиатском горном происхождении покрытосеменных или цветковых растений. С этим увязывается и то, что в Пангее существовала группа древовидных папоротников — аналогов покрытосеменных, которая вымерла. И уж, во всяком случае, происхождение цветковых растений не имеет никакого отношения к годичным кольцам деревьев, которые возникли у хвойных задолго до происхождения цветка с одной стороны, а с другой — все древесные однодольные не имеют годичных колец. Следует также заметить, что среди известных ископаемых древесных раннего неогена в высоких широтах господствуют филогенетически продвинутые группы.

Существовал ли термогалинный механизм обогрева высоких широт в раннем палеогене и позднее, предложенный В. А. Зубаковым (1986), по-видимому, решат будущие исследования. Нам он представляется сомнительным, поскольку Арктический бассейн, по крайней мере со стороны Тихого океана, был в течение длительных периодов изолирован. Альтернативой термогалинному механизму является мобилизм и миграция полюса.

Возникновение Арктики связано с прогрессирующим похолоданием, начавшемся в олигоцене. В последние десятилетия в связи с использованием новых методов исследования происхождение Арктики было более конкретизировано, в частности, во временном отношении (Архангелов и др., 1979; Блажчишин и др., 1979; Никифорова, 1982а; Архипов, 1981, 1983; Алексеев, 1982, 1985; Брызгалова, Биджиев, 1986; и др.). В конце миоцена (12—15 млн. лет назад) в северо-восточной Азии впервые в истории Земли оформился гольцовый пояс. Арктика, как таковая, еще не существовала. На осушенных шельфах северных морей были распространены мелколиственные леса (Бискэ, 1975; Баранова, Бискэ, 1976, 1979). На территории современной суши, даже на северной Чукотке, простирались, как зональный тип растительности, «хвойно-листопадные леса с участием широколиственных пород» (Архангелов и др., 1979). Одновременно с похолоданием климата в позднем миоцене открылся Берингов пролив (Норкин, 1967, 1972 и др.). С этими событиями связывается происхождение рода *Dryas*, имеющего прапредка в Сев. Америке (Кожевников, 1984—85а, 1990а, 1992, 1993).

С расширением гольцового пояса в плиоцене, т. е. с увеличением сферы проявления океанического климата, на севере Пафики произошло формирование целого ряда вересковых (*Bryanthus gmelinii*, *Rhododendron camtchaticum*, *Harrimanella stellerioides*, *Arctericia nana*, *Cassiope lycopodioides*, а в более глубин-

ных и южных районах — *C. ericoides*, *Rhododendron redowskianum*. Расселение некоторых видов, по всей вероятности, происходило в то время, когда острова входили в сушу, что соответствует представлениям В. Д. Наливкина (1960), согласно которым окраина суши находилась восточнее Японских островов до позднего плиоцена, когда произошло ее грандиозное опускание. Однако в течение плейстоцена шельфы дальневосточных морей осушались не раз, и при этом Япония соединялась с материком, по крайней мере, перешейком с о. Хоккайдо. Поэтому расселение таких видов, как *Arctericia nana* на юг скорее всего происходило именно в плейстоцене, когда на осушенных шельфах существовала перигляциальная обстановка, и Курильская гряда представляла цельный перешеек. Этот процесс начался, вероятно, уже в позднем плиоцене (гюнц) и повторялся в периоды следующих оледенений. В результате северопацифические гольцовые вересковые (луазелеурия, арктерика, бриантус, рододендрон лапландский, а также 3 вида кассиопеи и др.) достигли с севера Курил и Сахалина.

Следует отметить, что интерпретация расселения растений в прошлом хорошо увязывается с теорией мостов суши, с которой связано осушение материковых шельфов, и совсем не увязывается с теорией мобилизма, как это хорошо видно на восточной окраине Азии.

Олерская свита в низовьях Колымы, первоначально датированная ранним плейстоценом (Шер, 1971), теперь отнесена к плиоцену. Граница Брюнес-Матуяма находится близ кровли этой свиты (Гриненко, 1980). Олерскую свиту представляют останки холодостойких животных. В олерской толще, отлагавшейся от начала гюнца до раннего плейстоцена, имеется пыльца древесных, но ее мало. В средней части толщи споро-пыльцевые спектры интерпретируются как тундростепные (Шер и др., 1979). По новейшим представлениям в олерских отложениях на р. Б. Чукочьей преобладает пыльца древесных берез и кустарников (до 78%), имеется пыльца древовидной ольхи, единично — ель, лиственница, сосна, кедровый стланик; из трав следует отметить бореальный вид *Menyanthes trifoliata* (Гитерман, 1985). Автор отмечает в некоторых пыльцевых зонах этих отложений увеличение травянистых, главным образом, злаков, и пыльцы лебедовых (до 30—40%). В раннем плейстоцене, как считает названный автор, в западной Берингии формируется безлесная тундровая растительность, в основном мезофитного облика.

Имеется весомое доказательство того, что тундровые ландшафты начали формироваться в середине плиоцена вдоль северной окраины суши, находившейся севернее о-ва Врангеля. Этим доказательством является находка в плиоценовых слоях северной Гренландии дриады и кассиопеи (Funder, 1979), которые могли мигрировать на восток только в условиях тундры или редколесной тундры.

Если исходить из точки зрения некоторых авторов, особенно Г. У. Линдберга (1970, 1972), о том, что южной окраиной Берингии была Командоро-Алеутская дуга, то синтез имеющихся данных позволяет представить в Берингии своеобразную зональность в первой половине позднего плиоцена (рис. 64). В это время в Берингии, южная граница которой приходилась на Командоро-Алеутскую гряду, существовали, сменяя друг друга с юга на север, зоны темнохвойной тайги с поясом гольцов, остепненные ландшафты с лиственницей, хвойных лесов (ель + лиственница), лесотундры и узкой полосы приморской тундры вдоль северного побережья осушенного шельфа. На перманентной суше на северо-востоке Азии имелись степи и лесостепи с примесью широколиственных пород, примыкающих к остепненным ландшафтам в районе Берингова пролива. Данный сценарий согласуется с палеогеографическими ситуациями в более южных районах Азии и Сев. Америки и даст наиболее вероятное представление о времени и условиях миграции из Азии в Америку настоящих степняков (*Stipa*, *Ephedra*, *Eurotia*, *Artemisia frigida*, *Chamaerhodos erecta* и

др.), а также представителей тасжного, лесоболотного и лугового типов растительности. Многие виды, имевшие в то время непрерывные азиатско-американские ареалы, в плейстоцене были разобщены на разных материках, и их северные границы пульсировали в соответствии с чередованием потеплений и похолоданий, но азиатская и американская популяции больше не вступали в контакт. Однако большое число бореальных видов в Азии и Америке не дифференцировались (*Carex diandra*, *C. tenuiflora*, *C. limosa*, *Galium boreale*, *Menyanthes trifoliata*, *Cicuta virosa* и др.). Другие обособились в Сев. Америке в особые подвиды, например, *Linnaea borealis*, или виды, представляющие теперь на разных материках викариатов, например, в Азии: *Populus tremula*, *Ribes dikusha*, *Rosa amblyotis*, *Mertensia kamtschatica*, *Corydalis sibirica*, *Dryas grandis*, *Sorbus sambucifolia*; соответственно в Америке: *Populus tremuloides*, *Ribes hudsoniana*, *Rosa nutcana*, *Mertensia paniculata*, *Corydalis aurea*, *Dryas drummondii*, *Sorbus sitchensis*. К числу замечательных викариатов относятся виды *Taxus*. Еще М. Г. Попов (1977) полагал, что европейская и дальневосточная популяции *Taxus* дифференцировались в плейстоцене, при этом последняя расширила свой ареал в Америку, где расселилась до атлантического побережья. В плейстоцене американская популяция *Taxus* была разделена, как и популяции многих других видов, на две: приазиатскую и приатлантическую, принимаемые теперь за разные, хотя и близкие виды (Hulicn, 1968).

Современным свидетельством берингийской темнохвойной тайги в плейстоцене являются викарирующие виды елей: *Picea ajanensis* и *P. sitchensis*.

Пыльцу и древесину *P. ajanensis* находили в северных районах. Эта ель была найдена в бассейне Анадыря и в живом состоянии (Сочава, 1933; Васильев, 1958), а близ Магадана последнее дерево аянской ели было срублено в историческую эпоху освоения края. В нижнеплейстоценовых отложениях Северо-Востока найдена пыльца, названная *P. praeajanensis* (Гитерман и др., 1968). Очевидно, авторы полагали, что эта пыльца принадлежит исходной форме *P. ajanensis*. Совместно с этой формой они привели *P. canadensis*, *P. obovata*, *P. anadyrensis*, *P. engelmannii*, *Abies* sp., *Larix dahurica*, *Populus* sp., *Tsuga*. Таким образом, хвойные леса были очень богатыми и, возможно, полидоминантными. Если существовал вид *Picea praeajanensis*, то он мог быть предком не только *P. ajanensis*, но и *P. sitchensis*. Все это говорит о миграции аянской ели с севера, что хорошо увязывается и с ее камчатским местонахождением, в настоящее время значительно оторванным от ее сплошного ареала. На нижних гипсометрических уровнях южноберингийская темнохвойная тайга была обогащена южнотасжными видами, таким как *Circaea alpina*, *Listera cordata* и др. А. П. Хохряков (1986а) назвал эти леса темнохвойно-неморальными, отметив, что теперь они отступили далеко к югу в Азии, но хорошо сохранились на американской части Берингии.

Полярное происхождение тайги отстаивали Р. В. Чени (1968), А. Н. Криштофович (1958), М. Г. Попов (1963). Согласно А. И. Толмачеву (1943), тайга возникла в горах южной Сибири. Наличие в миоцен-плейстоценовое время одних и тех же хвойных на северо-западе Америки и северо-востоке Азии уже давно создало предпосылки для предположения о существовании или даже возникновении тайги в Берингии и на близ расположенных территориях. Толмачев (1943, 1954) подчеркивал внезапность появления тайги, но, судя по обстановке на северо-востоке Азии, тайга формировалась постепенно из лесов тургайского типа, т. е. смешанных. Аналогичные типы растительности нередко формировались независимо в разных природных областях и даже на разных материках, если климат этих областей долгое время был сходен, и в нем выработались одни и те же жизненные формы, хотя и из разных таксонов. Хорошим примером служит средиземноморский скрэб, распространенный в Европе, Африке, Америке, Австралии. На горе Вашингтон стланиковые фор-

мы образуют такую же непролазную чашу (Griggs, 1946), какую в Анадырском крае образует *Pinus pumila*.

Толмачев (1943, 1954) полагал, что южные варианты тайги не обнаруживают признаков вторичности. Но какие это могут быть признаки?.. R. T. Griggs (1934) убедительно показал недавнее продвижение леса на север на о. Кодьяк, но никаких признаков вторичности в его описании не имеется. Лес быстро создает свою собственную среду и поглощает все, что было ранее, так, что и следов не остается, особенно темнохвойная тайга.

Поскольку смешанные леса тургайского типа были распространены по всей Сибири, а оледенение в плиоцене проявилось как на севере Азии, так и в ее глубинных горных районах, то надо полагать, что тайга возникла политопно. Упомянутые выше концепции не противостоят одна одной, а дополняют друг друга (Кожевников, 1979). К мысли о политопном происхождении тайги вплотную подошел А. П. Хохряков (1965) при анализе таежных археофитов. В Охотии сохранились представители третичной флоры, главным образом, обитатели темнохвойной тайги (Васильев, 1939). К их числу автор отнес *Lonicera chamissoi*, *Pedicularis adunca*, *Diervilla middendorffiana*, *Ptarmica kamtschatica*, *Swertia tetrapetala*, *Sedum purpureum*, *Anemone debilis*, *Stellaria fenzlii*, *Aquilegia flabellata* и ряд других, факти-

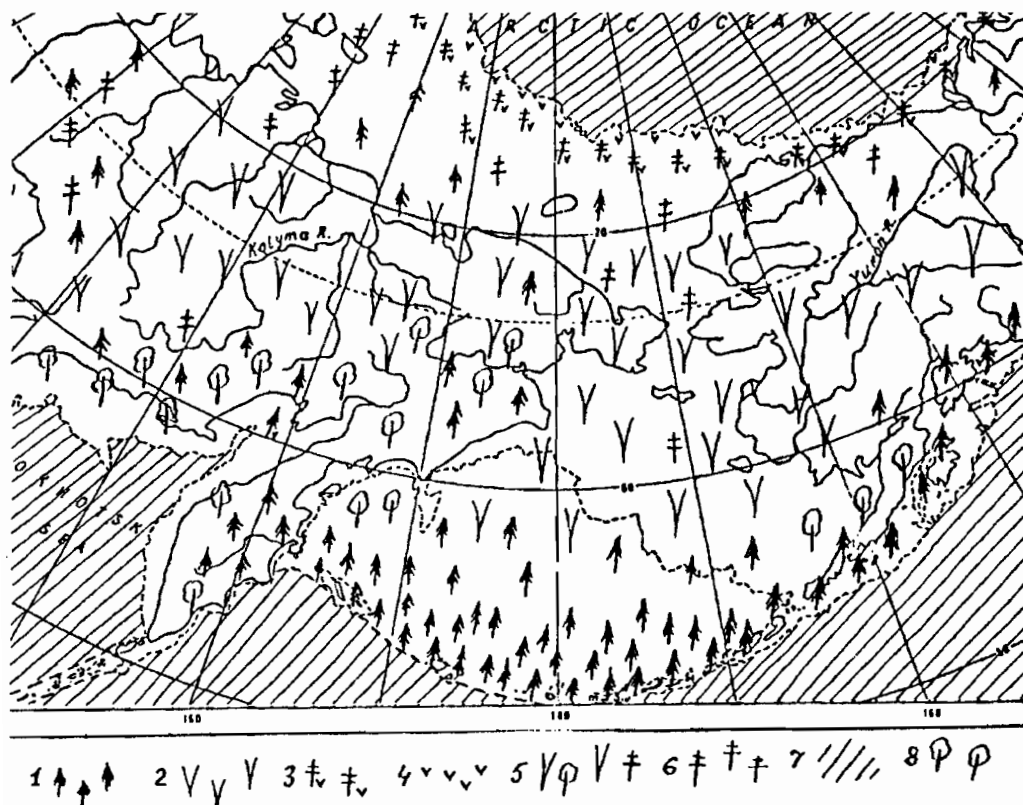


Рис. 64. Природная зональность в Берингии и прилежащих районах в первой половине позднего плиоцена: 1 — темнохвойная тайга с альпийским поясом в горах, 2 — степенные ландшафты, 3 — лесотундра, 4 — тундра, 5 — степь и лесостепь с примесью широколиственных пород, 6 — горная светлохвойная тайга, выше которой расположен пояс гольцов, 7 — море, 8 — листопадные леса.

чески не являющиеся самостоятельными видами. Отдельные охотские виды встречаются в низовьях Пенжины. Ситуация, сходная с отношениями *Picea ajanensis* и *P. sitchensis*, складывается и в отношении *Pinus pumila*.

Е. Г. Бобров (1978) установил, что викариатом *Pinus pumila* является *P. albicaulis*, распространенная от Британской Колумбии до Калифорнии. Он отметил, что ареал *P. albicaulis* совпадает с ареалом американской кедровки *Nucifraga columbiana* по данным В. Стегман (1963), в то время как ареал сибирской кедровки почти совпадает с ареалом кедровых сосен в Сибири. Последнее соответствие весьма условно, но обособление американских видов сосны и кедровки, очевидно, было сопряженным.

В настоящее время *P. albicaulis* в Скалистых горах образует местами верхнюю границу леса (Griggs, 1946), т. е. аналогична *P. pumila* в северо-восточной Азии, которая образует и северную границу зоны лесотундры в Анадырском крае. Такая адаптация *P. pumila*, как полегание кустов перед выпадением снега, и весь облик этого вида свидетельствуют о том, что он мог возникнуть не раньше, чем началось формирование гольцового пояса, т. е. не раньше позднего миоцена и к тому же в Азии. Его миграция в Сев. Америку произошла после того, как там возник гольцовый пояс, т. е. в плиоцене, и в этом же периоде он оказался на Командорских островах. Трансформация *P. pumila* в *P. albicaulis*, возможно, происходила уже во время миграции, и она свидетельствует о том, что в миграцию через Берингию было вовлечено мало особей.

С плиоценом, очевидно, связана и миграция через Берингию в Сев. Америку *Salix pseudopentandra*, впоследствии обособившейся там в *S. serissima* (Скворцов, 1960). Исходный вид всей группы *Pentandrae* распространен в Китае. *S. pseudopentandra* и теперь достигает в своем распространении Анадырского края. Вместе с тем следует отметить, что нет никаких свидетельств пребывания на крайнем северо-востоке Азии в плиоцене дальневосточного комплекса видов, включавшего *Populus suaveolens*, *Chosenia arbutifolia* и некоторых ив. Можно предположить, что их и не было тогда на Северо-Востоке, поскольку если бы они мигрировали на Аляску (для чего имелись все возможности), то вполне могли бы там сохраниться вплоть до нашего времени. В последнее время выяснилось, что в Колымском нагорье эндемизм лесной и водно-болотно-луговой растительности очень незначителен (Хохряков, 1987б). Это можно расценивать как свидетельство колебательных миграций в названном нагорье, представляющем территорию во всех отношениях переходную, каковой она, очевидно, была и в прошлом. Показанная выше (рис. 64) зональность сложилась под влиянием теплого течения на юге Берингии, континентальности климата в средней ее части и влиянием уже достаточно холодного Арктического бассейна (Кожевников, 1982д). К упомянутой точке зрения о южной окраине Берингии склоняют многие биогеографические данные по Алеутским и Командорским островам. В частности, многие современные ареалы весьма термофильных растений протягиваются с одного материка на другой именно по Командоро-Алеутской гряде.

Командоро-Алеутская «гряда» в плиоцене имела темнохвойнотаежный и гольцовый пояса и, по-видимому, физиономически была близка современным горам близ Аяна. На это указывают и миграционные пути птиц (Stegman, 1963). Анализ соотношений видов растений и насекомых с разным типом распространения (Hulten, 1937, 1960; Lindroth, 1963; Ball, 1963) свидетельствует о том, что миграции вдоль Командоро-Алеутской гряды происходили с запада на восток и с востока на запад, при этом большинство видов имеет голарктическое распространение. Вместе с тем имеются яркие показатели того, что между Командорами и Алеутами миграции были затруднены. Кедровый стланик (*Pinus pumila*) не распространился

на Алеуты, также как *Arctericia nana*, современный арсал которой свидетельствует о былой сухопутной связи Командор, Камчатки и Курильских островов.

Представленная схема зональности Берингии в начале второй половины плиоцена обосновывается прямыми данными из областей геологии, палеонтологии, но охватывает более широкий круг явлений, как то: миграции степных, тасжных и тундровых представителей биоты, в настоящее время имеющих крупную дизъюнкцию в ареалах на северо-востоке Азии и северо-западе Америки. Эта схема фокусирует те природные отношения, которые впоследствии были в различной степени сдвинуты на юг по обе стороны северной Пацифики. Наиболее наглядно этот сдвиг прослеживается по хвойным деревьям древней дендрологии. Если с американской стороны тсуга и тисс распространены уже к югу от Аляски, то на азиатской стороне ареал тисса сдвинут в Приморье, а ареал тсуги — в Китай. Ближайше родственные древние ели: аянская и ситхинская имеют подобные отношения. Азиатская ель (*Picea ajanensis*) в настоящее время имеет северный предел в средней Охотии и островок на Камчатке, тогда как американская ель (*P. sitchensis*) распространена вплоть до аляскинской Арктики. Могут быть приведены дальнейшие примеры, но и сказанного достаточно для демонстрации того, что после открытия Берингова пролива в позднем плиоцене азиатская окраина Пацифики подверглась большей океанизации климата, чем американская. Это и обусловило огромный сдвиг к югу тех представителей древней флоры, викариаты которых на американской стороне сохранились до сих пор всего лишь немного южнее области своего распространения в плиоцене. На одной и той же широте океанический климат летом холоднее, чем континентальный. Именно это и определяет характер растительности.

Арктические и субарктические (лесотундровые) ландшафты появились впервые на окраине осушенного шельфа (рис. 64) в условиях океанического климата. Их появление соотносится со временем 3.2—3 млн лет назад, когда произошло глобальное похолодание и началось покровное оледенение Гренландии и Исландии (Борзенкова, 1992). В позднем плиоцене шельф начал затопляться, произошел новый этап похолодания (около 2.5 млн. лет назад), сопровождавшийся развитием оледенения в горах Северной Америки и Евразии. События, имевшие место до 2.5 млн. лет назад, резко отличаются от более поздних событий, в связи с чем сделан вывод о том, что начало претегеленского оледенения логически представляет собой нижнюю границу четвертичного периода (Мернер и др., 1982). 2.5 млн. лет назад Арктика достигла контуров современной суши на севере Азии вместе с трансгрессией, затопившей шельфы и берингийский перешеек. Высказываемое в среде фитогеографов представление о том, что Арктика возникла при усилении континентальности климата (Толмачев, Юрцев, 1970; Юрцев и др., 1978; и др.) является ошибочным и опровергается не только современными физико-географическими показателями, но и тем, что арктические виды растений связаны с океаническим климатом (Hulten, 1937; Кожевников, 1984—85а и др.). Ошибка в оценке климата при возникновении Арктики основана на неправильной оценке современного климата разных частей Арктики, в частности, Канадского Арктического архипелага и о. Врангеля. А. А. Борисов (1970) принимал климат о. Врангеля и всей Чукотки как континентальный, что не соответствует действительности. В пределах названных территорий лишь отдельные урочища имеют относительно континентальный локальный климат. Такая ошибка возможна в том случае, когда неправильно определяется соответствие значений коэффициента местным условиям.

В позднем плиоцене похолодание усилилось, и открылся Берингов пролив, хотя северные шельфы оставались осушенными (Бискэ, 1975). Можно предполагать, что на них происходила постепенная деграляция древесной растительности с расширением на север островных редин, между которыми шло формирование различных

тундр в той временной последовательности, с которой мы сталкиваемся теперь в пространстве.

Недавно появились данные (Bennike, 1984; Funder et al., 1985), свидетельствующие об отсутствии постоянного ледового покрова в Полярном бассейне не только в позднем плиоцене, но и на границе плиоцен-плейстоцен. Авторы изучили на Земле Пири формацию, по которой устанавливается лесотундра, находившаяся в то время на 2500 км севернее, чем в настоящее время. Возраст формации около 2 млн. лет. В ней обнаружены *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Oxyria digyna*, *Papaver* sect. *Scapiflora*, *Dryas octopetala*, а также *Larix occidentalis*, *Picea mariana*, *Thuja occidentalis*, *Cornus stolonifera*, *Taxus*, древесная береза. Эти данные убеждают в том, что некоторые арктоальпийцы с гималайскими связями (оксирия) уже совершили кругополярную миграцию и к тому же в условиях лесотундры.

Как было сказано выше, в начале второй половины плиоцена только в Берингии и на прилегающих территориях имелись 5 типов растительности, а во всей северной Азии их было не менее 7, судя по современным экологическим связям. Так, наверняка существовали луговой и болотный типы. Типы растительности выделяются по жизненным формам и, судя по фитогеографическим связям и палеогеографическим данным, все жизненные формы (вероятно, за исключением подушек) в северной Азии существовали уже в плиоцене. Субъективное отношение к понятию «тип растительности» не позволяет уверенно говорить об увеличении числа этих типов с плиоцена до нашего времени. Однако ясно, что дробность растительного покрова в этом интервале возрастала. В течение плейстоцена неоднократно противоположным образом изменялась среда, в результате чего формировались фации, которых раньше не было. Отбор шел то на выживание криофитов, то на выживание относительно теплолюбивых видов; при этом то одним, то другим предоставлялась возможность широкого расселения, которая сменялась угнетением, разрывом ареалов и изоляцией популяций, ведущей к их гибели или трансформации.

Континентальный климат северной Азии в плиоцене определен расчетными методами (Зубаков, 1990; Борзенкова, 1992). Ослабление континентальности климата в конце плиоцена связано с похолоданием, которое привело к образованию многолетних льдов Арктического бассейна, что стало стабилизирующим фактором полярного оксанического климата на территориях, открытых влиянию этого бассейна.

8. ПРОГНОСТИЧЕСКИЕ ТЕНДЕНЦИИ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

Специальные прогностические исследования проведены автором на Чукотке в качестве эксперта в составе экспедиций 1976 г. и 1989 г. по прогнозированию ландшафтных изменений в связи с проектируемым созданием гидроузлов на базе водохранилищ на р. Амгуэме. Бассейн р. Амгуэмы в силу своего географического положения является идеальным полигоном для прогностических исследований. Был разработан новый — фитогеографический — метод прогнозирования изменения ландшафтов, основанный на различной скорости изменения флоры и растительности при изменении климата (Кожсвников, 1982а, 1984—85б). Метод включает изучение широтных и меридиональных рядов пунктов, охватывающих территорию вокруг зоны затопления на несколько десятков км. Последовательное сопоставление пунктов по флоре и растительности и их ландшафтным связям определяет естественную направленность развития растительного покрова и ландшафтов в целом. Дальнейший прогноз связан с оценкой влияния проектируемого объекта на климат и суммированием естественного хода развития природы в данном районе и вносимого техногенным сооружением. Кроме того, используется метод аналогий. В случае проектируемого водохранилища изучаются впадины крупных озер в разных орографических геосистемах и делаются выводы относительно влияния обширной водной поверхности на окружающие ее ландшафты.

Влияние проектируемого амгуэмского водохранилища было признано негативным с разных точек зрения. Но с ландшафтоведческой позиции, опирающейся на фитогеографический метод, это влияние было оценено как катастрофическое для реализации самого проекта и для людей, связанных с ним. Такая оценка вытекает из того, что водохранилище существенно усилило бы естественную тенденцию изменения природной среды в сторону оксаничности. Наполняемое в течение 5 лет водохранилище превратилось бы преимущественно в льдохранилище.

Как уже говорилось, в бассейне Амгуэмы прослеживается очень четкое движение границы южных тундр на запад, т. е. ее отступление на материк. Но в расширяющейся подзоне типичной тундры остаются целые острова южнотундровой растительности в условиях соответствующих геосистем. Наблюдаются разные стадии деградации этих островов. Параллельно отступанию границ южных тундр происходит отступление границы типичных тундр от северного побережья, что особенно хорошо заметно в низменностях, например, Ванкаремской, а также в районе устья Амгуэмы. Об этом свидетельствуют погибающие ивняки в долинах рек. Но еще лучшим свидетельством является расширение высокоарктических тундр на увалах и обширных пространствах галечника (морских отложений). На увалах, где существовала мощная тундровая дернина, происходят интенсивные «вскипания» грунта, в результате чего образуются пятнистые тундры, быстро переходящие в полигональные. Интенсифицируются плоскостной смыв и солифлюкция.

Сопоставление южнотундровых, типичнотундровых и высокоарктических ландшафтов показывает, что, в основном, ландшафтным процессом, сопровождающим ухудшение климата, является дробление фаций. Обширные однообразные участки с мощной дерниной в южных тундрах из-за морозных вспучиваний превращаются в разной степени раздробленные выделы, так что вместо одной фации возникает две-три или больше. Этот процесс наблюдается по всей северной Азии, в том числе в горных районах, где на низких нагорных террасах, плато и седловинах тундровая дернина разрушается морозным пучением грунтов. Он очень характерен для под-

зон типичных и южных тундр и соответствующих высотных поясов, но в некоторых геоморфологических геосистемах прослеживается даже в лесотундровой зоне (как правило, на увалах). Судя по множеству участков с начальной стадией этого процесса, он находится в фазе интенсивного развития и будет продолжаться в ближайшем будущем. Следовательно, расширяются площади пятнистых и полигональных тундр, в том числе в зоне лесотундр.

Северная граница лесотундры и островные леса в тундровой зоне, существующие в благоприятных орографических геосистемах, вследствие своей автокоррелятивности в ближайшие десятилетия не претерпят существенных изменений, если не будут уничтожены человеком. Это следует из того, что все островные и окраинные леса интенсивно возобновляются и с переменным успехом расширяются. Отдельные деревья (живые или мертвые) обнаруживаются до 20—30 км от островных и окраинных лесов. Они, однако, не являются свидетельством продвижения леса к северу или к востоку (на северо-востоке Азии), а только указывают на благоприятную геоморфологическую геосистему, в которой дерево могло развиваться, коль волею случая сюда попало его семя. Нет никаких оснований считать, что в ближайшем будущем деревья или хотя бы кустарники будут распространяться севернее современных пределов. Фоновая тенденция климата, насколько она проявляется в ландшафтах ни в коем случае не свидетельствует в пользу такого распространения.

Одним из показателей этой тенденции является рост заболачиваемости. Он прослеживается во всех зональных и высотных геосистемах от западных границ России до Берингова пролива. Интенсивное развитие болот ведет к гибели лесных массивов в северной тайге и лесотундре, к заболачиванию тундр в тундровой зоне. Главным фактором заболачиваемости является слабая испаряемость влаги. По этой же причине во впадинах на равнинах возникают мелкие озера, вызывая гибель деревьев и кустарников в лесотундре и северной тайге. Рост болот будет продолжаться еще долгое время, компенсируя в тундровой зоне ущерб фитомассы, причиняемый переходом южных тундр в типичные.

Как упоминалось в разделе 2.1, пос. Волочанка в центре южного Таймыра по климату относится к Арктике (по аналогии с соответствующими показателями для действительно арктических пунктов), но по растительному покрову он входит в окраинную северную тайгу. Такая несогласованность объясняется большей мобильностью климата по сравнению с растительностью (Величко, 1980а). В данном случае мы имеем прямое свидетельство ухудшения (арктизации) климата в районе Волочанки. Это согласуется с интерпретацией результатов уравнения Норденшельда (2.1. рис. 5) на Чукотке, где такие пункты, как Угольная и Березово, находятся на линии, разделяющей бореальные и арктические пункты. Растительный покров названных пунктов относится к арктическому, но с сохранившимися бореальными элементами растительности. Сопоставляя данные по Чукотке и Таймыру, можно видеть, что в первом регионе процесс арктизации зашел глубже, чем во втором.

Поднятие горных систем имеет свои последствия. В частности, происходит быстрое увеличение водосборных котловин. В результате даже летние дождевые паводки обладают колоссальной разрушительной мощностью и переносят огромное количество не только мелкозернистого аллювия, но и крупных валунов. Размываются и уносятся огромные участки террас, в том числе высотой 10—15 м. Самозапрудивание рек ведет к их разливу на несколько рукавов и расширению поймы. Здесь же формируются тарыны. На выходе горных рек из ущелий нарастают гигантские конусы выноса. На плато Путорана и на Чукотке эти конусы нередко выезжают почти до середины озер в тектонических впадинах. По следам паводкового лесоповала на Путоране хорошо видно, что катастрофические паводки стали происходить в недалеком прошлом. Надо полагать, что в будущем их частота возрастет в связи с про-

должающимся поднятием гор. Увеличится также площадь курумов и скалистых останцов.

Наличие эмбриональных ледников наряду с более крупными и устойчивыми ледниками демонстрирует снижение летних температур, о чем говорят и фитогеографические данные. В северных районах Арктики многие виды сокращают свои позиции, а довольно многие относятся к категории исчезающих. О том, что некоторые виды там уже исчезли, свидетельствует история исследования о. Диксон. В 1875 г. на этом острове ботаниками экспедиции Норденшельда Чьелльманом и Лундстремом были найдены виды, которые уже не обнаружил А. И. Толмачев в 1926 г.: *Erigeron uniflorus*, *Astragalus alpinus*, *Koeleria asiatica*, *Festuca rubra*, *Salix reticulata*, *Polygonum bistorta*. Нами в 1992 г. они также не обнаружены, и очень вероятно, что они исчезли на острове в связи с усилением оксаничности климата.

Большая редкость или даже единичность находок отдельных видов позволяет предположить, что некоторые виды, отмеченные в 1926 г. А. И. Толмачевым (Толмачев, Пятков, 1930), к настоящему времени из флоры о. Диксон выпали. К их числу относятся прежде всего субарктические виды: *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Pyrola minor*. Возможно, что эта участь постигла и виды бобовых: *Astragalus umbellatus*, *Oxytropis sordida*, а также *Huperzia selago*, *Ranunculus lapponicus*, *Senecio frigidus*.

С этим согласуются наблюдения на других островах Карского моря. Так, на о. Тройном беднейшая флора (14 видов) включала всего один экземпляр *Dryas octopetala*. Совершенно очевидно, что это — исчезающий, точнее уже исчезший вид на острове.

Количество малых ледников будет увеличиваться, по крайней мере, еще несколько десятилетий. Одной из причин снижения температур является усилившийся в течение последнего столетия атлантический перенос, о чем свидетельствует заболачиваемость северной Европы. Однако ситуация на Таймыре и на Чукотке говорит и об усилении влияния Ледовитого океана. Еще Л. С. Берг (1947) отмечал муссонообразный климат тундровой зоны, но за последние десятилетия климат тундр стал и более холодным в летнее время, что способствует сохранению снежников-прелетков и превращению их в леднички, а также уменьшает испарение, что обуславливает заболачивание. Увеличение суровости климата тундровой зоны в летнее время, возможно, связано не столько с процессами, имеющими место в высокой Арктике, сколько с процессами в умеренных широтах, где реализуется «парниковый эффект». Можно предположить, что в результате перестройки барических отношений устанавливается весьма постоянное направление летних ветров с Северного Ледовитого океана, что и наблюдается на всем протяжении северной Азии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время в различных науках происходит, с одной стороны, размежевание узких областей знания (тенденция вглубь), с другой — вступление в контакт со смежными областями знания, перекрытие с ними, заимствование у них (тенденция вширь). Очевидно, это — естественный процесс роста научных знаний общества, хотя отдельные исследователи имеют склонность к какой-то одной из названных тенденций. Стремление к познанию любого природного объекта вглубь совершенно закономерно и по существу первично в общем процессе увеличения знаний. Однако оно с неизбежностью вызывает тенденцию познания вширь, т. к. требует привлечения различных данных, применения новых методик, сопоставления с разными концепциями.

Исследование природной среды, особенно под историческим углом зрения, невозможно ограничить рамками одной какой-либо науки, поскольку причинно-следственные связи в природе переплетены в тесный клубок биотических и абиотических факторов и отношений настоящего и прошлого. Следовательно, полная картина динамики природной среды может быть получена только при синтетическом исследовании биологических аспектов (таких, как сущность таксономических единиц, жизнь организмов в разных средах и т. д.) и физико-географических аспектов (режим абиотических факторов, суммарный эффект среды и т. д.). Общая постановка проблемы синтетического исследования природы давно назрела, но ее реализация осложнена отсутствием методических разработок, а также отсутствием целенаправленных коллективов полевых исследователей и общей скудостью в фитогеографических науках.

Синтетический подход к изучению природы обуславливает формирование новых концептуальных воззрений, таких как параллели в развитии биологических категорий и физико-географических элементов, а также сочетаний тех и других. Этот подход позволяет видеть закономерности, установленные в других областях знания. Выясняется, например, что принцип неопределенности имеет более общее значение, чем считалось ранее, и проявление волновых свойств обнаруживается в распределении биологических и небиологических явлений. Волновые проявления давно установлены в палеографии, где они именуются ритмичностью процессов. Выявлена ритмичность нескольких порядков, которые во взаимодействии налагаются, усиливая или ослабляя те или иные процессы. С ритмичностью природных процессов связаны колебания численности разных организмов, то, что С. С. Четвериков (цит. по: 1983) столь удачно назвал «волнами жизни».

Проявления волновых процессов во времени подразумевает их существование и в пространстве. Их выявление и установление количественных закономерностей представляет важную задачу исследований ландшафтов. Пока же мы можем констатировать существование волновых свойств в распределении элементов растительности, отдельных видов растений, форм рельефа и т. д. Вследствие этих свойств и возникают ситуации переходности, промежуточности, отвечающие принципу неопределенности, когда исследуемый объект на равных может быть отнесен к разным смежным множествам (которых может быть много, хотя дилемма возникает обычно с двумя).

С принципом неопределенности согласуется закон автоматического устранения эволюционных черешков П. Тейяра де Шардена (1965: 92). Этот закон имеет всеобщее значение в природе, хотя установлен он в биологии. Практически во всех случаях филогенеза мы устанавливаем исходные формы современных организмов с большей или меньшей вероятностью, оценить которую не в состоянии. Более высокую вероятность обеспечивают сценарии (синтетические конструкции, охватываю-

щие весь комплекс имеющихся данных о таксоне, включая палеографические свидетельства возможных условий его происхождения). Эти условия практически для всех растений северной Азии сопутствуют их «устраненным эволюционным черешкам», что показано для рода *Dryas* и действительно также для северных вересковых, происхождение которых неизменно связывается с гипотетическими таксонами. Аналогичная ситуация проявляется в историческом исследовании различных природных объектов, вследствие чего на основе одних и тех же фактов строятся разные теории, иногда взаимоисключающие, например, гляциализма и антигляциализма.

Принцип неопределенности проявляется в таксономии и синтаксономии аналогично тому, как он проявляется в физике: чем точнее мы знаем изменчивость признаков таксона, тем неопределеннее становится пространственное ограничение этого таксона (в физике: если устанавливаются координаты, то неизвестна скорость движущейся частицы и наоборот). Признание принципа неопределенности вытекает из наблюдений над природными популяциями растений, особенно в периферийных частях ареалов видов или ассоциаций. Названный принцип связан с многомерностью эволюции благодаря многомерности сред. В разных частях ареала микроэволюция может идти несколько разными путями из-за различных векторов отбора. Это ставит перед необходимостью разработок новых способов отображения взаимоотношений таксонов в пространстве, а не выделения искусственных дробных видов, якобы обладающих спецификой, или попыток истолковать трудность отнесения образцов во всех случаях гибридизаций. Практика выделения дробных видов уже привела к тому, что пользоваться многими ключами для определения растений невозможно, хотя именно для этого они составляются.

Полевой опыт ботанических исследований приводит к выводу, что углубление любых знаний о растениях в настоящее время требует привлечения представлений (выводов) из многих других наук, изучающих природные объекты. Систематика должна пропитываться закономерностями популяционной генетики и эволюционной теории, поскольку она имеет дело с объектами, связанными наследственно. Геоботаника изучает фактически объекты (сообщества), закономерности функционирования которых подчинены общей теории систем (системологии), а в непосредственной зависимости находятся под контролем геосистем разного ранга. История растительного покрова немыслима без привлечения данных палеогеографии.

В данной работе мы попытались осветить разные аспекты существования современного растительного покрова северной Азии, включая его историю. Все эти аспекты тесно взаимосвязаны. Так, изучение изменчивости дриад (Кожевников, 1984—85а) привело к генетической трактовке популяционных взаимоотношений, а отсюда к филогенетическим заключениям, охватывающим период 12—15 млн. лет.

С принципом неопределенности, разработанным в квантовой механике, согласуется и синэргетическая теория диссипации, разработанная преимущественно в термодинамике.

Одним из выводов этой работы методологического характера является тот, что различные точки зрения на одно и то же явление прошлого, как правило, не столь противоречивы, сколь взаимодополняющи. Это видно и из борьбы идей в палеогеографии. Противоборствующие представления эволюционистов и катастрофистов, гляциалистов и маринистов, неомобилистов и сторонников постоянства положения материков в действительности отражают только одну сторону явлений, и прогресс знаний приводит к их объединению на более высоком уровне.

Большую убедительность исторических построений обеспечивают сценарии. В биологическом освещении сценариев, как пространственного плана, так и временного, особая роль принадлежит растительному покрову и его компонентам. Его

изучение под историческим углом зрения невозможно без привлечения палеогеографических данных, но, вместе с тем, оно способно внести существенные коррективы в палеогеографию. Например, исследование динамики современных ареалов относительных термоксерофитов на северо-востоке Азии лишает фактической основы концепцию берингийских тундростепей. Родственные отношения современных таксонов существенно конкретизируют представление о гигантском палеогеографическом пульсационном механизме, действовавшем в Северном полушарии более, чем миллион лет, в течение которых формировался растительный покров северной Азии. Пульсационный механизм включал неоднократные оледенения с параллельным возникновением мостов суши и образованием огромных перигляциальных и экстрегляциальных пространств и межледниковья с исчезновением мостов суши, перигляциальных и экстрегляциальных территорий, сменяемых лесными пространствами. Этот механизм действовал подобно насосу, нагнетавшему на северную окраину Азии волны различных таксонов, при этом все большее значение приобретали криофильные растения. Северная окраина заиссейской Сибири была отправным регионом, откуда растения расселялись в долготном направлении, образовав со временем циркумполярный элемент флоры Арктики.

Собственный арктический элемент включает мало видов, а родовой эндемизм ограничен строго говоря одним родом *Phippsia* (с 2 видами), если прав Н. Н. Цвелев (1976), что аргентинский вид *P. wilczekii*, скорее всего, принадлежит другому роду. Принадлежность некоторых арктических видов к особым родам (*Parrya* и др.) сомнительна, и многие исследователи ее оспаривают. Таким образом, флора Арктики, центр которой — северная окраина Азии, является по преимуществу миграционной, хотя в отдельных ее регионах сформировались эндемичные расы и виды. В этом отношении особое значение имела Берингия, не существующая теперь.

Один и тот же облик растительного покрова может быть борсальным и лесотундровым или лесотундровым и тундровым, или даже борсальным и тундровым в зависимости от составляющих его видов и их комбинаций. В этом феномене проявляется волнообразное распределение элементов растительности, выраженное в чередовании элементов, образованных жизненными формами различной высоты.

Изменение растительного покрова происходит при изменении условий довольно быстро, но отдельные его фрагменты способны сохраняться многие тысячелетия в чуждом им окружении, если это позволяют локальные условия среды, формирующиеся то в одном месте, то в другом под влиянием ландшафтных механизмов. Следовательно, для познания динамики растительности необходимо изучение этих механизмов. С ними сопряжена и зависимость растительности от площади и форм топографических контуров, на которых она формируется и существует. На этом поприще имеется множество ботанико-экологических задач, многие из которых еще даже не сформулированы.

Хотя необходимость исследования динамики растительного покрова осмыслена давно, прогресс в этой области знания сильно замедлен, по-видимому, благодаря отсутствию социального заказа. Между тем потребности в ботанико-экологических обобщениях очень велики для правильного понимания природных процессов, особенно в связи с растущей технической мощью человечества и неизбежным антропогенным прессом на природу. В последнее десятилетие антропоцентрический призыв «улучшать природу» в значительной мере пересмотрен и заменен призывом «жить в мире с ней». Последнее означает стремление к познанию механизмов, действующих в природе, с тем, чтобы предупредить возникновение компенсаторных явлений с ее стороны, таких как СПИД или дыры в озоновом поясе.

Ботанико-экологические исследования могут иметь огромную прогностическую ценность, но при отсутствии социального заказа эта сторона дела остается в

тени. В результате геосистемного исследования растительного покрова нами получены однозначные свидетельства об усилении океаничности климата Чукотки. Это означает тенденцию к началу оледенения, т. е. противоречит представлениям некоторых физико-географов о тенденции потепления на Земле в результате парникового эффекта. Есть предположение (Зубаков, 1986), что к 2030 г., когда средняя глобальная температура воздуха повысится на $3 \pm 1.5^\circ$, в высоких широтах она будет в 2—3 раза больше. По другим представлениям (Климанов и др., 1994), в XXI веке наступит похолодание, подобное таковому малой ледниковой эпохи. Однако, по их мнению, оно может быть не выражено в результате антропогенного потепления климата. Тенденция к росту похолодания по состоянию растительного покрова прослеживается и на Таймыре, и на Полярном Урале, но в менее явном виде. Необходимость проведения более целенаправленных исследований диктуется потребностями развития северных регионов.

Связь исследований растительного покрова с практическими нуждами общества более существенна при синтетическом направлении этих исследований, поэтому их следует всемерно расширять, координировать и стимулировать. Растительный покров — основа жизни на Земле и архетип общественных стратегий.

CONCLUSIONS

1. Traditional concept of «concrete flora» by A. I. Tolmacev (1931) means no more than spatial spot with its flora. It has no natural borders and its flora changes continually. Moreover this flora depends on landscape constituents and its square.

2. Phytotopological and phytocoenotical contradictions are mostly artificial. Both approaches are needed but phytocoenotical one can be applied only to vegetation in equilibrium. This state of vegetation in study must be proved because not every solid vegetation is in equilibrium and phytotopological features can be understood as phytocoenotical ones. Phytotopological classification of vegetation is preferable because of primary influence of abiotic nature constituent, which continue and in many cases determine vegetation character.

3. Universal border of Arctic (fig. 1) can be represented by Nordenskjold equation with corrective (9 to 10): $V = 10 - 0.1 K$ where V — average month temperature for the warmest month, K — for the coldest one. This equation has graphically a straight line view (fig. 3—5), under which are the arctic points situated, above — boreal ones according to vegetational cover of majority of them. The universal border has a meaning of standart in considering climate change before vegetational change.

4. The modern climate continentality-oceanity can be appreciated by the hydrothermal index $g = \frac{P}{A}$ where P — sum of rains for period with the positive average month temperatures, A — sum of these temperatures. The concrete meanings of the index are established after vegetational cover features. From Chukotka to eastern Europa there are observed the dispersing subcontinental meaning g meridionally, i. e. in different zones. It is conditioned by the increasing influence of the Atlantic.

5. Universal border of the Arctic and hydrothermal estimations with accordance of vegetational cover considered together are the basis for conclusions of the relative coordination vegetation and its components to modern and past conditions.

6. Polar edge of the northern taiga from european North-East to Taimyr and Putorana, which was formed at more warm period of past, now is in non equilibrium state with climate and exists mainly as a result of autocorrelation.

7. All mountains of the northern Asia grow up with speed no less than 1 cm/year.

8. The most important geomorphological processes in northern Asia are: 1) washing away and replacing ground by rivers, 2) movement of ground material upon slopes with different causes, 3) nivation, 4) bogging, 5) development of lakes, 6) dissection and planation of relief as a result of tectonic and denudational processes.

9. Geomorphological processes expression depends upon zonal conditions, first of all on the polar forests border. To the north of it the vegetation completely depends upon geomorphic conditions. To the south of the forests border the tree vegetation is functioning as a geomorphic factor itself. On river terraces the tree vegetation raises the ground surface to 0,5—1 m by mass of its radices that is autocorrelation. But further from river bogs develop.

10. All natural factors compose the integral unity which determine the dynamics of organic and non organic forms (objects).

11. The integral effect of ecological factors under influence of the ground surface is called the ecophone of this surface.

12. Next types of the landscape's ecophone are distinguished after the surface's type of ground: proliivi-alluvial, rocky, colluvi-deluvial, colluvi-eluvial, sandy, humusal, laky, turfish, nival, gravel-coastal, marshy (salt).

13. The hydrothermal relations are connected with the vegetational transformation in such a way that increase the thermal energy for metabolism. But the thermal factor

can be sufficiently decreased by the influences of the other factors. The hydrothermal relations change as waves in time and space, that finds out the most important strategy in nature.

14. Because of anisotropic space the earth surface has a mosaic view. The units of this mosaic are considered, as geosystems. Five ranks of geosystems are enough for their ecological and historical analyses. These ranks are as follow: 1) belt-zonal (zones, subzones, belts), 2) orographic (mountains, plains, intermountain valley, etc.), 3) geomorphic (river valley, separate mountain, rocky side of valley, etc.), 4) substratal or landscape ecophone (deluvium, alluvium, turf, etc.), 5) biogeocenosis. The geosystems lower rank include into geosystems more high rank composing specific environmental conditions. Interactions of the included geosystems are going in accordance with the principle of the spiraloid duplex-sphere.

15. Repeating of the vegetation in analogous geosystems means vegetational cover in a state of equilibrium, though floristically it can be non equilibrium. In great geosystems vegetational cover often looks like as in equilibrium as a whole but almost every facies have parts which are in dinamic floristical non equilibrium. Vegetational cover in a state of the relative equilibrium is characterised by the hard cenotical and ecological connections, which decreases number of species in local floras.

16. Variability of plants corresponds to changability of environment in many cases, so, it is common tend but depending of the biological features of species, i. e. their genotypical characters.

17. Many species of taxonomists in reality are only genetic forms (allelomorphs) in accordance with Mendel laws. They can be considered as a subspecies or variety because differs from the nearest form only by one character. It is proposed to give rank of subspecies to those regional population which has a pure local populations whereas variety exists only in mixed local populations. Species is biological category which integrate plants variability formed in a few ways (recombinations, mutations, poliploidy, etc.).

18. Because of biological diversity of species they have different strategy in vegetation and in geosystems as a whole as to constancy, fidelity, ecological amplitude and also differantiation during migration and isolation.

19. Comparison of three geographical regions (Polar Ural-nearUralian, Putorana-Taymirian, Anadyr-Chukotkan) shows the different dynamics of the polar forests border. At the west forests mooved to north, in tundras. As a result in the nothern taiga geosystems conserved with the tundra and forest-tundra vegetation. At the east polar forest border was reached with forests retreated to south. As a result in the forest-tundra zone there are many geosystems with boreal vegetation without trees.

20. Structurally analogical vegetational cover can belong to different zones as to predominant formations. So, the lower belt in valley with Sob River on Polar Ural has a forest-tundra view, but as to formational compounds and also flora it belongs to the northern taiga subzone; territories with tundra view in middle part of Anadyr River belong to forest-tundra zone because of the taiga treeless formation widely distributed. These relations witness about modern vegetational cover transformation.

21. The difference of neighbouring regions belonging to different zonal geosystems is more great as to vegetation than flora. Accordingly geobotanic and floristic ranks of division are not coincide. For example, rank of geobotanic «okrug» correspond to rank of floristic «rajon», which conforms the using Preston (1962) equation. It is characteristic for the nothern Asia as a whole with analytical considering of the borders between nothern taiga and forest-tundra, forest-tundra and bush tundra, bush and typical tundras.

22. *Larix* forests in Anadyr basin must be considered as edge of the northern taiga subzone, not as forest islets. Considered as «region of big krummholz» Anadyr basin territory represent the provincial forest-tundra variant. The southern (bush) tundra subzone on the north-east of Asia stretches deeply to north along intermountain valleys. Its eastern border retreats into continental Chukotka in accordance with strengthening of the climate oceanicity which caused by tectonic growing up of Chukotka.

23. In tundra zone of the whole northern Asia the vegetational cover conserves the witness of the past movement to north the boreal vegetation and flora elements. The relict finding of them exist till 500 km to north of their solid areas.

24. Sporadic dispersal of the great local species populations in territories rich with adequate geosystems witnesses that given species have had critical situation in past but is not a fresh immigrant. Its ecology is a point of information about past conditions.

25. Tree, especially foliate ones, more quickly react to the climate fluctuations.

26. The modern dynamic of the northern Asia vegetational cover proves about climate cooling and the oceanicity increasing, but not warming as a result of the longwaved radiation reflection from the increasing atmospheric CO₂ content. Some physic-geographical features witness the same trend. They are the bogs widening, including ones on high altitudinal levels, the forming of glaciers in different mountain systems.

27. In systematics, geobotany and science of landscapes there are common approaches and standpoints. It means the common strategy in different parts of nature the archetypes of which are in abiotic compound and it is inherited by the field way in biotic compounds.

28. The spiral circling of facies has place in nature which conserves the former qualities and make possible appearance of new adaptive qualities of facies.

29. The wave processes characterise every natural phenomenon in the temporary and spacial relations. The uncertainty principle is connected with them and also the increase of the objects multiplication.

30. Evolution of different non organic and organic object (facies, vegetation, species) is connected with the reaching of the bifurcation point in which further way of development is casually determined in some sector of necessity. Theory of synergetic is quite applicable to these objects.

31. In accordance with the state of tree vegetation on its polar edge and also with its relations to geosystems in the whole northern Asia there were two the most prominent tree expansion to north: at the begining of our century and about 150 years ago.

32. The climate warming at the middle of the last century is fixed as a circumpolar phenomenon, but its intensity in continental and oceanic regions was different.

33. Though some warm periods were long (a few centuries) at subatlantic time (0—2500 years ago) there are no data about forests movement more to north than it is marked now.

34. At subatlantic period many arctoalpine and arctic species activate because of the substrate geosystems transformation (especially vegetal ground destruction).

35. Forests retreat to south in northern Asia mainly at the subboreal period. At the time Anadyr forest-tundra became forestless, the northern «forest islets» emerged.

36. The relicts of flora and vegetation at tundra zone deep are connected predominantly with the atlantic period finished about 4000 years ago.

37. At the atlantic period (Holocene optimum) some number of the steppoid species appeared on Chukotka. Part of these species are not relicts but fresh immigrants continuing their dispersal to north and east and inhabiting geosystems with the oceanic regime of environment.

38. More great climate warming than atlantic one was at the ancient Holocene (earlier 10000 years ago). It was more effective in regions not covered by the Sartan glaciers.

39. During glaciations all northern seas shelves dried up and Bering and Northatlantic bridges emerged, i. e. there the circumpolar land ring formed. It had two ice barriers: on North Land and on east of Canadian Arctic Archipelago. There were not the shelf's glacier centers like Cara or Beringian as is supposed by some authors. Glaciers developed and existed as the land phenomenon, mainly mountainous.

40. During glaciations the land under ice was belowing, So, transgressions had place after each glaciation period. Transgressions scope was in relation with the scope of the former glaciation. As a result of the isostatic land up the transgression water was retreating in continuing warm climate. In some places the marine residues now are at a highness 200—300 m a. s. l.

41. Phytohistoric method is one of the most important in study of the land surface history. Vegetation is very reactive to the environmental changes and at the same time it conserves some archaic features. The relative connections of taxons, its place and time emerging with the modern distribution and ecological demands are very additional data for historical review of landscapes.

42. At the sartan period, so as at the other periods of pleistocene glaciations in Beringia had not existed tundra-steppe vegetation but there were dispersed steppoids — sparse vegetation with minor covering and phytomass. The main compounds of vegetational cover in Beringia were the polar deserts and high arctic facies of the raised geosystems and mineral bogs in depressions. On the south meadow like vegetation was represented.

43. The great lakes existed to south of the ice fields, that witness against wide tundra-steppe vegetation because of high air-moisture. The most successfull migrants were arctoalpine species, which distributed along curcumpolar ring.

44. On the north-eastern Europa the nearest to ice fields were forests of *Picea obovata*. The species distributed to ice cover places when it melted and till now it has opposed to *Larix sibirica* on Usa River basin. On the north-eastern Asia spruce also pioneered but *Picea ajanensis*, which survived the Sartan period in refugia on the middle part of Main River basin in Anadyr region. Later it disappered on the territory till middle Ochozia.

45. At Kargin period on the northern Asia climate was warmer than now, at least in some intervals. Tree vegetation was distributed more to north than now, but flora was poorer. On Chukotka about 170 species of modern flora were absent because they had no enough time to migrate therein.

46. The buried ice blocks on the edges of which the corpses of big pleistocene animals are melt out, represent former Kargin lakes. These lakes were frozen at the Sartan period and buried by loess. Now these ice blocks have a view of hills. It witness that the level of plains was belowed to 50—100 m from Kargin time as a result of the water denudation.

47. The greatest glaciation was in the middle Pleistocene (Samarov one), but in Sartan time there were also territories with the massive ice cover, for example Putorana Plateau. Glaciation appeared as a result of the climate cooling, which influenced also on the vegetation transformation.

48. Arctoalpine element of flora is a product of the climate deterioration. It has mainly southern, alpine roots.

49. In Pleistocene the rhythmical process was acting which embraced the whole Northern hemisphere. During glaciations the marine shelves were dried up and the land bridges appeared. To south from continental ice fields there existed the narrow solid

periglacial zone which further to south had had the net view (on the raised orographic and geomorphic geosystems). The netting periglacial zone was put on the extraglacial zone (on the belowed geosystems) with the forests refugia which had had a contacts with the periglacial territories of the Siberia and more to south till Himalaya. At the interglacial periods shelves were flooded, the periglacial landscapes conserved only on the far north and on the high mountains. Boreal vegetation distributed from refugia and was forming the zonation of the modern type.

50. The arctoalpine species complex, formed on the southern mountains, during glaciations migrated to north along the passage between Lena River and ice fields on the Central-Siberian Plateau. It was the great migrational route, which functioned periodically. At the interglacial periods this route was interrupted. Arctoalpine species migrated to high altitudes in mountains and its populations were isolated of each other.

51. The special florogenetic meaning had had the territory from Altai to Baical mountains. But the relative connections of different taxons show the migrational processes to north of Asia from Himalaya.

52. The most ancient modern geosystems have Kazantzev's age, i. e. 120—150 thousands years. From this time the slope geosystems in low belt (predominantly along outer edges of mountains) functioned continuously. The rest geosystems are more young. The rock geosystems formed during early-Zyzjan period. The nival, sea-gravelish, laidas geosystems emerged at the end of the Sartan glaciation. The proluvi-alluvial geosystem and also biogenic geosystems formed in Holocene.

53. The climate deterioration with result of glaciations began approximately at the middle Pliocene when Arctic began to form along northern edge of land which was the dried shelves. Earlier, at the late Miocene the alpine belt formed on mountains of the north-eastern Asia. It was new evolutionary arena and many taxa were formed on it. Among them *Dryas* genus (with american relatives) and some *Ericaceae* genera (with Himalayan relatives). The raising up of mountains systems, especially Himalaya, was stimulating the climate deterioration in the northern Asia.

54. At the beginning of the second half of Pliocene in Beringia existed characteristic zonation including in middle part forest-steppe and steppe-like landscapes, forest-tundra and tundra on the northern edge of the dried shelves and dark coniferous taiga on the south. Many transcontinental migrations were going resulted later differentiation and the vicariants forming.

55. Arctic origin on the dried northern shelf of Asia was connected with the increasing of the climate oceanity, not continentality, as considered by some authors.

СПИСОК ВИДОВ И ПОДВИДОВ КЛЮЧЕВЫХ РЕГИОНОВ

Приуральско-Полярноуральский — 1, Путорано-Таймырский — 2, Анадырско-Чукотский — 3.

Другие обозначения: виды, распространенные только в арктической части региона — А; виды, основная часть ареала которых приходится на Арктику, но которые встречаются и южнее (в лесотундре, в северной тайге, в высокогорьях) — Б; виды, основная часть ареала которых приходится на неарктические территории, но которые выходят в Арктику — В; виды, не встречающиеся в Арктике (в пределах изученных территорий¹) — Г.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. 1A, 2Г, 3B
 — ssp. *dickieana* (Sim.) Hyl. 1B, 2B, 3B
C. montana (Lam.) Desv. 1Г, 2Г, 3B.
Woodsia alpina (Bolt.) S. F. Gray 2Г, 3B
W. glabella R. Br. 1B, 2B, 3B
W. ilvensis (L.) R. Br. 2B, 3B
Diplazium sibiricum (Turcz. ex G. Kunze) Kurata 1Г, 2Г
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs
 (*D. spinulosa* (Sw.) Watt) 1B, 2Г, 3B
D. fragrans (L.) Schott 1B, 2B, 3B
D. austriaca (Jack.) Woynar ex Schinz et Thell. 3B
Phegopteris connectilis (Michx.) Watt. 2Г, 3B
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm. 1B, 3B
G. continentale (V. Petrov) Pojark. 2Г, 3B
G. robertianum (Hoffm.) Newm. 3Г
Athyrium cyclosorum (Rupr.) Maxon. 3A
A. distentifolium Tausch ex Opiz 3B
Asplenium viride Huds. 1Г
Cryptogramma stelleri (Gmel.) Prantl. 1Г, 2Г, 3B
Botrychium lanceolatum (S. Gmel.) Angstr. 3B
B. lunaria (L.) Sw. (вкл. *B. boreale* (E. Fries) Midle) 1B, 2Г, 3B
Equisetum arvense L. 1B, 2Г, 3B
 — ssp. *boreale* (Bong.) Tolm. 1B, 2B, 3B

E. fluviatile L. 1B, 2B, 3B
E. palustre L. 1B, 2B, 3B
E. pratense L. 1B, 2B, 3B
E. scirpoides Michx. 1B, 2Г, 3B
E. sylvaticum L. 1B, 2Г, 3B
E. variegatum Schleich. 1B, 2B, 3B
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub 1B, 2Г, 3B
D. companatum (L.) Holub (вкл. *D. tristachyum* (Pursh) Holub) 1Г, 2Г
Lycopodium annotinum L. ssp. *pungens* (La Pyl.) Hult. 1B, 2B, 3B
L. clavatum ssp. *monostachyon* (Grev. et Hook) Sel. 1B, 2Г, 3B
Hypersia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mert. 1B, 2Г, 3Г
 — ssp. *arctica* (Tolm.) A. et D. Love 1B, 2B, 3B
Selaginella selaginoides (L.) Link 1B, 2Г, 3B
S. rupestris (L.) Spring (*S. sibirica* (Milde) Hieron) 3B
Abies sibirica Ledeb. 2Г
Pinus pumila (Pall.) Regel 3B
P. sibirica Du Tour 2Г
P. sylvestris L. 1Г
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr. 2B
 — ssp. *cajanderi* (Mayr) Yu. Kozhev. 3Г
L. sibirica Ledeb. 1Г, 2B
Picea obovata Ledeb. 1B, 2Г

¹ Плато Путорана учтено полностью.

- Juniperus sibirica* Burgsd. 1B, 2Г, 3B
J. communis L. 1Г
Sparganium gramineum Georgi 3B
S. angustifolium Michx. (*S. affine* Schnizl) 1B, 2Г
S. hyperboreum Laest. 1A, 2B, 3B
S. minimum Wallz. 1B, 3B
S. simplex Huds. 1Г
Potamogeton alpinus Balb. 1B, 2Г, 3B
P. berchtoldii Fieb. 1B, 2Г, 3B
P. compressus L. (*P. zosterifolius* Hagstr.) 3B
P. filiformis Pers. 2Г, 3B
P. friesii Rupr. 1B
P. gramineus L. 1B
P. heterophyllus Schreb. 1B
P. lucens L. 1B
P. natans L. 1Г
P. pectinatus L. 1B
P. perfoliatus L. 1B, 2Г, 3Г
P. praelongus Wulf. 1B, 3Г
P. pusillus L. 1Г, 2Г, 3Г
P. subretusus Hagstr. 3B
P. subsibiricus Hagstr. 3B
Zostera marina L. 3B
Ruppia maritima L. 3B
Triglochin maritima L. 1B, 2Г, 3B
T. palustris L. 1B, 2Г, 3B
Butomus umbellatus L. 1Г
Sagittaria natans Pall. 3Г
Alisma plantago-aquatica L. 1B
Echinochloa crus-gali (L.) Beauv. 3B
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. 1B, 2B, 3B
H. odorata (L.) Wahl. ssp. *arctica* Tzvel. 1B, 2B, 3B
H. pauciflora R. Br. 1A, 2B, 3B
Alopecurus aequalis Sobol. 1B, 2Г, 3B
A. arundinaceus Poir. 1B
A. alpinus Smith 1A, 2B, 3B
— ssp. *glaucus* (Less.) Tzvel. 3B
— ssp. *pseudobrachystachyus* (Ovcz) Tzvel. 3Г
— ssp. *stejnegeri* (Vasey) Tzvel. 3B
A. pratensis L. 1B, 2Г, 3Г
Phleum alpinum L. (*P. commutatum* Gaud.) 1B, 2Г
Limnas stelleri Trin. 2Г
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. 2B, 3B
A. latifolia (R. Br.) Griseb. 1A, 2B, 3B
Agrostis anadyrensis Socz. 3B
A. canina L. 1B
A. clavata Trin. 1B, 2Г, 3Г
A. gigantea Roth 1B, 3B
A. mertensii ssp. *borealis* (Hartm.) Tzvel. 1B, 3Г
A. scabra Willd. 3B
A. stolonifera L. 1B, 2Г, 3B
A. tenuis Sibth. 1B
A. vinealis ssp. *trinitii* (Turcz.) Tzvel. 2Г, 3Г
— ssp. *kudoii* (Honda) Tzvel. 2Г, 3B
Calamagrostis arctica Vasey 3B
C. deschampsoides Trin. 1A, 2A, 3B
C. epigeios Roth. 1B
C. holmii Lange 1A, 2B, 3B
C. lapponica (Wahlb.) Hartm. 1B, 2B, 3B
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey et Scherb. ssp. *groenlandica* (Schrank) Matuszk. 2B, 3B
— ssp. *stricta* (Timm) Tzvel. 1B
— ssp. *micrantha* (Kearn.) Tzvel. 3Г
C. obtusata Trin. 2Г
C. purpurascens R. Br. 2Г, 3B
C. purpurea (Trin.) 1B, 3B
C. purpurea ssp. *langsdorffii* (Link.) Tzvel. 1B, 2B, 3B
C. sesquiflora (Trin.) Tzvel. 3B
Apera spica-venti (L.) Beauv. 1B
Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. 1B
— ssp. *borealis* (Trautv.) Tzvel. 2B, 3B
— ssp. *brevifolia* (R. Br.) Tzvel. 1A, 2B, 3B
— ssp. *glauca* (C. Hartm.) C. Hartm. 1B, 2B, 3B
— ssp. *obensis* (Roshev.) Tzvel. 1B, 2Г, 3B
— ssp. *orientalis* (Hult.) Tzvel. (*D. sukatschewii* (Popl.) Roshev.) 1B, 2Г, 3B
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Trin. 1B
Vahlodea atropurpurea (Wahlenb.) Fries 1A
Milium effusum L. 1B
Trisetum agrostideum (Laest.) Fries 2Г
T. altaicum Roshev. 2B

- T. sibiricum* Rupr. 1Б, 2Г
 — ssp. *litorale* (Rupr.) Roshev. 2Г, 3Б
T. spicatum (L.) Richt. 1Б, 2Б, 3Б
 — ssp. *molle* (Michx.) Hult. 2Г, 3Б
Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitag. 3Б
H. krylovii (Pavl.) Henr. 3Б
Beckmannia eruciformis ssp. *borealis* Tzvel. 1Б
B. syzigachne (Steud.) Fern. 2Г, 3Б
Koeleria asiatica Domin 1А, 2Б, 3Б
K. pohleana (Domin) Gontsch. 1Б
Pleuropogon sabinii R. Br. 2Б, 3Б
Arctopoa eminens (C. Presl) Probat. 3Б
Poa annua L. 1Б, 2Г
P. abbreviata R. Br. (*P. jordallii* A. Pors.) 1А, 2Б, 3А
P. almasovii Golub. 3Б
P. alpina L. 1Б, 2Б, 3Б
P. arctica R. Br. (вкл. *P. tolmatschewii* Rosev.) 1Б, 2Б, 3Б
P. attenuata ssp. *botryoides* (Trin. ex Griseb.) Tzvel. (*P. relaxa* Ovcz.) 2Г, 3Б
P. glauca Vahl. (вкл. *P. filiculmis* Roschev., *P. pekulneiensis* Jurtz. et Tzvel., *P. bryophila* Trin.) 1Б, 2Б, 3Б
P. hartzii Gandoge 3А
P. lanata Scribn. et Merr. 3Б
P. leptocoma Trin. 3Б
P. macrocalyx Trautv. et C. A. Mey 3Б
P. malacantha Kom. 3Б
P. nemoralis L. 1Б, 2Г, 3Г
P. palustris L. 1Б, 2Г, 3Г
P. paucispicula Scribn. et Merr. 2Б, 3Б
P. pratensis L. (вкл. *P. raduliformis* Probat.) 1Б, 2Б, 3Б
 — ssp. *alpigena* (Blytt.) Hiit. 1Б, 2Б, 3Б
 — ssp. *colpodea* (Th. Fries) Tzvel. 1А, 2Б, 3Б
 — ssp. *irrigua* (Lindm.) Lindb. (*P. subcaerulea* Smith) 3Г
P. pseudoabbreviata Roshev. 2Б, 3Б
P. platyantha Kom. 3Б
P. sibirica Roshev. 1Б, 2Г, 3Б
P. sublanata Reverd. 2Г
P. supina Schrad. 1Б
P. trivialis L. 1Б
P. urssulensis Trin. 2Г, 3Б
P. versicolor ssp. *stepposa* (Kryl.) Tzvel. 3Б
Dupontia fisheri R. Br. 1А, 2А, 3А
 — ssp. *psilosantha* (Rupr.) Hult. 1А, 2А, 3А
 — ssp. *pelligera* (Rupr.) Tzvel. 2А, 3А
Arctophila fulva (Trin.) Anderss. 1Б, 2Б, 3Б
Puccinellia angustata (R. Br.) Rand et Redf. 1А, 2А, 3А
P. beringensis Tzvel. 3А
P. borealis Swall. 3А
P. coarctata Fern. et Weath. 1А
P. distans (Jack.) Parl. 1Б, 2Б, 3Б
P. hauptiana (Krecz.) Kitag. 1А, 2Б, 3Б
P. phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr. 1А, 2А, 3Б
P. pulvinata (Fries) Krecz. 1А
P. sibirica Holmb. 2Б, 3Б
P. tenella (Lange) Holmb. 1А, 2А, 3А
 — ssp. *alascana* (Scribn. et Merr.) Tzvel. 3А
P. vaginata (Lange) Fern. et Weath. 2А, 3А
P. wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel. 3Б
Phippsia algida (Soland.) R. Br. 1А, 2Б, 3Б
P. concinna (Th. Fries) Lindeb. 1А, 2Б, 3А
Catabrosa aquatica (L.) Beauv. 1Б
Dactylis glomerata (L.) 1Б
Cinna latifolia (Trev.) Griseb. 1Б
Melica nutans L. 1Г
Setaria viridis (L.) Beauv. 1Б
Phalaroides arundinacea (L.) Rausch. 1Г
Anthoxanthum odoratum ssp. *alpinum* (A. et D. Love) B. Jones et Meld. 1Б
Ptilagrostis mongolica (Turcz. ex Trin.) Griseb. 2Г
Festuca altaica Trin. 1А, 2Г, 3Б
F. auriculata Drob. 2Б, 3Б
F. baffinensis Polunin 3Б
F. brachyphylla Schult. et Schult. f. (вкл. *F. brevissima* Jurtz., *F. hyperborea* Holmen) 1А, 2Б, 3Б
F. lenensis Drob. 3Б
F. ovina L. 2Г
 — ssp. *ruprechtii* (Boiss.) Tzvel. 1Б
F. pratensis Huds. 1Б

F. rubra L. 1B, 2B, 3B
 — ssp. *arctica* (Hack.) Govor. 1B, 2B, 3B
F. vivipara (L.) Smith 1A, 2B, 3B
Anisantha tectorum (L.) Nevski 1B
Bromus arvensis L. 1B
B. secalinus L. 1B
Bromopsis inermis (Leyss.) Holub 1B
B. pumpelliana (Scribn.) Holub (вкл. *B. arcticus* Shear, *B. ornans* Kom.) 1B, 2B, 3B
 — ssp. *vogulica* (Socz.) Tzvel. 1B, 3B
Elymus confusus (Roshev.) Tzvel. 2Г, 3B
E. fibrosus (Schrenk) Tzvel. 1B
E. jacutensis (Drob.) Tzvel. 2Г, 3B
E. kronokensis ssp. *subalpinus* (L. Neum.) Tzvel. (*E. k.* ssp. *borealis* (Turcz.) Tzvel.) 1B, 2Г, 3B
E. macrourus (Turcz.) Tzvel. 1B, 2B, 3B
 — ssp. *turuchanensis* (Rcverd.) Tzvel. 1B, 2B
E. mutabilis (Drob.) Tzvel. 2Г, 3Г
E. sajanensis ssp. *villosus* (V. Vassil.) Tzvel. 3B
 — ssp. *hyperarcticus* (Polun.) Tzvel. 2B, 3A
E. subfibrosis (Tzvel.) Tzvel. 2Г
Avena fatua L. 1B
Agropyron repens (L.) Beauv. 1B
Leymus ajanensis (V. Vassil.) Tzvel. (*L. interior* (Hult.) Tzvel.) 3B
L. arenarius (L.) Hochst. 1A
L. villiosissimus (Scribn.) Tzvel. 3B
Hordeum jubatum L. 3B
Hystrix sibirica (Trautv.) Kuntze 2Г
Eriophorum brachyantherum Trautv. et C. A. Mey 1B, 2B, 3B
E. callitrix Cham. 2B, 3A
E. medium Anderss. 1B, 2B, 3B
E. russeolum Fries. 1B, 2B, 3B
E. polystachyon L. (*E. angustifolium* Honck.) 1B, 2B, 3B
E. scheuchzeri Hoppe 1B, 2B, 3B
E. vaginatum L. 1B, 2B, 3B
Baeothryon alpinum (L.) Egor. 1B, 2Г
B. caespitosum (L.) A. Dietr. (*Trichophorum caespitosum* (L.) Hartm.) 1B, 2Г, 3B
B. uniflorum (Trautv.) Egor. 2Г

Maximoviczia japonica (Maxim.) Khokhr. (*Scirpus maximowiczii* Clarke) 3B
Bolboschoenus planiculmis (Fr. Schmidt) Egor. 3B
Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. 1B, 3B
E. kamtschatica (C. A. Mey.) Kom. 3B
E. palustris (L.) Roem. et Schult. (*E. intersita* Zinsler.) 1Г, 3Г
E. uniglumis (Link) Schultes 1Г, 2Г, 3B
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiort et Paol. 1B, 2B, 3B
K. sibirica Turcz. ex Bess. 2B, 3B
K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz. 3B
 — ssp. *subfilifolia* Egor., Jurtz., Turcz. 3A
Carex acuta L. 1B
C. aquatilis Wahlenb. 1B, 2B, 3B
 — ssp. *stans* (Drej.) Hult. 1B, 2B, 3B
C. adelostoma V. Krecz. 2Г
C. alba Scop. 2Г
C. anthoxanthea Presl. 3B
C. appendiculata (Trautv. et C. A. Mey.) Kuk. 2B, 3B
C. aterrima Hoppe (*C. perfusca* V. Krecz.) 2Г
C. atheroides Spreng. 1Г
C. atrofusca Schkuhr. 1B, 2B, 3B
C. bicolor Bell. ex All. 1B, 2Г, 3B
C. bigelowii ssp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Love 1B, 2B
 — ssp. *lugens* (H. T. Holm.) Egor. (вкл. *C. soczaveana* Gorodk.) 3B
 — ssp. *rigidioides* (Gorodk.) Egor. 3Г
C. bonanzensis Britt. 3B
C. brunnescens (Pers.) Poir. 1B, 2Г, 3Г
C. caespitosa L. 1B, 2Г, 3Г
C. canescens L. 1B, 2Г
C. capillaris L. 1B, 2Г, 3Г
C. capitata L. 1B, 2B, 3B
C. chordorrhiza Ehrh. 1B, 2B, 3B
C. cinerea Poll. 1B, 3B
C. diandra Schrank 1B, 2Г
C. dioica L. 1B, 2B
C. digitata L. 1B
C. duriuscula C. A. Mey. 3B
C. eleusinoides Turcz. 2B, 3B
C. ericetorum Poll. 1Г

- ssp. *melanocarpa* (Cham. ex Trautv.)
Kuk. 1Б, 2Б, 3Б
- C. falcata* Turcz. 3Г
- C. fuliginosa* ssp. *misandra* (R. Br.) W.
Dietr. 1Б, 2Б, 3Б
- C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. 1Б, 2Б, 3Б
- C. glacialis* Mackenz. 1Б, 2Б, 3Б
- C. glareosa* Wahlenb. 1А, 2А, 3А
- C. globularis* L. 1Б, 2Г, 3Г
- C. gmelinii* Hook. et Arn. 3Б
- C. gynocrates* Wormskj. 2Б, 3Б
- C. heleonastes* Ehrh. 1Б
- C. hepburnii* Boott 3Б
- C. holostoma* Drej. 2Б, 3Б
- C. juncella* (Fries) Th. Fries (*C. wiluica*
Meinsh.) 1Б, 2Б
- C. krausei* Boeck. 1А, 2Г, 3Б
- C. kreczetoviczii* Egor. 3Б
- C. lapponica* O. F. Lang 1Б, 2Б, 3Б
- C. lasiocarpa* Ehrh. 1Г
- C. ledebouriana* C. A. Mey. 1Б, 2Б, 3Б
- C. limosa* L. 1Б, 2Г, 3Б
- C. loliacea* L. 1Г, 2Г
- C. lyngbyei* Hormen. (*C. cryptocarpa* C. A.
Mey.) 3Б
- C. mackenziei* V. Krecz. 1А, 2Б, 3Б
- C. macrochaeta* C. A. Mey. 3Б
- C. macrogyna* Turcz. ex Steud. 2Б, 3Б
- C. magellanica* ssp. *irrigua* (Wahl.) Hiit.
1Б
- C. marina* Dew (*C. amblyorhyncha* V.
Krecz.) 2Г, 3Б
- C. maritima* Gunn. 1А, 2Б, 3А
- C. media* R. Br. (*C. angarae* Steud.) 1Б,
2Г, 3Б
- C. membranacea* Hook. 3Б
- C. mollissima* Christ 1Г, 2Г
- C. nesophila* H. T. Holm. 3А
- C. nigra* (L.) Reichard. 1Б
- C. norvegica* Retz. 1Б, 3Б
- C. obtusata* Liljeb. 1Б, 3Б
- C. pallida* C. A. Mey. 3Г
- C. parallela* (Laest.) Sommerf. 1Б
- ssp. *redowskiana* (C. A. Mey.) Egor.
1Б, 2Б, 3Б
- C. pauciflora* Lightf. 1Г
- C. pediformis* C. A. Mey. 1Г, 2Г, 3Б
- C. petricosa* Dew. 3А
- C. podocarpa* R. Br. 3Б
- C. praecox* Schreb. 1Б
- C. pyrenaica* ssp. *micropoda* (C. A. Mey.)
Hult. 3Б
- C. rariflora* (Wahlenb.) Smith 1Б, 2Б, 3Б
- C. rhynchophysa* C. A. Mey. 1Б, 3Г
- C. rostrata* Stokes 1Б, 2Г, 3Б
- C. rotundata* Wahlenb. 1Б, 2Б, 3Б
- C. rupestris* Bell. ex All. 1Б, 2Б, 3Б
- C. saxatilis* ssp. *laxa* (Trautv.) Kalcla 1Б,
2Б, 3Б
- C. scirpoidea* Michx. 3Б
- C. schmidtii* Meinsh. 3Б
- C. sordida* Heurck et Muell 3Г
- C. styllosa* C. A. Mey. 3А
- C. subspathacea* Wormskj. (вкл. *C.*
ramenskii Kom.) 1А, 2А, 3А
- C. supina* ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.
3Б
- C. pedata* L. 3Г
- C. tenuiflora* Wahlenb. 1Б, 2Г, 3Б
- C. trautvetteriana* Kom. 2Г, 3Б
- C. tripartita* All. 1Б, 2Б, 3Б
- C. umbrosa* ssp. *sabynensis* (Less. ex
Kunth.) Kuk. 1Б, 2Г
- C. ursina* Dew. 2А, 3А
- C. utriculata* Boott 3Г
- C. vaginata* Tausch. ssp. *quasivaginata*
(Clarke) Malysch. (*C. algida* Turcz.)
1Б, 2Б, 3Б
- C. vanheurckii* Muell. Arg. 3Б
- C. vesicaria* L. 1Б
- C. vesicata* Meinsh. 3Г
- C. williamsii* Britt. 2Б, 3Б
- Lemna minor* L. 1Г, 2Г, 3Г
- L. trisulca* L. 1Б, 2Г, 3Г
- Juncus alpinus* Vill. (вкл. *J. nodulosus*
Wahl.) 1Б, 2Г, 3Б
- J. arcticus* Willd. 1Б, 2Б, 3Б
- ssp. *alascanus* Hult. 2Г, 3Б
- J. biglumis* L. 1Б, 2Б, 3Б
- J. brachyspathus* Maxim. 1Г, 2Г, 3Б
- J. bufonius* L. 1Б, 2Г, 3Б
- J. compressus* Jacq. 1Б
- J. castaneus* Smith 1Б, 2Б, 3Б
- ssp. *leucochlamis* (Zing. ex Krecz.)
Hult. 3Б
- J. filiformis* L. 1Б, 2Г, 3Б
- J. balticus* ssp. *sitchensis* (Engelm.) Hult
(*J. haenkii* E. Mey.) 3Б

- J. leschenaultii* Gay. 3B
J. longirostris Kuv. 2B, 3B
J. ranarius Song. et Perr. ex Billot 3B
J. triglumis L. 1B, 2B, 3B
 — ssp. *albescens* (Lange) Hult. 2B, 3B
J. trifidus L. 1B
Luzula arcuata (Wahlb.) Sw. 1A
 — ssp. *unalaschkensis* (Buch.) Hult. 3B
L. beringensis Tolm. 3B
L. capitata (Miq.) Kom. 3B
L. confusa Lindb. 1B, 2B, 3B
L. multiflora (Retz.) Lej. 1B
 — ssp. *kjellmaniana* (Miy. et Kudo) Tolm. 3B
 — ssp. *frigida* (Buch.) V. Krecz. 1B, 2B, 3B
 — ssp. *sibirica* V. Krecz. 1B, 2B, 3B
L. nivalis (Laest.) Beurl. 1B, 2B, 3B
L. oligantha Sam. 3B
L. pallescens (Wahl.) Bess. 1B
L. parviflora (Ehrh.) Desv. 1B, 2B, 3B
 — ssp. *melanocarpa* (Michx.) Tolm. 3B
L. pilosa (L.) Willd. 1B
L. rufescens Fisch. 2Г, 3B
L. spicata (L.) DC. 1B
L. tundricola Gorodk. 1B, 2B, 3B
L. wahlenbergii Rupr. 1B, 2B, 3B
Tofieldia coccinea Richards. 1B, 2B, 3B
T. pusilla (Michx.) Pers. 1B, 2B, 3B
Zigadenus sibiricus (L.) A. Gray 2Г
Veratrum album ssp. *virescens* Gaud. (V. *lobelianum* Bernh.) 1B, 2B, 3B
 — ssp. *oxysepalum* (Turcz.) Hult. 2B, 3B
Gagea minima (L.) Ker.-Gawl. 1B
Allium schoenoprasum L. 1B, 2B, 3B
A. strictum Schrad. 2Г, 3B
Lilium martagon ssp. *sooianum* Priszt. 2Г
L. pensilvanicum Ker.-Gawl. 2Г
Lloydia serotina (L.) Reichb. 1B, 2B, 3B
Majanthemum bifolium (L.) F. Schmidt 2Г
Paris quadrifolia L. 1B
Smilacina trifolia (L.) Desf. 3B
Iris setosa Pall. ex Link 3B
Corallorhiza trifida Chatel. 1B, 2Г, 3B
Coeloglossum viride (L.) Hartm. 1B, 2B, 3B
 — ssp. *bracteatum* (Willd.) Soo 3B
Cypripedium calceolus L. 1Г
C. guttatum Sw. 1Г, 2Г
Listera cordata (L.) R. Br. 1B
Epipactis atrorubens (Hoffm.) Schult. 1Г
Goodiera repens (L.) R. Br. 2Г
Dactylorhiza maculata (L.) Verm. (вкл. *D. fuchsii* /Druce/ Soo) 1Г, 2Г
D. baltica (Klinge) Orlova 1Г
Lysiella obtusata ssp. *oligantha* (Turcz.) Tolm. 3Г
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skv. 3B
Populus balsamifera L. 3A
P. suaveolens Fisch. 3B
P. tremula L. 1Г, 2Г, 3Г
Salix alaxensis Cov. 2B, 3B
S. arctica Pall. 1B, 2B, 3B
 — ssp. *crassijulis* (Trautv.) A. Skv. 3B
 — ssp. *torulosa* (Trautv.) Hult. 3A
S. bebbinana Sarg. (*S. xerophila* Flod.) 1Г, 2Г, 3B
S. boganidensis Trautv. 2B, 3B
S. brachycarpa ssp. *niphoclada* (Rydb.) Argus 3A
S. caprea L. 1Г
S. chamissonis Anderss. 3B
S. dasyclados Wimm. 1B, 2Г
S. fuscescens Anderss. 2B, 3B
S. glauca L. 1B, 2B, 3B
S. hastata L. 1B, 2B, 3B
S. jensisseensis (F. Schmidt) Flod. 1B, 2Г
S. krylovii E. Wolf 3B
S. lanata L. 1B, 2B
 — ssp. *richardsonii* (Hook.) A. Skv. 2B, 3B
S. lapponum L. 1B, 2Г
S. myrsinites L. 1B
S. myrtilloides L. 1B, 2Г, 3B
S. nummularia Anderss. 1B, 2B, 3B
S. ovalifolia Trautv. 3A
S. phlebophylla Anderss. 3B
S. polaris Wahlenb. 1B, 2B, 3B
S. pulchra Cham. (вкл. *S. anadyrensis* Flod.) 1A, 2B, 3B
S. pyrolifolia Ledeb. 1B, 2Г
S. phyllicifolia L. 1B, 2Г
S. pseudopentandra (Flod.) Flod. 3Г
S. rhamnifolia Pall. 2Г
S. recurvigemmis A. Skv. 1B, 2B, 3B
S. reptans Rupr. 1A, 2B, 3B
S. reticulata L. 1B, 2B, 3B

- *ssp. orbicularis* (Anderss.) Flod. 3B
S. rotundifolia Trautv. 3B
S. saposchnikovii A. Skv. 2Г
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. (*S. fumosa* Turcz.) 2B, 3B
S. schwerinii E. Wolf. 3B
S. sphenophylla ssp. pseudotorulosa A. Skv. 3B
S. stolonifera Cov. 3A
S. triandra L. 1Г
S. tschuktschorum A. Skv. 3B
S. udensis Trautv. 3B
S. viminalis L. 1B, 2B
Betula divaricata Ledeb. (*B. middendorffii* Trautv. et Mey.) 2Г, 3B
B. fruticosa Pall. (*B. extremiorientalis* Kuzen. et V. Vassil.) 3B
B. humilis Schrank 2Г
B. nana L. (*B. tundrarum* Perf.) 1B, 2B
— *ssp. exilis* (Sukacz.) Hult. 2B, 3B
B. pendula Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) 1Г
B. platyphylla ssp. minutifolia (Ju. Kozhev.) Ju. Kozhev. 3B
B. pubescens Ehrh. (*B. evenkiensis* Polozh.) 1B, 2Г
— *ssp. tortuosa* (Ledeb.) Nym. 1B, 2Г
Alnus fruticosa Rupr. (*Alnaster fruticosa* (Rupr.) Ledeb., *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouz.) 1Г, 2B, 3B
— *ssp. kamtschatica* (Regel) Ju. Kozhev. 3B
A. hirsuta (Spach) Turcz. ex Rupr. 2Г, 3Г
Urtica angustifolia Fisch. ex Horn. 3Г
U. dioica L. (вкл. *U. sondenii* (Simm.) Avror.) 1B, 3B
U. urens L. 1B
Thesium repens Ledeb. 2Г
Koenigia islandica L. 1A, 2B, 3B
Rumex acetosa L. 1B
— *ssp. lapponicus* Hiit. 1B, 2B, 3B
— *ssp. pseudoxyria* Tolm. 2B, 3B
R. acetosella L. 1B
R. aquaticus L. 1B, 2Г
— *ssp. protractus* Rech. f. 2B, 3B
R. arcticus Trautv. 1A, 2B, 3B
R. crispus L. 1B
R. gmelinii Turcz. 3Г
R. graminifolius Lamb. (вкл. *R. beringensis* Jurtz. et Petrovsky, *R. krausei* Jurtz. et Petrovsky) 1B, 2B, 3B
R. longifolius DC. 1B, 2Г
R. maritimus L. 1B
R. oblongifolius Tolm. 3B
R. obtusifolius L. 1Г
R. pseudonatronatus Borb. 1B
R. sibiricus Hult. 2B, 3B
Polygonum alascanum (Small) Wight ex Hult. 3A
P. alpinum All. 2Г
P. amphibium L. 1B
P. aviculare L. 1B, 2Г, 3B
P. bistorta L. 1B, 2Г
— *ssp. ellipticum* (Willd.) Petrovsky 1B 2B, 3B
P. convolvulus L. 1B, 2Г, 3B
P. humifusum Pall. ex Ledeb. 1B, 2Г
P. laxmannii Lepech. 2B, 3B
P. nodosum Pers. 1Г
P. persicaria L. 2Г
P. tomentosum Schrank 1B
P. tripterocarpum A. Gray 3B
P. viviparum L. 1B, 2B, 3B
Oxyria digyna (L.) Hill. 1B, 2B, 3B
Rheum compactum L. 2Г
Chenopodium album L. 1B, 2Г, 3Г
C. glaucum L. 1B, 3B
C. prostratum Bge. 3B
C. rubrum L. 1Г
Monolepis asiatica Fisch. et C. A. Mey. 2Г, 3B
Atriplex gmelinii C. A. Mey. 3A
Sueda arctica Jurtz. et Petrovsky 3A
Corispermum sibiricum Iljin 3Г
Claytonia acutifolia Pall. 3B
— *ssp. graminifolia* Hult. (*C. eschscholtzii* Cham.) 3B
C. arctica Adams 3B
C. joanneana Roem. et Schult. 2B
C. sarmentosa C. A. Mey. 3B
C. tuberosa Pall. (*C. czukczorum* Volkova) 3B
C. vassilievii Kuzen. (*Claytoniella vassilievii* (Kuzen.) Jurtz.) 3B
Montia fontana L. (*M. lamprosperma* Cham.) 1B, 3B
Stellaria alsine Grimm. 1B, 2Г
Stellaria bungeana Fenzl 1B, 2Г

- S. calycantha* (Ledeb.) Bong. 1B
 — *ssp. pilosella* Ju. Kozhev. 3A
S. ciliatosepala Trautv. 1A, 2B, 3B
 — *ssp. laxmannii* (Fisch. ex Ser.) Ju.
 Kozhev. 3B
S. crassifolia Ehrh. (*S. kolymensis*
 Khokhr.) 1B, 2B, 3B
S. dicranoides (Cham. et Schlecht.) Fenzl
 3A
S. edwardsii R. Br. 1A, 2B, 3B
S. eschschotziana Fenzl 3B
S. finscherana Ser. 2Г, 3B
S. graminea L. 1B, 2Г
S. hebecalyx Fenzl 1B
S. humifusa Rottb. 1A, 2A, 3B
S. irrigua Bunge (*S. umbellata* Turcz.) 3B
S. longifolia Muehl. 1B, 3B
S. longipes Goldi (вкл. *S. laeta*
 Richards., *S. crassipes* Hult., *S.*
monantha Hult.) 2B, 3B
S. media (L.) Vill. 1B, 3Г
S. nemorum L. 1Г
S. palustris Retz. 1B, 2Г, 3B
S. peduncularis Bunge 1B, 2B, 3B
S. radians L. 3Г
Cerastium alpinum L. 1B
 — *ssp. beeringianum* (Cham. et
 Schlecht.) Ju. Kozhev. 2B, 3B
 — *ssp. bialynickii* (Tolm.) Ju. Kozhev.
 2B, 3B
 — *ssp. caespitosum* (Malmgr.) Ju.
 Kozhev. (*C. regelii* Ostenf.) 1A, 2A,
 3A
 — *ssp. jenisejense* (Hult.) Ju. Kozhev.
 1B, 2B, 3B
 — *ssp. fischeranum* (Ser.) Ju. Kozhev.
 3B
C. arvense L. 1B, 2B, 3B
C. cerastoides (L.) Britt. 1B
C. davuricum Fisch. ex Spreng. 1Г, 2Г
C. maximum L. 1A, 2B, 3B
C. vulgatum L. 1B
Sagina intermedia Fenzl 1B, 2B, 3B
S. nodosa (L.) Fenzl 2Г
S. procumbens L. 1B
S. saginoides (L.) Karst. 1B, 2B, 3B
Minuartia arctica (Stev.) Aschers. et
 Graebn. (вкл. *M. obtusiloba* Rydb.)
 House 1B, 2B, 3B
M. biflora (L.) Schinz. et Thell. 1B, 2B,
 3B
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. 1A, 2B,
 3B
M. rossii *ssp. elegans* (Cham. et
 Schlecht.) Rebr. 3B
M. stricta (Sw.) Hiern 1B, 2B, 3B
M. verna (L.) Hiern 1B, 2B, 3B
 — *ssp. glacialis* (Fenzl) Kuv. (*M. rubella*
 (Wahlenb.) Graebn.) 1B, 2B, 3B
Honkenya peploides *ssp. diffusa*
 (Hornem.) Hult. 1A, 2A, 3B
Arenaria capillaris Poir. 2B, 3B
 — *ssp. formosa* (Fisch. ex Ser.) Ju.
 Kozhev. 2Г
A. longipedunculata Hult. 3A
A. tshuktschorum Regel 3B
A. pseudofrigida (Ostenf. et Dahl) Juz. 1A
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl 1B, 2B,
 3B
Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeil
 (*Merckia physodes* (DC.) Fisch.) 3B
Silene acaulis (L.) Jack. 1A, 3B
S. noctiflora L. (*Elisanthe noctiflora* (L.)
 Rupr.) 1Г
S. repens Patr. 1Г, 2B, 3B
S. stenophylla Ledeb. 3B
S. tenuis *ssp. paucifolia* (Ledeb.) Ju.
 Kozhev. 1B, 2B
S. tatarica (L.) Pers. 1Г
S. vulgaris (Moench) Garcke (*S.*
cucubalis Wib.) 1B, 2B, 3B
Coronaria flos-cuculi (L.) A. Braun 1B
Lychnis sibirica *ssp. samojedorum*
 Sambuk 1A, 2B, 3B
 — *ssp. villosula* (Trautv.) Tolm. 3A
Melandrium album (Mill.) Garcke 1B, 2Г
M. affinis J. Vahl. 1A, 2B, 3B
M. angustiflorum *ssp. tenellum* (Tolm.)
 Ju. Kozhev. (*M. tenellum* Tolm.)
 1B, 2B, 3B
M. apetalum (L.) Fenzl (вкл.
Gastrolychnis violascens Tolm.) 1B,
 2B, 3B
M. brachypetalum (Hornem.) Fenzl 3B
M. macrospermum A. E. Pors. 3A
M. ostefeldii A. E. Pors. 3A
M. triflorum (R. Br.) J. Vahl. 3B
Dianthus repens Willd. 1B, 2B, 3B
D. superbus L. 1B

Nymphaea tetragona Georgi 3Г
Nuphar lutea (L.) Smith 1Г
N. pumila (Timm.) DC. 1Г
Ceratophyllum demersum L. 1B
Paeonia anomala L. 1Г
Caltha arctica R. Br. 1A, 2Б, 3Б
 — ssp. *sibirica* (Regel) Tolm. 3Г
 — ssp. *caespitosa* (Schipcz.) Khokhr. 2A, 3A
 — ssp. *violacea* (Khokhr.) Ju. Kozhev. 3Б
C. natans Pall. 3Б
C. palustris L. 1B, 2Г, 3Б
Trollius apertus Perf. 1B
T. asiaticus L. (вкл. *T. boreosibiricus* Tolm.) 2Б
T. europaeus L. 1B
Trollius chartosepalus Schipcz. 3Б
T. membranostylis Hult. 3Б
Actaea erythrocarpa Fisch. 1Г, 2Г
A. spicata L. 1Г
Delphinium brachycentrum ssp. *maydellianum* (Trautv.) Jurtz. 3Б
D. chamissonis Pritz. ex Walp. 3Б
D. cheilanthum Fisch. ex DC. 2Г
D. elatum L. 1B, 2Г
D. middendorffii Trautv. 1A, 3Б
Aconitum delphinifolium DC. 2Б
 — ssp. *anadyrense* Worosch. 3Б
 — ssp. *paradoxum* (Reichb.) Hult. 3Б
 — ssp. *chamissonianum* (Reichb.) Hult. 3Б
A. czekanovskiy Steinb. 2Г
A. septentrionale Koelle (*A. excelsum* Reichenb.) 1B, 2Г
Anemone multiceps (Greene) Standl. (*A. drummondii* S. Wats.) 3A
A. parviflora Michx. 3A
A. richardsonii Hook. 3Б
A. sibirica L. 3Б
A. sylvestris L. 1B
 — ssp. *ochotensis* (Fisch.) Petrovsky 2Г
Pulsatilla dahurica (Fisch.) Spreng. 3Б
P. nutalliana ssp. *multifida* (Pritz.) Aichele et Schwegl. 2Г, 3Б
Atragene sibirica L. 1B, 2Г
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm. 3Б
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge 1Б, 3Б

Myosurus minimus L. 1B
Batrachium aquatile (L.) Dumort. 2Г
B. eradicatum (Laest.) Fries 1B
B. divaricatum (Schrank) Schur 1B
B. foeniculaceum (Gilib.) V. Krecz. 1B
B. kauffmannii (Clere) V. Krecz. 1B
B. trichophyllum ssp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janchen 1B, 2B, 3Б
Ranunculus acris L. 1B
R. affinis R. Br. (вкл. *R. punctatus* Jurtz.) 1A, 2B, 3Б
R. auricomus L. 1B
R. eschscholtzii Schlecht. 3Б
R. gmelinii DC. 1B, 2B, 3Б
R. grayi Britt. 3Б
R. hyperboreus Rottb. (вкл. *R. tricrenatus* (Rupr.) Jurtz. et Petrovsky) 1Б, 2Б, 3Б
R. lapponicus L. 1B, 2Б, 3Б
R. monophyllum Ovcz. 1B, 2Г, 3Б
R. nivalis L. 1A, 2Б, 3Б
R. pallasii Schlecht. 1Б, 2Б, 3Б
R. polyanthemus L. 1Г
R. propinquus C. A. Mey. (*R. borealis* Trautv., *R. glabriusculus* Rupr., *R. jacuticus* Ovcz., *R. turneri* Greene) 1Б, 2Б, 3Б
R. pygmaeus Wahlenb. 1Б, 2Б, 3Б
R. repens L. 1B, 2Г, 3Г
R. reptans L. 1B, 2Б, 3Б
R. sabinii R. Br. 2A, 3A
R. sceleratus L. 1B
R. spitzbergensis Hadac 2Б, 3A
R. subcorymbosus Kom. 3Б
R. sulphureus Soland. 1Б, 2Б, 3Б
Thalictrum alpinum L. 1Б, 2Б, 3Б
T. flavum L. 1B
T. minus ssp. *kemense* (Fries) Mela et Cajand. 1B, 2Г, 3Б
T. simplex L. 1Г
T. sparsiflorum Turcz. 3Б
Papaver angustifolium Tolm. 2Б
P. anjuicum Tolm. 3Б
P. gorodkovii Tolm. et Petrovsky 3A
P. lapponicum ssp. *jugoricum* (Tolm.) Tolm. 1Б
 — ssp. *orientale* Tolm. 2A, 3Б
P. leucotrichum Tolm. 2Б
P. macounii Greene 3A

- P. microcarpum* DC. (*P. ochotense* Tolm.) 3B
 — ssp. *czekanowskii* (Tolm.) Tolm. 2Г, 3B
P. minutiflorum Tolm. 2A, 3A
P. nivale Tolm. 3B
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky 3A
P. polare (Tolm.) Perf. 1A, 2A
P. pulvinatum Tolm. 2A
 — ssp. *tshuktschorum* Tolm. 3A
P. radicum ssp. *occidentale* Lundstr. 3B
P. uschakovii Tolm. et Petrovsky 3A
 — ssp. *tichomirovii* Ju. Kozhev. 3A
P. walpolei Pors. 3A
Corydalis arctica Popov 3B
C. bracteata (Steph.) Pers. 2Г
C. sibirica (L. f.) Pers. 3B
Dicentra peregrina (Rudolph) Makino 3B
Eutrema edwardsii R. Br. 1A, 2B, 3B
Braya humilis ssp. *arctica* (Bocher) Rollins 3B
B. rosea var. *aenea* (Bunge) Malysch. (*B. aenea* ssp. *pseudoaenea* Petrovsky) 3B
B. pilosa Hook. 3A
B. purpurascens (R. Br.) Bunge 2B, 3B
Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch. (вкл. *A. tshuktschorum* Jurtz.) 2B, 3B
A. thaliana (L.) Heynh. 1B
Descurainia sophioides (Fisch.) O. E. Schulz 2B, 3B
D. sophia (L.) Schur 1B
Ermania parryoides Cham. 3B
Smelowskia alba (Pall.) Regel 3B
S. bifurcata (Ledeb.) Botsch. 2Г
S. calycina ssp. *integrifolia* (Seem.) Hult. (*S. porsildii* (Drury et Rollins) Jurtz.; *S. jurtzevi* Welitsch.) 3A
Torularia humilis (C. A. Mey.) O. E. Schulz 3B
Erysimum cheiranthoides L. 1B, 2Г, 3B
E. flavum (Georgi) Bobr. (*E. altaicum* C. A. Mey.) 2Г
E. hieracifolium L. 1B
E. pallasii (Pursh) Fern. 2B, 3B
Barbarea arcuata Reichb. 1B
B. orthoceras Ledeb. 2B, 3B
B. stricta Andrz. 1B
B. vulgaris R. Br. 1B
Rorippa amphibia (L.) Bess. 1Г
R. anceps (Wahl.) Grossh. 1Г
R. islandica (Oeder) Borb. 2Г
R. palustris (L.) Bess. 1B, 3B
Cardamine amara L. 1Г
C. bellidifolia L. 1B, 2B, 3B
C. digitata Richards. 3B
C. hyperborea O. E. Schulz 3B
C. macrophylla Willd. 1B, 2B
C. microphylla Adams 2B, 3B
C. pratensis ssp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz 1B, 2B, 3B
C. purpurea Cham. et Schlecht. 3A
C. sphenophylla Jurtz. 3A
C. umbellata Greene 3B
C. victoris N. Busch 3B
Arabis alpina L. 1B, 2B
A. hirsuta (L.) Scop. 1B
A. lyrata ssp. *kamtschatica* (Fisch.) Hult. 3A
A. petraea ssp. *septentrionalis* (N. Busch.) Tolm. 1B
 — ssp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm. (*A. media* N. Busch) 2B, 3B
Bunias orientalis L. 1B, 2Г
Parrya nudicaulis (L.) Regel 1B, 2B, 3B
Lesquerella arctica (Wormskj.) Wats. 2B, 3A
Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz. 1B, 2B, 3B
Draba alpina L. 1B, 2B, 3B
D. arctogena (Ekman) Ekman 3B
D. borealis DC. 2A, 3B
D. caesia Adams (*D. palanderiana* Kjellm.) 3B
D. chamissonis G. Don. 3A
D. cinerea Adams 1B, 2B, 3B
D. crassifolia Grah. 3B
D. fradnizensis Wulf. 1B, 2B, 3B
D. eschscholtzii Pohle ex N. Busch. 3A
D. glacialis Adams 1B, 2B
D. groenlandica Ekman (*D. parvisiliquosa* Tolm.) 2B, 3B
D. hirta L. 1B, 2B, 3B
D. hyperborea (L.) Desv. 3B
D. juvenilis Kom. 2A, 3B
D. kamtschatica (Ledeb.) N. Busch 3B
D. lactea Adams 1B, 2B, 3B

- ssp. *pseudopilosa* (Pohle) Ju.
Kozhevn. 2A, 3A
- D. lonchocarpa* Rydb. 3A
- D. nemorosa* L. 1B, 2Г, 3B
- D. nivalis* Liljebl. 1A, 2Б, 3B
- D. norvegica* Gunn. 1A
- D. macrocarpa* Adams 2A, 3A
- D. oblongata* R. Br. (*D. micropetala*
Hook.) 2Г, 3A
- D. ochroleuca* Bunge 2B, 3B
- D. pauciflora* R. Br. 2A, 3A
- D. pilosa* DC. 2B, 3B
- ssp. *barbata* (Pohle) Ju. Kozhevn. 2A,
3A
- D. pohlei* Tolm. 2A
- D. primuloides* Turcz. ex N. Busch 2Г
- D. sambukii* Tolm. 2B
- D. sibirica* (Pall.) Thell. 1Б, 2Г
- D. stenopetala* Trautv. 3B
- D. subcapitata* Simm. 2A, 3A
- D. taimyrensis* Tolm. 3A
- D. tschkschorum* Trautv. (*D. aleutica*
Ekman) 3Б
- Cochlearia arctica* Schlecht. 1Б, 2A, 3Б
- C. groenlandica* L. 1A, 3Б
- Subularia aquatica* L. 2Г
- Thlaspi arvense* L. 1B, 3B
- T. cochleariforme* DC. 2B, 3B
- T. kamtschaticum* Karav. 3B
- Brassica campestris* L. 1B
- B. juncea* (L.) Czern. 1B
- Sinapis arvensis* L. 1B
- S. alba* L. 1B
- Raphanus raphanistrum* L. 1B
- Conringia orientalis* (L.) Andrz. 1B
- Lepidium ruberale* L. 1B
- Camelina microcarpa* Andrz. 1Г
- Chorispora tenella* (Pall.) DC. 1Г
- Neslia paniculata* (L.) Desv. 1B
- Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. 1B
- Drosera anglica* Huds. 1Г
- D. rotundifolia* L. 1Г, 2Г, 3Г
- Sedum cyaneum* Rudolph. 3Г
- S. quadrifidum* Pall. (*Rhodiola*
quadrifida (Pall.) Fisch. et Mey.)
1Б
- S. purpureum* (L.) Schult. 1B
- S. roseum* L. (*Rhodiola rosea* L.) 1Б, 2B,
3B
- ssp. *integrifolium* (Raf.) Hult.
(*Rhodiola integrifolia* Raf., *R.*
atropurpurea (Turcz.) Trautv.) 2A,
3B
- Tillaea aquatica* L. 3B
- Mitella nuda* L. 2Г
- Saxifraga aizoides* 1A
- S. bracteata* D. Don. 3A
- S. bronchialis* ssp. *funstonii* (Small) Hult.
(вкл. *S. stellerana* Merk., *S. firma*
Litw. ex A. Los., *S. cherlerioides* D.
Don, *S. anadyrensis* A. Los.) 2B, 3B
- ssp. *spinulosa* (Adams) Hult. 1A, 2B,
3B
- S. cespitosa* L. (вкл. *S. monticola* (Small)
Fedde) 1Б, 2B, 3B
- S. calycina* Sternb. 3Б
- S. cernua* L. 1Б, 2B, 3B
- S. eschscholtzii* Sternb. 3B
- S. flagellaris* ssp. *setigera* (Purch) Tolm.
2Б, 3B
- ssp. *platysepala* (Trautv.) A. Pors: 2A,
3A
- S. foliolosa* R. Br. 1A, 2B, 3B
- S. hirculus* L. 1B, 2B, 3B
- S. hieracifolia* Waldst. et Kit. 1Б, 2Б, 3B
- ssp. *czukczorum* Sojak (ssp. *longifolia*
(Engl. et Irmsch.) Jurtz. et
Petrovsky) 3A
- S. hyperborea* R. Br. 2A, 3A
- S. kruhsiana* Fisch. ex Ser. 3B
- S. merckii* Fisch. 3B
- S. nelsoniana* D. Don 1B, 2B, 3B
- ssp. *porsildiana* (Calder et Savile)
Hult. 2Б, 3A
- S. nivalis* L. (вкл. *S. tenuis* (Wahlenb.)
H. Smith) 1Б, 2B, 3B
- S. nudicaulis* D. Don 3B
- S. oppositifolia* L. (*S. pulvinata* Small)
1Б, 2Б, 3B
- S. punctata* L. (*S. redowskyana* Sternb.)
3B
- S. radiata* Small. (*S. exilis* Steph.)
- S. redofskii* Adams 3B
- S. rivularis* L. (вкл. *S. arctolitoralis* Jurtz.
et Petrovsky) 1A, 2A, 3A
- S. serpyllifolia* Pursh. 2B, 3B
- ssp. *glutinosa* (Sipl.) Yu. Kozhevn. 3A
- S. vicaria* Sipl. (*S. grandipetala* (Engl. et
Irmsch.) A. Los.) 3B

- Chrysosplenium alternifolium* L. 1B, 2Г, 3B
 — ssp. *tetrandrum* (Lund.) Hult. 2Б, 3Б
C. rimosum ssp. *dezhnevii* Jurtz. 3A
C. rosendahlia Packer 3A
C. wrightii Franch. et Sav. 3A
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht. 3B
P. palustris L. 1B, 2Б, 3Б
Ribes dikuscha Fisch. ex Turcz. 3Г
R. hispidulum Pojark. 1Г
R. nigrum L. 1Г, 2Г
R. rubrum L. 1B
R. triste Pall. (вкл. *R. acidum* Turcz. ex Pojark.) 1B, 2Г, 3Б
Spiraea media Schmidt 1B, 2Г
S. salicifolia L. 3B
S. stevenii Rydb. 3B
Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rydb. 3B
Sorbus aucuparia L. 1B
 — ssp. *sibirica* (Hedl.) Kryl. (*S. anadyrensis* Kom.) 1B, 2Г, 3Г
Cotoneaster melanocarpa Lodd. 2Г
C. uniflora Bunge 1B
Rubus arcticus L. 1B, 2Б, 3Б
 — ssp. *stellatus* (Smith) Boivin 1B, 2Г, 3Б
R. chamaemorus L. 1B, 2Б, 3Б
R. humulifolius C. A. Mey. 1Г, 2Б
R. sachalinensis Levl. 1Г, 2Г, 3Г
R. saxatilis L. 1B
Fragaria vesca L. 1B
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz 2Г, 3Б
Comarum palustre L. 1B, 2Б, 3Б
Potentilla anachoretica Sojak 3Б
P. anadyrensis Juz. 3Б
P. asperrima Turcz. 2Г
P. beringensis Jurtz. 3A
P. biflora Willd. 3Б
P. crantzii (Crantz) Bock. (*P. anjuica* Petrovsky, *P. rubella* Sorens.) 1Б, 2Б, 3Б
P. egedii Wormsk. 1A, 2A, 3Б
P. elegans Cham. et Schlecht. 3Б
P. gelida C. A. Mey. 1Б, 2Б, 3Б
 — ssp. *hyparctica* (Malte) Yu. Kozhev. (*P. emarginata* Pursh non Desv.) 2Б, 3Б
P. fragiformis Willd. 3Б
P. jacutica Juz. 3Б
P. impolita Wahl. 1Г
P. inquinans Turcz. 2Г
P. intermedia L. (вкл. *P. heidenreichii* Zimm.) 1Б
P. multifida L. (вкл. *P. tergemina* Sojak, *P. bimundorum* Sojak) 3Б
P. nivea L. (вкл. *P. villosa* Pall. ex Pursh., *P. arenosa* (Turcz.) Juz., *P. crebridens* Juz., *P. villosula* Jurtz.) 2Б, 3Б
 — ssp. *hookerana* (Lehm.) Hiit. (*P. kuznetzowii* (Govor.) Juz.) 2Б, 3Б
P. norvegica L. 1Б, 3Б
P. nudicaulis Willd. ex Schlecht. 3Б
P. pulchella R. Br. 2A, 3A
P. pulviniformis Khokhr. 3Б
P. stipularis L. 1Б, 2Б, 3Б
P. uniflora Ledeb. (вкл. *P. vulcanicola* Juz., *P. tschukotica* Jurtz. et Petrovsky) 2Б, 3Б
 — ssp. *vahlia* (Lehm.) Ju. Kozhev. (*P. subvahlia* Jurtz.) 2A, 3A
P. wrangelii Petrovsky 3A
Sibbaldia procumbens L. 1Б, 2Б, 3Б
Chamaerhodos erecta (L.) Bunge 3Б
Novosieversia glacialis (Adams) Bolle 1A, 2Б, 3Б
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene 3Б
Geum rivale L. 1Б
Dryas grandis Juz. 2Г, 3Б
D. integrifolia Vahl. (*D. chamissonis* Juz. ex Jurtz.) 3Б
 — ssp. *crenulata* (Juz.) Ju. Kozhev. 3Б
D. octopetala L. (вкл. *D. incisa* Juz. = *D. octopetala* var. *pilosa* Bab.) 1Б, 2Б, 3Б
 — ssp. *ajanensis* (Juz.) Hult. 3Б
 — ssp. *alaskensis* (Pors.) Hult. 3A
 — ssp. *punctata* (Juz.) Hult. 1Б, 2Б, 3Б
 — ssp. *viscida* (Hult.) Ju. Kozhev. 1Б, 2Б, 3Б
Filipendula ulmaria (L.) Maxim. (*F. denudata* (Presl.) Fritsch.) 1Б, 2Г
Alchemilla anisopoda Juz. 2Г
A. glaberrima Juz. 1Б
A. glomerulans Bus. 1Б
A. murbeckiana Bus. 1Б
A. obtusifolmis Alech. 1Г

- Padus avium* Mill. 1Г
Rosa acicularis Lindl. 1Б, 2Г, 3Б
R. cinnamomea L. 1Г
Sanguisorba officinalis L. 1Б, 2Б, 3Б
Medicago lupulina L. 1Б
M. officinalis (L.) Desr. 1Б
Melilotus albus Desr. 1Б
Trifolium arvense L. 1Б
T. hybridum L. 1Б
T. lupinaster L. 1Б, 2Г
T. pratense L. 1Б, 2Г
T. repens L. 1Б, 2Г
T. spadiceum L. 1Б
Astragalus adsurgens Pall. 2Г
A. alpinus L. 2Б, 3Б
— ssp. *arcticus* Lindm. (*A. subpolaris* Boriss. et Schischk.) 1Б, 2Б
A. frigidus (L.) A. Gray 1Б, 2Б, 3Б
A. inopinatus Boriss. (*A. pseudoadsurgens* Jurtz.) 3Б
— ssp. *oreogenus* Jurtz. 3Б
A. norvegicus Web. 1Б, 2Б, 3Б
A. polaris Benth. 3Б
A. richardsonii Scheld. 2А, 3А
A. schelichovii Turcz. 2А, 3Б
A. sealei Lepage 3Б
A. tigarinovii N. Basil. 2Г, 3Б
— ssp. *kolymensis* (Jurtz.) Ju. Kozhevn. 3Б
A. umbellatus Bunge 1А, 2Б, 3Б
A. uralensis Litw. 1Б
Oxytropis adamsiana (Trautv.) Jurtz. (вкл. *O. uschakovii* Jurtz.) 2Б
— ssp. *vassilczenkoi* (Jurtz.) Ju. Kozhevn. (вкл. *O. vassilczenkoi* ssp. *substepposa* Jurtz.) 3Б
O. ajanensis Regel et Till. (*O. semiglobosa* Jurtz.) 3Б
O. arctica R. Br. 2Б
O. borealis DC. 3А
O. campestris ssp. *gracilis* (A. Nels.) Hult. (*O. leucantha* ssp. *subarctica* Jurtz.) 3Б
— ssp. *jordalii* (Pors.) Hult. (*O. leucantha* ssp. *tshukotcensis* Jurtz.) 3А
O. deflexa (Pall.) DC. 3Г
— ssp. *dezhnevii* (Jurtz.) Jurtz. 3А
O. kamtschatica Hult. (*O. sublongipes* Jurtz.) 3Г
O. katangensis Basil. 2Г
O. nigrescens (Pall.) Fisch. 2Б
— ssp. *bryophila* (Greene) Hult. (*O. czukotica* Jurtz., *O. tshuktschorum* Jurtz.) 2А, 3Б
— ssp. *pygmaea* (Pall.) Hult. (*O. gorodkovii* Jurtz.) 3А
O. maydelliana Trautv. 3Б
O. mertensiana Turcz. 1Б, 2Б, 3Б
O. middendorffii Trautv. 2Б, 3Б
— ssp. *anadyrensis* (Vass.) Jurtz. 3Б
O. ochotensis Bunge 3Б
O. putoranica Ivanova (*O. norinii* Ju. Kozhevn.) 2Б
O. revoluta Ledeb. 3Б
O. sordica (Willd.) Pers. 1Б, 2Б
O. sverdrupii Lyngé (*O. schmorgunoviae* Jurtz., *O. wrangelii* Jurtz.) 3А
H. dasycarpum Turcz. 2Б, 3Б
H. hedysaroides (L.) Schinz et Thell. ssp. *arcticum* (B. Fedtsch.) P. Ball 1Б, 2Б, 3Б
— ssp. *tshuktschorum* Jurtz. (вкл. *H. americanum* (Michx.) Britt.) 3Б
H. mackenzii Richards. 3Б
Lathyrus japonicus ssp. *pubescens* Korovkov 3Б
L. palustris ssp. *pilosus* (Cham.) Hult. 1Б, 3Г
L. pratensis L. 1Б
Vicia angustifolia Reichard. 1Б
V. cracca L. 1Б, 2Г
V. hirsuta (L.) S. F. Gray 1Б
V. macrantha Turcz. ex Jurtz. 3Г
V. sativa L. 1Б
V. sepium L. 1Б
Geranium albiflorum Ledeb. 1Б, 2Б
G. erianthum DC. 3Б
G. pratense L. 1Б
Oxalis acetosella L. 1Г
Linum perenne L. 1Г, 2Г
Impatiens noli-tangere L. 3Г
Euphorbia virgata Waldst. et Kit. 1Г, 2Г
E. discolor Ledeb. 2Г
Callitriche hermaphroditica L. (*C. autumnalis* L.) 1Б, 3Б
C. verna L. (*C. palustris* L., *C. subanceps* V. Petrov) 1Б, 2Г, 3Б
Viola arenaria DC. 1Б
V. arvensis Murr. 1Б

- V. biflora* L. 1B, 2Г, 3B
V. canina L. 1Г
V. glaberrima (Murb.) C. Serg. 1Г
V. epipsila Ledeb. 1B
— ssp. *repens* (Turcz.) Becker 2B, 3B
V. langsdorffii Fisch. 3B
V. palustris L. 1B
V. selkirkii Pursh ex Goldie 2Г
V. tricolor L. 1B
V. uniflora L. 2Г
Chamerion angustifolium (L.) Holub. 1B, 2B, 3B
C. latifolium (L.) Holub. 1B, 2B, 3B
Epilobium alpinum L. 1B
E. anagallidifolium Lam. 1B, 2A, 3B
E. davuricum Fisch. 1B, 2B, 3B
E. hornemannii Reichb. 1B, 3B
E. lactiflorum Haussk. 1B
E. palustre L. 1B, 2B, 3B
E. sertulatum Haussk. 3B
Myriophyllum spicatum L. 1B, 2Г, 3B
M. verticillatum L. 1B, 2Г, 3Г
Hippuris tetraphylla L. f. 1A, 2A, 3B
H. vulgaris L. (вкл. *H. lanceolata* Retz.) 1B, 2B, 3B
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Graebn. 1B, 3B
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm. 1B, 2Г
— ssp. *aemula* (Woronow) Soo 1B, 3Г
Angelica archangelica L. 1B
A. decurrens (Ledeb.) B. Fedtsch. 1B, 2B
A. gmelinii (DC.) M. Pimen. 3B
A. sylvestris L. 1Г, 2Г
Buplerum triradiatum Adams 3B
Cnidium ajanense Drude 3B
C. cnidifolium (Turcz.) Schischk. 2B, 3B
Coniselinum tataricum Fisch. ex Hoffm. (*C. vaginatum* (Spreng.) Thell.) (вкл. *C. boreale* Schischk.) 1B, 2Г
Chaerophyllum prescottii DC. 1B
Carum carvi L. 1B
Heracleum dissectum Ledeb. 2Г
H. sibiricum L. 1B, 2Г
Peucedanum salinum Pall. 2B
Pleurospemum uralense Hoffm. 1Г, 2Г
Phlojodicarpus villosus Turcz. 2Г, 3B
Podistera macounii (Coult. et Rose) Math. et Const. 3B
Cicuta virosa L. 1B, 2Г, 3B
Pachypleurum alpinum Ledeb. 1B, 2B, 3B
Tilingia ajanensis Regel et Til. 3B
Libanotis condensata (L.) Crantz 2Г
Pylora minor L. 1B, 2Г, 3B
Pylora rotundifolia L. (*P. grandiflora* Rad.) 1B, 2B, 3B
— ssp. *incarnata* (Fisch.) Kryl. 2B, 3B
Orthilia secunda (L.) House 1B, 2Г
— ssp. *obtusata* (Turcz.) Bocher 1B, 2B, 3B
Moneses uniflora (L.) A. Gray 1B, 2Г
Empetrum nigrum L. (*E. sibiricum* V. Vassil., *E. subholarcticum* V. Vassil., *E. androgynum* V. Vassil., *E. hermaphroditum* (Lange) Hagerup) 1B, 2B, 3B
Ledum palustre L. 1B, 2Г, 3B
— ssp. *decumbens* (Ait.) Hult. 1B, 2B, 3B
Rhododendron aureum Georgi 2Г, 3B
R. adamsii Rehder 2Г
R. lapponicum (L.) Wahlenb. (вкл. *R. parvifolium* Adams) 2A, 3B
R. camtschaticum ssp. *glandulosum* (Standl.) Hult. 3B
Loiseleuria procumbens (L.) Desv. 1B, 3B
Phyllodoce coerulea (L.) Bab. 1B, 3B
Harrimanella hypnoides (L.) Cov. 1B
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench 1Г, 2Г, 3B
Cassiope ericoides (Pall.) D. Don 3B
C. tetragona (L.) D. Don 1A, 2B, 3B
Andromeda polifolia L. 1B, 2B, 3B
Arctostaphylos alpina (L.) Spreng. (*Arctous alpina* (L.) Niedz.) 1B, 2B, 3B
A. rubra (Rehd. et Wils.) Fern. (*Arctous erythrocarpa* Small) 2B, 3B
A. uva-ursi (L.) Spreng. 1Г
Vaccinium myrtillus L. 1B, 2Г
V. uliginosum L. 1B, 2Г, 3B
— ssp. *gaultherioides* (Bigel.) Joug (*V. uliginosum* ssp. *microphyllum* Lange) 1A, 2B, 3B
— ssp. *pedris* (Harsh.) Joug 3B
— ssp. *pubescens* (Wormsk.) Joug 1B, 2B, 3B
V. vitis-idaea L. 1B, 2A, 3A
— ssp. *minus* (Lodd.) Hult. 1A, 2B, 3B
Oxycoccus microcarpus Turcz. 1Г, 2Г, 3B

- O. quadripetalus* Gilib. 1Г
Diapensia lapponica L. 1A
 — ssp. *obovata* (Fr. Schmidt) Hult. 3Б
Corthusa matthioli ssp. *altaica* (A. Los.)
 Korovkov 2Г
Primula borealis Duby 2Г, 3Б
P. cuneifolia ssp. *saxifragifolia* (Lehm.)
 Sm. et Forrest 3A
P. egaliksensis Wormsk. 3A
P. farinosa L. 1B
P. nutans Georgi (*P. sibirica* Jacq.) 2Г, 3Б
P. stricta Hornem. 1B
P. tschuktschorum Kjellm. 3A
 — ssp. *beringensis* (Pors.) Jurtz. et Ju.
 Kozhev. 3A
Dodecatheon frigidum Cham. et Schlecht.
 3A
Androsace chamaejasme ssp. *arctisibirica*
 Korovkov (*A. bungeana* Schischk. et
 Bobr.) 1Б, 2Б, 3Б
A. gorodkovii ssp. *semiperennis* (Jurtz.)
 Ju. Kozhev. 3A
A. filiformis Retz. 1Б, 2Г, 3Г
A. lactiflora Fisch. ex Duby 2Г
A. ochotensis Willd. 3Б
A. septentrionalis L. 1Б, 2Б, 3Б
A. triflora Adams 2Б
Trientalis europaea L. 1Б, 2Г, 3Г
 — ssp. *arctica* (Fisch.) Hult. 2Г, 3Б
Naumburgia thyrsoflora (L.) Reichb. 1Г,
 3Г
Armeria maritima ssp. *arctica* (Cham.)
 Hult. (*A. scabra* Pall. ex Roem. et
 Schult.) 1Б, 2Б, 3Б
Gentiana acuta Michaux. 2Г
G. algida Pall. 2Б, 3Б
G. auriculata Pall. 3Б
G. axillaris (F. W. Schmidt) Murb. 1Б
G. barbata Froel. 2Г, 3Б
G. detonsa Rottb. 1A, 3Б
G. glauca Pall. 3Б
G. linguata Agardh 1Б
G. plebeja Cham. et Schlecht. 3Б
G. propinqua Richards. 3Б
G. prostrata Haenke 2Г, 3Б
G. tenella Rottb. 1Б, 2Г, 3Б
G. verna L. (*G. arctica* Grossh.) 1Б
Lomatogonium carianthiacum (Wulfen)
 Reich. 2Г, 3Б
L. rotatum (L.) Fries 3Б
Swertia obtusa Ledeb. 2Г
Menyanthes trifoliata L. 1Б, 2Г, 3Б
Adoxa moschatellina L. 1Б, 2Б, 3Б
Phlox sibirica L. (вкл. *P. alaskensis*
 Jordal) 3Б
Polemonium acutiflorum Willd. (вкл. *P.*
villosum J. Rudolph ex Georgi) 1Б,
 2Б, 3Б
P. boreale Adams 1Б, 2Б
Eritrichium aretioides (Cham.) DC. (вкл.
E. tschuktschorum Jurtz. et
 Petrovsky, *E. chamissonis* DC.) 3Б
E. sericeum (Lchm.) DC. 2Б, 3Б
E. villosum (Ledeb.) Bunge 1A, 2Б, 3Б
Myosotis caespitosa K. F. Schultz 1Б, 2Г
M. palustris (L.) L. 1Б, 2Г
M. sylvatica Hoffm. 1Г, 2Г
Myosotis suaveolens ssp. *asiatica*
 (Vestergr.) Ju. Kozhev. 1Б, 2Б, 3Б
Lappula squarrosa (Retz.) Dumort. (*L.*
echinata Gilib.) 1Б, 3Г
Mertensia pubescens (Roem. et Schult.)
 DC. (*M. kamtschatica* (Turcz.) DC.)
 3Б
M. maritima (L.) S. F. Gray 3Б
M. sibirica (L.) G. Don (*M. jennisseensis*
 M. Pop) 2Г
Hackelia deflexa (Wahlenb.) Opiz. 3Г
Cryptantha spiculifera (Piper) Pays. 3A
Dracocephalum nutans L. 2Г
D. palmatum Steph. ex Willd. 3Б
D. thymiflorum L. 1Б
Scutellaria galericulata L. 1Г
Glechoma hederacea L. 1Б
Prunella vulgaris L. 1Б
Galeopsis bifida Boenn. 1Б
G. tetrahit L. 1Г
Lamium album L. 1Б, 2Г
L. purpureum L. 1Б
Stachys palustris L. 1Б
Mentha arvensis L. 1Б
M. canadensis L. (*M. arvensis* ssp.
piperascens (Malinv.) Har., *M.*
sachalinensis (Brig.) Kudo) 3Г
Thymus reverdattoanus Serg. (*T.*
purpureo-violaceus Bycz. et Kuv., *T.*
putoranicus Bycz. et Kuv.) 2Б

- T. serpyllum* L. (вкл. *T. oxyodonthus* Klok., *T. subarcticus* Klok. et Schost., *T. extremus* Klok.) 1B, 2B, 3B
T. talijevii ssp. *paucifolius* (Klok.) P. Schmidt 1B
Limosella aquatica L. 1Г, 3Г
Lagotis glauca ssp. *minor* (Willd.) Hult. 1A, 2Б, 3B
Veronica alpina L. 1B
V. chamaedrys L. 2Г
V. incana L. 3Г
V. longifolia L. 1B, 2B
V. serpyllifolia L. 1B
Linaria acutiloba Fisch. ex Reichb. 1Г, 2B
L. vulgaris Mill. 1B
Melampyrum pratense L. 1Г
Bartsia alpina L. 1B
Rhinanthus vernalis (Zing.) Schischk. et Serg. 1B
Castilleja elegans Malte 3Б
C. pallida (L.) Kunth (вкл. *C. pavlovii* Rebr.) 2Г, 3Б
— ssp. *arctica* (Kryl. et Serg.) Hult. (*C. pseudohyperborea* Rebr., *C. caudata* (Pennell) Rebr., *C. arctica* Kryl. et Serg., *C. hyparctica* Rebr., *C. vorcutensis* Rebr., *C. lapponica* Gand.) 1Б, 2Г, 3Б
C. rubra (Drob.) Rebr. 2B, 3Г
Pedicularis adunca Bieb. ex Steph. 3Б
P. alopecuroides Stev. ex Spreng. (вкл. *P. dasyantha* Hadac) 1A, 2Б, 3A
P. amoena Adams 1A, 2Б, 3B
P. capitata Adams 2Б, 3B
P. compacta Steph. 1B, 2Г
P. hirsuta L. 1A, 2Б, 3A
P. incarnata L. (*P. uncinata* Steph.) 2Г
P. lanata Cham. et Schlecht. (*P. kanei* Durand, *P. willdenovii* Vved.) 3Б
P. labradorica Wirsing 1Б, 2B, 3B
P. langsdorffii Fisch. 3Б
P. lapponica L. 1Б, 2B, 3B
P. oederi M. Vahl. 1Б, 2Б, 3B
P. palustris L. 1B
— ssp. *karoi* (Frey) Tsoong 1Г, 2Г
P. parviflora ssp. *pennellii* (Hult.) Hult. 2Б, 3Б
P. sceptrum-carolinum L. 1B, 2B, 3B
P. sudetica ssp. *arctoeuropaea* Hult. 1A
— ssp. *albolabiata* Hult. 1A, 2Б, 3Б
— ssp. *interioroides* Hult. 1Б, 2B, 3B
— ssp. *jakutica* Ju. Kozhev. (ssp. *gymnostachya* (Trautv.) Jurtz. et Petrovsky) 3Г
— ssp. *pacifica* Hult. 3A
P. tristis L. 2Г, 3B
P. verticillata L. 1Б, 2Б, 3B
P. villosa Ledeb. 2A, 3Б
Euphrasia frigida Pugsl. 1B, 2Г
E. hyperborea Joerg. 2Г, 3B
E. putoranica Vodop. 2Г
E. subpolaris Juz. 2Г
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. 2Г, 3B
Pinguicula algida Malysch. 2Г
P. alpina L. 1B, 2Б
P. spathulata Ledeb. (*P. variegata* Turcz.) 3Б
P. villosa L. 1A, 2Г, 3B
P. vulgaris L. 1Г, 2Г
Utricularia intermedia Hayne 3B
U. minor L. 2Г
U. vulgaris L. 1Г, 2Г, 3B
Plantago asiatica L. 3A
P. lanceolata L. 1B
P. major L. 1B
P. maritima L. 1A
P. media L. 1B
Galium aparine L. 1B
G. boreale L. (вкл. *G. physocarpum* Ledeb.) 1B, 2B, 3B
G. densiflorum Ledeb. 1B, 2B, 3B
G. mollugo L. 1B
G. palustre L. 1B, 2Г
G. brandegei A. Gray (*G. ruprechtii* Pobed.) 1B, 2Г
G. trifidum L. 1B, 3B
G. verum L. (вкл. *G. ruthenicum* Willd.) 1Г, 2A, 3B
G. uliginosum L. 1B, 2Г
Linnaea borealis L. 1B, 2Г, 3B
Viburnum edule (Michx.) Raf. 3A
Lonicera caerulea ssp. *altaica* (Pall.) Gladkova 1B, 2B
— ssp. *pallasii* (Ledeb.) Browicz 1B, 2Г
— ssp. *kamtschatica* (Sevast.) Gladkova (*L. edulis* Turcz. ex Freyn) 3Г
Sambucus racemosa L. 2Г

- Valeriana capitata* Pall. 1Б, 2Б, 3Б
V. officinalis L. (*V. wolgensis* Kazak., *V. transjensis* Krey.) 1Г, 2Г
Knautia arvensis (L.) Coult. 1Г
Campanula glomerata L. 1Г, 2Г
C. lasiocarpa Cham. 3Б
C. rotundifolia ssp. *langsдорffiana* (Fisch.) Vodop. (*C. giesekiana* Vest ex Roem. et Schult.) 1Б, 2Б
C. turczaninovii Fed. 2Г
C. uniflora L. (*C. tschuktschorum* Jurtz. et Fed.) 3Б
Solidago multiradiata Ait. (*S. compacta* Turcz.) 3А
S. virgaurea L. (вкл. *S. lapponica* With., *S. dahurica* Kitag.) 2Б
Aster alpinus L. 2Б, 3Б
A. sibiricus L. (*A. subintegerrimus* (Trautv.) Ostenf. et Resvoll) 1Б, 2Б, 3Б
Erigeron acris (*acer*) L. (ssp. *politus* (Fries) Lindb. f., *E. elongatus* Ledeb., *E. kamtschaticus* DC.) 1Б, 2Г, 3Б
E. borealis (Vierh.) Simm. 1Б
E. compositus Pursh 3Б
E. eriocalyx (Ledeb.) Vierh. 1Б, 2Б
E. eriocephalus J. Vahl. 1А, 2Б, 3Б
E. humilis Grah. 3Б
E. hyperboreus Greene (*E. alaskanus* Cronq.) 3А
E. muirii A. Gray (*E. komarovii* Botsch., *E. koraginensis* (Kom.) Botsch.) 1А, 3Б
E. silenifolius (Turcz.) Botsch. 2Б
Antennaria compacta Malte 3А
A. dioica Gaertn. 1Б, 2Г, 3Б
A. dioiciformis Kom. 3Б
— ssp. *paucicapitata* Ju. Kozhev. 3Б
A. friesiana (Trautv.) Ekman (вкл. *A. alaskana* Malte) 2Г, 3Б
A. monocephala ssp. *angustata* (Greene) Hult. 3А
A. villifera Boriss. 1Б, 2Б, 3Б
Gnaphalium norvegicum Gunn. 1Б
G. sylvaticum L. 1Г
G. uliginosum L. 1Б, 3Б
G. supinum L. 1Б
Leontopodium ochroleucum Beauv. (*E. kurilense* Takeda) 3Г
Tripleurospermum hookeri Sch. Bip. (*Marticaria grandiflora* (Hook.) Britt., *M. perforata* Merat., *Tripleurospermum phaeocephalum* (Rupr.) Pobed.) 1Б, 2Б, 3Б
Matricaria recutita L. 1Б
Ptarmica camtschatica Rupr. 3Б
P. impatiens (L.) DC. 2Б
P. salicifolia (Bess.) Serg. (*P. cartilaginea* Ledeb. ex Reich.) 1Б, 2Г
P. vulgaris Blakw. ex DC. 1Б
Achillea millefolium L. (*A. apiculata* Orlova, *A. nigrescens* (E. Mey.) Rydb.) 1Б
Dendranthema integrifolium (Richards.) Tzvel. (*Hulteniella integrifolia* (Richards.) Tzvel.) 3А
D. hultenii (A. et D. Love) Tzvel. (*Arctanthemum arcticum* (L.) Tzvel.) 1А, 3Б
D. mongolicum (Ling.) Tzvel. (*D. zavadskii* auct.) 2Б
Tanacetum bipinnatum L. 1Б, 2Б, 3Б
T. vulgare L. 1Б, 2Б
— ssp. *boreale* (Fisch. ex DC.) A. et D. Love 2Б, 3Г
Artemisia arctica Less. (вкл. *A. norvegica* Fries, *A. subarctica* Krasch.) 1Б, 3Б
A. arctisibirica Korobkov (*A. tanacetifolia* auct., *A. laciniata* auct.) 2А, 3А
A. borealis Pall. 1А, 2Б, 3Б
A. dracunculus L. 2Г
A. frigida Willd. 3Б
A. furcata Bieb. 2Б, 3Б
A. globularia Cham. ex Bess. (вкл. *A. flava* Jurtz.) 3Б
A. glomerata Ledeb. 3Б
A. gmelinii ssp. *scheludjakovae* Korobkov 3Г
A. krushiana Bess. 3Б
A. laciniatifolmis Kom. 2Г, 3Б
A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke 2Г, 3Г
A. mongolica (Bess.) Fisch. ex Nakai 2Г
A. samoiedorum Pamp. 2Б
A. senjavinensis Bess. 3А
A. sericea Web. ex Stechm. 2Б
A. tilesii Ledeb. 1Б, 2Б, 3Б
A. vulgaris L. 1Б, 2Г

- Petasites frigidus* (L.) Fries (*Nardosmia frigida* (L.) Hook.) 1B, 2B, 3B
P. glacialis (Ledeb.) Polun. (*Nardosmia glacialis* Ledeb.) 2Г, 3B
P. radiatus (J. Gmel.) Toman (*Nardosmia laevigata* (Willd.) Reichb.) 1B, 2Г
P. sibiricus (J. Gmel.) Dingw. (*Nardosmia gmelinii* Turcz. ex DC.) 1B, 2B, 3B
P. spurius (Retz.) Reichb. 1Г
Arnica frigida C. A. Mey. 3B
A. iljinii (Maguire) Iljin 1B, 2B, 3B
Cacalia hastata L. 1B, 3B
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. 1B, 2B, 3B
S. congestus (R. Br.) DC. (*S. arcticus* Rupr.) 1B, 2B, 3B
S. frigidus (Richards.) Hook. 3B
S. erucifolius L. 1Г, 2Г
S. integrifolius (L.) Clairv. (*S. campester* (Retz.) DC.) 1B, 2B, 3B
S. jacuticus Schischk. 3B
S. kjellmannii Pors. (*S. tichomorovii* Schischk.) 3B
S. nemorensis L. 1B, 2B
S. pseudoarnica Less. 2B
S. resedifolius Less. (БКЛ. *S. hyperborealis* Greenm.) 1A, 2B, 3B
S. subfrigidus Kom. 3B
S. tundricola Tolm. 1A, 2B
— ssp. *lindstroemii* (Ostenf.) Korobkov 3B
Ligularia sibirica (L.) Cass. (*L. arctica* Pojark.) 1B
Saussurea alpina (L.) DC. 1B
S. angustifolia (Willd.) DC. 3A
S. nuda Ledeb. 3B
S. oxydonta Hult. 3B
S. parviflora (Poir.) DC. 2B
S. schanginiana (Wydł.) Fisch. ex Herd. 3B
S. stubendorffii Herd. 2Г
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb. (*S. viscida* Hult., *S. tschuktschorum* Lipsch.) 1A, 2B, 3B
— ssp. *putoranica* Ju. Kozhevn. 2B
Cirsium heterophyllum (L.) Hill. 1B
C. helenioides (L.) Hill. 1B
C. setosum (Willd.) Bess. 1Г
Carduus crispus L. 1B
Scorzonera radiata Fisch. 3Г
Leontodon autumnalis L. 1B
Lactuca sibirica (L.) Benth. ex Maxim. 1B, 2B, 3B
L. tatarica (L.) C. A. Mey. 1B
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz. 1A
C. lyrata (L.) Froehl 2Г
C. multicaulis Ledeb. 1B, 2Г
C. nana Richards. 2B, 3B
C. nigrescens Pohle 1A
C. paludosa (L.) Moench 1B
C. sibirica L. 1B
C. tectorum L. 1B
Taraxacum alaskanum Rydb. 3B
T. albescens Dahlst. 3B
T. arcticum (Trautv.) Dahlst. 1A, 2B, 3B
T. brevicorne Dahlst. 1B
T. byrrangicum Ju. Kozhevn. 2A
T. ceratophorum (Ledeb.) DC. 1B, 2B, 3B
T. croceum Dahlst. 1B
T. glabrum (Turcz.) DC. 1Г, 2B
T. hyparcticum Dahlst. 3A
T. kamtschaticum Dahlst. 3B
T. lapponicum Kihlm. ex Hand.-Mazz. 1B, 2Г
T. lateritium Dahlst. 1A, 2B, 3B
T. longicorne Dahlst. 2Г, 3B
T. macilentum Dahlst. 1A, 2B, 3B
T. officinale Wigg. 1B
T. phymatocarpum J. Vahl 2A, 3A
T. sibiricum (Trautv.) Dahlst. 2B, 3B
T. tundricola Hand.-Mazz. 1A
T. soczavae Tzvel. 3B
Hieracium alpinum L. 1B
H. ganeschii Zahn. 2Г
H. laevigatum Willd. 1B
H. lachenallii C. C. Gmel. 1B
H. murorum L. 1B
H. prenanthoides Vill. 1B
H. robustum Fres 2Г
H. umbellatum L. 1Г

ХРОНОЛОГИЯ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ СОБЫТИЙ НА ЗЕМЛЕ
В ЛЕДНИКОВОМ КАЙНОЗОЕ

Время (тыс. лет назад)	Автор(ы)	Регион	Событие, период, данные согласно авторам
1	2	3	4
0.17 (0.13)	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	потепление 19—20 веков
0—2.2	Богдаль, 1981	Белоруссия	снижение температуры, увеличение влажности сокращение широколиственных пород, увеличение роли ольхи
0—2.5	Mangerud, 1982	сев. страны Европы	субатлантическая фаза голоцена
0—2.5	Neustadt, 1982	СССР	субатлантический период
0—2.5	Арсланов и др., 1981	сев.-вост. Русской равнины	сокращение лесной зоны (субатлантическое время)
0—3	Ли и др., 1982	плато Сницзян	неоледниковая эпоха; произошли 3 стадии наступания ледника, сформировалась степная и полупустынная растительность, торфяники и болота сократились, озера уменьшились
0—5	Lamb, 1980	Лабрадор	пыльцевая зона ели
0—5.3	Зубаков, 1986	Земля	кататермал
0—8.5	Yasuda, 1983	Япония	преобладание теплого влажного климата
0.1—0.35	Дэвис, 1982	Передовой хр. (Колорадо)	высокая активность ледников
0.1—0.4	Flohn, 1983		малая ледниковая эпоха
0.17—~0.8	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	«малая ледниковая эпоха в Европе», фернау в Альпах
0.1—0.6	Lindner et al., 1984	Шпицберген	ледниковая подвижка
0.1—0.6	Пуннинг и др., 1982	Шпицберген	образование морен с ледяным ядром, возможное макс. расширение ледников за весь голоцен
0.1—0.3	Иосино, 1983	Китай	похолодание
0.25—1.4	Payette, Boudreau, 1984	п-ов Гаспе	развитие солифлюкции
0.5—0.6	Иосино, 1983	Китай	холодные зимы, но лето теплос
0.5—1.1	Шпитников и др., 1980	оз. Чатыркель (Тянь-Шань)	усиливается аридность и похолодание, граница леса в горах понижается
после 0.6	Lindner et al., 1983	Шпицберген	ледниковое наступание
0.6—2	Пуннинг и др., 1982	Шпицберген	сокращение ледников
0.7	Rognon, 1983	юго-зап. США	сильные засухи
0.8—0.9	Иосино, 1983	Европа	потепление
~0.8—1.2	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	потепление «викингов» и римское, трансгрессии Черного и Каспийского моря
ок. 0.9	Lindqvist, 1980	Скандинавия	начало таяния локальных ледников «малой ледниковой эпохи»
0.9—0.95	Дэвис, 1982	Передовой хр.	высокая активность ледников

1	2	3	4
ок. 1	Величко и др., 1994	Хайпудырская губа	г° выше современных на 1—1,5°, травянистые тундры сменяются кустарниковыми
1	Иосино, 1983	Китай	погоды, сходные с современными
1.1—1.2	Chen, Fang, 1983	Южно-Китайское море	опускание палеобереговой зоны
1.1—1.2	Иосино, 1983	Китай	потепление
1.1—1.15	Дэвис, 1982	Передовой хр. (Коло- радо)	высокая активность ледников
1.15—2.1	Дэвис, 1982	Передовой хр. (Коло- радо)	низкая активность ледников
1.2—1.4	Иосино, 1983	Китай	похолодание
1.25±0.05 — 2.27±0.08	Лаухин и др., 1980	Ангара	СПС почти полностью из пыльцы кустарниковой березы и полыни с включением ольховника и древесной березы
1.35—1.55	Иосино, 1983	Китай	потепление
1.35—1.45	Иосино, 1983	Европа	«построманское потепление»
1.43	Savoie, Gandloff, 1980	о. Киллинек (СЗТ, Ка- нада)	смягчение климата
1—1.5	Andrew et al., 1979	Баффина Земля	потепление
1.17±0.03	Шило и др., 1983	р. Киргилых	погребенная склоновыми осадка- ми почва в разрезе 1 надпоймен- ной террасы на глуб. 4.5 м
1.5—1.6	Дэвис, 1982	Передовой хр. (Коло- радо)	высокая активность ледников
1,6	Иосино, 1983	Китай	похолодание
1.8	Pias, 1977	Афганистан	похолодание
2—7.8	Janke, Kliewe, 1982	Балтика	литориновая трансгрессия, наибо- лее интенсивная в раннеатланти- ческое время
2—3.5	Lindner et al., 1983	Шпицберген	наступление ледников
2.2	Li, Xu, 1983	сев. Пакистан	расширение ледников
2.2—4.3	Payette, Boudreau, 1984	п-ов Гаспе	развитие торфяников в субальпий- ском поясе
2.2—5.0	Богдель, 1981	Белоруссия	ксерофитизация; широколиствен- но-хвойные леса
2.3-3,1	Clague, 1981	Британская Колумбия	небольшие подвижки ледников в горах
ок. 2.4	Nagasawa, 1982	Япония	после небольшого понижения уровня вновь началась трансгрес- сия моря и сформировалась песча- ная поверхность низкого бара; ре- грессия, последовавшая за этим, понижила уровень моря на 2 м ни- же современного
2.4—2.8	Дэвис, 1982	Передовой хр. (Коло- радо)	высокая ледниковая активность
ок. 2.43	Savoie, Gandloff, 1980	о. Киллинек (СЗТ, Ка- нада)	наступление вечной мерзлоты; по- явление минеротрофного торфа
ок. 2.5	Lamb, 1980	Лабрадор	начало ухудшения климата
2.5—2.7	Ложкин, 1976	Зап. Чукотка	растительность близка современ- ной
2.5	Li, Xu, 1983	сев. Пакистан	расширение ледников
2.5—3	Rognon, 1983	Зап. Европа	чрезвычайное увлажнение клима- та

1	2	3	4
2.5—3	Lindner et al., 1984	Шпицберген	ледниковая подвижка
2.6	Виппер и др., 1981	Монголия	усиление ветров и похолодания при росте континентальности
2.5—3.6	Richard et al., 1982	Квебек	похолодание; экспансия белой березы
2.5—5	Mangerud, 1982	сев. страны Европы	суббореальная фаза голоцена
2.5—5	Neustadt, 1982	СССР	суббореальный период
2.5—5	Арсланов и др., 1981	сев.-вост. Русской равнины	в оптимуме широкое распространение темнохвойных лесов и максим. продвижение к северу дуба, вяза, лещины (суббореальное время)
2.5—5	Пуннинг и др., 1982	Шпицберген	наступление ледников
ок. 2.8	Pias, 1977	Афганистан	похолодание
2.9—3.1	Дэвис, 1982	Передовой хр. (Колорадо)	низкая активность ледников
3—7.5	Ли и др., 1982	плато Сицзия	растительность и торфяники в оптимальных условиях; в южной части появились леса; ледники отступили до современного положения; теплый и влажный климат
3.1—3.35	Дэвис, 1982	Передовой хр. (Колорадо)	высокая ледниковая активность
3.2—5.4	Macpherson, 1982	Ньюфаундленд (п-ов Авалон)	редколесья превратились в леса
ок. 3.2	Дукс, 1979	Баффинова Земля	теплый интервал
3.26 ± 0.05	Шило и др., 1979	р. Киргилях	погребенная почва в разрезе II надпойменной террасы на глуб. 1.4—1.7 м
3.32 ± 0.17 —3.6 ± 0.2	Шофман, 1980	Приполярная Якутия	распространение еловой тайги, что не согласуется с выводом о позднеголоценовом похолодании в соседних районах Сибири
3.4—5.1	Veget, 1984	Каскадные горы (Глейшер-Пик)	наступление ледников
3.4—5.8	Шнитников и др., 1980	оз. Чатыркель (Тянь-Шань)	повышается увлажненность, увеличивается роль мезофитного разнотравья
3.4—6.6	Дэвис, 1982	Передовой хр. (Колорадо)	низкая активность ледников
3.47 ± 0.17 4.77 ± 0.28	Гитерман, 1985	Индирикка	куски стволов ольхи и древовидной березы из разреза высокой поймы р. Б. Эрчи
3.7	Savoie, Gandloff, 1980	о. Килленек (СЗТ, Канада)	уменьшение количества пыльцы, говорящее о суровых условиях
3.87 ± 100	Боярская, Каплина	Сев. Якутия	торф на глуб. 0.9 м
3.955 ± 80	Гитерман, 1985	Колыма	торфяник, завершающий разрез аласа; сокращение пыльцы древесных, увеличение кустарничков и трав (злаков, осок)
ок. 4	Markgraf, Scott, 1981	центр. Колорадо, 2800 м над ур. м.	исчезновение лесов, развитие полынно-разнотравных степей; некоторую роль играла <i>Pinus edulis</i> ; теплый, сухой климат
4—4.5	Rognon, 1983		сильные засухи в тропической и Сев. Африке, Южн. Америке, южн. Азии, Сибири, Альпах, Сьерра-Неваде и на Аляске

1	2	3	4
ок. 4	Lamb, 1980	Лабрадор	максимальное потепление
4	Smol, 1983	о. Элсмир	ухудшение климатических условий
4	Виппер и др., 1981	Монголия	усиление континентальности климата после прохладного и самого влажного в голоцене времени — климатического оптимума
4—5	Clague, 1981	Британская Колумбия	небольшие подвижки ледников в горах
4—6	Andrew et al., 1980	Баффинова Земля	климат теплее и влажнее современного
4—6	Каплин, 1985	Бразилия	ингрессия океана на побережье
4.26	Li, Xu, 1983	сев. Пакистан	расширение ледников
ок. 4.4	Nagasawa, 1982	Япония	наивысший уровень моря в голоцене
4.4—4.7	Richard et al., 1982	Квебек	похолодание, отразившееся в разреженности лесов
ок. 4.5	Дуке, 1979	Баффинова Земля	разрастание ледниковой шапки Пенни
4.5	Ложкин, 1976	Зап. Чукотка	конец климатического оптимума
4.5—8.0	Хотинский и др., 1979	Зап. Сибирь	смещение границ лесов к северу (в лесотундру) и к югу; широкое развитие еловых и березовых лесов, на юго-западе ильмовых лесов, липа, дуб
4.5—5	Селиванов, Степанов, 1981	Приморье, Японское море	похолодание и увлажнение климата; регрессия моря на 1—2 м или даже на 5 м
4.5—5.5	Vortisch, 1979	юго-вост. Швеция	уровень Литоринового моря на 5 м выше современного
4.5—6	Долуханов, 1980	сев.-зап. Русская равнина	максимальное распространение широколиственных лесов
4.73 ± 0.12	Карташова, 1976	низовья Яны и Омолона	деградация лесной растительности
4.75—5.76	Richard et al., 1982	Квебек	похолодание; экспансия белой березы
5	Andrews, 1982	вост. Канадского архипелага	значительная подвижка льдов
ок. 5	Clague et al., 1982	Британская Колумбия	уровень моря примерно на 2 м ниже современного
ок. 5	Mildenhall, 1980	Новая Зеландия	постепенное ухудшение климата; леса с <i>Dacrydium</i> сменяются лесами с господством <i>Podocarpus</i> , <i>Metrosideros</i> и др.
5	Löffler, 1982	Новая Гвинея	новое возникновение ледников
5	Каплин, 1985	сев.-вост. Китай	береговая линия достигла современного уровня при наступании моря
5.0—5.3	Зубаков, 1986	Анды южного Чили	ледниковая подвижка рафаель, максимальный подъем уровня океана
5.3—6.2	Зубаков, 1986	Земля	позднеатлантический оптимум (лето теплее на 0,8°, зима на 1,2°, год — на 1°)
5.3—9.0	Зубаков, 1986	Земля	мегагермал
5—8	Арсланов и др., 1981	сев.-вост. Русской равнины	еловые леса; на юге вяз, лещина (атлантическое время)

1	2	3	4
5—9	Lamb, 1980	Лабрадор	пыльцевая зона ольхи-пихты-березы; в конце резко возрастает содержание пыльцы
5—8	Neustadt, 1982	СССР	атлантический период
5—8	Mangerud, 1982	сев. страны Европы	атлантическая фаза голоцена
5—9	Fuji, 1981	Япония	климатический оптимум
5—5.8	Savoie, Gandloff, 1980	о. Киллинек (СЗТ, Канада)	непрерывное торфонакопление
5—8	Богдель, 1981	Белоруссия	расселение граба, клена, ясеня; заболачивание в связи с увеличением влажности; на сев. моренах елово-широколиственные леса (с дубом)
5.36±0.05 —6.83±0.2	Шило и др., 1983	р. Киргилыч	обломки древесины (кустарники, береза, лиственница) в песчано-галечных отложениях I надпойменной террасы
5.4±0.11	Гитерман, 1985	Колыма	в разрезе Дуванного яра фиксируется смена безлесного типа растительности лесным
5.6±6.7	Пуннинг, 1982	Балтика	трансгрессивно-регрессивный цикл, сопоставимый со 2-ой литориновой трансгрессией
5.7—8.6	Дуке, 1979	Баффинова Земля	раннеголоценовый теплый интервал
5—5.5	Пуннинг и др., 1982	Шпицберген	оптимум потепления, деградация ледников
5.6	Richard et al., 1982	Квебек	стаял лед на возвышенностях к северу от водораздела; со времени 5500 лет назад район покрыт тайгой из черной ели
ок. 6	Vilks, Mudie, 1983	оз. Мелвилл (Лабрадор)	тундра сменилась хвойными лесами
6	Kau, 1979	сев.-зап. Канада	господство бореальных лесов
6	Bick, 1978	Ангматсалик (Гренландия)	накопление торфа в связи с оптимумом; более океанический климат
ок. 6	Warner et al., 1984	Великие озера	климат теплее и гумиднее современного
6	Lamb, 1980	Лабрадор	начало смены лесотундры лесами
6—11	Каплин, 1985	Бразилия	эвстатический подъем уровня моря с временными стабилизациями на глуб. 100 и 60 м
6±0.3 7.1±0.1	Гитерман, 1985	М. Анюй	торфяник в разрезе Стапчиковского яра; пыльца древесных пород и кустарников до 80%
6.12 6.81—4.42 5.5 5.18	Никольская и др.	Таймыр	на территории современных кустарниковых тундр пыльца ели, сосны, березы, лиственницы, кедрового стланика
6.2	Richard et al., 1982	Квебек	прекращения движения ледника от конечного ледораздела
6.5—10.4	Шнитников и др., 1980	оз. Чатыркель (Тянь-Шань)	климат теплый и сухой; граница леса в горах повысилась; увеличивается роль эфедры, много маревых, полыни, ксерофитного разнотравья
6.7—7.9	Пуннинг, 1982	Балтика	трансгрессивно-регрессивный цикл, сопоставимый с 1-ой литориновой трансгрессией

1	2	3	4
ок. 6.8	Hillaire-Marsel, Ochietti, 1980	вост. Канада	в Новом Квебеке, где находится центр изостатического поднятия, окончательно растаял лед
ок. 6.8	Persson, 1978	Готланд	литориновая трансгрессия достигла 14 м со скоростью 0.5—1 м за 100 лет
6.8-7	Vortisch, 1979	юго-вост. Швеция	ранняя фаза трансгрессии Литоринового моря
7	Loffler, 1982	Новая Гвинея	исчезновение ледников
7—8	Kay, 1979	сев.-зап. Канада	освобождение ото льдов
7—8	Rognon, 1983	Сахель	засуха
7—11	Brookes, 1979	Баффинова Земля	оледенение
7.175±100	Боярская, Каплина, 1979	Сев. Якутия	торф с остатками древесины на глуб. 7.8—8.1 м в обнажении Сыпной Яр
ок. 7.2	Бьорк, 1982	Канада	окончательный спуск оз. Агассица
7.3—9.0	Lundqvist, 1980	Скандинавия	таяние льда в горных районах
7.4±0.125—8.4±0.1	Шило и др., 1983	р. Киргилых	обломки древесины в щебнистых суглинках с прослоями органики в разрезе II надпойменной террасы на глуб. 1.2 м
7.5—8	Vilks, Mudie, 1983	оз. Мелвилл (Лабрадор)	тундра на берегах озера
7.5—10	Ли и др., 1982	плато Сицзян	сокращение ледников, развитие торфяников и болот, осадконакопление в солевых озерах
ок. 7.76±370	Nielsen et al., 1982	Онтарио	при дегляциации спущено оз. Агассиц
7.8	Афанасьев, Смирнова, 1981	сев.-зап. Приохотия	оптимум голоцена; увеличилась площадь редколесий, зарослей ольхи и кедрового стланика
7.8	Пуннинг и др., 1982	Шпицберген	наступление ледников
7.8—8.8	Лафлин, 1976	Берингия	заселение человеком юго-западного выступа Берингийской суши
7.9—11.5	Vincent, Hardy, 1979	Сев. Америка	приледниковые озера в бас. зал. Джеймса
7.9—9.0	Пуннинг, 1982	Балтика	трансгрессивно-регрессивный цикл, сопоставимый с анциловой трансгрессией
7.9—9.0	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	бореал
ок. 8	Nagasawa, 1982	Япония	моря вторглось на сушу на 2 км
ок. 8	Mildenhall, 1980	Новая Зеландия	леса с доминированием <i>Dacrydium cupressinum</i> , <i>Podocarpus</i> и широколиственных пород
ок. 8	Aigner, 1977	Алеуты	уровень моря близок к современному
ок. 8	Hillaire-Marcel, Ochietti, 1980	вост. Канада	восстановление связей Гудзонова залива с океаном и дегляциация залива
ок. 8	Prichonnet, 1982	зап. предгорья Аппалачей	накопление торфяников в понижениях
ок. 8	Andrews, 1977	Зап. Канада	наступление ледника
ок. 8	Пикольская и др., 1980	Таймыр	значительное улучшение природных условий; таежные элементы проникали на левобережье рек Хета-Хатанга

1	2	3	4
8	Иосино, 1983	Япония	достигнуто современное состояние климата
8	Shilts, 1982; Andrews et al., 1983	Гудзонов залив	трансгрессия моря
8	Ложкин, 1976	Зап. Чукотка	редкостойные лиственничные леса
8—10	Nelson, 1982	Баффинова Земля	образование 15—метровой морской террасы
8—10	Neustadt, 1982	СССР	бореальный период
8—10	Виннер и др., 1981	Монголия	некоторое похолодание, увлажнение, усиление роли березы
8—9	Mangerud, 1982	сев. страны Европы	бореальная фаза голоцена
8—10	Andrews, 1982	вост. Канадского архипелага	значительные подвижки ледников
8—9.5	Хотинский и др., 1979	Зап. Сибирь	расширение зоны лесов; широкое распространение темнохвойных лесов указывает на значительное потепление и увеличение влажности; с этого времени начинается непрерывное накопление органогенных, озерно-болотный отложений
8—10	Долуханов, 1980	сев.-зап. Русской равнины	светлохвойные и березовые леса
8—9.5	Богдель, 1981	Белоруссия	продолжение потепления и ксерофилизация растительности, начало дифференциации лесной растительности в зависимости от климата и почв с севера к югу; широкое распространение лещины
8—10	Anderson, 1980	о. Принца Эдуарда (Канада)	тундра сменилась лесотундрой с елью и кустарниковой березой
8.06±0.06 8.84±0.07 9.19±0.06	Арсланов и др., 1980	север Печорской низменности	древесина из прослоев торфа в озерных отложениях
ок. 8.3—8.4	Beget, 1984	Каскадные горы (Глейшер-Пик)	значительное наступание ледников
8.3±0.07	Howes, 1981	о. Ванкувер	начало гипситермала
8.3—9.5	Шило и др., 1983	Северо-Восток	второе потепление, лесная растительность продвигается на север вплоть до Новосибирских о-вов, еще входящих в сушу
8.35±0.09	Hald, Vorren, 1983	Норвегия	раннеголоценовая регрессия моря
8.4	Maspherson, 1982	Ньюфаундленд (п-ов Авалон)	господство редколесий
8.4±0.1	Шило и др., 1983	р. Киргилых	по-видимому, похолодание, отличающее новосанчуговскому похолоданию Сибири
8.49±0.3	Векслер, Преде, 1986	Восточно-Сибирское море	торф из разреза рыхлого покрова шельфа пролива Лонга
ок. 8.5	Godwin, 1956	Англия	Великобритания и Ирландия стали островами
ок. 8.5	Andersen, 1980	Норвегия	конец дегляциации в центр. части Норвегии
8.5	Величко и др., 1994	сев.-вост. Европа	максимум потепления в бореальное время, граница лесов продвинулась на север на 100—200 км

1	2	3	4
8.9	Kolb, 1982	Балтийское море	поднятие средней Швеции, уровень моря на 32 м ниже современного
8—9.2	Арсланов и др., 1981	сев.-вост. Русской равнины	широкое распространение лесов, в конце похолодание
8.5—12	Yasuda, 1983	Япония	переход к теплым, влажным условиям
до 9	Котенев и др., 1979	Норвежско-Гренландский бассейн	межледниковье
ок. 9	Gjessing, Spjeldnaes, 1979	юго-вост. Норвегия	окончание оледенения
ок. 9	Savoie, Gandloff, 1980	о. Киллинек (СЗТ, Канада)	закончилось оледенение
ок. 9	Fries, 1980	центр. Швеция	много пыльцы древесной березы, есть облепиха
ок. 9	Ager, 1975	Внутр. Аляска	кустарниковая тундра сменяется елово-березовыми лесами
9—10.5	Lamb, 1980	Лабрадор	пыльцевая зона березы-ивы-осок; низкое содержание пыльцы
ок. 9	Usnarska-Talerzak, 1978	Польша	исчез северный олень
9	Borgen, 1979	Швеция	в Эстердунде кусок черепа мускусного быка
9—9.25	Morner, 1980	Швеция	арктические условия быстро меняются на близкие к современным
9—10	Mangerud, 1982	сев. страны Европы	добореальная фаза голоцена
9—9.7	Пушинг, 1982	Балтика	трансгрессивно-регрессивный цикл, сопоставимый с йольдиевой трансгрессией
9—16	Зубаков, 1986	Земля	анатермал
9—10.3	Зубаков, 1986	Земля	пребореал
9.01 ± 0.1	Арсланов и др., 1986	Ямал	торф с остатками древесины с выс. 3.95 м над ур. м.
9.1—9.2	Дукс, 1983	о. Сомерсет	завершилось отступление льдов, начавшееся 9.2—9.3 тыс. лет назад
9.3—10.3	Арсланов и др., 1981	сев.-вост. Русской равнины	широкое распространение лесов; в конце похолодание (пребореальное время)
ок. 9.3	Persson, 1978	Готланд	анциловая трансгрессия достигла выс. 22—22.5 м со скоростью 1 м за 100 лет
9.3—9.4	Ekman et al., 1981	Карелия	окончательное освобождение территории ото льда
9.3—9.7	Macpherson, 1982	Ньюфаундленд (п-ов Авалон)	период существования тундровой растительности между временем стаявания льдов и господством редколесий
9.3	Поег, 1982	южн. Норвегия	много пыльцы деревьев (35—80%), в т. ч. <i>Ulmus</i> , <i>Quercus</i> , <i>Populus</i> , <i>Corylus</i> , <i>Pinus</i> , <i>Betula</i>
9.3	Котенев, 1980	Норвежское и Гренландское моря	межледниковье
9.3 ± 100	Andersen, 1980	Норвегия	подвзжка ледника
9.4—9.6	Зубаков, 1986	Зап. Сибирь	термохрон ядро-яха
~ 9.5	Величко и др., 1994	Таймыр	похолодание (1° ниже современных на 1—1.5°, осадков меньше на 50 мм)

1	2	3	4
9.5	Fries, 1965	южн. Швеция	южная граница льдов между 60° и 61° с. ш., южнее суша залита морем, хотя южная оконечность Швеции соединена с Ютландией
9.5—10.2	Богдель, 1981	Белоруссия	прохладный континентальный климат; развитие сосновых и березовых лесов, на моренах — ель, во II ярусе вяз, дуб, липа, ольха; снижение роли полыней и маревых
ок. 9.5	Ashmore, Leatherman, 1984	Бермуды	опускание уровня моря и развитие на месте зал. Порт-Ройял маршей
ок. 9.5	Futyma, 1981	Мичиган	стоял лед в бас. оз. Верхнее
9.5—10.3	Хотинский и др., 1979	Зап. Сибирь	начало расширения зоны лесов
9.5—9.8	Mott, Farley-Gill, 1981	парк Гатино (Квебек)	интенсивное развитие смешанных хвойно-лиственных лесов
9.5	Howes, 1981	о. Ванкувер	завершение дегляциации
9.6±100	Andersen, 1980	Норвегия	подвижка ледника
9.6±80	Gjessing, Spjeldnaes, 1979	юго-вост. Норвегия	повторное наступание ледника в Осло-фьорде
9.6—11	Зубаков, 1972	Путорана	Аяклинская фаза похолодания (=позднему дриасу)
9.7—10.82	Savoie, Richard, 1979	Квебек	в районе Св. Агаты, на последней нагорной морене Св. Нарцисса растительность типа современной тундры
9.8—10.3	Бьорк, 1982	Зап. Онтарио	тундра сменилась березовыми редколесьями, а позже — можжевельником и елью, началась иммиграция сосны
9.95±0.1	Арсланов и др., 1980	о. Октябрьской Революции	мохово-разнотравный торф с обломками веток в обнажении близ ледника Вавилова
9.9±100	Andersen, 1980	Норвегия	подвижка ледника
ок. 10	Markgraf, Scott, 1981	центр. Колорадо, 2800 м над ур. м.	субальпийские сосново-сложные леса с пихтой, подобные развитым сейчас на выс. 3—3.3 м над ур. м.; климат более теплый и влажный
ок. 10	Bettiau-Queney, 1981	Уэльс	полное исчезновение ледников
ок. 10	Andersen, 1980	о. Принца Эдуарда (Канада)	тундра с участием кустарников (березки, ивы), полыней, злаков, осок
ок. 10	Figner, 1977	Алеуты	уровень моря ниже современного на 50 м
ок. 10	Nielsen et al., 1982	Онтарио	поднятие уровня оз. Агассиз
ок. 10	Nair, Hashimi, 1980	Индия	на шельфе накопление карбонатных осадков; климат теплый и сухой
ок. 10	Новейшие отложения..., 1980	Чукотка	амгузская трансгрессия
ок. 10	Kolb, 1982	Балтийское море	в Балтийское ледниковое озеро проникли воды Иольдиева моря, и сформировалась терраса, находящаяся теперь на глуб. 73—90 м
10—10.5	Lowe, Gray, 1980	сев.-зап. Европа	переходное время к фландрскому межледниковью
ок. 10	Oeschger et al., 1983	Сев. Атлантика	второе потепление
10—35	Shackleton, 1982	Арктическая Аляска	холодный климат с тундро-степной растительностью

1	2	3	4
10—35	Andrews, 1977	Зап. Канада	покровное оледенение
10—12.5	Prichonnet, 1982	зап. предгорья Аппалачей	море Шамплейн
10—11	Vorren et al., 1981	сев. Норвегия	наступление ледника
10—11	Бьорк, 1982	Зап. Онтарио	дегляциация, за отступавшим льдом следовала тундровая растительность
10—11	Klyss, Lindner, 1981	Шпицберген	наступление ледников
10—12	Neustadt, 1982	СССР	древний голоцен (ранний дриас — аллеред — поздний дриас), субарктический климат
10—12.5	Rognon, 1983	Зап. Европа	значительное увлажнение в экваториальной Атлантике
10—14	Ager, 1975	Внутр. Аляска	потепление и увлажнение климата; тундро-степь сменяется кустарничковой тундрой
10—23	Zarrina et al., 1981	сев.-зап. и центр. Русская равнина	остаивовское оледенение
10—22	Архипов, 1983	Сибирь	барганское оледенение (Искатеньское, Позднесырянское, на Аляске — Нептаун)
10—95	Гурский и др., 1981	Белоруссия	гляциал (=валдайский, висла) и интергляциал с погребенными почвами и торфяниками, в СПС дуб, вяз, липа, граб в оптимуме
10—80	Истербрук, 1982	Сев. Америка	оледенение позешн
10—30	Lindner et al., 1984	Шпицберген	оледенение
ок. 10.2	Walker, Lowe, 1982	о. Малл (Шотландия)	абляция ледников лох-домондского стадиала
10.2—10.8	Rognon, 1983	Зап. Европа	дриасовое похолодание
10.2—10.9	Teunissen, Teunissen van, 1980	Ирландия	похолодание: леса сменялись тундроподобной растительностью
ок. 10.3	Хотинский и др., 1979	Зап. Сибирь	начало послеледниковья; потепление
10.3—11	Хотинский и др., 1979	Зап. Сибирь	позднеледниковье с наиболее континентальным климатом; перигляциальные ландшафты с сочетанием тундровых, лесных и степных сообществ
10.4±0.16	Hulme, Durno, 1980	Шетландские о-ва	пыльцевой ансамбль с <i>Empetrum</i> , <i>Armeria</i> , <i>Artemisia</i> , <i>Hippophaë</i> , <i>Koenigia</i> , <i>Thalictrum</i>
10.38±0.1 10.98±0.15	Каплин, 1985	сев.-вост. Китай	береговая линия на глуб. 30—40 м
ок. 10.5	Ahearn, Bailey, 1980	Мичиган	тундра сменяется елово-пихтовыми лесами
ок. 10.5	Зубаков, 1986	Сев. Атлантика	похолодание оз (дриас 3)
ок. 10.8	Зубаков, 1986	Сев. Атлантика	похолодание ра (дриас 3)
10.5—11	Fries, 1965; Lowe, Gray, 1980	сев.-зап. Европа	холодный интервал; поздний дриас; в Дании господствуют тундры
10.5—11	Mott, Christiansen, 1981	центр. Саскачеван	преобладание кустарниковой и травяной растительности
10.5—11	Pennington, 1980	Англия	сохраняются горные ледники
10.5	Цейтлин, 1982	Сев. Азия	мощные полигонально-трецинные формации, рвущие позднесарганские почвы
10.59	Векслер, Преде, 1986	Карское море	торф из обнажения

1	2	3	4
ок. 10.6	Jorgensen, Sorensen, 1979	юго-вост. Норвегия	фронт последнего ледника отодвинулся; дегляциация перемежалась с остановками и небольшими подвижками
10.7	Walker, Lowe, 1982	о. Малл (Шотландия)	ухудшение климата, возникновение перигляциальных условий
10.8	Цейтлин, 1982	Сев. Азия	солифлюкционные деформации, наложенные на позднесартанскую почву
10.8—12	Цейтлин, 1982	Сев. Азия	позднеледниковое почвообразование
10.86±80	Никольская и др., 1980	Таймыр	позднеледниковые
10.8—12	Цейтлин, 1982	Сев. Азия	позднеледниковое почвообразование
10.86±80	Никольская и др.	Таймыр	позднеледниковые
после 11	Futuma, 1981	Мичиган	начало таяния льда и распространение к северу оз. Алгонкин
ок. 11	Teller, Fenton, 1980	юго-вост. Манитоба	окончательное отступление ледника
11—11.8	Lowe, Gray, 1980	сев.-зап. Европа	аллеред
11—11.7	Fries, 1965	Дания	средняя t° июля 13—14°
аллеред	Арсланов и др.	сев.-вост. Русской равнины	березово-сלוвые и слово-сосновые леса до Баренцева моря
11—11.8	Зубаков, 1986	Сев. Азия, Америка	аллеред (таймырский — берелехский — ту крикс 2)
11.2—11.8	Zarrina et al., 1981	сев.-зап. и центр. Русская равнина	аллеред
ок. 11	Bjorn et al., 1982	южн. Норвегия	заметное похолодание с вторжением арктических вод
ок. 11	Oeschger et al., 1983	Сев. Атлантика	возвращение ледниковых условий
ок. 11	Nielsen et al., 1982	Онтарио	низкий уровень оз. Агассиц
ок. 11	Lindner et al., 1983	Шпицберген	ледниковое наступание
ок. 11.04	Bjorklund et al., 1979	Норвежское море	граница между плейстоценом и голоценом
11—12	Зубаков, 1972	Пугорана	2-ое новомаранское потепление; таймырский мамонт; древесина ивы на 75° с. ш.
11—14	Винпер и др., 1981	Монголия	тайга спускалась в горах ниже современного уровня и по ущельям смыкалась с долинными слово-лиственничными лесами
11—(23—26)	Armstrong, 1981	Британская Колумбия	поздневисконсинское оледенение, охватывавшее низменность Фрейзер
11—16	Шнитников и др., 1980	оз. Чатыркель (Тянь-Шань)	накапливаются флювиогляциальные и моренные отложения, не содержащие органики
11—24	Ананьев, Смирнова, 1981	сев.-зап. Приохотье	сартанское время, регрессия достигала изобаты -60 или -75 м; каровые ледники занимали площадь в 2 раза меньшую, чем зырянские; долинские ледники отстояли от моря на 200 км и более

1	2	3	4
11.5	Mott, Christiansen, 1981	центр. Саскачеван	отступление ледника; в начальных фазах развития растительности среди первых кустарников и травянистых ассоциаций резко доминирует <i>Shepherdia canadensis</i> .
11.69±0.3 14.13±140	Каплин, 1985	сев.-вост. Китай	береговая линия на глуб. 50 м
11.7—12	Fries, 1965	Дания, южная Швеция	холодный интервал «ранний дриас»
11.8—12	Lowc, Gray, 1980	сев.-зап. Европа	ранний дриас
11.87±0.6	Шило и др., 1983	р. Берелех	потепление. Сопоставляемое с таймырским в Сибири; смена открытого гундрового ландшафта лесогундрой ✓
12	Ralska-Jasiewiczowa, 1980	польские Карпаты	доминирует пыльца <i>Pinus sylvestris</i> с примесью <i>P. cembra</i> , есть пыльца облепихи
12—13	Lowc, Gray, 1980	сев.-зап. Европа	позднеледниковый интерстадиал (=бёллинг)
ок. 12	Цейтлин, 1982	Сев. Азия	солифлюкционные деформации, наложенные на нижнюю поздне-сартанскую почву
ок. 12.5	Hald, Vorren, 1983	Норвегия	район Тромсё освобожден от ледникового покрова
12.2—12.7	Цейтлин, 1982	Сев. Азия	позднеледниковое почвообразование
12.2—12.7	Zarrina et al., 1981	сев.-зап. и центр. Русская равнина	потепление бёллинг; тундры сменялись разреженными лесами
12.3—12.8	Зубаков, 1986	Сев. полушарье	бёллинг (ундермеер, новомаранка, ту крикс I)
12—12.5	Vorren et al., 1983	сев. Норвегия	наступление ледника
ок. 12	Винпер и др., 1981	Монголия	смена холодного климата теплым и сухим (граница голоцена); деградация леса; преобладание злаковых степей
12—15	Ligner, 1977	Алеуты	уровень моря ниже современного на 90—130 м
12.5—13.0	Ложкин, 1976	Зап. Чукотка	растительность, близкая к современной
12.96±0.19	Банди, 1976	о. св. Лаврентия	возраст бивня мамонта с острова и, следовательно, существование сухопутной связи острова, по крайней мере, с Аляской
12—19	Арсланов и др., 1980	Сев. Земля	сартанское оледенение
12—13	Арсланов и др., 1980	сев.-вост. Русской равнины	отмирание допастей льда, спуск подпружных озер, кратковременное возобновление речного стока на север
12—12.2	Зубаков, 1972	Путорана	похолодание
12—13	Beckett, 1981	вост. Англия	открытые ландшафты с редкими деревьями березы с <i>Salix</i> , <i>Juniperus</i> , <i>Hippophae rhamnoides</i>
12.1±0.12	Сулержицкий и др., 1986	север Якутии	торф в озерной котловине оз. Нексе на глуб. 1.5 м
~12.2	Зубаков, 1986	Сев. Атлантика	похолодание дриас 2
~12.8	Зубаков, 1986	Сев. Атлантика	похолодание фьерос-нева (дриас 2)
12.5—13	Teunissen, Teunissen-van, 1980	Ирландия (графстве Коннемара)	озерно-болотный ландшафт с тундрами и арктическим климатом

1	2	3	4
12.54±0.13 12.74±0.16	Арсланов и др., 1980	север Печорской низменности	торф и веточки из старичного аллювия
12.0±130 12.23±70 12.85±110 13.7±400	Арсланов и др., 1980	Сибирь	берелехское кладбище; тундростепь на месте захоронения
12.54—14.17 12.54—15.21	Crowl, 1980	сев.-вост. Пенсильвания	озерные и болотные отложения на морене
12.83±90 —13.08±60	Арсланов и др., 1981	Латвия	межморенные отложения с 3 СПС: с осоками и польвню, с сосной, с березой; ландшафты в целом тундровые
12.93±0.16 — 25.2±0.33	Powes, 1981	о. Ванкувер	оледенение Фрейзер с максимальным развитием 20.6±0.3 тыс. лет назад
12.95±120	Арсланов и др., 1981	Латвия	межморенные отложения с высоким содержанием пыльцы трав
12.5—14.3	White, Totten, 1979	Огайо	позднеледниковые, постепенное отступление ледника
ок. 13	Oeschger et al., 1983	Сев. Атлантика	первое потепление; отступление полярного фронта; смена тундры лесом в Европе; отступление ледников в обоих полушариях
ок. 13	Clague, 1981	Британская Колумбия	начало дегляциации
13	Beckett, 1981	вост. Англия	морезатонлю низменные побережья
13	Birks, Williams, 1983	о. Скай	ракомитриевые пустоши и каменные пустыни с <i>Artemisia norvegica</i> и <i>Silene acaulis</i>
13—13.5	Battiau-Queney, 1981	Уэльс	потепление
13—14	Pennington, 1980	сев.-зап. Шотландия	высокоширотная пионерная растительность
ок. 13	Ahearn, Bailey, 1980	Мичиган	освобождение ото льдов; тундра
13—14	Lowe, Gray, 1980	сев.-зап. Европа	переходное время от оледенения к потеплению
13—13.5	Зубаков, 1972	Путорана	кокоревское потепление
13	Кошюн, 1981	Корсика	пыльца дриасовой флоры (но без <i>Dryas</i>) в глинах
13.5—15	Зубаков, 1972	Путорана	путоранская фаза похолодания
13.7±0.4	Ложкин, 1976	р. Берелёх	датировка мамонта
13—21	Berglund, Lagerlund, 1981	Швеция	вислинское оледенение
13—17	Цейтлин, 1982	Сев. Азия	псевдоморфозы по ледяным жилам и трещиноватость
до 13	Alley, Chatwin, 1979	о. Ванкувер	льды сохраняются только на дне крупных долин и в проливах
~13.2	Зубаков, 1986	Сев. Атлантика	похолодание дуга-лист (дриас 1)
13.2±960 —15.2±1250	Шмыгун, 1981	сев. Байкал	лесотундра
13.2—13.4	Арсланов и др., 1981	Латвия	межстадиал с максимумом сосны в оптимуме, с максимумами березы в начале и в конце
13.3—16	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	преддриасовый этап
13.5	Teller, Fenton, 1980	юго-вост. Манитоба	на месте отступившего ледника сформировалось озеро, осадки которого перекрыты моренами двух подвижек ледника 13000 и 12000 лет назад

1	2	3	4
13.6±0.4	Шило и др., 1983	низовья Индигирки	ткани мамонта; одна из последних стадий сартанского оледенения; тундровая растительность
13.8	King, 1981	Иллинойс	в центре штата исчезли позднеледниковые еловые леса с участками тундры, началась быстрая инвазия <i>Fraxinus nigra</i>
ок. 14	Barnosky, 1981	оз. Девис (США)	тундрово-перигляциальный этап развития растительности
14—16	Ager, 1975	Внутр. Аляска	тундростепи с обилием злаков, полыней; континентальный климат
14—25	Flohn, 1983		период последнего оледенения в Европе
14	Lowe, Gray, 1980	сев.-зап. Европа	верхняя граница оледенения поздняя висла
14.2±0.1	Колпаков, Белова, 1980	р. Яна	мелкие древесные корни из криогенно-эоловой толщи
14.3—23	White, Totten, 1979	Огайо	поздневишконсинские наступания и отступания льдов
14.98±0.1 —23.36±0.27	Шило и др., 1983	Яно-Индигирская низменность	сдомная свита; тундровые СПС; суровый сравнительно сухой климат
ок. 15	Loffler, 1982	Новая Гвинея	начало отступления ледников
15	Claque, 1981	Британская Колумбия	максимум оледенения Фрейзер
15	Иосино, 1983	Япония	начало потепления
15—18	Yasuda, 1983	Япония	преобладание холодного сухого климата
15—17	Зубаков, 1972	Путорана	табьихинский межфазнал; сильное таяние льдов
15.5±0.05	Колпаков, Белова	р. Яна	корешки кустарников в обнажении Мус-Хая
ок. 16	Teller et al., 1980	Саскачеван	начало последней дегляциации
16—19	Pias, 1977	Афганистан	наиболее значительное похолодание в конце плейстоцена
ок. 17	Chappel, 1978	Новая Гвинея	уровень моря на отметках -150 - -160 м
17—25	Barnosky, 1981	оз. Девис (США)	тундрово-перигляциальная растительность
17—19	Пейтлиш, 1982	Сев. Азия	мощные морозобойные трещины максимума оледенения
17—18.5	Зубаков, 1972	Путорана	мелколамская фаза похолодания
17.68±0.23	Векслер, Преде	Карское море	торф из обнажения
18	Иосино, 1983	Япония	макс. похолодание в период последнего оледенения, снижение уровня моря на 85 м
18	Каплин, 1985	сев.-вост. Китай	регрессия моря до современных глубин 150—160 м
18	Ritchie, 1982	Юкон	начало отступления ледника в верховьях Юкона; разреженные травяные тундры на склонах, осоковые болота в депрессиях
18.5—21	Зубаков, 1972	Путорана	деградация предгорных ледников; формирование подлудного озера с осадками на современных выс. 80—100 м над ур. м. на склонах Путорана
19±1.1	Ложкин, 1976	Пенжинская губа	небольшое потепление

1	2	3	4
19.7 ± 200 20.1 ± 100	Астахов, Ямских, 1983	Красноярск	стоянка «Шленка» с большим количеством костей крупных животных и каменных изделий
19.8—22	Шнитников и др., 1980	оз. Чатыркель (Тянь-Шань)	преобладали травянистые растения и офедрра; климат более теплый и влажный, чем современный
19.97 ± 0.11 19.64 ± 0.33 19.27 ± 0.13 11.5 ± 0.06	Арсланов и др., 1980	о. Октябрьской Революции	зуб и бивни мамонта из современного аллювия и с поверхности морской террасы выс. 70—80 м
ок. 20	Dodonov, 1983	Ср. Азия	межледниковье
ок. 20—30	Berglund, Lagerlund, 1981	Швеция	межстадиал
ок. 20	Lundqvist, 1974	Швеция	максимальное продвижение ледника
20—24	Цейтлин, 1982	Сев. Азия	солифлюкционные текстуры начала оледенения, паложинные на каргинскую почву
20	Andrews, 1978	сев. Аляска	максимум регрессии (уровень моря на 100 м ниже современного)
20—25	Klyss, Lindner, 1981	Шпицберген	таяние льдов; формирование самой высокой морской террасы выс. 80—100 м
ок. 21	Alley, 1979	Ванкувер	увеличение древесной пыльцы (<i>Pinus contorta</i> , <i>Abies</i> , <i>Alnus sinuata</i>)
21—25	Зубаков, 1972	Путорана	льняпанская фаза похолодания; выход долинных ледников к Енисею; на Урале возможный аналог — собская стадия, когда ледники спускались до отметок 100—200 м над ур. м.
21—23	Yasuda, 1983	Япония	преобладание холодного сухого климата
22 ± 0.7	Сулержицкий и др., 1986	север Якутии	торф на берегу моря Лаптевых в обрыве выс. 13, на глуб. 8 м
22—23	Мойский, 1981	Польша	началось последнее продвижение льдов к югу
22—24	Teller, Fenton, 1980	юго-вост. Манитоба	лаурентийский щит достиг района
22.0 (или несколько ранее 25.0)	Ложкин, 1976	бас. с Индигирки	произрастание деревьев
23—27	Alley, 1979	Ванкувер	господство травяной растительности с <i>Cyperaceae</i> , <i>Cramineae</i> , <i>Artemisia</i>
23—35	White, Totten, 1979	Огайо	межстадиал Плам-Пойнт
23—50	Zarrina et al., 1981	сев.-зап. и центр. Русская равнина	средневалдайский мегаритм с 7 фазами ритмических изменений климата
23	Каплин, 1985	сев.-вост. Китай	регрессия моря до современных глубин 70—75 м
24.55 ± 0.26 28.1 ± 1	Гитерман, 1985	м. Анюй	торфяник в разрезе Молотковского Камня; потепление; березовые леса с участием лиственницы и кедрового стланника
24.9 ± 0.57— 28.7 ± 0.89	Halleberg et al., 1980	Айова (США)	торфяник интерстадиала формдейл, в СПС доминируют сосна, ель, осики, злаки

1	2	3	4
24.91 ± 0.2 25.03 ± 0.21	Арсланов и др., 1980	о. Октябрьской Революции	большая берцовая кость мамонта из отложений современного аллювия
24—30	Шило и др., 1983	Северо-Восток	потепление, распространение лесов до северных окраин низменностей
24—45	Анапьев, Смирнова, 1981	сев.-зап. Приохотье	каргинское время; каровые и долинские ледники полностью не исчезали; на рубеже зырянского и каргинского времени море отступило на юге на 10—12 км (до изобаты -30м)
24 ± 5700	Шмыгун, 1981	сев. Байкал	светлохвойная тайга
25	Хопкинс, 1976	Аляска	конец средневисконсинской трансгрессии
25.1 ± 0.55	Зубаков, 1972	Таймыр	писинский мамонт
25.68 ± 0.35	Векслер, Преде, 1986	Колымская низменность	древесина с глуб. 8.5 м на Антохинском яре на берегу Б. Аноя
25—30	Цейтлин, 1982	Сев. Азия	позднекаргинское почвообразование
25—30	Зубаков, 1972	Енисей	поволазимовский межстадиал; сдвиг зон к югу на 150—300 км относительно современных границ
25—32	Арсланов и др., 1980	Русская равнина	потепление; дунайский межстадиал
25—33	Биджиев, Авдалович, 1982	сев. Зап. Сибири	остатки мамонта в позднекаргинской террасе
25—37 (42)	Lundqvist, 1974	Швеция	интерстадиал; климат прохладный (=средневайдайскому комплексу)
26—38	Антропоген Таймыра, 1982	Таймыр	значительное сокращение трансгрессии
26	Пуннинг, Троицкий, 1979	Шпицберген	верхняя морена Бельсуни
26.04 ± 0.28	Шило и др., 1983	Северо-Восток	вероятное присутствие ели сибирской и сосны лесной на р. Дебин
26.8 ± 0.8	Сулержикский и др., 1986	север Якутии	торф на глуб. 13 м в обнажении выс. 20.5 м на р. Салге
27	Alley, 1979	Ванкувер	сокращение лесной растительности, вероятно, в связи с началом оледенения Фрейзер
27	Черкасова, 1981	р. Хатанга	липовско-новоселовское потепление
27—32.6	Alley, 1979	Ванкувер	господство хвойных лесов, близких современным на вост. побережье
27.2 ± 2.2	Свиточ, 1976	Чукотка	растительная труха на 20—30-метровой террасе близ мыса Дионисия
27.86 ± 0.45	Шило и др., 1983	Якутия	лиственница на р. Б. Хомус-Юрях
28—43	Арсланов и др., 1980	Сев. Земля	трансгрессия каргинского периода
28—30	Шило и др., 1983	Северо-Восток	потепление, сопоставляемое с липовско-новоселовским потеплением Сибири
28.2 ± 400 43 ± 1000	Макеев и др., 1981	о. Октябрьской Революции	каргинские отложения террас выс. от 15—17 до 80—85 м

1	2	3	4
28.2	Пуннинг, Троицкий, 1979	Земля Приица Карла	морские осадки
28.5—42	Данилов, Шарунин, 1982	низовья Енисея	отложения каргинской террасы
28.5—31	Chappell, 1978	Новая Гвинея	понижение уровня моря на 40—50 м
28.7 ± 0.2	Шило и др., 1983	р. Киргилых	обломки кустарников в погребенной почве II надпойменной террасы на глуб. 6.5—6.9 м
ок. 29	Claque, 1981	Британская Колумбия	окончание межледникового интервала Олимпия
29.45 ± 0.61	Thorson et al., 1981	Аляска	вместе с костью мамонта остатки дриады, ивы, мхов
29.6 ± 1.4	Ложкин, 1976	Зап. Чукотка	потепление; березовые, лиственничные леса с ольховником, возможно, с <i>Picea obovata</i> и <i>Pinus sylvestris</i>
29—30	Архипов и др., 1982а	Зап. Европа	потепление
29.67 ± 0.23 — 47 ± 1	Лаухин и др., 1980	Ангара	климат сходный с современным или более мягкий
29.8 ± 0.7	Шило и др., 1983	р. Киргилых	обломки древесины в погребенной почве в разрезе II надпойменной террасы на глуб. 4.8—5.0 м
ок. 30	Новейшие отложения..., 1980	Чукотка	валькатленская трансгрессия
30 ± 1 32.7 ± 1 34 ± 1.6	Гитерман, 1985	Индибирка	нижнешиангинская подсвита Сыпного яра, более теплый климат, чем современный; единичные зерна пыльцы ели
30.75 31.91	Пуннинг, Троицкий, 1979	Шпицберген	нижняя морская пачка Бельсунн
30—55	Samru, 1976—77	Франция	вюрм II
30—60	Vetiau-Queyru, 1981	Уэльс	ранний и средний девенсий; холодный, сухой климат; тундра в перигляциальных условиях; ледников не было
30.1 ± 0.15	Лаухин и др., 1980	Ангара	угли из слоя глины с прослоями гумуса с костями позднего мамонта, оленя, бизона, лошади
31.3	Церетели, Майсурадзе, 1980	Грузия	суроужская трансгрессия; террасы в Сочи-Гагрском районе 18—20 м выс.
31.5 ± 0.85	Свиточ и др., 1976	Анадырский край	в нижнеанадырской низменности кустарниковые и кустарничковые тундры
32—37	Арсланов, 1982	Русская равнина	леясциемское похолодание с макс. 33—34 тыс. лет назад, тундра в Латвии, сев.-вост. Белоруссии и на нижней Печоре
33	Ложкин, 1976	Зап. Чукотка	похолодание
33.52 ± 0.47 34.54 ± 1.57	Арсланов и др., 1980	север Чукотской низменности	торф из аллювиальных отложений под лимнокамом
33.6 ± 0.7 — 37.9 ± 0.9	Колпаков, Белова, 1980	Верхоянье	межморенный аллювий
33—34	Арсланов и др., 1980	сев.-вост. Русской равнины	макс. похолодание, криогенез

1	2	3	4
35—41	Yasuda, 1983	Япония	переход к более холодным и сухим условиям
35—55	Shackleton, 1982	арктическая Аляска	межстадиальный климат с обилием березы, ольхи и ели
35—40	White, Totten, 1979	Огайо	средневископсинское наступание льдов; отложение морены Титусвилл
35	Shilts, 1982	Гудзонов залив	трансгрессия моря
35—38	Ложкин, 1976	Зап. Чукотка	потепление
35.83 ± 0.630	Арсланов и др., 1980	Сибирь	терехтяжский мамонт
36 ± 0.65 — 38.3 ± 0.8	Шило и др., 1983	р. Киргилях	древесина в песчано-галечных отложениях III террасы на глуб. 3.3—3.7 м
36—38	Бердовская, Хомутова, 1978	Нижняя Печора	преобладали березовые леса с лешиной и черной ольхой
36—38	Киид, 1974; Шило и др., 1983	Сибирь, Далын. Восток	оптимум каргинского межледниковья (малохетское потепление), экспансия лесной растительности в тундровые районы, протавание ледово-осадочного комплекса, образование термокарстовых котловин
36.8 ± 0.90	Биджиев, Авдалович, 1982	сев. Зап. Сибири	в каргинских отложениях на р. Яре морские моллюски и диатомы (трансгрессия)
36.9 ± 0.3	Гитерман, 1985	Колыма	основание торфяника в разрезе Дуванного яра на глуб. 8—9 м
37	Ложкин, 1976	Зап. Чукотка	похолодание
37—48	Арсланов, 1982	Русская равнина	потепление «Гражданский проспект»
37—44.5	Coore et al., 1980	о. Джерси	образование торфа
38—42.5	Арсланов и др., 1980, 1981a	сев.-вост. Русской равнины	потепление, распространение лесов
38.0	Пунниг, Троицкий, 1979	Шпицберген	морские осадки Брёггер
38.59 ± 1.290	Арсланов и др., 1980	Сибирь	селериканская лошадь
38.59 ± 0.770 39.57 ± 0.870	Арсланов и др., 1980	Сибирь	киргиляхский мамонтенок
39	Гитерман, 1985	Аляска	торфяник 5 с формациями Динринг; климат близок современному; господство тундровых ассоциаций, в наиболее благоприятных местообитаниях ольха и иногда ель
39	Черкасова, 1981	р. Хатанга	малохетское потепление
39 ± 1.2	Свиточ, 1976	Чукотка	мелководная лагуна близ мыса Дионисия
39—45	Шило и др., 1983	Северо-Восток	раннее похолодание в каргинском межледниковье
39—50	Антропоген Таймыра, 1982	Таймыр	трансгрессия
39—42	Арсланов, 1982	Русская равнина	оптимум среднего валдая, в Белоруссии сев. тайга, на нижней Печоре, где теперь лесотундра, хвойные леса с примесью березы
39.9 ± 1.5 32.7 ± 2	Адресова, 1980	Таймыр	хвоя ели на территории современной тундры

1	2	3	4
39.9±1.5	Антропоген Таймыра, 1982	Таймыр	пески с псевдоморфозами по эпигенетическим ледяным клипьям и прослоями торфа с макроостатками <i>Dryas octopetala</i> , <i>Salix arctica</i> , <i>Betula nana</i> , <i>Ahnaster fruticosus</i> , <i>Picea obovata</i> и др.
40	Хопкинс, 1976	Аляска	начало средневисконсинской трансгрессии
40—49	Архинов и др., 1982а	Зап. Европа	потепление
40—62	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	средний юврум
40	Lundqvist, 1974	Швеция	интерстадиал с дегляцией почти всей Скандинавии, кроме, возможно, гор и самых северных районов; климат холоднее современного
40.6±0.7 — 41.0±0.9	Шило и др., 1983	р. Киргилых	кусочки тела мамонта в льдистых супесях и суглинках
40.35±0.88 41.75±1.29	Арсланов и др., 1980	басс. Индигирки	шандринский мамонт
40—45	Klyss, Lindner, 1981	Шпицберген	максимальное развитие ледника, стекавшего в Хорнсуни (не совпадает с максимальным развитием вислинского ледника в Ц. Европе)
40 или ок. 45	Lindner et al., 1983	Шпицберген	макс. развитие оледенения, состоявшегося с вислинским в Польше
40—53	White, Totten, 1979	Огайо	межстадиал Порт-Талбот
ок. 40	Andrews, 1977	Зап. Канада	существенная дегляциация
40.35±880	Арсланов и др., 1980	Сибирь	шандринский мамонт
40.5—42.5	Бердовская, Хомутова, 1978	сев.-вост. Европейской части СССР	теплый интервал
40.65±0.79	Бердовская, Хомутова, 1978	сев.-вост. Европейской части СССР	холодный климат; господство тундровых и лесотундровых формаций
41—50	Yasuda, 1983	Япония	прохладный, влажный климат с обильными зимними снегопадами; в Японском море появилось теплое Цусимское течение
41—44	Шило и др., 1983	Северо-Восток	продвижение лиственницы на север более, чем на 200-300 км
41—45	Ложкин, 1976	Зап. Чукотка	максимальное потепление, граница леса продвинулась более, чем на 100 км
41.74±1.29	Украинцева, 1979	Индигирка	шандринский мамонт, в желудочно-кишечном тракте которого найдена пыльца дриады
42—45	Экман, Лийва, 1980	Онежско-Ладожский перешеек	климатический оптимум средневалдайского межледниковья
42.43±0.43	Шило и др., 1983	Пенжинская губа	значительная роль лесов из белой березы
42.5—45	Арсланов и др., 1980, 1981а	сев.-вост. Русской равнины	похолодание, особенно резкое на севере
42.8±400 45	Гитерман, 1985	М. Анхой	древесины березы и лиственницы из торфяника в разрезе Молотковского Камня на глуб. 10.5 м
43	Арсланов и др., 1980	Сев. Земля	один из самых теплых этапов в период трансгрессии; в СИС до 50% древесных (ольха, береза, единично ель и др.), среди трав преобладают злаки

1	2	3	4
43—50	Lindner et al., 1983	Шпицберген	ледниковая подвижка
43±1	Арсланов и др., 1980	о. Октябрьской Революции	бивень нарвала из отложений морской террасы выс. 41—45 м
43.3±0.78	Арсланов и др., 1981	Васкелово (Карелия)	торф, над которым в слое заторфованной глины пыльца травянистых составляет более 80%
43.5±1.5 — 44.6±2	Шило и др., 1983	р. Киргилых	древесины в аллювиальных галечниках в основании видимой части разреза III террасы
43.5±1	Колпаков, Белова, 1980	р. Яна	погребенные лесовидные отложения суглинков, подстилаемые криогенно-золотой толщей
44.54±1.87	Шило и др., 1983	Индигирка	тирехтяжский мамонт, лесогундровый ландшафт на месте нынешних лиственничных лесов
45—75	Анашев, Смирнова, 1981	сев.-зап. Приохотье	зырянское оледенение; в начале наряду с кустарниковыми тундрами сохранились лиственные редколесья; в середине последние оставались лишь в отдельных долинах; в максимум оледенения ледники находились в карах с днищами на выс. 550—650 м; долинные ледники оставались в 150—180 км от побережья; климат был суровый и влажный
45—47	Бердовская, Хомутова, 1978	сев.-вост. Европейской части СССР	теплый интервал
45—48	Арсланов и др., 1981	сев.-вост. Русской равнины	климат близок к современному
45(50?)—34	Цейтлин, 1982	Сев. Азия	раннекаргинское почвообразование
45.5—48.8	Арсланов и др., 1980	сев.-вост. Русской равнины	теплый интервал каргинского времени
46 и более	Черкасова, 1981	р. Хатанга	первое раннекаргинское потепление
46.2±2	Антропоген Таймыра, 1982	Таймыр	доминирование пыльцы древесных и кустарниковых (60—90%), пыльца ели до 20—30%
47	Нуннинг, Троицкий, 1979	Шпицберген	верхняя морская пачка Биллефьорд
47—48.9	Экман, Лийва, 1980	Онежско-Ладожский перешеек	ориентировочный рубеж между ранним и средним валдаем
47.52±1	Арсланов и др., 1980	север Печорской низменности	ствола ели из руслового аллювия под озерно-ледниковыми отложениями
48	Спиридонова и др., 1981	Верхняя Волга (п. Селижарово)	торфяник с элементами тундры и лесотундры над миклукинским горизонтом
ок. 48	Andrews, 1977	Баффинов залив	теплые условия вследствие проникновения «ветви» Гольфстрима
49.9±2	Howes, 1981	о. Ванкувер	оледенение Семнакму
ок. 50	Мойский, 1981	Польша	заключилась вторая подвижка льдов; ледник имел меньшие размеры, чем предыдущий
50(55)	Архинов, 1983	Сибирь	каргинское межледниковье (трансгрессия: амгузская, барроуская)

1	2	3	4
50—57	Zarrina et al., 1981	сев.-зап. и центр. Русская равнина	значительная часть территории покрыта ледником
51 ±4.8	Свиточ, 1976	Чукотка	близ мыса Дионисия отлагались ледниковые слон
53—58	White, Totten, 1979	Огайо	ранневисконсинское наступание льдов; накопление красноцветной морены
53—80	Сампу, 1976—77	Франция	вюрм I
55—80	Shackleton, 1982	арктическая Аляска	холодный климат с преобладанием злаков, осоковых, полыней
55—60	Каплин, 1985	сев.-вост. Китай	уровень моря на современной глуб. 55 м
ок. 60	Blackwelder, 1981	вост. США	трансгрессия
ок. 60	Дуке, 1979	Баффинова Земля	межстадиал
60—80	Nelson, 1980	Баффинова Земля	сформированы морены и морские террасы на выс. 85.70 и 40 м над ур. м.
60	Архипов и др., 1982а	Зап. Европа	потепление
60	Каплин, 1985	сев.-вост. Китай	уровень моря на изобате 80 м
62	Котенев, 1980	Норвежское и Гренландское моря	ледниковые
62—115	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	ранний вюрм, появление еломпой формации (накопление подземных льдов и появление «арктостепи»)
66.7 ±7.4	Свиточ, 1976	Чукотка	пляжевые образования террасы 50—60 м близ мыса Дионисия
67—70	Котенев, 1980	Норвежское и Гренландское моря	межстадиал
69—97	Пуннинг, Троицкий, 1979	Шпицберген	морские осадки п-ова Брэггер (рисс-вюрм)
70	Пуннинг, Троицкий, 1979	Шпицберген	нижняя морская пачка Билле-Фьорд
70	Andrews, 1978	Баффинова Земля	морена
ок. 70	Мойский, 1981	Польша	закончилась максимальная подвижка ледникового покрова, распространившегося на Северо-Европейскую равнину
70—115	Архипов и др., 1982а	Зап. Европа	потепление
70—90?	White, Totten, 1979	Огайо	отступление иллинойского ледника
70—110	Ананьев, Смирнова, 1981	сев.-зап. Приохотье	казаньское время; в раннюю фазу климат и растительность были близки к современным; в позднюю произошла трансгрессия моря и обеднение растительности
70—91	Lindner et al., 1983	Шпицберген	морские осадки, сопоставляемые с брерупским межстадиалом в Европе и гоштеттерским в Вост. Гренландии
70—120	Каплин, 1985	сев.-вост. Китай	трансгрессия моря
72	Cronin et al., 1981	атлантическая равнина США	уровень моря на 7 ±3 м выше современного; тепло; трансгрессия
74—88	Церетели, Майсурадзе, 1980	Грузия	карангатская трансгрессия; выс. террас в Колхиде 12—25 м, в Сочи-Гагринском районе 32—37 м
76	Shilts, 1982	Гудзонов залив	трансгрессия моря

1	2	3	4
77—131	Repennig, 1983	Аляска	сангамонское межледниковье, в отложениях на р. Колвилл кости морских млекопитающих
80	Котенев, 1980	Норвежское и Гренландское моря	ледниковье
80	Brookes, 1979	Баффинова Земля	оледенение
90	Andrews, 1978	Баффинова Земля	морена
90—95	Котенев, 1980	Норвежское и Гренландское моря	межстадиал
94	Cronin et al., 1981	атлантическая равнина США	уровень моря на 6.5 ± 3.5 м выше современного; тепло; трансгрессия
95	Архинов и др., 1982а	Зап. Европа	эпизод похолодания
95—110	Гурский и др., 1981	Белоруссия	в начале смена максимумов дуба, орешника, граба, липы, ели с грабом, затем вновь пыльца широколиственных
100	Хопкинс, 1976	Аляска	Пелукская трансгрессия
100—110	Архипов, Шелкопляс, 1984	Сибирь	нижняя граница зырянского надгоризонта
100—150	Dodonov, 1983	Ср. Азия	межледниковье
ок. 100	Dyke, 1979	Баффинова Земля	межледниковье
ок. 100	Voellstorff, 1978	США	ледниковая эпоха; ледник покрывал центр. Айову
100—120	Blackwelder, 1981	вост. США	трансгрессия
100—110	Zarrina et al., 1981	сев.-зап. и центр. Русская равнина	микулинское межледниковье
100 ± 17 110 ± 24	Архипов, Шелкопляс, 1982	Белогорская возвышенность	основание самой молодой морены
ранее 100	Dyke, 1979	Баффинова Земля	долювальское оледенение
105	Котенев, 1980	Норвежское и Гренландское моря	ледниковье
105—127	Котенев, 1980	Норвежское и Гренландское моря	межледниковье
106	Shilts, 1982	Гудзонов залив	трансгрессия моря
107	Пунинг, Троицкий, 1979	Шпицберген	морена п-ова Брёттер (рисс)
110 ± 17, ± 27	Архипов, 1983	Сибирь	раннезырянское (муруктинское) оледенение (=ванкаремскому, на Аляске — кник)
110—140	Цейтлин, 1982	Сев. Азия	казанцевское почвообразование
110 ± 27 — 130 ± 31	Архипов, Вотах, 1982	Белогорье	условия лесотундры, которая затем сменилась северотаежными березовыми лесами с примесью хвойных, а затем среднетаежными лесами
110—240 127—230	Зубаков, 1986	Евразия	енисейско-белогорская морена вартинская-калининская морена
110—220	Гурский и др., 1981	Белоруссия	3 стадии: в первой сосново-березовые леса, во второй оледенение (=московское, рисс), в третьей еловые леса
115	Архипов и др., 1982а	Зап. Европа	похолодание
115	Brookes, 1979	Баффинова Земля	оледенение
115—128	Архипов и др., 1982а	Зап. Европа	потепление

1	2	3	4
116	Пуннинг, Троицкий, 1979	Шпицберген	нижняя морена Билле-фьорд (рисс)
116—127	The last..., 1984	Земля	межледниковье
120—130	Flöhn, 1983	Европа	последнее межледниковье
120(130)—160(180)	Архинов, Шелкопляс, 1984	Сибирь	тазовское оледенение
120	Cronin et al., 1981	атлантическая равнина США	уровень моря на 7 ± 1.5 м выше современного; тепло: трансгрессия
120 ± 70	Хопкинс, 1976	Аляска	возраст лавы над коцебускими (морскими) отложениями
120—140	Oldale et al., 1982	о. Пантакет (США)	морской климат теплее современного
120—125	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	последний термохрон
125	Woillard, 1979	Франция	нижняя лесная фаза, сопоставляемая с ээмом
до 127	Котенев и др., 1979	Норвежско-Гренландский бассейн	межледниковье
ок. 130	Andrews et al., 1983	Гудзонов залив	межледниковье, трансгрессия Белл-Си
130 ± 24	Архинов, 1983	Сибирь	казанцевское межледниковье (=Валькатленскому, Тылхойскому, на Аляске — пелукская трансгрессия)
130(170?)—350	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	второй (рисский) криосуперклиматом
131	Архинов, 1983	Сибирь	тазовское оледенение (=среднекрестовскому, поменкурскому, на Аляске — номскому)
135	Shills, 1982	Гудзонов залив	трансгрессия моря
раньше 139	Li, Xu, 1983	сев. Пакистан	самое раннее, полупокровное оледенение
140	Woillard, 1981	Франция	началось образование непрерывной толщи (20 м) озерных гиттий и торфа в Гранд-Пиль
150—250	Истербрук, 1982	Сев. Америка	оледенение даубл-блафф
165—190	Blackwelder, 1981	вост. США	трансгрессия
170—233	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	первая бореальная трансгрессия (пулковская Енисея, мичиганская Чукотки, коцебу Аляски)
184 ± 22	Свиточ, 1976	Чукотка	близ мыса Дионисия отлагались морские слои
188	Cronin et al., 1981	атлантическая равнина США	уровень океана на 7 ± 5 выше современного; тепло; трансгрессия
200(210)—270(280)	Архинов, Шелкопляс, 1984	Сибирь	самаровское оледенение
ок. 200	Додопов, 1983	Ср. Азия	межледниковье
200 ± 38	Архинов, 1983	Сибирь	Мартинское межледниковье (=Мичиганское, нижнекрестовское, на Аляске — коцебуская трансгрессия)
210 ± 46	Архинов, Вотах, 1982	Белогорье	спектры внизу характерны для северной тайги (сдвиг зон к югу достигал 150—200 км), вверху — для средней тайги

1	2	3	4
230 ±55 260 ±54	Архипов и др., 1983	Сибирь	самаровское оледенение (-оляйонское, юровское)
200	Lindner et al., 1983	Шпицберген	оледенение, сопоставляемое с рисским с СПС ольха, орешник, граб и др., сопоставлен с единцовским горизонтом
230—250	Линднер, 1982	Польша	Люблинское межледниковье (рисс I — рисс III (единцово))
230 ±54 240 ±51	Архипов и др., 1978	Белогорье	водно-ледниковые осадки, подстилающие холмистую морену
240	Boellstorff, 1978	Сев. Америка	нижняя морена, коррелируемая с первым обширным кайнозойским минимумом, что соответствует нижней границе плейстоцена в разрезе Врика
250—320	Гурский и др., 1988	Белоруссия	днепровское оледенение, морена до 130 м
260 ±57 — 290 ±59	Архипов и др., 1978; Архипов, Вогах, 1982	Белогорье	озерные осадки, перекрывающие низямскую морену; выделены спектры двух фаз развития растительности: средней тайги, близкой к современной, и северотаежных березовых лесов с примесью хвойных
270 ±56	Архипов, 1983	Сибирь	Тобольское межледниковье (=Янракиноотскому, Уракскому, на Аляске — эйнанутская трансгрессия)
ок. 300	Dodonov, 1983	Ср. Азия	межледниковье
306 ±34	Агаджанян, 1976	Европа	лемминговая фауна под днепровской мореной на р. Оке близ г. Чекалин
ок. 313	Lindner et al., 1983	Шпицберген	ледниковье, сопоставляемое с заальским
320 ±70	Хопкинс, 1976	Аляска	возраст лавы под эйнанутскими (морскими) отложениями
320—460	Гурский и др., 1981	Белоруссия	в СПС обилие хвойных, есть липина и дуб, сопоставлен с ляхвипом, голыштейном
350—585	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	третий («виндель-рисский») термосуперклимат
366 ±42	Свиточ и др., 1976	Анандырский край	на р. Осиновой (анандырской) березовые редколесья с ольхой; заросли кустарниковых берез и ольхи
390 ±80— 550 ±100	Архипов, Шелкопляс, 1982	Белогорская возвышенность	низямская морена
ок. 400—550 (600)	Архипов, Шелкопляс, 1984	Сибирь	шайтанское оледенение
400	Зархидзе, 1983	Арктика	началась трансгрессия
400—440	Линднер, 1982	Польша	пессимум мазовецкого межледниковья (виндель-рисс)
400—500	Blackwelder, 1981	вост. США	трансгрессия
400—1000	Boellstorff, 1978	США	ледниковая эпоха; льды наступали на территорию Небраски и Айовы по крайней мере 4 раза; классический разрез канзас — афтон — небраска

1	2	3	4
400—900	Гитерман, 1985	Аляска	накопление слоев формации Кейп Десит
413	Lindner et al., 1983	Шпицберген	межледниковье, сопоставляемое с гошштейнским в Зап. Европе и мазовским в Польше
420±120	Архипов, 1983	Сибирь	Охотское оледенение (=позднеми-тогинское, позднешайтанское)
460—480	Гурский и др., 1981	Белоруссия	оледенение всей БССР, морена от 10—15 до 40 м
480—560	Гурский и др., 1981	Белоруссия	климатический оптимум, в СПС дуб, липа, лещина, вяз, граб и др., единично орех, падуб, секвойя, тисс, виноград и др.
550—700	Линднер, 1982	Польша	малопольское межледниковье (фойнштедт), разделяющее юж-нопольское оледенение (=миндель)
560—600	Гурский и др., 1981	Белоруссия	гляциал (=гюнцу); морены, флювио-гляциальные отложения и т. п. до 70 м
580±150	Архипов, 1983	Сибирь	Алекингское оледенение (=раннеми-тогинское, раннешайтанское)
585—760	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	четвертый («миндельский») криосуперклиматом
600—800	Гурский и др., 1981	Белоруссия	климатическая неустойчивость (холодные этапы неледниковые, в теплых СПС содержат дуб, липу, граб и др., экзоты: теуга, тисс, самшит и др.)
630±75	Архипов, 1983	Сибирь	Телецкое межледниковье (=Галагайкинское, позднеольховское)
690	Архипов, 1983	Аляска	авильская трансгрессия
700	Величко, 1982	Европа	резкое усиление похолодания
736±85	Свиточ и др., 1976	Чукотка	в нижнеанадырской низменности смешанные леса с участием тсуги, пихты, нескольких видов ели
760—1000	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	пятый («гюнц-миндельский») термосуперклиматом
800—1800	Зархидзе, 1983	Арктика	поднятие сев. части Азии и Америки
800	Истербрук, 1982	Сев. Америка	морена Сапмон-Спрингс
ок. 800	Vuccheri, 1984	Италия	резкое похолодание
1000—1170	Зубаков, 1986	Сев. полушарие	шестой («гюнцский») криосуперклиматом
1500—1900	Voellstorff, 1978	США	ледниковая эпоха; льды не достигли Небраски и центр. Айовы
1800—2400	Зархидзе, 1983	Арктика	активные тектонические движения
2000—2500	Minato, Nishimura, 1981—82	Патагония	самое раннее оледенение (субсинхронно оледенению небраска в Сев. Америке)
2000	Fillon, Williams, 1983	Арктический океан	увеличение объема полярных льдов; понижение температур океана, развитие континентального оледенения
2100	Voellstorff, 1978	США	конец первой ледниковой эпохи

1	2	3	4
2100—2300	Suc et al., 1983	Средиземноморье	сухой, предположительно холодный климат (претиглий)
ок. 2200—2500	Мерсер и др., 1982		начало общего оледенения сев. полушария (претегелен в Европе, айсберги в сев. Атлантике)
2400—2600	Boellstorff, 1978	США	максимум первой ледниковой эпохи, ледники в Небраске и Айове
ок. 2600	Виганк, 1981	Зап. Европа (Зульцфельд)	начало претегелена
ок. 2600—2800	Герман, 1982	Арктика	потепление
2600—2800 (2-ая половина эпохи Гаусс)	Виганк, 1981	Зап. Европа (Калтензундхейм)	глины с остатками <i>Mastodon bozzoni</i> + полярность
ок. 2800	Boellstorff, 1978	США	начало первой ледниковой эпохи
2800—3000	Виганк, 1981	Зап. Европа (Хазельбах)	эпизод маммоит или каена, смена \pm полярности
3000	Мерсер, 1982	Аргентина	хотя оледенение Аляски достигало уровня моря, а климат был суровым, в керне со дна моря следов разноса обломков льдами не наблюдалось
3000	Величко, 1982	Европа	усиление похолодания (акчагыл)
ок. 3100	Мерсер и др., 1982		заложение Гольфстрима и возникновение течений через полюс, отсутствие общего похолодания, потепление в Северном море
ок. 3200	Thunell, 1979	Средиземное море	похолодание, связанное, видимо, с началом оледенения Сев. полушария
ок. 3200	Герман, 1982	Арктика	новое понижение температуры; возникновение Панамского перешейка, в связи с чем пиротная система экваториально-тропических течений Сев. полушария сменялась интенсивным меридиональным течением — Протогольфстримом и его ответвлениями
3200	Fillon, Williams, 1983	Арктический океан	повышение температуры, сокращение континентального оледенения
3500	Песельски и др., 1982		формирование Баренцева ледникового щита
3600	Мерсер, 1982	Аргентина	ледниковые отложения между 49° и 50° ю. ш.
3600—4600	Мерсер, 1982	Аргентина	теплый климат
4000—4300	Blackwelder, 1981	вост. США	трансгрессия
4600—7000	Мерсер, 1982	Аргентина	самые древние ледниковые отложения кайнозоя на 47° ю. ш.
5000	Герман, 1982	Арктика	установление морозного полярного климата

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Аврамчик М. Н. Геоботаническая и пастбищная характеристика района реки Дудыпты // Тр. Аркт. ин-та, 1937. Т. 63. С. 47—81.
- Авсюк Г. А., Сватков Н. М. Современное оледенение на территории СССР // Уч. зап. МОПИ, 1971. Вып. 287. № 2. 46 с.
- Агаев М. Г. Экспериментальная эволюция. Л.: Наука, 1978. 220 с.
- Адаменко В. Н. Мелиоративная микроклиматология. Л.: Гидрометеоизд., 1979. 184 с.
- Айала Ф. Х. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир, 1984. 230 с.
- Александрова В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики // Бот. ж., 1971. Т. 58. № 1. С. 12—22.
- Александрова В. Д. Геоботаническое райони́рование Арктики и Антарктики // Комаровские чтения. Л.: Наука, 1977. Вып. 29. 188 с.
- Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л.: Наука, 1983. 142 с.
- Алексеев М. Н. Седиментация и стратиграфия плиоцен-четвертичных отложений в оксапах и на шельфах // 11 Конгресс ИНКВА. Итоги и перспективы. М.: Наука, 1985. С. 45—55.
- Алешинская З. Б., Бондарев Л. Г., Шумова Г. М. К палеогеографии бассейна озера Чатыркель в плейстоцене // Новейш. тектоника, новейш. отложения и человек. М., 1980. № 7.
- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 279 с.
- Ананьев Г. С., Смирнова Т. И. Особенности развития позднеплейстоценовых и голоценовых ландшафтов в северо-западном Приохотье // Споры-пыльцевой анализ при геоморфол. исслед. М.: Наука, 1981. С. 61—66.
- Андреева С. М., Кинд Н. Н. Вторая позднеплейстоценово-каргинская ингрессия Полярного бассейна на Таймырском полуострове // Междунар. геол. конгр. Париж, 1980. 26 сессия. Докл. сов. геологов. Четвертич. геол. и геоморфол. Дистанцион. зондир. М.: Наука, 1980. С. 7—10.
- Антощенко-Оленев И. В. История природных обстановок и тектонических движений в позднем кайнозое западного Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1982. 156 с.
- Антропоген Таймыра. М.: Наука, 1982. 184 с.
- Арктическая флора СССР. М.: Наука, 1960. Вып. 1. 102 с. 1964. Вып. 2. 273 с. 1966. Вып. 3. 175 с. 1966. Вып. 4. 96 с. 1966. Вып. 5. 208 с. 1971. Вып. 6. 247 с. 1975. Вып. 7. 185 с. 1980. Вып. 8. 333 с. 1983. Вып. 8. 52 с. 1984. Вып. 9. 333 с. 1987. Вып. 10. 386 с.
- Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. 206 с.
- Арманд Д. Л. Принципы физико-географического районирования // ДАН СССР, сер. геогр., 1952. № 1.
- Арманд Д. Л. Логичность географических классификаций и схем районирования // Разв. и преобраз. геогр. среды. М.: Наука, 1964.
- Арманд Д. Л. Некоторые задачи и методы физики ландшафта // Геофизика ландшафта. М.: Наука, 1967. С. 3—12.
- Арманд Д. Л. Наука о ландшафте. М.: Мысль, 1975. 287 с.
- Арсланов Х. А., Чернов С. Б. Об абсолютном возрасте селериканской ископаемой лошади // Фауна и флора антропогена северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1977. С. 76—79.
- Арсланов Х. А., Лавров А. С., Лядов В. В. и др. Радиоуглеродная геохронология и палеогеография средневалдайского интервала и последнего ледникового покрова на северо-востоке Русской равнины // Геохронология четвертич. периода. М., 1980а. С. 68—81.
- Арсланов Х. А., Макеев В. М., Барановская О. Ф. и др. Геохронология и некоторые вопросы палеогеографии второй половины позднего плейстоцена Северной Земли // Геохрон. четвертич. периода. М., 1980б. 168—176.
- Арсланов Х. А., Лядов В. В., Филонов Б. А., Чернов С. Б. Об абсолютном возрасте Юрибейского мамонта // Юрибейск. мамонт. М.: Наука, 1982. С. 35—36.
- Арсланов Х. А., Лавров А. С., Потапенко Л. М. Новые данные о позднеплейстоценовом оледенении севера Западной Сибири // Оледенения и палеоклиматы Сибири в плейстоцене. СО АН СССР. Новосибирск, 1983. С. 27—35.
- Арсланов Х. А., Каплинская Ф. А., Тарноградский В. Д., Тertyчная Т. В. Радиоуглеродные датировки четвертичных отложений западного побережья п-ова Ямал // Бюлл. ком. изуч. четверт. периода. 1986. № 55. С. 132—133.
- Арутюнов С. А., Карташова Г. Г., Коваленко Ф. Я. и др. Палеоген и неоген северного побережья Чукотки // Коптинет. третич. толщи северо-востока Азии. Новосибирск: Наука, 1979. С. 121—130.
- Архангелов А. А., Рогов В. В., Льянос-Мас А. В. О мерзлотно-фашиальном строении едомной толщи Дуванного Яра Колымской низменности // Пробл. криолитол. (Москва), 1979. № 8. С. 145—156.

- Архангелов А. А., Кузнецова Т. П., Карташова Г. Г., Коняхин М. А. Генезис и условия формирования верхнплеистоценовых льдистых алевроитов Колымской низменности (на примере Чукотского Яра) // Пробл. криолитол. (Москва), 1979. № 8. С. 110—135.
- Архипов С. А. Оледенения, эволюция климата и четвертичная климато-стратиграфия Сибири // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1981. № 517. С. 199—206.
- Архипов С. А. Некоторые актуальные проблемы палеогеографии Западно-Сибирской равнины // Геол. события антропоген. времени на территории Сибири. Новосибирск, 1982. С. 61—63.
- Архипов С. А. Корреляция четвертичных оледенений Сибири и Северо-Востока // Оледенения и палеооклиматы Сибири в плейстоцене. СО АН СССР. Новосибирск, 1983. С. 4—18.
- Архипов С. А., Гольберт А. В., Гудина В. И. Плейстоценовые морские трансгрессии и оледенения Севера СССР // Междунар. геол. конгр. Дистанцион. зондир. М., 1980б. С. 10—14.
- Архипов С. А., Шелкопляс В. Н. Термомолиницентный возраст западно-сибирских оледенений // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. 1982. № 521. С. 10—17.
- Архипов С. А., Шелкопляс В. Н. Стратиграфия четвертичных отложений и оценка возраста оледенений в Сибири // Антропоген Евразии. М.: Наука, 1984. С. 123—128.
- Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива / Под ред. Б. Н. Норина. Л.: Наука, 1978. 190 с.
- Аро Ф. Э. Об относительном уровне морей Лаптевых и Восточно-Сибирского в послеледниковье // Коллебания уровня морей и океанов за 15000 лет. М.: Наука, 1982. С. 168—174.
- Асеев А. А., Маккавеев А. П. Опыт реконструкции некоторых палеоклиматических показателей в области ледниковых щитов // Методы реконстр. палеоклиматов. М.: Наука, 1985. С. 113—119.
- Астахов В. И. О карском центре покровного оледенения Западной Сибири // Соврем. и древнее оледенение равнин и горных р-нов СССР. Л., 1978. С. 29—44.
- Астахов В. И. Карский ледниковый центр и система стока Западной Сибири // История развития реч. долин и провл. мелиор. земель. Зап. Сибирь и Сред. Азия. Новосибирск, 1979. С. 77—82.
- Астахов В. И. Морены на североном Ямале // Докл. АН СССР. 1981а. Т. 260. № 1. С. 149—152.
- Астахов В. И. Новые данные о деятельности позднеледниковых карских ледников в Западной Сибири // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. 1981б. № 494. С. 34—41.
- Астахов В. И. Палеогеография последнего оледенения Западной Сибири // Четверт. период... VII Всесоюз. совещ. (тезисы). Таллинн, 1990. Т. 1. С. 36—37.
- Астахов В. И., Ямских А. Ф. Новая верхнепалеолитическая индустрия и геолого-геоморфологическое положение стоянки «Шленка» // Природ. условия и ресурсы юга Сред. Сибири. Красноярск, 1983. С. 77—87.
- Астахов В. И., Исасева Л. Л., Кицл П. В., Комаров В. В. О геолого-геоморфологических критериях периодизации ледниковой истории Енисейского севера // Четверт. оледен. Средн. Сибири. М.: Наука, 1986. С. 18—28.
- Баженова О. И. Морозобойное растрескивание почвогрунтов в степном Забайкалье // Геогр. и природ. ресурсы, 1980. № 4. С. 107—115.
- Баранова Ю. П., Биско С. Ф. Основные черты палеогеографии Берингии в дочетвертичном кайнозое // Берингия в кайнозое. Владивосток. ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 244—248.
- Баранова Ю. П., Биско С. Ф. Палеоклиматы палеогена и неогена северо-восточной Азии // Континет. третич. толщи северо-востока Азии. Новосибирск: Наука, 1979. С. 48—60.
- Бардсева М. А. Опорный разрез четвертичных отложений Среднесибирского плоскогорья // Четверт. оледен. Средн. Сибири. М.: Наука, 1986. С. 35—52.
- Бардсева М. А., Исасева Л. Л. Морфология, строение, текстуры и положение камовых плато в системе краевых ледниковых образований в бассейне р. Котуй // Краев. образования материков. оледенений. Материалы 5-го Всес. совещ. Киев, 1976. Киев, 1978. С. 38—46.
- Башенина П. В. Поверхности гольцового выравнивания как зональные разновидности педиментов // Вест. МГУ, 1960. Т. 6. С. 42—48.
- Бейкер Р. Г., Роде Р. С., Фрист Т. Д. и др. Биота времени максимума оледенения из Айовы, Средний Запад США // 11 Конгр. ИНКВА, Москва, авг., 1982. Тез. докл. Т. 2, М., 1982. С. 23—24.
- Белая Б. В., Кистерова И. Б. Палинологические данные, полученные в связи с находкой мамонтенка летом 1977 г. // Материалы по геол. и полез. ископаемым Сев.-Вост. СССР (Магадан), 1978. № 24. С. 250—251.
- Белова В. А. Динамика флоры, растительности и климата позднего кайнозоя юга Восточной Сибири // Оледенения и палеоклиматы Сибири в плейстоцене. Новосибирск, 1983. С. 69—78.
- Белорусова Ж. М., Украинцева В. В. Палеогеография позднего плейстоцена и голоцена бассейна р. Новой на Таймыре // Бот. ж., 1980. Т. 65. № 3. С. 386—389.
- Берг Л. С. Фации, географические аспекты и географические зоны // Изв. ВГО, 1945. Вып. 3. С. 3—17.
- Берг Л. С. Климат и жизнь // М.: Географгиз, 1947. 258 с.
- Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. 387 с.

- Бердовская Г. Н., Хомутова В. И. Гляциальные флоры валдайского оледенения на северо-востоке Европейской части СССР // Краев. образования материков. оледенений. Материалы 5-го Всес. совещ. Киев, 1978. С. 223—235.
- Берже П., Помо И., Видаль К. Порядок в хаосе. М.: Мир, 1991. 367 с.
- Беркутенко А. Н. Крестоцветные Колымского нагорья. Владивосток, 1983. 164 с.
- Беркутенко А. Н. Сем. Капустовые — *Brassicaceae* // Сосуд. раст. сов. Дальнего Востока. Л.: Наука, 1988. С. 38—115.
- Беспалый В. Г., Иванов В. Ф., Полозова Т. П. Первые данные о среднеплейстоценовых морских межледниковых осадках восточной Чукотки // Докл. АН СССР, 1979. Т. 249. № 4. С. 932—934.
- Бешел Р. Флористические соотношения на островах Неоарктики // Бот. ж., 1969. Т. 54. № 6. С. 372—384.
- Биджиев Р. А., Авдалович С. А., Рожнова Т. А. Каргинские морские террасы севера Западной Сибири // Стратигр. и палеогр. позд. кайнозой Арктики. Л., 1982. С. 70—73.
- Бискэ С. Ф. Палеоген и неоген крайнего Северо-Востока СССР. Новосибирск, Наука, 1975. 238 с.
- Блажчишин А. И., Лынькова Т. И., Кириллов О. В., Шкатов Е. П. Строение плиоцен-четвертичной толщи дна Баренцева моря на разрезе: полуостров Рыбачий — острова Земли Франца-Иосифа // Позднечетвертич. история и седиментогенез окраин. и внутр. морей. М., 1979. С. 13—19.
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с.
- Бобров Е. Г. Некоторые черты новейшей истории флоры и растительности южной части Дальнего Востока // Бот. ж., 1980. Т. 65. № 2. С. 172—184.
- (Бобров Е. Г.) Bobrov E. G. On introgressive hybridization and its significans in the evolution of plants // Folia geobot. Phytotax. 1982. № 17. P. 89—96.
- Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация и геоисторические смесы формаций таежной зоны СССР // Бот. ж., 1983. Т. 68. № 1. С. 3—9.
- Богдель И. И. Формирование растительного покрова Белоруссии в голоцене // Матер. геол. изуч. террит. Белоруссии. Минск, 1981. С. 144—148.
- Борисов Л. А. Современные вертикальные движения побережья дальневосточных морей СССР по многолетним колебаниям уровней // Океанология, 1979. Т. 19. № 2. С. 288—292.
- Борисов А. А. Климатография Советского Союза. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. 230 с.
- Борзенкова И. И. Изменение климата в кайнозое. Л.: Гидрометеоздат, 1992. 247 с.
- Борисова О. К. Палеогеографические реконструкции для зоны перигляциальных лесостепей Восточной Европы в позднем дриасе // М.: ИГАН, 1994. С. 125—149.
- Боярская Т. Д. О развитии растительности Тихоокеанского побережья СССР в голоцене // Развитие природы территории СССР в позд. плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 202.
- Боярская Т. Д., Киселев С. В. О некоторых особенностях истории голоценовых биогеоценозов Северо-Восточной Азии // Антропоген. факторы в истории развития соврем. экосистем. М., 1980. С. 195—202.
- Боярская Т. Д., Гунова В. С. О сопряженности результатов палинологического и диатомового анализов (на примере Чукотского опорного разреза) // Новейш. тектоника, новейш. отложения и человек (Москва), 1982. № 8. С. 131—134.
- Брызгалова М. М., Биджиев Р. А. История морских бассейнов севера Западной Сибири в плейстоцене // Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1986. № 1. С. 81—93.
- Будыко М. И. Климат и жизнь. Л.: Гидрометеоздат., 1971. 246 с.
- Будыко М. И. Изменения климата. Л.: Гидрометеоздат., 1974. 280 с.
- Будыко М. И. Климат в прошлом и будущем. Л.: Гидрометеоздат., 1980. 351 с.
- Будыко М. И. Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеоздат., 1984. 488 с.
- Бурашникова Т. А., Муратова М. В., Суетова И. А. Палеотемпературы в эпоху максимума последнего оледенения на территории СССР // Докл. АН СССР, 1979. Т. 244. № 3. С. 723—727.
- Бурашникова Т. А., Муратова М. В., Суетова Н. А. Климатическая модель территории Советского Союза во время голоценового оптимума // Развитие природы территории СССР в поздн. плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 245—251.
- Былинская М. Е., Петров О. М., Хорева И. М. Палеобиогеография антропогена Берингова моря // 11 Конгр. ИНКВА, тез. докл. Т. 1. М., 1982. С. 47—48.
- Былинский Е. Н. История развития и причина образования долинных озер на севере Русской равнины в поздневалдайское время // История озер СССР в поздн. кайнозое. Материалы к 5-му Всес. симпоз., 1979. Ч. 1. Иркутск, 1979. С. 24—28.
- Былинский Е. Н. Причины морских плейстоценовых трансгрессий севера Евразии // Бюл. Комис. по изуч. четверт. периода., 1980. № 50. С. 35—56.
- Былинский Е. Н. Количественная оценка взаимодействия гляциальных изостазии и эвстазии // Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1983. № 1. С. 19—21.
- Васильев В. Н. Эндемы Охотской флоры. // Президенту АН СССР акад. В. Л. Комарову., М.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 191—198.

- Васильев В. Н. Растительность Анадырского края. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 230 с.
- Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 246 с.
- Васильев Ю. М. Соотношение отложений ледниковой и перигляциальной формаций в краевой зоне плейстоценовых ледниковых покровов // Ин-т геол. наук АН УССР. Препр., 1980. № 12. С. 7—9.
- Васютина Л. Г., Кусков А. П. Влияние растительности на склоновые процессы в криогенной зоне // Новые методы физ.-геогр. исслед. МОИП, секц. геогр. М., 1980. С. 41—43.
- Васильчук Ю. К., Серова А. К., Трофимов В. Т. Новые данные об условиях накопления каргинских отложений на севере Западной Сибири // Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода АН СССР, 1984. № 53. С. 28—35.
- Васьковский А. П. Геоморфология // Геология СССР, М.: Недра, 1970. Вып. 30. Т. 2. С. 212—244.
- Вейнберг И. Г., Воцилко М. Е., Стелле В. Я. и др. Спорово-пыльцевые комплексы позднечетвертичных отложений и изменение климата и растительности района Чаунской губы // Палинология в континент. и морских геол. исслед. Рига: Зинатне, 1976. С. 119—132.
- Векслер В. С., Преде Э. И. Радиоуглеродные датировки лаборатории аналитических исследований морских грунтов ВМПО «Союзморинжгеология» // Бюлл. ком. изуч. четверт. периода, 1986. № 55. С. 133—135.
- Величко А. А. Палеогеография, современное состояние природной среды и прогноз // Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 1980а. № 50. С. 12—23.
- Величко А. А. Вопросы палеогеографии и хронологии раннего и среднего плейстоцена // Возраст и распространение максимальн. оледенения Вост. Европы. М.: Наука, 1980б. С. 189—208.
- Величко А. А. Плейстоценовые покровные оледенения Восточной Европы, состояние проблемы и задачи исследований // Плейстоценов. оледенения Вост.-Европ. равнины. М., 1981а. С. 68—80.
- Величко А. А. К вопросу о последовательности и принципиальной структуре главных климатических ритмов плейстоцена // Вопр. палеогеографии плейстоцена ледниковых и перигляциальных областей. М., 1982б. С. 220—246.
- Величко А. А., Андреев А. А., Климанов В. А. Динамика растительности и климата в тундровой и лесной зонах северной Евразии в позднеледниковье и голоцене // Короткопериодные и резкие ландшафтн. изменения за последние 15000 лет. М.: ИГАН, 1994. С. 4—60.
- Верховская Н. Б. Плейстоцен Чукотки. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1986. 112 с.
- Виганк Ф. Палеомагнитные данные и корреляция четвертичных отложений // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1981. № 494. С. 150—156.
- Виноградова А. Н. Геоботанический очерк оленьих пастбищ района реки Пясинья // Тр. Аркт. ин-та, 1937. Т. 63. С. 5—45.
- Возвик Ю. И. Шельф Арктики в позднем плейстоцене и некоторые вопросы палеогляциологии // Колебания уровня морей и океанов за 15000 лет. М., 1982. С. 185—190.
- Волков И. А., Волкова В. С. Осадки трансгрессивных фаз плейстоценового Мансийского озера и великая система стока ледниковых вод Сибири // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1981. № 494. С. 85—91.
- Волкова В. С. Климат Западной Сибири в позднелистоценовое и четвертичное время // Тр. Ин-та геол. и геофиз. Сиб. отд. АН СССР, 1979. Вып. 396. С. 62—73.
- Волкова В. С., Левина Т. П. Растительность голоцена Западной Сибири по палинологическим данным // Развитие природы территории СССР в позд. плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 186—192.
- Волокитина Л. П. Влияние покровного оледенения материка Антарктиды на подводное рельефообразование // Комплекс. исслед. Миров. океана. Тез. докл. Всес. конф. молод. ученых-океанологов. Актуальн. пробл. океанол. Т. 1. М., 1979. С. 61.
- Волькенштейн М. В. Сущность биологической эволюции. // Успехи физич. наук, 1984. Т. 143. Вып. 3. С. 429—466.
- Воскресенский С. С. Причины и время разрушения «моста» между Азией и Америкой // Берингийская суша... Хабаровск, 1973. С. 14—16.
- Воцилко М. Е., Кожевников Ю. П. Отражение современной растительности поверхностными споропыльцевыми спектрами в среднем течении р. Березовки (бассейн р. Колымы) // Бот. ж., 1982. Т. 67. № 7. С. 1100—1111.
- Выркин В. Б. Курумы гольцов Прибайкалья и Северного Забайкалья // Процессы соврем. рельефообр. в Сибири. Иркутск, 1978. С. 88—108.
- Выркин В. Б. Физическое выветривание пород и микроклимат возле снежников гольцов Прибайкалья и Северного Забайкалья // Геогр. и природ. ресурсы, 1980. № 4. С. 101—107.
- Галанин А. В. Ценотическая организация растительного покрова. Владивосток: Изд-во ДВО, 1989. 161 с.
- Гаррисон Л. М., Коротаев В. П., Сидорчук А. Ю. Палеогеоморфологический анализ дельтовой равнины р. Енисей // Вестн. МГУ. Геогр., 1981. № 6. С. 103—109.
- Гасанов Ш. Ш. Строение и история формирования мерзлых пород восточной Чукотки. М.: Наука, 1969. 164 с.

- Гасанов Ш. Ш. Палеогеографические условия на восточной Чукотке во время бореальной трансгрессии // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоизд., 1970. С. 314—322.
- Геденю А. Д. Изменения температуры воздуха в северном полушарии за 90 лет. Л.: Гидрометеоизд., 1973. 97 с.
- Гейзенберг В. Шаги за горизонт. М.: Прогресс, 1987.
- Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947, карта.
- Герасимов И. П. Новые пути в геоморфологии и палеогеографии. М.: Наука, 1976. 210 с.
- Герасимов И. П. Палеоклиматические сценарии // Методы реконстр. палеоклиматов. М.: Наука, 1985. С. 5—7.
- Герасимов И. П., Величко А. А. Современные ведущие направления исследований по палеогеографии антропогена в СССР // Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1982. № 4. С. 6—17.
- Герман И. Позднекайнозойские глобальные тектоно-климатические события и их связь с палео-океанографией Арктики // 11 Конгр. ИНКВА (Международ. союз по изуч. четвертич. периода). Москва, авг., 1982. Тез. докл. Т. 1. М., 1982. С. 67—68.
- Герц О. Ф. Отчеты начальника экспедиции Императорской Академии Наук на Березовку для раскопки трупа мамонта // Изв. импер. акад. наук, XVI, 4, 1902. 82 с.
- Гитерман Р. Е. Палинологическая характеристика нижнеплейстоценовых отложений в нижнем течении р. Колымы // Палинология плейстоцена. Тр. МПК, 1973. Вып. 3. С. 7—10.
- Гитерман Р. Е. История растительности Северо-Востока СССР в плиоцене и плейстоцене. М.: Наука, 1985. 91 с.
- Гитерман Р. Е., Голубева Л. В., Заклинская Е. Д. и др. Основные этапы развития растительности северной Азии в антропогене. М.: Наука, 1968. 215 с.
- Глушкова О. Ю. Оледенение территории Северо-Востока СССР в конце позднего плейстоцена // Развитие природы террит. СССР в позд. плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 78—83.
- Гольдфарб Ю. И., Ложкин А. В., Терехова В. Е. Голоценовая трансгрессия в западной части Берингова моря // Докл. АН СССР, 1980. Т. 250. № 2. С. 410—412.
- Горбацкий Г. В. Северная полярная область. Л.: Изд-во Ленингр. ун-в., 1964. 233 с.
- Горбацкий Г. В. Физико-географическое районирование Арктики. Ч. 1. Полоса материковых тундр. Л., 1967. 136 с.
- Горные фитогеоэкологические системы Субарктики / Отв. ред. Б. Н. Норин. Л.: Наука, 1986. 292 с.
- Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 120 с.
- Городков Б. Н. Растительность Арктики и горных тундр СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Вып. 1. С. 74—128.
- Городков Б. Н. Есть ли родство между растительностью степей и тундр? // Сов. ботаника, 1939. Т. 12. № 6—7. С. 41—66.
- Городков Б. Н. Опыт классификации растительности Арктики // Сов. ботаника, 1946. Т. 14. № 1—2. С. 22—36.
- Городков Б. Н. Происхождение арктических пустынь и тундр // Геоботаника, 1952. Вып. 8. С. 82—98.
- Грант В. Эволюция организмов. Изд. Мир, 1980. 314 с.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Грант В. Эволюционный процесс. М.: Мир, 1991. 488 с.
- Гриббин Дж., Лэм Г. Г. Изменения климата за исторический период // Изменения климата. Л.: Гидрометеоизд., 1980. С. 102—121.
- Григорьев А. А. Закономерности строения и развития географической среды // Избр. геогр. раб. М.: Мысль, 1966. 426 с.
- Григорьев А. А. Типы географической среды. М.: Мысль, 1970. 551 с.
- Гриненко О. В. Верхнекайнозойские отложения Колымской низменности // Кайнозой вост. Якутии. Якутск, 1980. С. 98—113.
- Гричук М. П. Древнейшее материковое оледенение в Европе: его признаки и стратиграфическое положение // Вопр. палеографии плейстоцена ледниковых и перигляциальных областей. М., 1981. С. 7—39.
- Гроссвальд М. Г.) Grosswald M. G. Late Weichsellian ice sheet of Northern Eurasia // Quatern. Res., 1980. Vol. 13. № 1. P. 1—32.
- Гроссвальд М. Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука, 1983. 216 с.
- Гроссвальд М. Г., Возовик Ю. И. Оледенения Берингии: новая рабочая гипотеза // 11 Конгр. ИШКВА. Тез. докл. Т. 1. М., 1982. С. 81—83.
- Гудина В. И., Зыкина В. С., Форонова И. В. Новые данные по четвертичной фауне Сибири // Геол. события антропоген. времени на территории Сибири. Новосибирск, 1982. С. 35—45.
- Гурский Б. П., Левков Э. А., Махнач П. А. и др. Стратиграфическое расчленение антропогена Белоруссии // Материалы по стратигр. Белоруссии. К Межвед. стратигр. совещ. Минск, 1981. С. 122—136.
- Гуслицер Б. И. Перекрывалась ли Печорская низменность покровными ледниками // Тр. ин-т геол. Коми фил. АН СССР, 1983. № 42. С. 59—75.

- Дайсон Д. Л. В мире льда. Л.: Гидрометеонизд., 1966. 286 с.
- Данилов И. Д., Парунин О. Б. Сравнительные результаты радиоуглеродного датирования карбонатных конкреций и растительных остатков из верхнеплейстоценовых отложений каргинской террасы низовьев Енисея // Докл. АН СССР, 1982. Т. 262. № 2. С. 402—404.
- Дегтяренко Ю. П. Развитие побережья северной Чукотки в плейстоцене // Геоморфология и литология береговой зоны морей и других крупных водоемов. М.: Наука, 1971. С. 42—56.
- Дегтяренко Ю. П., Пуминов А. П., Благовещенский М. Г. Береговые линии восточноарктических морей в позднем плейстоцене и голоцене // Колебания уровня морей и океанов за 15000 лет. М., 1982. С. 179—185.
- Демек Я. Теория систем и изучение ландшафта. М.: Прогресс, 1977. 128 с.
- Диви Е. Палеогеография суши в плейстоцене // Четверт. период в США. М.: Мир, 1969. Т. 2. С. 265—282.
- Дирак П. А. М. Величие теории гравитации Эйнштейна // Импакт, 1982. № 1—2.
- Долуханов П. М. Распределение населения и хозяйственное использование природных ресурсов северо-запада Русской равнины в голоцене // Антропоген. факторы в истории развития соврем. экосистем. М., 1980. С. 33—36.
- Дроздов О. А. О структуре и возможных причинах колебаний температуры и увлажнения в голоцене // Пробл. палеогеогр. и палеоклиматол. Л., 1982. С. 42—55.
- Друзин А. В. Температурный режим некоторых почв восточноевропейской лесотундры // Растит. лесотундры и пути ее освоения. Л.: Наука, 1967. С. 44—60.
- Дуброво И. А., Верещагин Н. К. Новые данные о киргизяхском мамонте // Междунар. геол. конгр. Париж, 1980. 26 сессия. Докл. сев. геологов. Палеонтол. Стратигр. М., 1980. С. 88—93.
- Дуброво И. А., Гитерман Р. Е., Горлова Р. Н., Ренгартен Н. В. Позднечетвертичные отложения и палеогеография района обитания киргизяхского мамонтенка // Изв. АН СССР. Сер. геол., 1980. № 10. С. 84—100.
- Дэвис П. Т. Хронология голоценового оледенения в цирке Арапахо, Передовой хребет, Колородо, США // 11 Конгр. ИНКВА. Москва, авг., 1982. Тез. докл. Т. 2. М., 1982. С. 91—92.
- Еленевский А. Г., Дервиз-Соколова Т. Г. Ревизия лютиков (*Ranunculus* L., *Ranunculaceae*) цикла Асги Овсз. // Новости сист. высш. раст., 1981. Т. 18. С. 42—50.
- Егорова Г. Н. Морфолитосистемы и ландшафтная структура (на примере бассейна реки Омолон). Владивосток, 1983. 164 с.
- Егорова И. Н. История развития растительности Камчатки в голоцене // Развитие природы территории СССР в поздн. плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 220—224.
- Елисеев Э. Н., Сачков Ю. В., Белов Н. В. Потоки идей и закономерности развития естествознания. Л.: Наука, 1982. 300 с.
- Ефремов Ю. К. Два логичных этапа в процессе физико-географического районирования // Вестник МГУ, 1960. № 4. С. 244—258.
- Живаго А. В. Морфоструктура антарктического шельфа // Геоморф. и палеогеогр. шельфа. М.: Наука, 1978. С. 75—97.
- Жуковский П. М. Спонтанная и экспериментальная интрогрессия у растений, ее значение в эволюции и для селекции // Бот. ж., 1970. Т. 55. № 3. С. 78—86.
- Зайцев Г. П. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 183 с.
- Зеликсон Э. М. Смена лесных ценогенетических комплексов на протяжении плейстоценового климатического ритма (на примере центра Русской равнины) // Палинсл. четверт. периода. М.: Наука, 1985. С. 45—67.
- Земцов А. А. Палеогеографические загадки Приенисейского Заполярья // Вопр. геогр. Сибири. (Томск), 1983. № 14. С. 3—10.
- Зубаков В. А. Палеогеография Западно-Сибирской низменности в плейстоцене и позднем голоцене. Л.: Наука, 1972. 200 с.
- Зубаков В. А. Глобальные климатические события плейстоцена. Л.: Гидрометеонизд., 1986. 288 с.
- Зубаков В. А. Глобальные климатические события неогена. Л.: Гидрометеонизд., 1990. 221 с.
- Зубаков В. А., Чемезов Ю. Ф. Четвертичные отложения — верхний ярус неогеновой системы // Тр. Всес. н.-и. геол. ин-т, 1982. Т. 319. С. 51—59.
- Иванов В. Ф. Палеогеография позднего плейстоцена и голоцена побережья Восточной Чукотки // Мерзлот.-геол. процессы и палеогеогр. низменности Сев.-Вост. Азии. Магадан, 1982. С. 48—52.
- Иванова И. К. Палеоландшафты Среднего Приднестровья в верхнем плейстоцене // Ин-т геол. наук АН УССР, Препр., 1980. № 15. С. 16—17.
- Ивановский Л. П. Гляциальная геоморфология гор. Новосибирск: Наука, 1981. 173 с.
- Игнатенко И. В., Норин Б. Н., Друзина В. Д. О зональных особенностях пятнистых тундр северо-востока европейской части СССР // Биол. основы исполз. природы севера. Сыктывкар, 1967. С. 49—62.
- Игнатенко И. В., Папернов И. М., Павлов Б. А., Замонц М. Н., Скородумов И. Н. Геофизика и антропогенные изменения ландшафтов Чукотки. М.: Наука, 1987. 271 с.

- Игошина К. Н. Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала (на примере горы Рай-Из) // Бот. ж., 1966. Т. 53. № 3.
- Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растительность сев. Сибири и Дальн. Востока. Л.: Наука, 1966.
- Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды. Л.: Гидрометеоизд., 1979. 375 с.
- Ипатов В. С. Исследование структуры растительных сообществ: Автореф. докт. дисс. Тарту, 1971.
- Исаева Л. Л., Кинд Н. В., Андреева С. М. и др. Геохронология и палеогеография позднего плейстоцена Северо-Сибирской низменности по радиоуглеродным данным // Геохронология четвертич. периода. М., 1980. С. 191—197.
- Исаева Л. Л., Кинд Н. В., Андреева С. М., Бардеева М. А. Четвертичные оледенения севера Средней Сибири // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1981. № 494. С. 98—105.
- Исаева Л. Л., Кинд Н. В. К вопросу о размерах сартанского оледенения на северо-западе Средней Сибири // Четвертич. оледен. Средн. Сибири. М.: Наука, 1986. С. 52—59.
- Исаченко А. Г. Основные вопросы физической географии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1953. 391 с.
- Исаченко А. Г. Геотопология и учение о ландшафте // Изв. ВГО, 1972. Вып. 3. С. 161—173.
- Исаченко А. Г. Методы прикладных ландшафтных исследований. Л.: Наука, 1980. 222 с.
- Исаченко А. Г. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 320 с.
- Исаченков В. А. Плейстоценовые оледенения и проблема формирования приледниковых водоемов северо-запада Русской равнины // История озер СССР в поздн. кайнозое. Ч. I. Иркутск, 1979. С. 31—33.
- Истербрук Д. Дж. Ревизия североамериканской плейстоценовой хронологии, основанная на палеоманнитых, трековых и аминокислотных датировках // 11 Конгр. ИИКВА. Москва, авг., 1982. Тез. докл. Т. 2. М., 1982. С. 114.
- История больших озер центральной Субарктики / Отв. ред. Галазий Г. И., Пармузин Ю. П. Новосибирск, Наука, 1981. 137 с.
- Каплин П. А. Проблема происхождения фиордов и фиордовые побережья СССР // Вопр. геогр., 1959. Т. 46. С. 21—32.
- Каплин П. А. Развитие шельфовой зоны в плейстоцене // Геоморф. и палеогр. шельфа. М.: Наука, 1978. С. 157—163.
- Каплина Т. Н., Рыбакова П. О. Новые данные о развитии растительности приморских низменностей Якутии в голоцене // Докл. АН СССР, 1973. Т. 242. № 5. С. 1144—1147.
- Каплина Т. Н., Ложкин А. В. Возраст аласных отложений приморской низменности Якутии // Изв. АН СССР. Сер. геол., 1979. № 1. С. 69—76.
- Каплина Т. Н., Лахтина О. В., Рыбакова П. О. История развития ландшафта и мерзлых толщ Колымской низменности по радиоуглеродным, криолитологическим и палинологическим данным (на примере разреза Станчиновский Яр на р. М. Анюй) // Геохронология четвертич. периода. М., 1980а. С. 243—253.
- Караваев М. Н., Скрябин С. З. Растительный мир Якутии. Якутск, 1971. 127 с.
- Катенин А. Е. Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin (*Carpifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. ж., 1980. Т. 65. № 3. С. 414—421.
- Кейлоу П. Принципы эволюции. М.: Мир, 1986. 128 с.
- Кессел Х. Возраст донных отложений Балтийского моря в Западно-Эстонском архипелаге по палинологическим данным // Изв. АП ЭстССР. Геол., 1980. Т. 29. № 1. С. 17—23.
- Кинмура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985.
- Кинд Н. В. Некоторые проблемы палеогеографии позднего плейстоцена и голоцена Северной Евразии и Америки // Пробл. геол. и истории четвертич. периода (антропогена). М., 1982. С. 213—226.
- Климанов В. А. Климат северной Евразии в позднеледниковье // Короткопериодные... М.: ИГАН, 1994. С. 61—93.
- Клюкин Н. К. Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 126—168.
- Кобельт В. Географическое распределение животных в холодном и умеренном поясах северного полушария. СПб, 1903. 364 с.
- Кожевников Ю. П. Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—72 гг. // Бот. ж., 1973а. Т. 58. № 7. С. 546—554.
- Кожевников Ю. П. (Рецензия). D. V. Young. The vascular flora of St. Lawrens island with special reference to floristic zonation in the arctic regions // Бот. ж., 1973б. Т. 58. № 10. С. 1011—1014.
- Кожевников Ю. П. Флора и экологические условия района Телекайской рощи (Центральная Чукотка) // Бот. ж., 1974а. Т. 59. № 4. С. 326—334.
- Кожевников Ю. П. Анализ флоры Телекайской рощи и ее окрестностей // Бот. ж., 1974б. Т. 59. № 7. С. 782—792.
- Кожевников Ю. П. Кальцефилия растений на западе Чукотского полуострова // Бот. ж., 1976а. Т. 61. № 2. С. 117—124.
- Кожевников Ю. П. Американский элемент во флоре Чукотки // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976б. С. 312—316.

- Кожевников Ю. П. Американский флористический элемент на Чукотке // *Ареалы растений флоры СССР*. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976в. Вып. 3. С. 15—45.
- Кожевников Ю. П. Флора и экология ландшафтов в истоках р. Канчалан // *Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока СССР*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 30—80.
- Кожевников Ю. П. Критический обзор данных, касающихся флорогенеза Чукотки // *Бот. ж.*, 1977а. Т. 62. № 3. С. 262—276.
- Кожевников Ю. П. Вниз по Майну и Анадырю от Ваеги до Усть-Белой // *Бот. ж.*, 1977б. Т. 62. № 4. С. 364—372.
- Кожевников Ю. П. Орнитологические наблюдения на западе Чукотского полуострова // *Зоол. ж.*, 1977в. Т. 56. № 6. С. 924—928.
- Кожевников Ю. П. Флористическое районирование основания Чукотского полуострова // *Бот. ж.*, 1978а. Т. 63. № 1. С. 21—34.
- Кожевников Ю. П. Некоторые закономерности распределения растений в чукотских ландшафтах // *Бот. ж.*, 1978б. Т. 63. № 3. С. 114—126.
- Кожевников Ю. П. К развитию новой отрасли фитогеографии — экологической флористики // *Тез. докл. VI делег. съезда ВБО*. Л.: Наука, 1978д. С. 222—223.
- Кожевников Ю. П. Ботанико-экологические наблюдения в районе г. Анадырь в 1974 г. // *Флора и растит. Чукотки*. Владивосток, 1978е. С. 24—49.
- Кожевников Ю. П. Растительность и флора окрестностей пос. Марково (бассейн реки Анадырь) // *Там же*, 1978ж. С. 72—94.
- Кожевников Ю. П. Повос о Берингии (обзор, написанный в связи с выходом книги «Берингия в кайнозое») // *Бот. ж.*, 1979а. Т. 64. № 10. С. 968—976.
- Кожевников Ю. П. Новый климатический показатель для Северо-Восточной Азии // *Изв. ВГО*, 1979б. Т. III. Вып. 2. С. 142—146.
- Кожевников Ю. П. Эколого-флористический анализ средней Чукотки. В 3-х частях. Деп. ВИНТИ, 1979 г. 1 ч. — 162 с., 2 ч. — 238 с., 3 ч. — 112 с.
- Кожевников Ю. П. Соотношения видов сосудистых растений северной тайги и лесотундры в средней части бассейна р. Анадырь // *Бот. ж.*, 1980а. Т. 65. № 3. С. 74—80.
- Кожевников Ю. П. Пространственный и временной аспекты физико-географических фаций и прогнозирование развития ландшафта // *Изв. ВГО*, 1980б. Т. 112. Вып. 3. С. 115—120.
- Кожевников Ю. П. Список сосудистых растений Чукотки // *Новости сист. высш. раст.*, 1981. Т. 18. С. 212—224.
- Кожевников Ю. П. Сравнительный анализ флоры и растительности профилей пос. Марково — Русские горы и пос. Ваеги — Алганский кряж // *Биол. раст. и флора севера Дальн. Вост. Владивосток*, 1981а. С. 15—30.
- Кожевников Ю. П. Эколого-флористические пространственные изменения в средней части бассейна реки Анадырь // *Там же*, 1981б. С. 84—96.
- Кожевников Ю. П. Ботанико-экологические наблюдения на Колыме в районе среднего течения р. Березовка и пос. Черский // *Биол. и экол. раст. бас. Колымы*. Владивосток, 1981в. С. 78—88.
- Кожевников Ю. П. Эколого-флористические исследования на рр. Индигирке, Колыме и на северо-западе плато Путорана. В 2-х частях. Деп. ВИНТИ, 1981 г. 1 ч. — 238 с., 2 ч. — 237 с.
- Кожевников Ю. П. К систематике, биологии и экологии представителей бобовых (*Fabaceae*) на юго-востоке гор Бырранга (Таймыр) // *Бот. ж.*, 1981д. Т. 66. № 11. С. 1549—1560. № 12. С. 1730—1740.
- Кожевников Ю. П. Фитогеографическое прогнозирование изменения северных ландшафтов при сооружении водохранилищ // *Геогр. и природ. ресурсы*, 1982а. № 3. С. 14—18.
- Кожевников Ю. П. Основные этапы становления современной флоры Чукотки // VIII Всесоюз. совещ. «Изуч. и освоен. флоры и растит. высокогорий». Свердловск, 1982б. С. 44.
- Кожевников Ю. П. Перспективы региональных и локальных биогеографических исследований // *Пространственная структура экосистем*. Л.: Изд-во Геогр. общ-ва, 1982в. С. 5—35.
- Кожевников Ю. П. Ландшафтные изменения авифауны в юго-восточной части гор Бырранга (Таймыр) // *Там же*, 1982г. С. 86—94.
- Кожевников Ю. П. История ландшафтов Чукотки и смежных территорий. В 3-х частях. Деп. ВИНТИ, 1982д. 1 ч. — 220 с., 2 ч. — 240 с., 3 ч. — 112 с.
- Кожевников Ю. П. Об условиях обитания и захоронения крупных плейстоценовых животных на северо-востоке Азии // *Геогр. и природ. ресурсы*, 1983а. № 1. С. 44—50.
- Кожевников Ю. П. Были ли в Берингии тундро-степи? // X Всесоюз. симп. «Бислогич. проблемы севера». Магадан, 1983б. С. 74.
- Кожевников Ю. П. Род *Stellaria* (*Caryophyllaceae*) в Центральной Азии // *Новости сист. высш. раст.*, 1983в. Т. 20. С. 86—98.
- Кожевников Ю. П. Основные черты растительного покрова в районе озера Аян (центр. плато Путорана) // Всесоюз. конференция «Растит. покров субарктич. высокогорий...». Аватиты: Изд-во АН СССР, 1984а. С. 11—12.

- Кожевников Ю. П. Род *Dryas* L. и его история. В 3-х ч. Деп. ВИНТИ, 1984—1985а. 1 ч. — 240 с., 2 ч. — 220 с., 3 ч. — 230 с.
- Кожевников Ю. П. Геосистемное распределение растений и птиц. В 4-х частях. Деп. ВИНТИ, 1984—1985б. 1 ч. — 270 с., 2 ч. — 240 с., 3 ч. — 225 с., 4 ч. — 245 с.
- Кожевников Ю. П. Историческая фитогеография Чукотки. В 3-х частях. Деп. ВИНТИ, 1984—1985в. 1 ч. — 240 с., 2 ч. — 242 с., 3 ч. — 212 с.
- Кожевников Ю. П. О ландшафтно-экологическом подходе к сравнительному анализу флор (на примере двух конкретных флор Чукотки) // Бот. ж., 1985а. Т. 70. № 3. С. 224—228.
- Кожевников Ю. П. Критические замечания о гвоздичных (*Caryophyllaceae*) Центральной Азии // Повести сист. высш. раст. 1985б. Т. 22. С. 48—62.
- Кожевников Ю. П. К вопросу о тундро-степях Берингии // Биогеография берингийского сектора Субарктики. Владивосток, 1986а. С. 45—51.
- Кожевников Ю. П. Основные этапы становления современной флоры Чукотки // Растит. покров высокогорий. Л.: Наука, 1986б. С. 69—75.
- Кожевников Ю. П. Изменчивость растений с позиций популяционной генетики // Бот. ж., 1987. Т. 72. № 7. С. 538—550.
- Кожевников Ю. П. О южных тундрах // Бот. ж., 1988а. Т. 73. № 1. С. 24—32.
- Кожевников Ю. П. Пространственные изменения растительного покрова на севере европейского Приуралья // Бот. ж., 1988в. Т. 73. № 2. С. 124—132.
- Кожевников Ю. П. Отображение строения растительного покрова разных районов Чукотки с помощью графов // Метод графов в экологии. Владивосток, 1989а. С. 25—36.
- Кожевников Ю. П. Геосистемные аспекты растительного покрова Чукотки. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1989б. 304 с.
- Кожевников Ю. П. География растительности Чукотки. Л.: Изд. ГО СССР, 1989в. 176 с.
- Кожевников Ю. П. Палеогеография рода *Dryas* L. // Четверт. период: методы исслед., стратигр. и экология, 2, VII Всесоюз. совещ. (тез.). Таллинн, 1990а. С. 75—76.
- Kozhevnikov Yu. P. Continuity and uncertainty in vegetational cover // Abst. V Int. Congress Ecology, Yokohama, 1990б. С. 381.
- Кожевников Ю. П. Палеогеография Голарктики в кайнозое. Деп. ВИНТИ, 1992. Ч. 1, № 1223—В92. 240 с. Ч. 2, № 2050—В92. 257 с. Ч. 3, № 2051—В92. 357 с.
- Кожевников Ю. П. Геосистемы северных регионов. Деп. ВИНТИ, 1993а. Ч. 1, № 1248—В93. 199 с.
- Кожевников Ю. П. Философские и методологические аспекты фитогеографии. Деп. ВИНТИ, 1993в. № 654—В93. 267 с.
- Kozhevnikov Yu. P. *Dryas* history // XV Int. Bot. Congress. Abstr. 1993. P. 244.
- Кожевников Ю. П. Сем. 44. *Caryophyllaceae* Juss. // Раст. Центр. Азии. Вып. 11. СПб.: Мир и семья, 1994. С. 13—117.
- Кожевников Ю. П. О связи современной растительности и поверхностных спорово-пыльцевых спектров на Чукотке (бассейн реки Чанталъвеергын) // Бот. ж., 1995. Т. 80. № 5. С. 74—88.
- Кожевников Ю. П. Геосистемы северных регионов. Деп. ВИНТИ, 1995. Ч. 2. № 1391—В95. 285 с.
- Кожевников Ю. П., Железнов Н. К. Орнитологические и териологические наблюдения в верхнем течении Амгуэмы (Чукотский автономный округ) // Бюлл. МОИП, 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 67—75.
- Кожевников Ю. П., Рапова В. В. Ботанико-экологические наблюдения в восточной части гор Бырранга и на смежной увалистой равнине (Таймыр) // Бот. ж., 1983. Т. 68. № 10. С. 932—940.
- Кожевников Ю. П., Украинцев В. В. Некоторые особенности растительного покрова Евразии в древнем голоцене // Бот. ж., 1992. Т. 77. № 8. С. 1—9.
- Кожевников Ю. П., Арсланов Х. А., Боч М. С., Сулержицкий Л. Д., Украинцева В. В. Об информативности палеоботанических материалов с Восточного Таймыра // Бот. ж., 1993. Т. 78. № 3. С. 40—51.
- Колосов Д. М. Проблемы древнего оледенения северо-востока СССР. Л.: Изд-во Главсевморпути, 1947. 218 с.
- Колпаков В. В. Ледниковый и перигляциальный рельеф Верхоянской ледниковой области и новые радиоуглеродные датировки // Региональн. геоморфол. р-нов нов. освоения. М., 1979. С. 83—98.
- Комин Г. Е. Перспективы создания дендрохронологии Западной Сибири // Особенности естеств.-геогр. среды и ист. процессы в Зап. Сиб. Томск, 1979. С. 18—20.
- Комонер Б. Замыкающийся круг. Л.: Гидрометизд., 1974. 279 с.
- Кононов К. Е. Классификация травяной растительности поймы Средней Лены (опыт использования принципов и методов сигматизма) // Экол. и ценол. лугов Центр. Якутии. Якутск, 1978.
- Кононов К. Е. Экологические факторы формирования и развития луговых ценозов поймы реки Лены // Экол. и ценол. лугов Центр. Якутии. Якутск, 1978. С. 7—37.
- Кононов К. Е. Экология луговой растительности поймы реки Лены (Центральная Якутия). Автореф. дисс... докт. биол. наук. М., 1982. 34 с.
- Коншон О. Максимальная стадия вюрмского оледенения в Западном Средиземноморье // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1981. № 494. С. 185—190.

- Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев: Наукова думка, 1982. 261 с.
- Короткевич Е. С. Полярные пустыни. Л.: Гидрометеозид., 1972. 280 с.
- Короткий А. М., Бровка П. Ф., Задков И. И. и др. Последние этапы голоценовой трансгрессии в бассейнах Японского и Охотского морей // Позднечетверт. история и седиментогенез окраин. и внутр. морей. М., 1979. С. 155—163.
- Короткий А. М., Скрыльник Г. П. Анизотропность геоморфологических процессов и асимметрия разновысотных форм рельефа (на примере Дальнего Востока) // Исслед. глобал. факторов климатоморфогенеза Дальн. Вост. Владивосток, 1979б. С. 118—142.
- Костяев А. Г., Боярская Т. Д., Глушанкова Н. И. и др. Новые данные о раннеголоценовых морских осадках и ледяных жилах на западе о. Октябрьской Революции (архипелаг Северная Земля) // Докл. АН СССР, 1981. Т. 256. № 1. С. 183—187.
- Котенев Б. Н., Виноградова П. С., Горшкова Т. И. Стратиграфия позднечетвертичных отложений Норвежско-Гренландского бассейна // Тр. Полярн. НИИ мор. рыб. х-ва и океаногр., 1979. № 42. С. 129—163.
- Котов А. Н., Рябчун В. К. Криогенный комплекс позднелиценевых отложений р. Майн. Ч. 1 // Изд-во ДВНЦ СВКНИИ. Препринт. Магадан, 1986. 53 с.
- Коучмен Л. К., Огорд К. Т., Тринн Р. Б. Берингов пролив. Л.: Гидрометеозид., 1979. 198 с.
- Кошечкин В. И. Позднелиценевый этап движений земной коры на севере Европы // Палеогеогр. обл. скандинавск. материков. оледенений. Л., 1979. С. 94—108.
- Кошечкин Б. Н. Закономерности проявления движений земной коры гляциоизостатической и собственно тектонической природы в ходе эволюции Скандинавского ледникового покрова // Исслед. развития Скандинав. ледников. покрова на территории СССР. Апатиты, 1981. С. 3—11.
- Кошечкин Б. И. Динамика плейстоценового оледенения и природа трансгрессий морских бассейнов на севере Европы // Изв. Всес. геогр. общ-ва, 1984. Т. 116. № 4. С. 323—328.
- Красилов В. А. Теория эволюции: необходимость нового синтеза // Эволюц. исследования. Макроразвития. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 4—12.
- Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 137 с.
- Красножен А. С. История новейшего развития южной части Новой Земли // Геол. Юж. о-ва Нов. Земли. Л., 1982. С. 100-108.
- Крауцлис А. А. Особенности географических градаций топического порядка // Тополог. аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974. С. 24—48.
- Крауцлис А. А. Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск: Наука, 1979. 232 с.
- Криштофович А. П. Происхождение флоры Ангарской суши // Мат. ист. фл. и раст. СССР. М., Л.: Изд. АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 7—41.
- Крупенина Л. А. Палинологическое изучение плейстоцен-четвертичных отложений в северной части Монгольской народной республики // Палинол. четверт. периода. М.: Наука, 1985. С. 68—94.
- Крэри А. П. Научное исследование арктического ледяного острова Т. 3 // К. Родаль «Север». Изд. геогр. лит. М., 1958.
- Куваев В. Б. Растительность равнинной части Якутии в связи с динамикой ландшафтов. Автореф. докт. дисс. М., 1968. 35 с.
- Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л.: Наука, 1980. 248 с.
- Куваев В. Б. Холодные гольцовые пустыни. М.: Наука, 1985. 78 с.
- Кузин И. Л. О происхождении мореноподобных отложений (на примере Западной Сибири) // Изв. Всес. геогр. общ-ва, 1981. Т. 113. № 6. С. 493—501.
- Кузьмина И. Е. О происхождении и истории териофауны сибирской Арктики // Фауна и флора антропогена северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1977. С. 48—66.
- Куница Н. А. Природные ландшафты территории Украины в последнее ледниковье // Физ.-геогр. и геоморфол. Респ. межвед. науч. сб., 1978. № 20.
- Куприянова Л. А. Исследование пыльцы и спор с поверхности почвы из высокоширотных районов Арктики // Бот. ж., 1951. Т. 36. № 3.
- Кэйн А. Вид и его эволюция. М.: Изд. Ин. Лит., 1958. 142 с.
- Лавренко Е. М. Флористический состав перигляциальных степей позднего вюрма в СССР // Изв. АН СССР. Сер. биол., 1981. № 6. С. 863—872.
- Лазарев П. А. О находке ископаемого бизона на реке Индигирке // Кайнозой вост. Якутии. Якутск, 1980а. С. 36—44.
- Лазарев П. А. Условия захоронения скелетных и трупных остатков плейстоценовых млекопитающих // Кайнозой вост. Якутии. Якутск, 1980б. С. 45—52.
- Лазуков Г. И. Берингия и проблема формирования холодовыносливой (арктической) флоры и фауны // Берингийская суша... Хабаровск, 1973. С. 24—26.
- Лаухин С. А., Дроздов Н. И., Стариков А. В., Виноградов С. Н., Сейфуллин Н. Х., Рябинин А. Л., Форова В. С. Радиоуглеродное датирование плейстоцен-голоценовых отложений в долине широтного течения Ангары // Геохрон. четв. периода. М.: Наука, 1980. С. 213—223.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978.

- Лебедева Р. М. К истории ландшафтов Кольского полуострова в голоцене // *Природа и х-во Севера. Мурманск, 1983. № 11. С. 8—11.*
- Лесовская Л. В. Роль леса в формировании прирусловой части поймы свободно меандрирующей реки Десны // *Сб. науч. тр. Харьков. с.-х. ин-т, 1980. Т. 271. С. 62—68.*
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 425 с.
- Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 1972. 548 с.
- Лисс О. Л., Березина Н. А. Развитие болотообразовательного процесса в центральной части Западной Сибири // Развитие природы территории СССР в поздн. плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 224—230.
- Ловелиус Н. В. Изменчивость прироста деревьев. Л.: Наука, 1979. 216 с.
- Ложкин А. В. Изменения климата и растительности Западной Берингии в позднем плейстоцене и голоцене // 11 Конгр. ИНКВА. Тез. докл. Т. 1. М., 1982. С. 156.
- Ложкин А. В., Прохорова Т. П. Результаты палинологического изучения археологических памятников Колымы // Нов. дан. по археол. сев. Дальн. Вост. Материалы Сев.-Вост.-Азиат. комплекс. археол. экспедиции. Магадан, 1980. С. 128—133.
- Лосева Э. И. Средневалдайское море-озеро на западе Большеземельской тундры // Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 1978. № 48. С. 103—112.
- Лукичева А. Н. Северотажная растительность Сибирской платформы в связи с геологическим строением. Л.: Наука, 1972. 62 с.
- Лукичева А. Н., Сабуров Д. Н. Конкретная флора и флора ландшафта // Бот. ж., 1969. Т. 54. № 2. С. 202—210.
- Лю Д., Ли С. Время существования мамонта в Китае и значение его распространения // 11 Конгр. ИНКВА. Москва, авг., 1982. Тез. докл. Т. 2. М., 1982. С. 153—154.
- Майр О. Систематика и происхождение видов. М.: Наука, 1947. 368 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974.
- Максеев В. М., Малаховский Д. Б., Арсланов Х. А., Барановская О. Ф. О каргинских морских отложениях архипелага Северная Земля в связи с вопросом о гляциозостази в западном секторе Арктики // Тр. Ленингр. общ-ва естествоиспыт., 1981. Т. 76. № 2. С. 23—27.
- Максимов Е. В. Проблемы оледенения Земли и ритмы в природе. Л.: Наука, 1972. 296 с.
- Мальшев Л. И. Генетические связи высокогорных флор Сибири и Монголии // Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1968. Т. 15. № 3. С. 114—122.
- Мальшев Л. И., Пенкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири. Предбайкалье и Забайкалье. Новосибирск: Наука, 1984. 265 с.
- Марков К. К. Избранные труды. Палеогеография и новейшие отложения. М.: Наука, 1986. 278 с.
- Марутаев М. А. Гармония как закономерность природы // Золотое сечение. М.: Стройиздат, 1990. С. 130—233.
- Матис Э. Г. Метод системного зоогеографического подхода к познанию региональных энтомофаун // Acta Entomol. Lithuanica. 1981. Vol. 5. P. 24—38.
- Матис Э. Г. Общегеографические понятия полисистемной концепции биогеографии и их содержательное моделирование // Пространств. структура экосистем. Л.: Изд-во Геогр. общ-ва, 1982. С. 33—49.
- Матис Э. Г. Насекомые азиатской Берингии. М.: Наука, 1986. 312 с.
- Мельникова Т. В. Краткая характеристика климатических условий Магаданской области в различные месяцы года. Магадан, 1971. 44 с.
- Мендель Г. Опыт над растительными гибридами. М., Петроград; Гос. Изд., 1923. 37 с.
- Мернер Н. А. Деформация геоида, эвстазия и палеооледенения // 11 Конгр. ИНКВА. Москва, авг., 1982. Тез. докл. Т. 2. М., 1982. С. 177.
- Мернер Н. А., Миха Д., Амбросиус Х. Основные геологические рубежи последних шести миллионов лет // 11 Конгр. ИНКВА (Международ. союз. по изуч. четвертич. периода), Москва, авг., 1982. Тез. докл. Т. 1. М., 1982. С. 175—176.
- Мерсер Дж. Х. Различия и сходство между позднемiocеновым и плейстоценовым мирами: геологические данные по оледенению Южной Аргентины // 11 Конгр. ИНКВА. Москва, авг., 1982. Тез. докл. Т. 2. М., 1982. С. 179—180.
- Методология исследования развития сложных систем. Л.: Наука, 1979.
- Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М.: Мир, 1972. 232 с.
- Миддендорф А. Путешествие на север и восток Сибири. Ч. 1. Отдел IV. Растительность Сибири. СПб., 1867. С. 491—758.
- Микулин А. Г. Липайники Кроноцкого государственного биосферного заповедника. Автореф. канд. дисс. Владивосток, 1989. 24 с.
- Миллер Г. П. Ландшафтные исследования горных и предгорных территорий. Львов, 1974. 186 с.
- Мильков Ф. Н. Воздействие рельефа на растительность и животный мир. М.: Географгиз, 1952. 68 с.

- Мильков Ф. Н. Тип местности как ландшафтный комплекс и его значение для географического познания страны // Разв. и преобр. геогр. среды. М.: Наука, 1964. С. 48—62.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Шаумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Михайлов Н. И. Географические следствия континентального климата северных областей Сибири // Факторы и принципы физ.-геогр. районир. полярных областей Земли. Л.: Геогр. общ-во СССР, 1974. С. 52—58.
- Мозес Ф. Б., Чуа Н. Х. Световые переключатели генов у растений // В мире науки, 1988. № 6. С. 44—50.
- Мойский Э. Основные черты стратиграфии оледенения вистулиан на Польской низменности // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1981. № 494. С. 165—174.
- Мончадский А. С. Экологические факторы и принципы их классификации // Журн. общ. биол., 1962. Т. 23. № 5.
- Морозова Л. Н., Бирюков В. Ю., Волкова Н. А. Основные черты истории развития шельфа Чукотского моря в последниковоое время // Исслед. прибреж. равнин и шельфа аркт. морей. М., 1979. С. 75—80.
- Муратова М. В. История развития растительности и климата юго-восточной Чукотки в неоген-плейстоцене. М.: Наука, 1973. 168 с.
- Муратова М. В., Сустова И. А. Климат и растительные зоны Северной Америки в альтитермале // Вестн. МГУ. Геогр., 1982. № 1. С. 24—31.
- Муратова М. В., Сустова И. А. Сравнительный анализ природы высоких и средних широт северного полушария в климатический оптимум голоцена (5—6 тыс. лет тому назад) // Вестн. МГУ. Геогр., 1983. № 3. С. 38—46.
- Наливкин Д. В. Яркая страница геологической истории Азии // Природа, 1960. № 8.
- Нейштадт М. И., Тюлина Л. Н. К истории четвертичной и послечетвертичной флоры района р. Майн, притока Анадыря // Тр. Аркт. инст., 1936. Вып. 40. С. 78—93.
- (Нейштадт М. И.) Neustadt M. I. On problems of terminology and Subdivision of the Holocene, especially in USSR // *Striae*, 1982. Т. 16. С. 91—94.
- Никифорова К. В. Некоторые проблемы палеогеографии четвертичного периода. Колебания климата, оледенения, изменения уровня Мирового океана, изменения органического мира // Пробл. геол. и истории четвертич. периода (антропогена). М., 1982а. С. 159—177.
- Никифорова К. В. Проблемы стратиграфии, геохронологии и корреляции отложений четвертичной системы. Объем четвертичной системы // Пробл. геол. и истории четвертич. периода (антропогена). М., 1982б. С. 8—35.
- Никифорова К. В., Алексеев М. Н., Агирре Э. Нижняя граница четвертичной (антропогенной) системы // 11 Конгр. ИНКВА. Тез. докл. Т. 2. М., 1982. С. 204—205.
- Никишин Н. А. Особенности развития берегов Соловецких островов в голоцене // Вестн. МГУ. Геогр., 1984. № 5. С. 55—57.
- Никольская М. В., Кинд П. В., Сулержицкий Л. Д., Черкасова М. Н. Геохронология и палеофитологические характеристики голоцена Таймыра // Геохрон. четв. периода. М.: Наука, 1980. С. 176—183.
- Никольская М. В. Палеоботаническая характеристика верхнеплейстоценовых и голоценовых отложений Таймыра // Палеопалинол. Сибири. М., 1980. С. 97—111.
- Никольская М. В., Черкасова М. Н. Динамика голоценовых флор Таймыра (по палеофитологическим и геохронологическим материалам) // Развитие природы территории СССР в поздн. плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 192—207.
- Никонов А. А. Современные вертикальные движения земной коры Северной Америки // Геотектоника, 1978. № 6. С. 110—119.
- Пиценко А. А. О фитоценологических классификациях растительного покрова // Вопр. классиф. раст., 1967. Вып. 27. С. 36—42.
- Пиценко А. А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 128 с.
- Пиценко А. А. Исследования структуры и строения растительного покрова. Л.: Изд-во ЛГУ, 1973. 164 с.
- Повейские отложения и палеогеография плейстоцена Чукотки. М.: Наука, 1980. 295 с.
- Порин Б. Н. Что такое лесотундра // Бот. ж., 1961. Т. 46. № 1. С. 12—24.
- Порин Б. Н. О некоторых понятиях фитоценологии и геоботаники (в их применении к растительному покрову Крайнего Севера) // Бот. ж., 1968. Т. 53. № 9. С. 1286—1294.
- Порин Б. Н. Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1979.
- Порин Б. Н., Игнатенко И. В., Кнорре А. В., Ловелиус П. В. Растительность и почвы лесного массива Ары-Мас (Таймыр) // Бот. ж., 1971. Т. 56. № 9. С. 1272—1283.
- Порин Б. Н. Флористическая, экологическая и фитоценологическая интерпретация строения растительного покрова // Бот. ж., 1984. Т. 69. № 3. С. 273—282.

- Овандер М. Г., Башлаев Д. К. Особенности последнего позднеледникового оледенения Верхоянья // Разв. природы территории СССР в поздн. ледниково-голоценов. М., 1982. С. 74—77.
- Оке Т. Р. Климаты пограничного слоя. Л.: Гидрометеонизд., 1982. 359 с.
- Олюнин В. Н. Происхождение рельефа возрожденных гор. М.: Наука, 1978. 275 с.
- Осадчий С. С. К проблеме соотношения плейстоценовых и ледниковых эпох на территории Забайкальского Севера // Позднеледниковый. история озер в СССР. К II Конгр. ИНКВА в СССР. Москва, 1982, Новосибирск, 1982. С. 61—71.
- Павлов Н. В. Материалы к флоре Пенжинского района на Дальнем Востоке // Президиуму АН СССР акад. В. Л. Комарову. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 601—606.
- Павлова И. С. О распространении и таксономии некоторых *Fabaceae* Дальнего Востока // Бот. ж., 1981. Т. 66. № 3. С. 424—427.
- Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. Атлас-монография / Ред. Герасимов И. П., А. А. Величко. М.: Наука, 1982. 156 с.
- Панов Д. Г. Палеогеография советской Арктики и четвертичное время // Пробл. палеогеогр. четв. периода. М.; Л., 1946. С. 76—96.
- Патерсон У. С. Б. Физика ледников. М.: Мир, 1972. 112 с.
- Певе Т. Л. Геоморфологические процессы в полярных пустынях // Земельн. ресурсы мира, их использа. и охрана. Докл. зарубеж. участников Междунар. симпози., Самарканд, 1976. Т. 2. М., 1980. С. 164—200.
- Петров О. М. Палеогеография Чукотского полуострова в позднем неогене и четвертичном периоде // Антропоген. период в Арктике и Субарктике. М., 1965. С. 24—30.
- Петровский В. В., Королева Т. М. К флоре побережий Восточно-Сибирского моря // Бот. ж., 1981. Т. 66. № 1. С. 24—36.
- Петровский В. В., Заславская (Королева) Т. М. К флоре правобережья р. Колымы близ ее устья // Бот. ж., 1981. Т. 66. № 5. С. 662—673.
- Пидопличко И. Г. К вопросу о смешанной фауне Вестергелльна // Природа, 1947. № 5. С. 68—70.
- Плюснин В. М. Эволюция гольцовых ландшафтов Северного Забайкалья // Позд. ледниково-голоценов. юга Вост. Сиб. К II Конгр. ИНКВА в СССР. Москва, 1982, Новосибирск, 1982. С. 116—125.
- Поздняков А. В. Некоторые закономерности геоморфологических процессов // 14-й Тихоокеан. науч. конгр., Хабаровск, 1979. Ком. С. Ком. Р. Тез. докл. М., 1979. С. 129—130.
- Поздняков А. В. О системном подходе в изучении рельефа // Строение склонов и вопр. мат. моделир. развития рельефа. Владивосток, 1982. С. 5—18.
- Попов Ю. М. Современные ледники в бассейне Индигирки // Природа, 1947. № 4. С. 41—42.
- Попов М. Г. Основы флюрогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с.
- Портенко Л. А. Фауна Анадырского края. Л.: Изд-во Главсевморпути, 1939. Т. 1. 148 с.
- Портенко Л. А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля: в 2 т. Л.: Наука, 1972. Т. 1 — 286 с. Т. 2 — 264 с.
- Поспелова Е. Б., Куваев В. Б. Дополнения к флоре сосудистых растений бассейна реки Большая Боотанка (горы Бырранга, Центральный Таймыр) // Бот. ж., 1994. Т. 79. № 2. С. 112—117.
- Постоленко Г. А. Палеогеоморфологические реконструкции речной сети Верхнеколымского нагорья для изучения и поисков россыпей // Формирование россыпей в речн. долинах. М., 1980. С. 109—113.
- Постоленко Г. А., Джобадзе Т. Ф. Террасовые ряды в речных долинах Верхнеколымского нагорья // Геоморфология, 1982. № 3. С. 58—64.
- Почвы и растительность восточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1970. Ч. 1 — 282 с. 1972. Ч. 2 — 320 с.
- Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. М.: Прогресс, 1986.
- Прикладной климатологический справочник северо-востока СССР / Ред. П. К. Клюкин, Магадан, 1960. 382 с.
- Природа впадины озера Эльгыгытгын. Магадан, 1993. 230 с.
- Проблемы палеоклиматологии. М.: Мир, 1968. 288 с.
- Проблемы физико-географического районирования полярных стран. Л.: Гидрометеонизд., 1971. 168 с.
- Пунининг Я.-М. К., Троицкий Л. С. О плейстоценовых оледенениях на Шницбергене // Материалы гляциол. исслед. Хроника. Обсужд. М., 1979. № 35. С. 204—208.
- Путоранская озерная провинция / Отв. ред. Ю. П. Пармузин, Л. П. Тюлина. Новосибирск: Наука, 1975. 199 с.
- Пьявченко П. И. О взаимоотношениях леса и болота в таежной зоне // Тр. Дарвинск. гос. заповедн., 1979. № 15. С. 24—40.
- Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Высш. шк., 1978. 384 с.
- Равский Э. И. Осадконакопление и климаты Внутренней Азии в антропогене. М.: Наука, 1972. 184 с.
- Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
- Рамад Ф. Основы прикладной экологии. Л.: Гидрометеонизд., 1981.
- Раменский Л. Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. М.: Наука, 1971. 234 с.

- Рапова В. В., Кожевников Ю. П. К флоре юго-восточной части гор Бырранга (Таймыр) // Бот. ж., 1981. Т. 66. № 4. С. 376—782.
- Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, карты.
- Растительность Кронцоцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб., 1994. 230 с.
- Рибристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с.
- Рибристая О. В. и В. М. Шмидт. Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции // Бот. ж., 1972. Т. 57. № 11. С. 1424—1432
- Резанов И. А., Иметхенов А. Б. К палеогеографии позднего плейстоцена Юго-Восточного Прибайкалья // Поздн. плейстоцен и голоцен юга Вост. Сиб. К 11 Конгр. ИНКВА в СССР. Москва, 1982. Новосибирск, 1982. С. 158—165.
- Розанова М. А. Экспериментальные этюды над некоторыми видами *Ranunculus*: 1) о возрастной изменчивости, 2) о *R. monophyllus* Ovcz. в связи с вопросом о виде, 3) о явлении псевдогамии // Дневник всесоюз. съезда ботаников. Л., 1928. С. 48—64.
- Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 268 с.
- Рубинштейн Е. С., Полозова Л. Г. Современное изменение климата. Л.: Гидрометеозд., 1966. 164 с.
- Рухина Е. В. Текстурные особенности некоторых камов // Красв. образования материков. оледенений. Материалы 5-го Всес. совещ. Киев, 1976. Киев, 1978. С. 151—154.
- Рыбакова П. А., Пирумова Л. Г. О смене природных условий арктической Якутии в плиоцен-плейстоцене (по микропалеофитологическим данным) // Палеонтология. Материалы науч. заседаний секц. палеонтол. Моск. общ-ва испытателей природы за 1977—1978. М., 1980. С. 51—52.
- Рябчун В. К. Озерный термокарс на равнинах ледниковой и водноледниковой аккумуляции в Нижнеа-надырской низменности // Природные ресурсы северо-востока СССР. Владивосток, 1976. С. 66—72.
- Савина С. С., Хотипский П. А. Зональный метод реконструкции палеоклиматов голоцена // Развитие природы территории СССР в поздн. плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 231—244.
- Сакс В. П. Четвертичный период в советской Арктике. Л.: Изд-во Главсевморпути, 1948. С. 181.
- Самбук Ф. В. О классификации растительности тундровой зоны // Сов. ботаника, 1937. Вып. 2. С. 44—58.
- Самоорганизация в природе и обществе. Тезисы докл. и сообщ. Л.: Наука, 1988.
- Сапоева А. С. Палинологическое обоснование стадийности зырянского оледенения в Южном Верхоянье // Мерзлот. исслед. в осваиваем. р-нах СССР. Новосибирск, 1980. С. 173—176.
- Сафронова И. Н., Соколова М. В. Сравнительная характеристика четырех конкретных флор гор Бырранга (Таймыр) // Бот. ж., 1989. Т. 74. № 3. С. 718—731.
- Сахарова Е. И., Устюгова Р. И., Бурьянова О. П. Следы сартанского оледенения в бассейнах нижнего течения рек Курейки и Северной // Оледенения и палеоклиматы Сибири в плейстоцене. Новосибирск, 1983. С. 45—54.
- Сахарова Е. И., Дмитриев Л. В. О возможных путях движения последнего ледника на междуречье рек Курейки и Большой Кожарки (по данным изучения состава крупнообломочного материала из осадков ледникового комплекса) // Вестн. МГУ. Геогр. М., 1983. 14 с. Деп. в ВИНИТИ 29. 11. 83. № 6129.
- Свиточ А. А., Базилевская Л. И., Боярская Т. Д. Новейшие отложения и палеогеография острова Айон (Чаунская губа) // Докл. АН СССР, 1979. Т. 245. № 6. С. 1462—1466.
- Свиточ А. А., Базилевская Л. И., Боярская Т. Д., Воскресенская Л. И. Развитие верхней части шельфа юго-восточной Чукотки в плейстоцене // Новейш. тектоника, новейш. отложения и человек. М., 1980. № 7. С. 156—161.
- Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. 488 с.
- Селиванов А. О., Степанов В. П. Изменения уровня Японского моря и влажности климата Приморья в голоцене. Археологический подход // Океанология, 1981. Т. 21. № 4. С. 673—677.
- Селиверстов Ю. П. О соотношении аллювиальных и ледниковых образований в горах Южного Алтая // Вестн. ЛГУ. Сер. геол. и геогр. 1967. Вып. 6. С. 80—86.
- Селиверстов Ю. П. Покровные образования севера Внутренней Азии и их ресурсно-экологический потенциал // Четверт. период... VIII Всесоюз. совещ. (тез.). Таллинн, 1990. Т. 3. С. 109—110.
- Семенов И. В., Сиско Р. К. К проблеме единого физико-географического районирования моря и суши Арктики // Факторы и принципы физ.-геогр. районир. полярных областей Земли. Л.: Геогр. об-во СССР, 1974. С. 10—26.
- Серебряков И. Г. Основы направления эволюции жизненных форм у покрытосемянных растений // Бюлл. МОИП, 1955. Т. 60. № 3. С. 71—91.
- Сергиенко В. Г. Флора полуострова Каппин. Л.: Наука, 1986. 147 с.
- Симонов А. П. О формировании некоторых специфических черт вещественного состава средне- и верхнеплейстоценовых донных морен севера Печорской низменности // Тр. Геол. ин-т АН СССР, 1980. № 350. С. 156—166.
- Синская Е. П. Динамика вида. М., Л.: Огиз, 1948. 526 с.

- Скворцов А. К. Сущность таксона и проблема внутривидовой систематики растений (некоторые соображения и предложения) // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1971. № 5.
- Соболев Л. Н. Растительность и почвы как элемент ее мест обитания. Физико-географическое районирование // Казахстан. М., Л., 1950. С. 44—50.
- Соболев Л. Н. Опыт составления экологической схемы для степей южного Урала // Вопр. классиф. раст. Свердловск, 1961. Вып. 27. С. 78—86.
- Соболев Л. Н. Продуктивность растительности и географическая среда // Геофизика ландшафта. М.: Наука, 1967. С. 24—32.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Солнцев Н. А. Снежники. М.: Географгиз, 1949а. 58 с.
- Солнцев Н. А. О морфологии природного географического ландшафта // Вопросы географии. Ландшафтоведение. М.: Изд-во геогр. лит., 1949б. С. 48—66.
- Солнцев Н. А. О взаимоотношениях «живой» и «мертвой» природы // Вестн. МГУ, 1960. Т. 1. № 6. С. 119—128.
- Солнцев Н. А. В чем различие между фацией и биогеоценозом // Вестн. МГУ, 1967. Т. 5. № 2. С. 17—26.
- Соломатин В. И., Балу Ю. Б. Погребенные остатки глетчерного льда на севере Западной Сибири // Соврем. и древнее оледенение равнин и горных р-нов СССР. Л., 1982. С. 66—77.
- Сочава В. Б. По тундрам бассейна Пенжинской губы // Изв. ГГО. 1932. Т. 94. № 4—5. С. 46—58.
- Сочава В. Б. К истории флоры южной части азиатской Берингии // Бот. ж., 1933. Т. 18. № 4. С. 30—44.
- Сочава В. Б. Ландшафт и фитоценоз // Рефер. н.-н. работ за 1945. М.; Л., 1947. С. 22—26.
- Сочава В. Б. Теоретические положения топологии степных геосистем // Топология степных геосистем. Л.: Наука, 1971. С. 4—15.
- Сочава В. Б. Геотопология как раздел учения о геосистемах // Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974. С. 6—29.
- Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах. М.: Наука, 1978. 320 с.
- Сочава В. Б. Переменные состояния и инварианты растительного покрова // Соврем. пробл. биогеографии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. С. 10—13.
- Справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеоизд., 1968. Вып. 33. 220 с. 1969. 220 с.
- Справочник по климату СССР. Магадан, 1970. Вып. 33. 240 с.
- Спурр С. Г., Барнес Б. В. Лесная экология. М.: Лесная промышл., 1984.
- Суворов В. В. Современное понятие о виде и внутривидовой классификации в связи с охраной генофонда растений // Систем. экол. подход к соврем. пробл. с. х. науки. Горький, 1980. Ч. 2. С. 80—92.
- Суетова И. А., Бурашникова Т. А., Муратова М. В. Реконструкция палеоклимата Восточной Сибири и Дальнего Востока за последние 20 тысяч лет и возможный прогноз // 14-й Тихоокеан. науч. конгр. Хабаровск, 1979. Ком. С. Ком. Д. Тез. докл. М., 1979. С. 195—196.
- Суздальский О. В., Загорская Н. Г. Палеогеографические корни ландшафтного районирования Арктики // Факторы и принципы физ.-геогр. районир. полярных областей Земли. Л.: Геогр. об-во СССР, 1974. С. 36—42.
- Сукачев В. Н. О находке ископаемой арктической флоры на р. Иртыше у с. Демьянского Тобольской губернии // Изв. имп. Акад. наук, 1910. Сер. 6. № 4. С. 24—42.
- Сукачев В. Н. Исследование растительных остатков из пищи мамонта, найденного на реке Березовке Якутской области // Науч. результ. экспл. снаряженной Импер. акад. наук для раскопки мамонта, найденного на реке Березовке в 1901 г. СПб., 1914. Т. 3. 41 с.
- Сукачев В. П. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). Л.; М.: Книга, 4-е изд., 1928. 174 с.
- Сукачев В. Н. Главнейшие понятия из учения о растительном покрове // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Вып. 1. С. 44—68.
- Сукачев В. П. О принципах генетической классификации в биогеоценологии // Журн. общ. биол., 1944. Т. 5. № 4. С. 208—226.
- Сукачев В. П. Основы теории биогеоценологии // Юбил. сборник АН СССР, посвящ. 30-летию Великой Октябрьской революции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. Т. 2. С. 24—48.
- Сукачев В. П. О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз // Вопросы географии. ландшафтоведение. М.: Изд. геогр. лит., 1949. С. 16—24.
- Сукачев В. П., Горлова Р. П., Педоссева А. К., Метельцева Е. П. О растительности перигляциальных зон центральной части Русской равнины // ДАН СССР, 1959. Т. 125. № 2. С. 4—8.
- Сухорукова С. С. Плейстоценовые морены Среднего Енисея и низовьев Оби // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1981. № 484. С. 73—78.
- Таймыро-Североземельская область. Л.: Гидрометеоизд., 1970. 374 с.
- Танфильев Г. И. Главнейшие черты растительности России // Варминг Е. Распределение растений. СПб., 1902. С. 4—72.

- Тараканов А. Г. Пятна-медальоны в высокогорье Тянь-Шаня // Геоморфология, 1982. № 3. С. 74—82.
- Тахтаджян А. Л. Тектология: история и проблемы // Системные исследования. М., 1972. С. 7—112.
- Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. 292 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Микроэволюция. М., 1974.
- Тихомиров Б. А. Краткий очерк долинной растительности Пенжинского района // Тр. Дальн.-Вост. филиала АН СССР. Сер. бот., 1935. Т. 1. С. 85—112.
- Тихомиров Б. А. Динамические явления в растительности пятнистых тундр Арктики // Бот. ж., 1957а. Т. 42. № 11. С. 1348—1359.
- Тихомиров Б. А. К характеристике флоры и растительности термальных источников юго-востока Чукотки // Бот. ж., 1957б. Т. 42. № 9.
- Тихомиров Б. А. О несуществовавшей экспедиции Бенкендорфа на р. Индигирку // Изв. ВГО. 1959. Т. 90. С. 163—166.
- Тихомиров Б. А. Особенности биосферы Крайнего Севера // Природа, 1971. № 11. С. 4—9.
- Тихомиров Б. А., Штепа В. С. К характеристике лесных форпостов в низовьях р. Лены // Бот. ж., 1956. Т. 41. № 8. С. 718—728.
- Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований // Журн. русс. бот. общ., 1931. Т. 16. № 1. С. 5—22.
- Толмачев А. И. Флора центральной части восточного Таймыра // Тр. поляр. комис. 1932—35. Вып. 8. 206 с.
- Толмачев А. И. О характере арктоальпийских и некоторых локально связанных с ними элементов флоры в районе рек Пинеги и Сотки // Мат. ист. разв. флор евр. севера СССР. Архангельск, 1938. С. 12—30.
- Толмачев А. И. О некоторых закономерностях распределения растительных сообществ в Арктике // Бот. ж., 1939. Т. 24. № 5. С. 276—288.
- Толмачев А. И. О количественной характеристике флор и флористических областей. М.; Л., 1941. 44 с.
- Толмачев А. И. К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта // Сов. бот., 1943. Вып. 4.
- Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Наука, 1954. 146 с.
- Толмачев А. И. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор Северного полушария // Мат. по истории флоры и раст. СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 76—98.
- Толмачев А. И. О *Saxifraga flagellaris* Willd. и родственных ей видах камнеломок // Бот. мат. (Ленинград), 1959. Вып. 19. С. 156—187.
- Толмачев А. И. О происхождении арктической флоры // Вопр. бот., 1963. Вып. 3. С. 32—48.
- Толмачев А. И. Богатство флор как объект сравнительного изучения // Бот. ж., 1970. Т. 65. № 9. С. 836—848.
- Толмачев А. И., Токаревских С. А. Исследование района «лесного острова» у р. Море-Ю в Большеземельской тундре // Бот. ж., 1966. Т. 53. № 4. С. 312—324.
- Толмачев А. И., Юрцев Б. А. История арктической флоры и ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан. Л.: Гидрометеонд., 1970. С. 112—118.
- Томирдиаро С. В. Лессово-ледовая формация Восточной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1980. 184 с.
- Томирдиаро С. В., Крохин Е. М. Озера // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 220—246.
- Траат Х. О., Иванов Н. Ф., Шаплык А. В. Новые данные о стратиграфии и формировании четвертичных отложений Печорской низменности // Стратигр. и тектоника Европ. Сев.-Вост. СССР. Тр. 9. Геол. конф. Коми АССР. Т. 4. Сыктывкар, 1982. С. 100—104.
- Троицкий С. Л. Современный антигляциализм. М.: Наука, 1975. 163 с.
- Тронов М. В. Ледники и климат. Л.: Гидрометеонд., 1966. 407 с.
- Тюлина Л. Н. О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношениях с тундрой // Тр. Аркт. инст., 1936. Вып. 40. С. 4—88.
- Удра И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наукова думка, 1988. 197 с.
- Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. М.: Сельхозгиз, 1968. 284 с.
- Украинцева В. В. Растительность теплых эпох позднего плейстоцена и вымирание некоторых крупных растительноядных млекопитающих // Бот. ж., 1979. Т. 64. № 3. С. 318—330.
- Украинцева В. В., Арсланов Х. А., Белорусова Ж. М., Боч М. С. Растительность и природные условия бассейна реки Большой Лесной Рассохи в верхнем плейстоцене (в связи с находкой мамонта) // Бот. ж., 1981. Т. 66. № 10. С. 1444—1453.
- Украинцева В. В., Арсланов Х. В., Белорусова Ж. М., Устьинов В. Н. Первые данные о раннеголоценовой флоре и растительности острова Большой Ляховский (Новосибирский архипелаг) // Бот. ж., 1989. Т. 74. № 6. С. 782—793.
- Уошборн А. Л. Мир холода. Геокриологические исследования. М.: Прогресс, 1988. 382 с.

- Уранов А. А. Количественное выражение межвидовых отношений в растительном сообществе // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1955. Т. 60. Вып. 3. С. 31—48.
- Урванцев П. П. Таймыр — край мой северный. М.: Мысль, 1978. 238 с.
- Урванцев П. П. Открытие Норильска. М.: Наука, 1981. 174 с.
- Успенский С. М. Жизнь в высоких широтах (на примере птис). М.: Мысль, 1969. 248 с.
- Ухачева В. П. К выявлению поясных рубежей в горных странах // Изв. ВГО, 1978. Т. 110. Вып. 1.
- Ухачева В. П. Количественный подход к определению границ поясных экосистем (на примере Восточного Памира) // Пространств. структура экосистем. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982.
- Ухачева В. П., Кожевников Ю. П. Современные флористические связи Чукотки и Аляски и их вероятный генезис // X Всесоюз. симпозиум. Биологич. проблемы севера. Магадан, 1983. С. 75.
- Ухачева В. П., Кожевников Ю. П. Выявление флористических поясов в горных районах (на примере юго-западной части плато Путорана) // Бот. ж., 1984. Т. 69. № 6. С. 753—761.
- Ухачева В. П., Кожевников Ю. П. Высотное размещение растений в районе озера Аян (плато Путорана) // Бот. ж., 1987. Т. 72. № 5. С. 589—598.
- Фаустова М. А. Ритмы дегляциации на рубеже позднеледниковье-голоцен // Короткопериодные... М.: ИГАН, 1994. С. 94—103.
- Федоренко В. А. Новые данные об оледенении Путоранского центра (на основе материалов по Норильскому району) // Соврем. и древнее оледенение равнин и горн. р-лов СССР. Л., 1978. С. 57—65.
- Фейрбридж Р. В. Планетарные инерционные циклы и индикаторы палеоклимата голоцена // 11 Конгр. ИНКВА. Москва, авг., 1982. Тез. докл. Т. 2. М., 1982. 296 с.
- (Филиппченко Ю. А.) Philipchenko. Gene und Entwicklung der Artenform beim Weizen // Biol. Zbl., 1929. № 49.
- Флора Путорана / Ред. Л. И. Малышев. Новосибирск: Наука, 1976. 288 с.
- Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 274 с. Т. 2. 316 с. Т. 3. 294 с. 1977. Т. 4. 312 с.
- Флора Сибири. *Rosaceae*. Новосибирск: Наука, 1988. 199 с.
- Флора Центральной Сибири: в 2 т. / Ред. Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Новосибирск: Наука, 1979. 1048 с.
- Флоренсов П. А., Лут Л. Ф., Белова В. А., Голдырев Г. С. История развития впадины оз. Байкал // Позднелайнозойск. история озер в СССР. К 11 Конгр. ИНКВА в СССР. Москва, 1982. Новосибирск, 1982. С. 6—11.
- Ханвелл Дж., Ньюсон М. Методы географических исследований // Физическая география. Вып. 2. М.: Прогресс, 1977. 390 с.
- Хейссер К. Ботанико-географические исследования плейстоцена Аляски и северо-западного побережья Тихого океана // Четверт. период в США. М.: Мир, 1969. Т. 2. С. 111—132.
- Хейссер К. Дж. История развития растительности северо-западных районов США, включая Аляску // Природные условия США в позднечетверт. время. Л.: Гидрометеоизд., 1986. С. 180—198.
- Хиббард К., Рей Л., Сэвидж Д. и др. Четвертичные млекопитающие Северной Америки // Четверт. период в США. М.: Мир, 1969. Т. 2. С. 150—172.
- Хмелева Н. В., Шевченко Б. Ф. Об особенностях развития курумов (по данным стационарных и экспериментальных исследований) // Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1980. № 6. С. 95—101.
- Холинг К. С., Базыкин А. Д., Бруннел П. и др. Экологические системы: адаптивная оценка и управление. М.: Мир, 1981. 397 с.
- Хомутова В. И. Палеогеографические этапы развития озер Северо-Запада (по палинологическим данным) // История озер СССР в поздн. кайнозое. Материалы к 5-му Всем. симпозиуму, 1979. Ч. 1. Иркутск, 1979. С. 33—37.
- Хомченко С. И., Никитина З. И., Медведев Ю. О., Крисон Х. П. Некоторые результаты изучения биоты при комплексных исследованиях топогеосистем // Топологич. аспекты учения о геосистемах. Новосибирск, Наука, 1974. С. 104—132.
- Хотинский Н. А. Три типа изменения климата Северной Евразии в голоцене // Колебания увлажненности Арало-Каспийск. региона в голоцене. М., 1980. С. 5—12.
- (Хотинский Н. А.) Chotinski N. A. Палеогеографические принципы выделения и расчленения голоцена в СССР. Palaeogeographical principles of the definition and subdivision of the Holocene of USSR // Striae, 1982. V. 16. P. 95—98.
- Хотинский П. А. Развитие растительности СССР в голоцене // 11 Конгр. ИНКВА. Тез. докл. Т. 3. М., 1982. С. 327—329.
- Хохряков А. П. Ксерофильный элемент во флоре высокогорий северо-восточной Сибири // Всесоюз. сов. по вопрос. изуч. и осв. флоры и раст. высокогор. (тезисы). Баку; Л., 1971. С. 17—18.
- Хохряков А. П. О некоторых флористических границах в Магаданской области // Биол. растений суши севера Дальн. Вост. Владивосток, 1971. С. 14—19.
- Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 270 с.
- Хохряков А. П. Автохтонный и миграционный элементы берингийского центра формообразования во флоре Колымского нагорья // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 96—102.

- Хохряков А. П. Степная флора в бассейне Колымы // Экол.-ценот. и геогр. особенности растит. М.: Наука, 1983. С. 218—231.
- Хохряков А. П. К вопросу об аксиомах и постулатах современного селекционизма // Эволюц. исследования. Макроэволюция. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 13—23.
- Хохряков А. П. Адаптационезис как основное содержание эволюционного процесса и его возможные движущие силы // Там же. С. 26—36.
- Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 397 с.
- Хохряков А. П. Географический анализ высокогорной флоры Колымского нагорья // Тр. МОИП. Отд. биол., 1987. Т. 92. Вып. 3. С. 53—68.
- Хохряков А. П. Географический анализ флоры речных долин и морских побережий Колымского нагорья // Тр. МОИП. Отд. биол., 1987. Т. 92. Вып. 4. С. 90—104.
- Хромов С. П. Климат, макроклимат, местный климат, микроклимат // Изв. ВГО, 1952. Т. 84. № 3. С. 17—26.
- Хромов С. П. Метеорология и климатология для географических факультетов. Л.: Высшая школа, 1968. 296 с.
- Цейтлин С. М. Зональная корреляция перигляциальных отложений (некоторые палеогеографические аспекты проблемы генезиса лессов) // Междунар. геол. конгр., Париж, 1980. 26 сессия. Докл. сов. геологов. Четвертич. геол. и геоморфол. Дистанцион. зондир. М., 1980. С. 94—97.
- Черетели Д. В., Майсурадзе Г. М. К палеогеографии верхнего плейстоцена Грузии // Бюлл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 1980. № 50. С. 116—122.
- Несельск П. Ф., Ледбеттер М. Т., Осборн Н. И. и др. Основные палеоокеанографические изменения позднемiocенового-четвертичного южного океана в связи с оледенениями Северного и Южного полушарий // II Конгр. ИНКВА. Москва, авг., 1982. Тез. докл. Т. 2. М., 1982. С. 317—318.
- Черкасова М. П. Диатомовые водоросли в межледниковых каргинских отложениях левобережья р. Ханганги // Систематика, эволюция, экол. водорослей и их значение в практ. геол. исслед. Тез. докл. 2-го Всес. палеоальгол. совещ. Киев, 17—19 нояб., 1981. Киев, 1981. С. 139—141.
- Цвелев Н. П. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
- Чэни Р. В. Третичные флоры северного обрамления Тихого океана и связь их с климатом // Проблемы палеоклиматологии. М.: Мир, 1968. С. 42—46.
- Четвериков С. С. Проблемы общей биологии и генетики. Новосибирск: Наука, 1983. 273 с.
- Чигир В. Г. Криогенный структурный микрорельеф // Пробл. криодитол. М., 1979. № 8. С. 66—101.
- Чистяков А. А. Аллювиальные отложения и вопросы формирования речных долин // XI Конгресс ИНКВА. Итоги и перспективы. М.: Наука, 1985. С. 28—32.
- Чои Д. Р., Накаяма Т., Торимае К., Мияно М. Геологическое строение дна северо-восточной части Японского моря // Тихоокеан. геол., 1982. № 5. С. 3—20.
- Шафрановский И. И. Симметрия в природе. Л.: Недра, 1985. 168 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 220 с.
- Швецов П. Ф., Корейша М. М. Об экзогенном процессе, называемом нивацией // Геоморфология, 1981. № 4. С. 24—30.
- Швегер Ч. Позднечетвертичная палеоэкология района стоянки Оппон-Пюргедж. Северо-Западная Аляска // Берингийская суша... Хабаровск, 1973. С. 110—112.
- Шевелев И. Ш. О формообразовании в природе и искусстве // Золотое сечение. М.: Стройиздат, 1990. С. 6—129.
- Шедудякова В. А. Растительность бассейна реки Индигирки // Сов. бот. 1938. № 4—5. С. 43—79.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964.
- Шер А. В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего северо-востока СССР и Северной Америки. М.: Наука, 1971. С. 237.
- Шер А. В. Млекопитающие и Берингийская суша в позднем кайнозое: дискуссионные вопросы и пути их решения // Берингийская суша... Хабаровск, 1973. С. 21—23.
- Шер А. В. История тундростенных биоценозов Северо-Восточной Азии // II Конгр. ИНКВА (Международ. союз по изуч. четвертич. периода). Москва, авг., 1982. Тез. докл. Т. 1. М., 1982. С. 296—297.
- Шер А. В., Зажигин В. С. Новые данные о позднелиценевой и раннечетвертичной фауне млекопитающих Колымской низменности // Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. геол. 1978. Т. 53. № 5. С. 160.
- Шер А. В., Кандин Т. Н., Гитерман А. Е., Ложкин А. В., Архангелов А. А., Вирнина Е. И., Зажигин В. С., Киселев С. В., Кузнецов Ю. В. М., XIV Тихоокеанский научный конгресс. Хабаровск, авг., 1979. Путеводитель Научной экскурсии по проблеме «Позднекайнозойские отложения Колымской низменности». Тур II. Тихоокеан. науч. ассоц. М., 1979. 117 с.
- Шешина О. П. Четвертичные палиноценозы севера Западно-Сибирской низменности // Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. геол., 1980. Т. 55. № 4. С. 136.
- Шило Н. А. Рельеф и геологическое строение // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 10—42.
- Шило Н. А., Гитов Э. Э. Геоморфология и палеогеография бассейна ручья Киргилых на месте находки гтрупа мамонтенка // Магадан. мамонтонок. Л., 1981. С. 10—24.

- Шило Н. А., Ложкин А. В., Титов Э. Э., Шумилов Ю. В. Киргилыхский мамонт. М.: Наука, 1983. 214 с.
- Шиятов С. Г. Реконструкция колебаний климата и динамики полярной границы леса на севере Западной Сибири за последние 900 лет на основе анализа радиального прироста деревьев // Особенности естеств.-геогр. среды и ист. процессы в Зап. Сиб. Томск, 1979. С. 21—23.
- Шиятов С. Г. Анализ смен лесной растительности на массиве Иремель (Южный Урал) при помощи использования старых фотоснимков // VIII Всесоюз. совещ. «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий» (тез. докл.). Свердловск, 1982. С. 102.
- Шиятов С. Г. Понятие о верхней границе леса // Раст. мир Урала и его антропоген. измен. Свердловск, 1985. С. 32—58.
- Шлюков А. И., Восковская Л. Т., Лященко М. Г. и др. Прогресс новой ТЛ технологии на Русской равнине // Четвертичный период... VII Всес. совещ. Тез. докл. Таллинн, 1990. Т. 3. С. 185—186.
- Шмелев И. П. Третья сигнальная система // Золотое сечение. М.: Стройиздат, 1990. С. 237—241.
- Шмыгун П. Е. Докерамические комплексы из четвертичных отложений Северного Байкала // Рельеф и четвертич. отложения Станового нагорья. М., 1981. С. 120—128.
- Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике // Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с.
- Шнитников А. В., Бердовская Г. М., Земляничина Л. А. и др. Плейстоцен-голоценовая история озер Тянь-Шаня по новейшим данным // Геохронология четвертич. периода. М., 1980. С. 159—168.
- Шофман И. Л. Геохронология и палеогеография позднего антропогена внеледниковой области северо-востока Сибирской платформы // Геохронология четверт. периода. М., 1980. С. 223—230.
- Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л.: Наука, 1981. 141 с.
- Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М., 1966.
- Южные тундры Таймыра / Ред. Ю. А. Чернов, Н. В. Матвеева. Л.: Наука, 1986. 208 с.
- Экман И. М., Лийва А. А. Об абсолютной хронологии «большого» вюрма-валдая на Онежско-Ладожском перешейке (по данным датировок С¹⁴) // Геохронология четвертичного периода. М., 1980. С. 54—62.
- Эшби У. Р. Конструкция мозга (Происхождение адаптивного поведения). М.: Мир, 1964.
- Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. 19. 62 с.
- Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 169 с.
- Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. ж. 1975. Т. 60. № 1. С. 24—34.
- Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.
- Юрцев Б. А., Сафронова И. Н. Дискуссия об отношении комплексного ботанико-географического районирования к неботаническим видам природного районирования // Бот. ж. 1973. Т. 38. № 10. С. 864—872.
- Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористические ограничения и разделение Арктики // Арктич. флористич. область. Л.: Наука, 1978. С. 9—104.
- Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Г. М., Разживин В. Ю. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщения 1, 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122. Вып. 6. С. 74—83.
- Юрцев Б. А., Коробков А. А. Флористические находки в бассейне Анадыря (1977 г.) // Бот. ж. 1979. Т. 64. № 5. С. 609—622.
- Юрцев Б. А., Секретарева Н. А. Тнэквеемская чозелисовая роща на севере Нижнеанадырской изменности // Эколого-ценотич. и географич. особенности растительности. М.: Наука, 1983. С. 232—248.
- Яровой М. И. Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта // Сов. бот. 1939. № 1. С. 21—40.
- Ястреба Н. В. Анализ взаимоотношений тундровых растений в разных экологических условиях севера Западной Сибири // Экол. фитоценозов и их динам. М., 1980. С. 115—120.
- Ager T. A. Vegetation history of Western Alaska during the Wisconsin glacial interval and Holocene // Paleocol. Beringia, Jena: Acad. Press. 1982. P. 75—93.
- Ahearn J., Bailey R. E. Pollen record from Chippewa Bog, Lapeer County, Michigan. Mich. Acad. 1980. Vol. 12. № 3. P. 297—308.
- Aigner J. S. Anangula: An 8500 B. P. coastal occupation in the Aleutian Islands // Quartar. Jahrb. Erforsch. Eiszeitalters und Steinzeit. 27—28 Bd. Bonn, 1977. S. 65—102.
- Alley N. F. Middle wisconsin stratigraphy and climatic reconstruction, southern Vancouver Island, British Columbia // Quartern. Res. 1979. Vol. 11. № 2. P. 213—237.
- Alley N., Chatwin S. Late Pleistocene history and geomorphology, southwestern Vancouver Island, British Columbia // Can. J. Earth. Sci. 1979. Vol. 16. № 9. P. 1645—1657.
- Anderson E. Hybridization of the habitat // Evolution. 1948. Vol. 2. № 1. P. 72—88.
- Anderson E. Introgressive hybridization. New-York, 1949. 146 p.
- Andersen B. G. The deglaciation of Norway 15000—10000 B. P. // Boreas. 1979. Vol. 8. P. 79—87.
- Andersen B. G. The deglaciation of Norway after 10000 B. P. // Boreas. 1980. Vol. 9. № 4. P. 211—216.

- Anderson D. J. Studies on structure in plant communities. IV. Cyclical succession in *Dryas* communities from north-west Iceland // *J. Ecol.* 1967. Vol. 55. № 3. P. 118—138.
- Andrew J. T. Sea history of arctic coast during the Upper Quaternary: dating, sedimentary sequences, and history // *Progr. Phys. Geogr.* 1978. Vol. 2. № 3. P. 375—407.
- Andrew J. T. On the reconstruction of Pleistocene ice sheets: a review // *Quatern. Sci. Rev.* 1980. Vol. 1. № 1. P. 1—30.
- Andrews J. T. Holocene glacier variations in the Eastern Canadian Arctic: a review // *Striae.* 1982. Vol. 18. P. 9—14.
- Ashby E. Statistical ecology. II-A reassessment // *Bot. review*, 1948. Vol. 14. № 4. P. 72—84.
- Ashmore S., Leatherman S. P. Holocene sedimentation in Port Royal Bay, Bermuda // *Mar. Geol.*, 1984. Vol. 56. № 1—4. P. 289—298.
- Atkinson K. Vegetation zonation in the Canadian Subarctic // *Area.* 1981. Vol. 13. № 1. P. 34—47.
- Baadsvik K. Phytosociological and ecological investigations in an alpine area at Lake Kamtjern, Trollheimen Mts, Central Norway // *Kong. norsk. vidensk. selsk.* 1974. № 5. P. 114—136.
- Barnowsky C. W. A record of Late Quaternary vegetation from Davis Lake, southern Puget lowland, Washington // *Quatern. Res.*, 1981. Vol. 16. № 2. P. 221—239.
- Barsch D. Geomorphologische Bilanzierung in der hohen Arktis Beispiel der Oobloyah Bay, dem Expeditionsgebiet der Heidelberg-Ellesmere-Insel-Expedition // *Verh. Dtsch. Geographentag.* 1983. Bd 43. S. 91—92.
- Beget T. J. Tephrochronology of late Wisconsin deglaciation and Holocene glacier fluctuations near Glacier Peak, North Cascade Range, Washington // *Quatern. Res.*, 1984. Vol. 21. № 3. P. 304—316.
- Beget T. E. Early Holocene glacier advance in the North Cascade Range, Washington // *Geology.* 1981. Vol. 9. № 9. P. 409—413.
- Bennike O. Skov-tundra i Nordgazonland i Plio-Pleistocæn-plantegeografiske implikationer // *Dansk geol. Foren. Arsskrift*, 1984. København, 1985. № 28. S. 111—112.
- Benson L. Plant taxonomy; methods and principles. New-York, 1962. 286 p.
- Benum P. *Hippophaë rhamnoides* L. og *Isatis tinctoria* L.: Tromus fylke // *Norsk. Bot. For. Medd.* 1939. B. 80. P. 82—86.
- Berglund B. E., Lagerlund E. Eemian and Weichselian stratigraphy in South Sweden // *Boreas.* 1981. Vol. 10. № 4. P. 323—362.
- Bjorndalen J. E. Phytosociological studies of basiphilous pine forests in Grenland, Telemark, SE Norway // *Norw. J. Bot.* 1980. Vol. 1. 27. № 3. P. 139—161.
- Bick H. A postglacial pollen diagram from Angmagssalik, East Greenland // *Medd. Gronland.* 1978. Vol. 204. № 1. 22 p.
- Birks H. J. B. Modern pollen assemblages and vegetational history of the moraines of the Klutlan Glacier and its surroundings, Yukon Territory, Canada // *Quatern. Res.* 1980. Vol. 14. № 1. P. 101—129.
- Birks H. J. B. Long-distance pollen in Late Wisconsin sediments of Minnesota. U. S. A.: a quantitative analysis // *New Phytol.* 1981. Vol. 87. № 3. P. 630—661.
- Bliss L. S. North American and Scandinavian tundras and polar deserts // *Tundra ecosystems: a comparative analysis.* Cambridge et al., 1981. P. 76—94.
- Bocher T. W. Climate, soil, and lakes in continental West Greenland in relation to plant life. København, 1949. 44 p.
- Bocher T. W. Oceanic and continental vegetational complexes in Southwest Greenland, København, 1954. 202 p.
- Bocher T. W. The study of ecotypical variation in relation to experimental morphology // *Regn. Veg.* 1963. Vol. 27. № 2. 124 p.
- Bodere J.-Cl. Les niveaux marins postglaciaires de l'Islande // *Bull. Assoc. frans etude Quatern.* 1977. Vol. 14. № 53. P. 76—78.
- Boellstorff J. North American Pleistocene stages reconsidered in light of probable Pliocene-Pleistocene continental glaciation // *Science.* 1978. Vol. 202. № 4365. P. 305—307.
- Bonnefont J.-C. Le rôle geomorphologique des racines des arbres forestiers. 2. Les actions chimiques et biologiques // *Rev. geogr. Est.* 1981. Vol. 21. № 4. P. 277—291.
- Boyko H. Climatic, ecoclimatic and hydrological influences on vegetation // *Plant Ecology.* Unesco. 1955. 124 p.
- Brunton D. F. Taxonomy and status of *Silene uralensis* subsp. *ogilviensis* comb. nov. (Caryophyllaceae) in Yukon Territory, Canada // *Can. J. Bot.* 1981. Vol. 59. № 7. P. 1361—1362.
- Braun-Blanquet J. Die vegetationsverhältnisse der Snecestufe in den Rätischleponitischen Alpen // *Natur. Gesselsch.* 1913. B. 48.
- Braun-Blanquet J. Plant sociology. The study of plant communities. N. Y., London, 1932.
- Bridgewater P. B. Phytosociological studies in the British heath formation. II Heaths of the *Vaccinio-Genistetalia* R. (Schubert 1960), and species poor heaths of the *Ulicetalia minoris* (P. Duvign. 1944) J. M. Gehu, 1973 // *Phytocoenologia.* 1981. Vol. 9. № 1—2. P. 27—52.
- Briggs D., Walters S. M. Plant variation and evolution. Verona, 1969.

- Britton M. E. Vegetation of the arctic tundra. Oregon, 1966. 64 p.
- Brookes L. A. Limits of Wisconsinan glaciation in Eastern and Northern Canada // *Geosci. Can.* 1979. Vol. 6. № 1. P. 20—21.
- Brunsen D., Thornes J. B. Landscape sensitivity and change // *Trans. Inst. Brit. Geogr.* 1979. Vol. 4. № 4. P. 463—484.
- Buccheri G. Pteropods as climatic indicators in quaternary sequences: a Lower-Middle Pleistocene sequence outcropping in Cava Puléo (Ficarazzi, Palermo, Italy) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeocol.* 1984. Vol. 45. № 1. P. 75—86.
- Cain S. A. Foundation of plant geography. New York, London, 1944. 556 p.
- Calkin P. E., Ellis J. M. A lichenometric dating curve and its application to Holocene glacier studies in the central Brooks Range, Alaska // *Arct. and Alp. Res.* 1980. Vol. 12. № 3. P. 245—264.
- Calkin P. E., Ellis J. M. A cirque-glacier chronology based on emergent lichens mosses // *J. and Glaciol.* 1981. Vol. 27. № 97. P. 511—515.
- Caldwell M. M., Robberecht R., Billings W. D. A steep latitudinal gradient of solar ultraviolet B-radiation in the arctic-alpine life zone // *Ecology*, 1980. Vol. 61. № 3. P. 600—611.
- Carlson S. A., Denney E. Microbioclimat: one tool for environmental assessment // *Prof. Geogr.* 1970. Vol. 30. № 1. P. 14—28.
- Champion S. Dendrochronology // *Nature*, 1980. Vol. 284. № 5758. P. 663—664.
- Chappell V. H. $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$ age support of an interstadial sea level of -40 m at 30,000 yr. b. p. // *Nature*, 1978. Vol. 276. № 5688. P. 602—604.
- Church M., Mark D. M. On size and scale in geomorphology // *Progr. Phys. Geogr.*, 1980. Vol. 4. № 3. P. 342—390.
- Churchill R. R. Aspect-related differences in badland slope morphology // *Ann. Assoc. Amer. Geogr.* 1981. Vol. 71. № 3. P. 374—388.
- Clausen J., Keck D. D., Hiesey W. M. Regional differences in plant species // *Amer. naturalist.* 1941. Vol. 75. 210 p.
- Clements F. E. Plant succession and indicators. New York, 1928. 453 p.
- Colinvaux P. A. Quaternary vegetational history of Arctic Alaska // *Bering Land Bridge. Stanford*, 1967. P. 69—80.
- Colinvaux P. A., West F. H. The beringian ecosystem // *Paleoecol. Beringia. New York, London et al.*, 1982. P. 44—50.
- Coope G. R., Dickson J. H., McCutcheon A., Mitchell G. F. The lateglacial and early postglacial deposit at Drumurcher, Co. Onaghan // *Proc. Roy. Irish Acad.*, 1979. B 79. № 5. P. 63—85.
- Corbellini G., Valentino E. Note geomorfologiche sulle aree esplorate dalla II spedizione alpinistico-scientifica italiana nella Terra di Baffin (penisola di Cumberland) // *Natura*, 1977. Vol. 8. № 3—4. P. 181—196.
- Croizat L. Space, time, form: the biological synthesis. Caracas, 1962. 881 p.
- Cui L. Дискуссия о необходимости введения термина «перигляциальный период». Китай // *Бинчуань дунту, J. Glaciol and Cryopedol.* 1983. Vol. 5. № 1. P. 13—20.
- Swynar L. C. A late-quaternary vegetation history from Hanging Lake, northern Yukon // *Ecol. Monogr.* 1982. Vol. 52. № 1. P. 1—24.
- Damman A. W. II. An ecological subdivision of the Island of Newfoundland // *Biogeogr. and Ecol. Isl. Newfoundl. Hague et al.* 1983. P. 163—206.
- Dansereau P. Description and recording of vegetation upon a structural basis // *Ecology*. 1951. Vol. 32. № 27. P. 24—38.
- Dansereau P. The scope of biogeography // *Revue canad. de biol.* 1951. Vol. 10. № 1. P. 5—17.
- Dansereau P. Biogeography: an ecological perspective. New York, 1957. 346 p.
- Dansereau P. Ecological impact and human ecology. New York, 1966. 24 p.
- Dansereau P., Buell P. F., Dagon R. A universal system for recording vegetation. II A methodological critique and an experiment // *Sarracenia*. 1966. № 10. P. 18—29.
- Darlington P. J. Jr. The cost of evolution and the impression of adaptation // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1977. Vol. 74. № 4. P. 3—17.
- Daubenmire R. F. Plants and environment. New York, London, 1947. 314 p.
- Dawson K. S. A. Prehistory of the interior forest of northern Ontario // *Boreal Forest Adapt.: North Algonians.* N. Y.; London, 1983.
- Delorme L. D., Zoltai S. C. Distribution of an arctic ostracod fauna in space and time // *Quatern. Res.* 1984. Vol. 21. № 1. P. 65—73.
- Diamond J. M. Critical areas for maintaining viable populations of species // *Breakdown and Restoration Ecosyst. Proc. Conf. Rehabil. Severely Damaged Land and Freshwater Ecosyst. Temper. Zones.* Reykjavic, 1976. New York—London, 1978.
- Dionne J.-C. An outline of the eastern James Bay coastal environments // *Pap. Geol. Surv. Can.* 1978—1980. № 80. P. 311—338.

- Dionne J.-C. Formes d'éjection periglaciaires dans le Bouclier laurentidien. Quebec // Rev. geomorphol. dyn. 1981. Vol. 30. № 4. P. 13—124.
- Dionne J.-C. Frostheaved bedrock features: a valuable permafrost indicator // Geogr., phys. et quatern. 1983. Vol. 37. № 3. P. 241—251.
- Douglas I. Climatic geomorphology. Present-day processes and Landform evolution. Problems of interpretation // Z. Geomorphol. 1980. Supplementbd. № 36. P. 27—47.
- Duplessy J. C., Delibrias G., Turon J. L., Pujol C., Duprat J. Deglacial warming of the northern Atlantic Ocean, correlation with the paleoclimatic evolution of the European continent // Paleogeogr., Paleoclimatol., Paleoevol. 1981. Vol. 35. № 2—4. P. 121—144.
- Du Rietz G. E. The main units of the biological systematics // Sv. bot. tidskr., 1930. Vol. 24. № 2. P. 4—26.
- Du Rietz G. E. Factors controlling the distribution of species in vegetation // Proc. Inter. Congress Plant Sci., 1929. № 1. P. 673—675.
- Dyke A. S. Radiocarbon-dated Holocene emergens of Somerset Island, central Canadian Arctic // Pap. Geol. Surv. Can. 1979. № 18. P. 307—318.
- Dyke A. S., Zoltai S. C. Radiocarbon-dated mudbois, Central Canadian Arctic // Pap. Geol. Surv. Can. 1980. № 80—1B. P. 271—275.
- Edlund S. A. Reconnaissance vegetation studies on western Victoria Island, Canadian Arctic Archipelago // Pap. Geol. Surv. Can. 1983. № 83—1B. P. 71—81.
- Edlund S. A., Egginton P. A. Morphology and description of an outlier population of treesized willows on western Victoria Island, District of Franklin // Pap. Geol. Surv. Can. 1984. № 84-1A. P. 279—285.
- Elias S. A. Holocene insect fossils from two sites at Ennadai Lake, Keewatin, Northwest Territories, Canada // Quatern. Res. 1982. Vol. 17. № 3. P. 371—390.
- Elliott-Fisk D. L. The stability of the northern Canadian tree limit // Ann. Assoc. Amer. Geogr., 1983. Vol. 73. № 4. P. 20—36.
- Elisens W. I., Packer I. G. A contribution to the taxonomy of the *Oxytropis campestris* complex in northwestern North America // Can. J. Bot. 1980. Vol. 80. № 16. P. 1820—1831.
- Ellis S. Physical and chemical characteristics of a podzolic soil formed in neoglacial till, Okstindan, Northern Norway // Arct. and Alp. Res. 1980. Vol. 12. № 1. P. 65—72.
- England J. Isostatic adjustments in a full glacial sea // Can. J. Earth Sci. 1983. Vol. 20. № 6. P. 895—917.
- Engler A. Monographie *Saxifraga*. Berlin, 1872.
- Engler A., Irmscher E., Revision von *Saxifraga* Sect. *Hirculus* und neue Arten anderer Sectionen // Bot. Jahrb. 1913. Bd 48. S. 565—610.
- Erlich P. R., Raven P. H. Differentiation of populations // Science. 1969. Vol. 165. P. 1228—1232.
- Fager E. W. Determination and analysis of recurrent groups // Ecology. 1957. Vol. 38. № 4. P. 48—62.
- Falipon C. Legende et realitet. Les mammoths // Viner. et fossiles. 1982. Vol. 8. № 92. P. 18—22, 31—34.
- Fernald M. L. Persistence of plants in unglaciated areas of boreal America // Mem. Amer. Ac. Arts and sci., 1925. Vol. 15. № 3. 124 p.
- Fillon R. H., Williams D. F. Glacial evolution of the Plio-Pleistocene: Role of continental and Arctic Ocean ice sheets // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1983. Vol. 42. № 1—2. P. 7—33.
- Florin M. The Younger *Dryas* vegetation at Kolmarden in southern central Sweden // Boreas. 1979. Vol. 8. № 2. P. 145—152.
- Folletstad B. A., Olsson I. U. The C¹⁴ age of the «Toten» mammoth, eastern Norway // Boreas. 1979. Vol. 8. № 3. P. 307—312.
- Foster D. R., King G. A., Glaser P. H., Wright H. E. Origin of string patterns in boreal peatlands // Nature, 1983. Vol. 306. № 940. P. 256—258.
- Fredskjold B. Paleobotanical investigations of some peat deposits of Norse age at Qagssiarssuk, South Greenland // Medd. Gronland, 1978. Vol. 204. № 5. 41 p.
- Fries M. Ragvaldsmossen. A pollen-analytical study of the post-glacial forest history at the «limes norrlandicus», South-Central Sweden // Acta phytogeogr. succ. 1980. № 68.
- Fuji N. Pollen analysis of the Postglacial deposits in Lagoon Kahoku-gata, Central Japan // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. Vol. 21: Congr., Kyoto, 25 Aug., 1980. Pt. 2. Stuttgart, 1981. P. 745—748.
- Funder S. Ice-age plant refugia in East Greenland // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1979. Vol. 28. № 3—4. P. 279—295.
- Gangloff P. Signification paleoclimatique des formes periglaciaires reliques du Quebec meridional // Biul. perygl. ITN, 1981. № 28. P. 187—196.
- Gangloff P. Les fondements geomorphologiques de la theorie des palconunataks: le cas des monts Torngats // Z. Geomorphol. 1983. Vol. 27. Supplementbd. № 47. P. 109—136.
- Gardner J. The movement of material on debris slopes in the Canadian Rocky Mountains // Geomorphol. 1979. Vol. 23. № 1. P. 45—57.
- Geiger R. The climate near the ground. Cambridge, Massachusetts, 1957. 444 p.

- Gjessing J., Spjeldnaes N. Dating of the Grefsen moraine and remarks on the deglaciation of southeast Norway // Norsk. geogr. tidsskr. 1979. Vol. 33. № 2. P. 71—81.
- Godwin H. The history of the British flora. Cambridge, 1956. 363 p.
- Good R. The geography of the flowering plants. London, Colchester, 1964. 642 p.
- Goodall D. W. Quantitative aspects of plant distribution // Biological reviews. 1952. Vol. 27. P. 24—58.
- Griggs K. F. The edge of the forest in Alaska and the reasons for its position // Ecology. 1934. Vol. 15. № 2. P. 17—28.
- Griggs K. F. The ecology of rare plants // Bull. Torrey Bot. Club. 1940.
- Griggs K. F. The timberlines of northern America and their interpretation // Ecology, 1946. Vol. 27. № 4. P. 14—32.
- Grime J. P. Evidens for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Amer. Nat., 1977. Vol. 111. № 982. P. 112—126.
- Grove J. M. The glacial history of the Holocene // Progr. Phys. Geogr. 1979. Vol. 3. № 1. P. 1—54.
- Guilicher A. Cryoplanation littorale et cordons glaciels de basse mer dans la region de Rimouski, cote sud de l'estuaire du Saint-Laurent Quebec // Geogr., phys. et quatern. 1981. Vol. 35. № 2. P. 155—169.
- Gurnell A. M. Heathland vegetation, soil moisture and dynamic contributing area // Earth Surf. Process. and Landforms, 1981. Vol. 6. № 6. P. 553—570.
- Hadac E. On the history of the flora of Iseland // Studia Bot. Chechosl. 1948. № 9.
- Haerberli W., King L., Flotton A. Surface movement and lichen-cover studies at the active rock glacier near the Grubengletscher, Wallis, Swiss Alps // Arct. and Alp. Res. 1979. Vol. 11. № 4. P. 421—441.
- Hald M., Vorren T. O. A shore displacement curve from the Troms district, North Norway // Nor. geol. tidsskr. 1983. Vol. 63. № 2—3. P. 103—110.
- Hall K. Freeze-thaw activity at a nivation site in northern Norway // Arct. and Alp. Res. 1980. Vol. 12. № 2. P. 183—194.
- Hansen H. M. Life forms as age indicators. Bingskjoberg, 1956.
- Harper J. R., Owens E. H., Wiseman W. J. Arctic beach processes and the thaw of ice-boulder sediments in the littoral zone // Proc. 3rd Int. Conf. Permafrost. Edmonton, 1978. Vol. 1. Ottawa, 1978. P. 194—199.
- Hayes M. O., Ruby C. H., Stephen M. F., Wilson S. J. Geomorphology of the southern coast of Alaska // Proc. 15th Coast. Eng. Conf., Honolulu, Haw. 1976. Vol. 2. New York, N. Y., 1977. P. 1992—2008.
- Henoeh W. E. S., Luckman B. H., Baranowski S. A new Holocene locality from Castleguard Meadows, Banff National Park, Alberta. // Z. Geomorphol. 1979. Vol. 23. № 4. P. 383—395.
- Herman Y., Hopkins D. M. Arctic oceanic climate in Late Cenozoic time // Science. 1980. Vol. 209. № 4456. P. 557—562.
- Hoeg H. J. Vegetational development from about 12000 to 6000 years B. P. in the counties of Agder and Telemark, South Norway // Norsk. Geogr. tidsskr. 1982. Vol. 36. № 4. P. 211—224.
- Hopkins D. The cenozoic history of Beringia — a synthesis // Bering Land Bridge, Stanford, 1967. P. 327—342.
- Hopkins D. The paleogeography and climate history of Beringia during late cenozoic time // Inter-Nord, 1972. № 12. 62 p.
- Hulten E. A. Outline of the history of Arctic and boreal biota during the quaternary period. Stockholm, 1937. 248 p.
- Hulten E. A. The ampli-atlantic plants and their phytogeographical connections. Stockholm, 1958. 634 p.
- Hulten E. Flora of Aleutian islands. 2 ed. Codicote, New York, 1960. Vol. 53. № 4. P. 72—98.
- Hulten E. A. The distributional conditions of the flora of Beringia // Pacific basin biogeography. Honolulu, 1963. P. 42—48.
- Hulten E. A. The circumpolar plants. Stockholm, 1964. Vol. 1. 268 p. Vol. 2. 284 p.
- Hulten E. The *Satisfraga flagellaris* complex // Sv. Bot. Tidskr. 1964. Vol. 58. № 1. P. 22—36.
- Hulten E. A. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, 1968. 1004 p.
- Hulten E. A. The plant cover of Southern Kamtschatka. Stockholm, 1972. 68 p.
- Hulten E. A. Supplement to flora of Alaska and neighboring territories // Bot. Notis. 1973. Vol. 126. 72 p.
- Jenic I., Bures L., Bunesova Z. Syntaxonomic study of vegetation in Velka Kotlina Cirgue. The Sudeten Mountains // Folia geobot. et phytotaxon. 1980. Vol. 15. № 1. P. 1—28.
- Janke W., Kliewe H. Zur holozanen Entwicklung im Bereich der sudlichen Ostsee, dargestellt am Beispiel des nordostlichen Kustengebietes der DDR // Baltica. 1982. Vol. 7. P. 75—82.
- Jonson A. W., Packer J. G. Distribution, ecology and citology of the Ogotoruk Creek flora and the history of Beringia // Bering Land Bridge. Stanford, 1967. P. 64—71.
- Jonsson S. On the geomorphology and past glaciation of Storoya, Svalbard // Georg. ann. 1983. A65. № 1—2. P. 1—17.
- Izco I. The role of phytosociological data in floras and taxonomy // Bot. J. Linnean Soc. 1980. Vol. 80. № 2. P. 12—44.
- Iversen J. The development of Denmark's nature since the last glacial. Kobenhavn, 1973. 82 p.
- Kallio P., Sonesson M. International cooperation in treeline research // Arctic. 1983. Vol. 36. № 1.

- Kay P. A. Multivariate statistical estimates of Holocene vegetation and climate change, forest-tundra transition zone, NWT, Canada // *Quatern. Res.* 1979. Vol. 11. № 1. P. 125—140.
- Kazuhiro T. Environmental changes in Eastern Asia during the past 2000 years: volcanism, tectonism, climate, and paleoceanography // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1980. Vol. 32. № 1—2. P. 89—97.
- Kearney M. S. Recent seedling establishment at timberline in Jasper National Park, Alta // *Can. J. Bot.* 1982. Vol. 60. № 11.
- Kelso S. Range extensions of vascular plants from the Seward Peninsula, northwest Alaska // *Rhodora.* 1983. № 85. P. 371—379.
- Kelso S. Vascular flora and phytogeography of Cape Prince of Wales, Seward Peninsula, Alaska // *Can. J. Bot.* 1989. № 67. P. 3248—3259.
- Kjemperud A. A shoreline displacement investigation from Frosta in Trondheimsfjorden, Nord-Trøndelag, Norway // *Norsk geol. tidsskr.* 1981. Vol. 61. № 2. P. 1—15.
- King J. E. Pollen analysis of some farmdalian and woodfordian deposits, Central Illinois // *Wisconsinian, Sangamonian and Illinoian Stratigr. Cent. Ill. Midw. Friends Pleistocene 16th Field Conf. Urbana, 1979.* P. 109—113.
- Klassen R. A. Aspects of the glacial history of Bylot Island, District of Franklin // *Pap. Geol. Surv. Can.*, 1981. № 81—1A. P. 317—326.
- Klassen N. A., Boldue A. Ice flow directions and drift composition, Churchill Falls, Labrador // *Pap. Geol. Surv. Can.*, 1984. № 84-1A. P. 255—258.
- Klycz P., Lindner L. Evolution of the marginal zone and the forefield of the Bunge Glacier, Spitsbergen // *Acta geol. pol.* 1982. Vol. 32. № 3—4. P. 253—266.
- Kolp O. Eustatic und Isostatic in sudlichen Ostseeraum // *Baltica.* 1982. Vol. 7. P. 37—49.
- Kolstrup E., Buchart B. A pollen analytical investigation supported by an ^{18}O -record of a Late Glacial lake deposit at Graeng // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1982. № 3—4. P. 205—230.
- Kuchler A. W. The relation between classifying and mapping vegetation // *Ecology.* 1951. Vol. 43. № 2. P. 3—17.
- Kuhle M. Zur geomorphologie von S-Dickson Land (W-Spitzbergen) mit Schwerpunkt auf der quartaren Vergletscherungsgeschichte // *Polar forschung.* 1983. Vol. 53. № 1. P. 31—57.
- Kullman L. Radiocarbon dating of subfossil Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the southern Swedish, Scandes // *Boreas.* 1980. Vol. 9. № 2. P. 101—106.
- Lamb H. F. Late Quaternary vegetational history of southeastern Labrador // *Arct. and Alp. Res.* 1977. Vol. 12. № 2. P. 117—135.
- Lankauf K., Preisner Z. Geomorphology of the forefield of the Waldemar Glacier (Oscar II Land, NW Spitsbergen) // *Acta Univ. N. Copernici. Geogr.* 1982. № 16. P. 63—78.
- Larry D. A. Mead J. L., Martin P. S. Chronology and died of mammothus from Eurasia and temperate North America // 27 *Международ. геол. конгресс (тез. докл.). Т. 1. М., 1984.* С. 237.
- Leslie A. C., Walters S. M. The occurrence of *Lemna minuscula* Herter in the British Isles // *Watsonia* (Gr. Brit.). 1983. Vol. 14. № 3. P. 243—248.
- Li J.-J., Xu S.-Y. Исследования развития рельефа и четверичных оледенений северного Пакистана // *Дили сюэбао, Acta geogr. sin.* 1983. Vol. 38. № 1. P. 11—24.
- Liljequist G. H. High latitudes. Stockholm, 1993.
- Lindner L., Marks L., Pekala M. Late quaternary glacial episodes in the hornsund region of Spitsbergen // *Boreas.* 1984. Vol. 13. № 1. P. 35—47.
- Lindroth C. H. The Aleutian islands as a route for dispersal across the North Pacific // *Pacific basin biogeography.* Honolulu: Bishop Museum Press. 1963. P. 121—131.
- Looman I. The vegetation of the Canadian Prairie Provinces. II The grasslands. Part 2. Mesic grasslands and meadows // *Phytocoenologia.* 1981. Vol. 9. № 1—2. P. 1—26.
- Löffler E. Pleistocene and present-day glaciations // *Biogeogr. and Ecol. New Guinea.* Vol. 1. Part I—3. The Hague e. a., 1982. P. 39—55.
- Love D. The postglacial development of the flora of Manitoba: a discussion. Montreal. 1959. 42 p.
- Lowe J. J., Gray J. M. The Stratigraphic Subdivision of the Lateglacial of NW Europe: A Discussion // *Stud. Lateglac. North-West Eur. Incl. Pap. Present. Symp. Quatern. Res. Assoc. London, Jan. 1979.* Oxford e. a. 1980. P. 157—175, 177—199.
- Lucman B. H., Osborn G. D. Holocene Glacier fluctuations in the Middle Canadian Rocky Mountains // *Quatern. Res.* 1979. Vol. 11. № 1. P. 62—77.
- Luder P. Die landschaftsökologische Diversität. Begriffsdiskussion und Versuch der empirischen Kennzeichnung // *Angew. Bot.* 1981. Bd 55. № 3—4. S. 321—329.
- Lundqvist Jan. Outlines of the Weichsel Glacial in Sweden // *Geol. foren. Stockholm forhandl.* 1974. Vol. 96. № 4. P. 327—339.
- Mackay J. R. Contemporary pingos: a discussion // *Biul. perygl. LTN.* 1978. Sec. 3. № 27. P. 133—154.
- Mackay J. R. Active layer slope movement in a continuous permafrost environment, Garry Island, Northwest Territories, Canada // *Can. J. Earth Sci.* 1981. Vol. 18. № 11. P. 1666—1680.

- Macmahon J. A., Andersen D. C. Subalpine forests: a world perspective with emphasis on western North America // *Progr. Phys. Geogr.* 1982. Vol. 6. № 3. P. 369—425.
- Macculloch D. S. Quaternary geology of the Alaskan shore of Chukchi Sea // *Bering Land Bridge*. Stanford, 1967.
- Macdonald M. M., Ritchie J. C. Modern pollen spectra from the Western Interior of Canada and the interpretation of late quaternary vegetation development // *New Phytol.* 1986. Vol. 103. № 1. P. 245—268.
- Macpherson J. B. Postglacial vegetational history of the eastern Avalon Peninsula, Newfoundland, and Holocene climatic change along the eastern Canadian seaboard // *Geogr., phys. et quatern.* 1982. Vol. 36. № 1—2. P. 114—118.
- Markgraf V., Scott L. Lower timberline in central Colorado during the past 15000 yr. // *Geology*. 1981. Vol. 9. № 5. P. 231—234.
- Mason H. L. The edaphic factor in narrow endemism. I. The nature of environmental influences // *Madrono*, 1946. Vol. 8. № 7. P. 112—132.
- Mason H. L. The edaphic factor in narrow endemism. II. The geographic occurrence of plants of highly restricted patterns of distribution // *Madrono*, 1946. Vol. 8. № 8. P. 41—62.
- Mason H. L., Stout P. K. The role of plant physiology in plant geography // *Ann. review of plant phys.* 1954. P. 78—101.
- Maynard Smith J. Recombination and the rate of evolution // *Genetics*, 1974. Vol. 78. P. 299—304.
- Mildenhall D. C. Holocene pollen diagrams from Pauatahanui inlet, Porirua, New Zealand // *N. Z. J. Geol. and Geophys.* 1980. Vol. 22. № 5. P. 585—591.
- Miller G., Thompson G. Boreal and Western North American plants in the late Pleistocene of Vermont // *J. Arnold. Arboretum*. 1979. Vol. 60. № 2. P. 167—218.
- Mitchell H. J. A. Phytogeomorphic classification on the landscape // *Geogorum*. 1980. Vol. 11. № 2. P. 17—28.
- Moor P. D. Plant opportunists // *Nature*, 1980. Vol. 286. № 5772. P. 74—82.
- Moore P. D. Why is a plant where it is? // *Nature*, 1981. Vol. 289. № 5793. P. 32—42.
- Morner N. A. The northwest European «Sea-Level laboratory» and regional Holocene eustasy // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1980. Vol. 29. № 3—4. P. 281—300.
- Morner N. A. A 10700 years' paleotemperature record from Gotland and Pleistocene/Holocene boundary events in Sweden // *Boreas*. 1980. Vol. 9. № 4. P. 283—287.
- Murray D. F. Balsam poplar in Arctic Alaska // *Can. J. Antrop.* 1980. Vol. 1. P. 29—32.
- Murray D. F., Murray B. M., Jurtzev B. A., Howenstein R. E. Biogeographic significans of steppe vegetation in subarctic Alaska // *Permafrost: 4 Int. Conf. Proc. Washington*, 1983.
- Nagasawa R. Дзібун тири, Jimbun chiri, Hum. Geogr. 1982. Vol. 34. № 3. P. 276—287.
- Nair R. R., Hashimi N. II. Holocene climatic inferences from the sediments of the western Indian continental shelf // *Proc. Ind. Acad. Sci. Earth Planof. Sci.* 1980. Vol. 89. № 3. P. 299—313.
- Niewiarowski W. Morphology of the forefield of the Aavatsmark Glacier (Oscar II Land, NW Spitsbergen) and phases of its formation // *Acta Univ. N. Copernichi. Geogr.* 1982. № 16. P. 15—43.
- Norsley R., Herman Y. Episodic ice-free Arctic Ocean in Pliocene and Pleistocene time: calcareous nannofossil evidence // *Science*. 1980. Vol. 210. № 4467. P. 323—325.
- Odum E. P. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia and London, 1959. 588 p.
- Olausson E. General comments on the Pleistocene-Holocene boundary // *Sver. geol. unders.* 1982. II. 794. S. 10—15.
- Olausson E. On the Late Pleistocene exchange of water across the Icelandic transverse ridge // *Struct. and Dev. Greenland-Scotland Ridge: New Meth. and Conc. Proc. NATO Adv. Res. Inst. New York, London*, 1983. P. 591—599.
- Oldale R. N., Valentine P. C., Cronin T. M., Spiker I. C., Blackwelder B. W., Belknap D. F., Wehmiller J. F., Szabo B. J. Stratigraphy, structure, absolute age, and paleontology of the upper Pleistocene deposits at Sankaty Head, Nantucket Island, Massachusetts // *Geology*. 1982. Vol. 10. № 5. P. 246—255.
- Owens E. H., Harper J. R., Nummedal D. Sediment transport processes and coastal variability on the Alaskan North Slope // *Proc. 17th Coast. Eng. Conf. Sidney*, 23—28 March, 1980. Vol. 2. New York, 1981. P. 1344—1363.
- Palser B. F., Murty I. S. Studes of floral morphology in the Ericales // *Bull. Torrey bot. club.* 1967. Vol. 94. № 4.
- Patten B. C. Environs: relativistic elementary particlcs for ecology // *Amer. Nature*, 1982. Vol. 119. № 2. P. 179—219.
- Payette S., Boudreau F. Evolution postglaciare des hauts sommets alpins et subalpins de la Gaspesie // *Can. J. Earth Sci.* 1984. Vol. 21. № 3. P. 319—335.
- Persson Ch. Datering av ancylosoch litorinatransgressionerna pa Sodra Gotland // *Sver. geol. unders.* 1978. C. 2. № 745. P. 4—14.
- Peterken G. F., Game M. Historical factors affecting the distribution of *Mercurialis perennis* in central Lincolnshire // *J. Ecol.* 1981. Vol. 69. № 3. P. 781—796.

- Pias J. Different aspects de l'évolution periglaciaire en Afghanistan // Mem. hors-ser. Soc. geol. France. 1977. № 8. P. 169—178.
- Pignatti S. Reflections on the phytosociological approach and the epistemological basis of vegetation science // Vegetatio, 1980. Vol. 42. № 1—3. P. 24—48.
- Pohle R. *Drabae asiaticae* // Fedde's Repert. 1925. Bd 32. 225 S.
- Polunin N. The real Arctic: suggestions for its delimitation, subdivision and characterization // J. Ecol. 1951. № 39. P. 42—68.
- Polunin N. Introduction to plant geography and some related sciences. Frome and London. 1960. 640 p.
- Poore M. E. D. The use of phytosociological methods in ecological investigations // J. Ecol. 1955. Vol. 43. № 2. P. 24—54.
- Precsenyi I., Fekete G., Molnar N. E., Melko E., Viragh K. Niche studies on some species of a grassland community, VI. The problem of ecological specialism and generalism: new approaches // Acta bot. Acad sci. hung. 1980 (1981). Vol. 26. № 3—4. P. 36—62.
- Preston F. W. The canonical distribution of commonness and rarity // Ecology. 1962. Vol. 43. № 2—3.
- Punning I.-M. K., Raukas A., Rajamae R. On dynamics of the second Late-Pleistocene glaciation in the Northern Hemisphere // Glacial Deposits and Glacial Hist. East. Fennoskand. Apatity. 1981. P. 80—89, 149.
- Repenning C. A. New evidence for the age of the Cubik Formation Alaskan North Slope // Quatern. Res. 1983. Vol. 19. № 3. P. 356—370.
- Richard P. J. H., Larouche A., Bouchard M. A. Age de la deglaciation finale et histoire postglaciaire de la vegetation dans la partie centrale du Nouveau-Quebec // Geogr., phys. et quatern. 1982. Vol. 36. № 1—2. P. 63—90.
- Ritchie J. C. The modern and late-quaternary vegetation of the Doll Creek Area, north Yukon, Canada // New Phytol. 1982. Vol. 90. № 3. P. 563—603.
- Ritchie J. C., Cinq-Mars I., Cwynar L. S. L'environnement tardiglaciaire du Yukon septentrional, Canada // Geogr., phys. et quatern. 1982. Vol. 36. № 1—2. P. 241—250.
- Ritchie J. C., Cwynar L. S., Spear R. W. Evidence from northwest Canada for an early Holocene Milankovitch thermal maximum // Nature. 1983. Vol. 305. № 5930. P. 126—128.
- Rognon P. Quelques crises climatiques des douze derniers millénaires // Bull. Assoc. geogr. fr. 1983. Vol. 60. № 494—495. P. 144—155.
- Rowe J. S., Coupland R. T. Vegetation of the Canadian plains // Prairie forum. 1984. Vol. 9. № 2. P. 231—248.
- Ruddiman W. F., McIntyre A. The North Atlantic Ocean during the last deglaciation // Palaeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1981. Vol. 35. № 2—4. P. 145—214.
- Salvisen O. Radiocarbon dated raised beaches in Kong Karls Land, Svalbard, and their consequences for the glacial history of the Barents Sea area // Geogr. Ann. 1981. A63. № 3—4. P. 283—291.
- Savile D. B. O. General ecology and vascular plants of the Hazen camp area // Arctic. 1964. Vol. 17. № 4. P. 237—256.
- Schoop-Brockmann I., Egger B. Oecologische Differenzierung bei *Silene vulgaris* s. l. auf saurem Silicat, Karbonat und Serpentin in der alpinen Stufe bei Davos // Ber. Geobot. Inst. Eidgenoss. techn. Hochsch. Stiftung Rubel. 1980. № 47. S. 14—19.
- Schulz O. E. Cruciferae — *Draba* et *Erophila* // Pflanzenreich. 1927. IV, 105. 396 p.
- Schunke E. Zur kryogenen Bodendynamik der arktischen Tundren Nordamerikas und Nordeuropas // Polarforschung. 1981. Vol. 51. № 2. P. 161—174.
- Schluter H. Zur Frage vegetations geographischer Raumeinheiten // Acta bot. Acad. Sci. Hung. 1980. Vol. 26. № 1—2.
- Schweger C. E. Chronology of late glacial events from the Tangle Lakes, Alaska Range, Alaska // Arct. Anthropol. 1981. Vol. 18. № 1. P. 97—101.
- Sjöppala M. Deglaciation and glacial lake development in the Kaamasjoki river basin, Finnish Lapland // Boreas. 1980. Vol. 9. № 4. P. 311—319.
- Sjöppala M. Palsarnas periodiska avsmaltning; Finska Lapland // Geogr. tidsskr. 1982. № 82. P. 39—44.
- Short S. K., Andrews J. T. Palynology of six middle and late Holocene peat sections, Baffin Island // Geogr. phys. et quatern. 1980. Vol. 34. № 1. P. 61—75.
- Short S. K., Jacobs J. D. A 1100 year paleoclimatic record from Burton Bay-Tarr Inlet, Baffin Island // Can. J. Earth. Sci. 1982. Vol. 19. № 3. P. 398—409.
- Seuffert O. Geomorphodynamik und Niederschlagsstruktur // Würzburg. geogr. Arb. 1981. № 53. S. 217—243.
- Sjors H. Remarks on ecosystems // Sv. Bot. Tidsskr. 1955. Vol. 49.
- Simmons H. G. A survey of the phytogeography of the Arctic American Archipelago. Lund-Leipzig. 1913. 156 p.
- Sinkiewicz M. Transformation of moraine forms under slope processes exemplified some moraines of Kalfioyra (NW Spitsbergen) // Acta Univ. N. Copernici. Geogr. 1982. № 16. P. 123—149.
- Slaymaker O. The nature of field experiments in geomorphology // Stud. geomorphol. Carpatho-Balcan, 1982. № 15. P. 11—17.

- Smol J. P. Paleophycology of a high arctic lake near Cape Herschel, Ellesmere Island // *Can. J. Bot.* 1983. Vol. 61. № 8. P. 2195—2204.
- Spaulding W. G. The overkill hypothesis as a plausible explanation for the extinctions of late wisconsin megafauna // *Quatern. Res.* 1983. Vol. 20. № 1. P. 110—112.
- Steffen H. Versuch einer Gliederung der arctischen Flora in geografische bzw. genetische Florenelemente // *Botan. Archiv.* 1924. № 6. S. 3—19.
- Steffen H. Gedanken zur Entwicklungsgeschichte der arctischen Flora // *Beihefte Bot. Centrabl.* 1937. № 56. Abt. B. S. 41—62.
- Steffen H. Gedanken zur Entwicklungsgeschichte der arctischen Flora // *Beihefte Bot. Centrabl.* 1938. № 58. Abt. B. S. 14—30.
- Stegmann B. The problem of the beringian continental land connection in the light of ornitogeography // *Pacific basin biogeography.* Honolulu: Bishop Museum Press. 1963. P. 65—78.
- Tansley A. G. The classification of vegetation and the concept of development // *Journ. Ecol.* 1920. Vol. 8. № 2. P. 4—17.
- Tansley A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // *Ecology.* 1935. Vol. 16. P. 42—64.
- Tarnocai C., Zoltai S. C. Earth hummocks of the Canadian Arctic // *Arct. and Alp. Res.* 1978. Vol. 10. № 3. P. 581—594.
- The last interglacial ocean // *Quatern. Res.* 1984. Vol. 21. № 2. P. 123—224.
- Thenius E. *Meere und lander im Wechsel der Zeiten. Die Palaogeographie als Grundlandlage fur die Biogeographie* // *Verstandl. Wiss.* 1977. № 114. 200 S.
- Thorn C. E., Hall K. Nivation: an arctic-alpine comparison and reappraisal // *J. Glaciol.* 1980. Vol. 25. № 91. P. 109—124.
- Thornes J. B. Evolutionary geomorphology // *Geography.* 1983. Vol. 68. № 3. P. 225—235.
- Treier U. Landschaftsokologische Einheiten im Stauchmorangengebiet Huttener Berge // *Schr. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein.* 1974. № 44. S. 19—27.
- Tucker C. M., McCann S. B. Quaternary events on the Burin Peninsula, Newfoundland, and the islands of St. Pierre and Miquelon, France // *Can. J. Earth Sci.* 1980. Vol. 17. № 11. P. 1462—1479.
- Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography // *Acta phytogeogr. succ.* 1980. № 67. 110 p.
- Tundra ecosystems: a comparative analysis. Cambridge, New Rochelle, Melbourne, Sydney, 1981. 564 p.
- Turesson G. The genotypical response of the plant species to the habitat // *Jour. Hered.* 1922. № 3. P. 7—32.
- Turesson G. The plant species in relation to habitat and climate // *Jour. Hered.* 1925. № 6. P. 3—47.
- Turesson G. Genecological units and their classificatory value // *Sv. bot. tidskr.* 1930. Vol. 24. № 4. P. 18—24.
- Ukrainitseva V. V. Vegetation cover and environment of the «mammoth epoch» in Siberia. South Dakota, 1993. 309 p.
- Usinger H. Pollen- und Grobrestanalysen an limnischem Spätglazial aus dem Scharnhagener Moor, Schleswig-Holstein // *Schr. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein.* 1981. № 51. P. 85—105.
- Van der Hammen T. Changes on life conditions of earth during the past one million years // *Biol. skr. Kgl. dan vid. selsk.* 1974. Vol. 22. № 6. P. 1—32.
- Vishnu-Mittre. Floristic change in the Himalaya (southern slopes) and Siwalics from the mid-tertiary to recent times // *Ecol. East Asian Environ.* 1984. Vol. 2. P. 483—503.
- Voritsch W. Radiocarbon age and gastropods of Littorina sediments from south-eastern Skane, Sweden // *Geol. foren. Stockholm forhandl.* 1979. Vol. 101. № 4. P. 343—348.
- Wagner W. H. Biosystematic and evolutionary noise // *Taxon.* 1970. Vol. 19. № 2. P. 146—151.
- Walker M. J. C., Lowe J. J. Lateglacial and early Flandrian chronology of the Isle of Mull, Scotland // *Nature.* 1982. Vol. 296. № 5857. P. 558—561.
- Walter H. Einführung in die Phytologie. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung, I. Standortslehre. Stuttgart, 1960. 244 S.
- Walter H., Breckle S.-W. Ecological systems of the geobiosphere. 3. Temperate and polar zoniobioses on northern Eurasia. Springer-Verlag, Berlin a. o. 1989.
- Walter K. S., Warren H., Wagner J. R., Wagner F. S. Ecological, biosystematic, and nomenclatural notes on Scott's Spleenwort, *Asplenosorus ebenoides* // *Amer. Fern. J.* 1982. Vol. 72. № 3. P. 65—75.
- Wang X. The paleoenvironment of China from the Tertiary // *Evol. East Asian Environ.* Vol. 2. Paleobot. Paleozool., Palaeoanthrop. Proc. Int. Conf. Hong Kong, 1984. P. 472—482.
- Watts S. Bedrock weathering features in a portion of eastern high Arctic Canada: their nature and significance // *Ann. Glaciol. Proc. Symp. Process. Glacier Eros. and Sediment., Geilo.* 1980. Vol. 2. Cambridge, 1981. S. 170—175.
- Weaver J. E., Clements F. E. Plant ecology. London, 1929. 520 p.
- Wellman P., Tingey R. J. Glaciation, erosion and uplift over part of East Antarctica // *Nature.* 1981. Vol. 291. № 5811. P. 142—144.
- White G. W., Totten S. M. Glacial geology of Ashtabula County, Ohio // *Rept Invest. Div Geol. Surv. State Ohio.* 1979. № 112. 48 p.

- Whitehead D. R., Jackson S. T., Sheehan M. C., Leyden B.W. Late glacial vegetation associated with caribou and mastodon in central Indiana // *Quatern. Res.* 1982. Vol. 17. № 2. P. 241—257.
- Willems J. H., Delft J. M. E. van, Rijke M. J. Observations on North-West European Limestone grassland Communities IV. Phytosociological Notes on chalk grasslands in Denmark // *Folia geobot. et phytotaxon.* 1981. Vol. 16. № 4. P. 391—406.
- Williams L. D. The little ice age glaciation level on Baffin Island, Arctic Canada // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol., Palaeocol.* 1978. Vol. 25. № 3. P. 199—207.
- Williams R. B. G., Robinson D. A. Weathering of sandstone by the combined actions of frost and salt // *Earth Surf. Process. and Landforms* (formerly «*Earth Surf. Process.*»). 1981. № 6. P. 1—9.
- Wright H. E., Jr. Surge moraines of the Klutlan Glacier, Yukon Territory, Canada: origin, wastage, vegetation succession, lake development, and application to the late-glacial of Minnesota // *Quatern. Res.* 1980. Vol. 14. № 1. P. 2—18.
- Wright H. E., Jr. Vegetation east of the Rocky Mountains 18000 Years Ago // *Quatern. Res.* 1981. Vol. 15. № 2. P. 113—125.
- Young S. B. The vascular flora of St. Lawrence Island with special reference to floristic zonation in the arctic region. Harvard, 1971. 72 p.
- Young A. A twelve-year record of soil movement on a slope // *Geomorphol.* 1978. Supplementbd. 29. P. 104—110.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Цели и задачи	5
Материал и методика	7
1. Традиционные подходы к изучению растительного покрова	11
1.1. Понятие о конкретной флоре	11
1.2. О фитоценологическом и фитотопологическом направлениях в геоботанике	17
2. Современные аспекты ландшафтов северной Азии	21
2.1. Граница Арктики	21
2.2. Гидротермический индекс и его связь с растительным покровом	24
2.3. Современное поднятие гор на севере Азии	33
2.4. Геоморфологические процессы	38
2.5. Холоценотическая концепция	52
2.6. Ландшафтные экофоны	56
2.7. Температурно-влажностные отношения фаций	60
2.8. Геосистемы как дифференцирующие образования земной поверхности	80
2.9. Геосистемные связи растительности	94
2.10. Флористические связи фаций	103
3. Экологические и популяционно-генетические аспекты видов	109
3.1. Отношение видов к различным средам в пространстве и во времени	109
3.2. Генетическая концепция вида	112
4. Фитогеографические особенности изученных регионов	128
4.1. Полярный Урал	128
4.2. Европейское Приуралье	141
4.3. Плато Путорана	163
4.4. Таймыр	163
4.4.1. Увалистые равнины	178
4.4.2. Горы Бырранга	186
4.5. Анадырский край	191
4.6. Чукотка	195
5. Некоторые стратегические положения ландшафтной экологии	208
5.1. Общность и различие таксономических, фитосоциальных и ландшафтных структур	208

5.2. Спиральный круговорот фаций	210
5.3. Волновые процессы	213
5.4. Детерминированность и неопределенность во временных сменах фаций	223
5.5. Некоторые штрихи эволюции растений	225
6. Палеогеографические аспекты растительного покрова северной Азии	232
6.1. Некоторые общие соображения	232
6.2. Поздний голоцен	234
6.3. Голоценовый климатический оптимум	247
6.4. Ранний голоцен	260
6.5. Позднеледниковье	262
6.6. Сартанское (позднезырянское) оледенение	269
6.7. Каргинское межледниковье	280
6.8. Зырянское (муруктинское) оледенение	286
6.9. Казанцевское межледниковье	289
6.10. Самаровское оледенение	291
6.11. Ранний плейстоцен	297
7. Происхождение Арктики	299
8. Прогностические тенденции природной среды северной Азии	306
Заключение	309
Conclusions	313
Приложение 1. Список видов и подвидов ключевых регионов	318
Приложение 2. Хронология палеогеографических событий на Земле в ледниковом кайнозое	336
Использованная литература	362

CONTENTS

Introduction	3
Goals and tasks	5
Material and methods	7
1. Traditional approaches to the vegetational cover study	11
1.1. Concrete flora concept	11
1.2. About phytocenotical and phytotopological schools in geobotany	17
2. The modern aspects of the Northern Asia landscapes	21
2.1. The Arctic border	21
2.2. Hydrothermal index and its relation to vegetational cover	24
2.3. The modern raising of mountains in the Northern Asia	33
2.4. Geomorphological processes	38
2.5. The holocenotic conception	52
2.6. The landscape ecophones	56
2.7. The thermal-moisture relations of facies (habitats)	60
2.8. Geosystems as the differetiating objects of the Earth surface	80
2.9. The geosystem's relations of vegetation	94
2.10. The floristic relations of facies (habitats)	103
3. The ecological and population-genetical species aspects	109
3.1. The species relation to different environments in space and time	109
3.2. The genetical species conception	112
4. The phytogeographical peculiarities of the main regions	128
4.1. Polar Ural	128
4.2. European Ural neighbourhood	141
4.3. Putorana Plateau	163
4.4. Taimyr	163
4.4.1. The roled plains	178
4.4.2. Byrranga Mountains	186
4.5. Anadyr region	191
4.6. Chukotka	195
5. Some strategical views of the landscape ecology	208
5.1. The commonnes and difference of the taxonomical, phytosociological and landscape's structures	208
5.2. The spiral facies round	210

5.3. The wave processes	213
5.4. Determination and undetermination in facies changes	223
5.5. Some evolutionary features of plants	225
6. Paleogeographic aspects of the northern Asia vegetational cover	232
6.1. Some common views	232
6.2. Late Holocene	234
6.3. The Holocene climatic optimum	247
6.4. Early Holocene	260
6.5. Late glacial time	262
6.6. Sartan (Late Zyrjan) glaciation	269
6.7. Kargin interglaciation	280
6.8. Zyrjan (Muructian) glaciation	286
6.9. Kazanzev interglaciation	289
6.10. Samarov glaciation	291
6.11. Early Pleistocene	297
7. Arctic origin	299
8. Prognostic trends of the northern Asia environment	306
Summary	309
Conclusions	313
Appendix 1. The list of species and subspecies of the main regions	318
Appendix 2. Chronology of the paleogeographical events on the Earth in glacial Cenozoic	336
Used literature	362

Научное издание

Юрий Павлович Кожевников

**РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ СЕВЕРНОЙ АЗИИ
В ИСТОРИЧЕСКОЙ ПЕРСПЕКТИВЕ**

Оригинал-макет подготовлен
редакционно-издательской группой
Ботанического института им. В.Л.Комарова РАН

Компьютерный набор: *М.Ю.Еремина, Т.А.Горлина*

Компьютерная верстка: *Т.А.Горлина*

Сдано в набор 5.09.95 г. Подписано к печати 15.01.96 г. Формат
70×100/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Усл.-печ. л. 25. Тираж
400 экз. Заказ 39

Издательская фирма НПО «Мир и семья-95»
ЛР № 060241 от 27.09.91 г.
199004, Санкт-Петербург, В.О., наб. р. Смоленки, д. 4
Тел.: (812) 213-97-11, 213-97-13, 213-77-38

Отпечатано в Санкт-Петербургской типографии № 1 РАН
199034, СПб, В.О., 9 линия, д. 12