

ОРДЕНА ЛЕНИНА АРКТИЧЕСКИЙ И АНТАРКТИЧЕСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ

*ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО*

СЕВЕРНЫЙ ЛЕДОВИТЫЙ ОКЕАН И ЕГО ПОБЕРЕЖЬЕ В КАЙНОЗОЕ

Под общей редакцией
профессора
А. И. ТОЛМАЧЕВА

ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАД • 1970

А. И. ТОЛМАЧЕВ

Ленинградский государственный университет

Б. А. ЮРЦЕВ

Ботанический институт АН СССР

ИСТОРИЯ АРКТИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ В ЕЕ СВЯЗИ С ИСТОРИЕЙ СЕВЕРНОГО ЛЕДОВИТОГО ОКЕАНА

Существование современной арктической флоры нельзя себе представить вне связи с господствующим в Арктике комплексом физико-географических, в частности, климатических, условий. В формировании же последних виднейшую роль играет высокоширотный ледовитый бассейн — Северный Ледовитый океан. Существование обширного приполярного водного пространства прослеживается начиная с весьма отдаленного геологического прошлого. Однако его гидрологический режим, а в связи с этим и влияние на климат суши, особенно ее приморских окраин, до относительно недавнего времени были иными, чем теперь.

Богатые палеогеновые (аркто-третичные) флоры северной полярной области развивались в условиях в целом умеренного, ограниченно контрастного в отношении термических сезонов климата,¹ формировавшегося под очевидным влиянием неледовитого в то время арктического водного пространства. Они развивались на тех же широтах, под которыми ныне обнаруживаются их остатки [1, 2], и являлись северной окраинной частью в целом весьма широкой неморальной (широколиственно-лесной) зоны. Наличие полярной ночи — прямой функции широтного положения территории — в достаточной степени объясняет

¹ Попытка восстановления климатических условий палеогеновой Арктики, сделанная в свое время [2], привела к выводу о существовании на Шпицбергене в период процветания аркто-третичной флоры климата со среднегодовой температурой порядка 5—8°. Средние температуры в самые холодные месяцы должны были быть не ниже —5°, в самые теплые — около 15—20°. Резких колебаний температуры не было. Годовое количество осадков составляло 800—1000 мм. Для запада Гренландии (Диско) и Исландии предполагалась среднегодовая температура около 10°.

абсолютное преобладание листопадных древесных пород даже вне зависимости от термических условий холодного времени года. Световой режим палеогеновой Арктики и высокая влажность воздуха обуславливали крупнолиственность произраставших там лиственных деревьев.

В составе современной арктической флоры нет растений, которые могли бы рассматриваться как пережитки или малообразованные производные аркто-третичного флористического комплекса. Эндемизм современной арктической флоры количественно ограничен и характеризуется низким таксономическим уровнем (два—три нерезко обособленных эндемичных или почти эндемичных рода — *Durontia*, *Phippsia*, *Pleuropogon* s. str.; сс-рии близко родственных видов отдельных родов, например, виды *Draba* рядов *Pilosae* или *Oblongatae*; более многочисленные эндемики видового ранга из различных родов).

Мы вынуждены считать арктическую флору сравнительно молодым образованием, относя становление ее к грани плиоцен-плейстоцен и раннему плейстоцену. В ископаемом состоянии сочетания видов арктического типа известны только из плейстоценовых отложений. Дополнительным свидетельством молодости арктической флоры является полное отсутствие в ее составе реликтовых эндемов.

Процесс деградации аркто-третичной флоры на полярной окраине северной суши не имеет прямых палеоботанических свидетельств¹. Ход обезлесения Арктики в позднем неогене приходится восстанавливать на основе косвенных данных. При этом должно быть отмечено почти полное отсутствие в типичной Арктике растений, которые могли бы подтвердить былое развитие хвойных лесов в ее высокоширотной части².

Первичное обезлесение северной окраины суши, вероятно, произошло в позднем плиоцене в результате общего похолодания климата при еще не ледовитом Арктическом бассейне [10]. Прямым толчком к деградации древесной растительности послужило ухудшение летних метеорологических условий, установление более жесткого ветрового режима на побережьях. Обезлесение осуществлялось в обстановке холодного гумидного климата.

¹ Лишь в самое последнее время в отечественной и зарубежной литературе появились разрозненные сведения об ископаемых позднетретичных (доледниковых) флорах высокоширотных участков суши (Исландия, север Восточной Европы, Сибири, Чукотский полуостров, Аляска, западная и северная окраины Канадского Арктического архипелага) [3—9] и другие. Состав этих флор пока изучен крайне недостаточно, а сходство их (равно как и позднетретичных морских фаун) с четвертичными создает значительные трудности в датировке.

² С некоторыми оговорками в качестве производного таежного комплекса можно назвать почти всецело тундровый вид грушанки — *Pyrola grandiflora* Rad., быть может, также арктическую расу плауна-баранца *Lycopodium* (*Huperzia*) *selago* L. ssp. *arcticum* (Grossh.) Tolm.

Первичные (не высокогорные) безлесные ландшафты арктического побережья могли отчасти напоминать современные гипоарктические ландшафты северных Курильских островов, Командоро-Алеутской гряды, Корякского побережья Берингова моря [10], но по сравнению с названными островами отличались большей устойчивостью зим, меньшей океаничностью климата, краткостью вегетационного периода, специфическим для высоких широт световым режимом, широким развитием заболачивания равнин, большей выщелоченностью почв водораздельных пространств [11—13].

Многолетней мерзлоты еще не существовало.

Важными компонентами растительного покрова «переходного времени» являлись разнообразные кустарниковые и редколесные сообщества (преимущественно из листопадных пород¹, в частности, ивняки, кустарниковые березняки, ольшатники), олиготрофные моховые и ягельные «версчатники», разного типа болота (от низинных травяных до верховых сфагновых торфяников), разнообразные травянистые сообщества, сходные с луговыми, сообщества приморских галофитов. В местах, где долго залеживался снег, формировались специфические низкотравные и кустарничково-моховые нивальные группировки. На более значительных поднятиях наряду с нивальными группировками развивались открытые группировки наиболее холодоустойчивых низкорослых травянистых растений и шпалерных кустарничков.

Таким образом, флора формировалась за счет приспособляющихся ко все более суровым условиям существования недревесных компонентов деградирующих лесных и нелесных сообществ плиоцена, а равно элементов древней высотной растительности, складывавшейся на возвышенностях третичной Арктики и у северных побережий Тихого и Атлантического океанов. Флора приатлантического и притихоокеанского (берингийского) секторов Арктики и безлесных (в том числе высокогорных) районов северных побережий Атлантического и Тихого океанов унаследовала некоторые элементы этой первичной нелесной флоры

¹ Несомненным представляется исконное отсутствие темно-хвойных лесов на высокоширотных участках суши атлантического сектора. Не случайно в поздне третичных флорах Исландии древесные породы представлены видами березы, ольхи и ивы [3]. Для севера Восточной Европы, Сибири, Берингийской суши и Канады нельзя исключить более далекого (в сравнении с современным) продвижения в высокие широты хвойных лесов в доледниковое время, хотя полярную опушку лесов в эпоху существования неледовитого Арктического бассейна здесь, вероятно, образовывали лиственные породы. О более значительном продвижении хвойных лесов на север в предледниковое время свидетельствует значительная видовая общность состава травяно-кустарничкового яруса тайги Старого и Нового Света, так и некоторые палеоботанические данные по поздне третичным флорам севера Восточной Сибири [4, 5, 14, 15 и другие], Чукотского полуострова [6], Аляски и Канадского Арктического архипелага [7—9].

арктического побережья, вымершие в более континентальных секторах Арктики.¹

Геологические данные по различным высокоширотным участкам суши [16 и другие] говорят, что в целом неоген (возможно, вплоть до грани плиоцен-плейстоцен) в Арктике почти повсеместно характеризуется перерывом в осадконакоплении и размывом, что, конечно, не исключает возможности локальных трансгрессий. Значительная часть шельфовой области (в частности, на севере Восточной Сибири) была в это время сушей. Ограниченность размеров Арктического бассейна могла способствовать первичному развитию на нем ледяного покрова, а большая целостность околополярной суши — относительно быстрому образованию циркумполярной безлесной высокоширотной зоны.

Постепенное превращение незамерзающих полярных океанических пространств в Ледовитый океан, завершившееся, по видимому, к началу плейстоцена, привело к формированию устойчивой области сухого арктического воздуха, сделало более континентальным климат полярного побережья, дало толчок к образованию многолетнемерзлой толщи. Следствием этих перемен явилось преобразование первичных безлесных ландшафтов полярного побережья в арктические ландшафты современного типа [17] и становление на месте северной окраины плиоценовой тасжной зоны гипоарктических ландшафтов, отчасти напоминающих современные ландшафты северной тайги, лесотундры и южных (кустарниковых) тундр [12, 13].

Флора первичной арктической тундры современного типа² — эоарктическая флора [18] — формировалась из элементов эутроф-

¹ Род *Harrimanella* с двумя видами — амфиатлантическим арктическим *H. hypnoides* (L.) D. Don и северопацифическим гольцовым *H. stellariana* (Pall.) D. C.; род *Beckwithia* с тремя видами — амфиатлантическим арктоальпийским *B. glacialis* (L.) A. et D. Löve (= *Ranunculus glacialis* L.), амфиберингийским *B. chamissonis* (Schlecht.) A. et D. Löve и северокордильерским *B. andersonii* (Gray) Jepson; род *Vahlodea* с амфиатлантическим видом *V. atropurpurea* (Wahlenb.) Fries, северопацифическим *V. paramushirensis* (Kudo) Roshev., северокордильерским *V. latifolia* (Hook.) Nutt. и огнеземельским *V. magellanica* (Hook. f.) Tzvel.; замещающие виды ожик — *Luzula arcuata* Wahlenb. s. str. и *L. unalaschkensis* (Buchen.) Satake, осок — *Carex rugosa* Wahlenb. и *C. micropoda* C. A. M. и ряд других.

² Для собственно арктических флор характерно господствующее положение эутрофных криофильных многолетних трав (арктических и арктоальпийских по характеру своего распространения) и простратных летнезеленых кустарничков типа *Dryas octopetala* L. или *Salix polaris* Wahlenb., а также разнообразных по составу, но не образующих мощных покровов мхов и лишайников [12, 13]. Арктические тундры практически почти однопярусны. Не следует смешивать собственно арктические флоры (и тундры) с образующими южную часть тундровой зоны гипоарктическими флорами [18] и тундрами, в которых ведущая роль принадлежит общим для южных частей тундровой и северной части тасжной зоны олиготрофным гемипростратным кустарничкам и низким кустарникам типа багульника или карликовой березки, а также малоразно-

ных и мезотрофных неселесных формаций позднплиоценовой Арктики (ивняков, некоторых разновидностей всрещатников, травяных и травяно-гипновых болот, лугов, нивальных группировок и растительности открытых, сильно обдуваемых, сухих и мало-снежных участков), при заметном влиянии со стороны более древних гольцовых (горнотундровых) флор Северо-Востока Азии [18—25], особенно его континентального сектора [проникновение в Арктику *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, *Dryas punctata* Juz., *Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle, *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern., относительно примитивных арктических видов *Pedicularis*, предка *Braya purpurascens* (R. Br) Bunge, видов лютиков, близких к центральноазиатским, и многих других, возможно, и таких континентальных аркто-альпийцев с циркумполярным распространением и ангарскими флорогенетическими связями, как *Kobresia bellardii* (All.) Degl., *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mack., *Carex rupestris* All. ex Bell., *C. glacialis* Mack. и других. Азиатское происхождение несомненно и для таких циркумполярных видов, как *Oxyria digyna* (L.) Hill., *Alopecurus alpinus* Sm., *Saxifraga cernua* L., *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe, *Potentilla emarginata* Pursh, *Eutrema edwardsii* R. Br., *Melandryum apetalum* (L.) Fenzl, издревле существующих в Арктике].

Начавшие интенсивно развиваться в период неотектоники (неоген) гольцовые флоры северной Ангариды были во многом близки по обстановке своего формирования к таковой зоарктической флоры. Об экспансии в это время к северу некоторых невысокогорных континентальных (включая в широком смысле степные) элементов умеренных флор свидетельствует существование зоарктических видов, имеющих близких ксерофильных сородичей в составе этих флор.¹

Наконец, в составе первичного ядра арктической флоры имеются производные некоторых горных элементов флоры древней Берингии, проникших на безлесные полярные побережья, вероятно, еще до покрытия льдами Арктического бассейна. По-видимому, таково происхождение *Cardamine bellidifolia* L. (связанной с более узкораспространенными берингийскими видами

образным по составу, но нередко довольно мощным покровом ягельных лишайников, зеленых и сфагновых мхов. Гипоарктические тундры по составу весьма напоминают нижние ярусы северотаежных редколесий. История формирования арктических и гипоарктических флор во многом различна [12, 13]. Среди гипоарктических кустарничков немало вечнозеленых.

¹ Укажем на очевидные родственные связи *Festuca brachyphylla* Schult. s. l. — *F. lenensis* Drob. s. l., *Potentilla pulchella* R. Br. — *P. multifida* L., *Puccinellia angustata* (R. Br.) Rand et Redf., и комплекс близких арктических видов — *P. distans* (L.) Parl. s. l., *Erysimum pallasii* — *E. altaicum* C. A. M., и т. д. [26, 27]. Отметим и наличие среди давнишних обитателей Арктики видов с очевидно американскими связями — «альпийскими» (*Poa abbreviata* R. Br., *Pleuropogon sabinii* R. Br. и другие) и нагорноксерофитными (*Carex nardina* Fries s. l., *Lesquerelea arctica* (Wormsk.) Wats. и другие).

секции *Cardaminella*), *Salix arctica* Pall. (связь с кустарниками типа *S. pallasii* Anderss.), *Luzula confusa* Lindb. (производное типа *L. arcuata* L. — *L. unalaschkensis*), *Poa arctica* R. Br. (связь с приберингийским циклом *P. malacantha* Kom. s. l.) и многих других. Берингийские генетические корни могут иметь и некоторые континентальные гольцовые виды, вошедшие в состав арктической флоры на ранних этапах ее развития: *Novosieversia glacialis*, *Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch. и близкие виды, комплекс *Potentilla uniflora* Ledeb. — *P. vahliana* Lehm., *Saussurea tilesii* Ledeb. s. l. и т. д.

Деградация древесно-кустарниковой растительности открыла простор для развития карликово-кустарничковых и травяно-моховых формаций, образовавших вместе с растительностью обдуваемых вершин и подолгу покрываемых снежниками понижений основу высокоарктической тундры. Значительное число элементов эоарктической флоры быстро распространилось в пределах Арктики и стало циркумполярным по характеру своего распространения. Одной из причин этого была, очевидно, относительная бедность видового состава первичной арктической флоры, благоприятствовавшая миграциям растений в пределах Арктики [18—22, 28]. Она же была благоприятна и для внедрения в состав арктической флоры высокогорных элементов не арктического происхождения. Поэтому дальнейшее развитие арктической флоры включало обогащение ее альпигенными (и некоторыми невысокогорными) элементами, а также взаимное обогащение флор различных секторов Арктики как автохтонно-арктическими (но первоначально более узколокализованными), так и аллохтонными (для Арктики в целом) элементами.

Флора неоледеневавшего сектора Арктики легко впитывала континентальные элементы, в первую очередь сибирские гольцовые, но также и некоторые элементы высокогорных флор более отдаленных районов Азии [*Lloydia serotina* (L.) Reichenb., *Saxifraga flagellaris* Willd., *Kobresia sibirica* Turcz., *Parrya nudicaulis* (L.) Rgl. s. l., *Pachypleurum alpinum* Ledeb., *Carex ensifolia* Turcz., s. l., *Astragalus alpinus* L., *A. umbellatus* Bunge, *Koeleria asiatica* Domin., *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge, *Silene paucifolia* Ledeb. и многие другие].

В более гумидных приатлантическом и приберингийском секторах имел место интенсивный обмен с «альпийскими» флорами Евразии и Америки, осуществлявшийся, по-видимому, вдоль внешнего края равнинных и горных ледниковых покровов, а в Западной Сибири, возможно, и вдоль южной окраины холодного морского бассейна. Проникновению многих альпигенных видов в неоледеневавшую часть азиатско-американской Арктики мог препятствовать ее жесткий континентальный режим, а отчасти и преграды, непосредственно создававшиеся оледенением менее высокоширотных пространств.

Связь атлантического сектора Арктики с высокогорными флорами Алтайско-Саянской области и более южных нагорий Азии находит отражение в распространении таких практически чуждых Сибирской Арктике растений, как *Luzula spicata* L., *Cerastium cerastoides* (L.) Britt., *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve, *Arabis alpina* L. s. l. и других, а также проникших в притихоокеанские районы *Poa alpina* L., *Phleum commutatum* Gaud., *Sibbaldia procumbens* L., и других; менее далеко вглубь Азии проникли *Juncus trifidus* L., *Veronica alpina* L., *Trichophorum caespitosum* (L.) Hartm. и *T. alpinum* (L.) Pers.; от южносибирской высокогорной *Salix turczaninowii* Laksch., вероятно, произошла североатлантическая аркто-альпийская ива *Salix herba-sea* L.

Значительная часть растений, характерных для приатлантической Арктики, имеет, очевидно, горноевропейское происхождение (*Bartsia alpina* L., *Veronica alpina*, *Gnaphalium supinum* L. *Silene acaulis* (L.) Jacq. и другие). То что эти (европейские альпигенные) растения значительно распространились в Америке [29], в отдельных случаях (*Silene acaulis*!) продвинувшись на запад до Берингова пролива и даже до Чукотки, свидетельствует о значительной давности евро-американских флористических связей и указывает на вероятность, по меньшей мере, значительного сближения европейской и американской суши на севере Атлантики в пределах плейстоцена [30]. Независимо от того, какой характер имели соотношения между отдельными частями приатлантической суши, обеспечивавшие возможность флористического обмена между европейской и американской Арктикой и Субарктикой¹, связи между Атлантическим и Северным Ледовитым океанами и возможный объем водообмена между ними должны были отличаться от наблюдаемых в наше время соотношений. Это не могло не отражаться на климатических условиях соответствующей эпохи (эпох).

¹ Интересны случаи трансатлантического распространения некоторых умеренно-континентальных элементов флоры, которые в современной гумидной области Северной Атлантики нередко ведут себя как реликты [*Rhododendron lapponicum* L., *Carex nardina* (оба американского происхождения); *Potentilla chamissonis* Hult., *P. nivea* L. ssp. *subquinata* Hult., *Kobresia bellardii*, *Carex glacialis*, отчасти и *Betula pana* L.]. Заслуживает внимания также значительная (восточнее — определяющая) роль арктических и континентальных аркто-гольцовых видов северосибирского происхождения в высокогорных флорах Северного — Полярного Урала и Финно-Скандии; это говорит о вероятном заселении освоенных гор от ледникового покрова гор с севера и северо-востока. Очень возможно, что частично осушавшаяся в период позднеплейстоценового похолодания климата шельфовая область Северной Европы по северной своей кромке несла арктическую флору с повышавшимся к востоку содержанием сибирских континентальных элементов; в пользу такого допущения говорит, в частности, «загадочный» дизъюнктивный ареал мытника *Pedicularis dasyantha* Nadač (Шпицберген, Новая Земля, о. Вайгач, Полярный Урал и Западный Таймыр), чрезвычайно близкого к горлому растению севера Восточной Сибири — *P. Adamsii* Hult.

Существование амфиатлантических арктических видов, отсутствующих в горах Средней и Южной Европы (*Harrimanella hypnoides*, *Vahlodea atropurpurea*, *Deschampsia alpina* (L.) Roem. et Schult., *Cerastium arcticum* Lange и другие), свидетельствует, что оледенения и трансгрессии плейстоцена не прервали преемственности развития флоры атлантического сектора Арктики в целом. Переживание в его пределах подобных видов, очевидно, могло сочетаться с переживанием и многих таких, чье более широкое современное распространение не позволяет утверждать это в отношении каждого из них с той же категоричностью [29, 30].

В берингийском секторе Арктики, где опустошающее воздействие плейстоценовых оледенений и трансгрессий на флору было вообще более ограниченным, сохранение ряда узкоэндемичных и сильно обособленных горных и даже литоральных видов (*Salix ovalifolia* Trautv. и близкие виды, *Artemisia senjavinensis* Bess. s. l., *Stellaria dicranoides* Fenzl и др.) указывает на вероятность переживания ими пессимальных условий примерно там, где мы их встречаем теперь. Между берингийскими районами и горами юга Сибири и Дальнего Востока (а через них и более отдаленными нагорьями Азии) мог осуществляться обмен криофильными видами, минуя высокогорья субарктической Якутии, куда путь был закрыт интенсивным оледенением внешних макросклонов Лено-Чуунской горной дуги [11, 24, 25].

Отражением специфических притихоокеанских флористических связей является распространение цикла *Primula nivalis* Pall. s. l., *Potentilla biflora* Willd., *Dicentra peregrina* (Rud.) Fedde, *Saxifraga grandipetala* A. Los., *Salix chamissonis* Anderss. и других; тем же путем, очевидно, проникли в Америку *Salix vestita* Pursh, *Stipa mongolica* Turcz. s. l. и другие. Отметим также присутствие в берингийском секторе Арктики ряда гольцовых притихоокеанских видов [11, 31], таких, как *Rhododendron kamtschaticum* Pall., *Scirpus maximowiczii* C. B. Clarke и других, и некоторых широко распространенных или почти циркумполярных гипоаркто-альпийских и аркто-альпийских видов [*Selaginella selaginoides* (L.) Link, *Athyrium alpestre* (Hoppe) Ryland., *Sibbaldia procumbens*, виды рода *Trichophogon* и другие], как бы «избегающих» неоледеневавшие районы Арктики.

Развитие арктической флоры на значительной части Арктической области протекало непрерывно, так как большая часть высокоширотного пространства (от восточной окраины Таймыра до северной оконечности Гренландии) не покрывалась ледниками или имела лишь локальные очаги оледенения. Это подтверждается существованием арктических и гольцово-арктических видов растений, чьи ареалы в основном ограничены неоледеневавшим сектором Арктической области или его отдель-

ными частями и представляют собой как бы негативы карты максимального оледенения Арктики. Примерами могут служить арсалы *Ranunculus sabinii* R. Br., *Pedicularis capitata* Adams, *Astragalus richardsonii* Sheld. ap. A. E. Porsild, *Lesquerella arctica*, *Oxytropis nigrescens* s. l., *Erysimum pallasii* и другие.

Устойчивость природной обстановки, в которой развивалась арктическая флора, доказывается сохранением в ее составе многих удержавших примитивные признаки консервативных типов, а также тем, что большинство эоарктических видов и сейчас процветает в Арктике. Значительная часть растений, весьма характерных для Арктики и, очевидно, давно существующих в ее пределах, не являются полиплоидами, что также косвенно свидетельствует об устойчивости ландшафтно-климатических условий в течение всего времени их произрастания в приполярной области [32, 33]. Одним из существенных факторов, поддерживавших эту устойчивость, являлось, по-видимому, непрерывное существование ледяного покрова собственно Арктического бассейна в четвертичное время, хотя границы летнего распространения ледяных полей в определенные эпохи могли значительно отодвигаться на север.

«Спокойному» развитию арктической флоры благоприятствовало высокое стояние суши на севере Восточной Сибири, по-видимому, в течение всего плейстоцена. Современная шельфовая область морей Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского была в значительной части сушей. Климатическая обстановка в северной части шельфового пространства была отчетливо континентальной и поэтому более благоприятной для жизни растений, чем современный климат Северной Земли, Новосибирских островов и островов Де-Лонга, крайне обедненная флора которых состоит из комплекса наиболее устойчивых по отношению к островному высокоарктическому климату видов. Ландшафтно-климатические условия шельфовой территории, вероятно, могут быть сопоставлены с таковыми теперешней центральной части Таймыра или о. Врангеля.

Между арктической флорой Восточной Сибири и флорой Канадской Арктики усматриваются некоторые связи, указывающие на вероятность прямого флористического обмена между ними, минуя приберингийские районы. На возможность миграций растений через часть современного Арктического бассейна (по цепи островов?) намекает характер распространения таких видов как *Ranunculus sabinii*, *Draba oblongata* R. Br., *Saxifraga platysepala* (Trautv.) Tolm., *Oxytropis arctica* R. Br., *Astragalus subpolaris* Boriss. et Schischk., *Erigeron compositus* Pursh. Весьма показательно отсутствие подобных видов у Берингова пролива и на близких к нему пространствах Аляски и Чукотки.

Высокоширотное положение арктического побережья Восточной Сибири в плейстоцене (вплоть до начала голоцена?)

приводило к некоторой (неполной) изоляции прибрежных арктических тундр от субарктических высокогорий Северо-Востока Азии полосой гипоарктической олиготрофной растительности лесо-тундрового и «южно»-тундрового типа [12, 13]. Флористический обмен мог отчасти осуществляться вдоль крупных речных долин, вдоль гористых полярных выступов суши на Таймыре, во времена берингийских трансгрессий — вдоль побережий Берингова пролива¹. Он усиливался в наиболее холодные фазы плейстоцена и в эпохи частичного отступления береговой линии на юг.

В холодные фазы плейстоцена обособленности арктической флоры от более южных криофильных флор способствовало в Северной Америке, на западе и на крайнем северо-востоке Евразии большее развитие оледенений в субарктических широтах [17, 18]. Но в Восточной Сибири, к югу от неоледеневавшего пространства Арктики, оледенение не было сплошным. Есть данные и о том, что оледенение в Сибири (особенно на ее северо-востоке) началось вообще позже, чем в Северной Европе и Северной Америке [35], и что, в частности, в период раннеплейстоценового похолодания климата «барьера» горных ледников Верхоянского хребта и хребта Черского не существовало [36]. Кроме того, горные оледенения Северо-Восточной Азии в целом, по-видимому, даже благоприятствовали флористическому обмену между Арктикой и высокогорьями субарктической и Южной Сибири.

Погружение восточносибирского шельфа и части дна Арктического бассейна не только нарушило восточносибирско-канадские связи, но и значительно сократило территорию Восточносибирской Арктики. Оно вызвало значительный сдвиг к югу полярного предела древесной растительности и обусловило более тесный контакт между Арктикой (тундровой зоной) и высокогорьями субарктической Сибири. Это усилило процесс обогащения арктической флоры высокогорными ангарскими элементами. Многие из них на крайнем северо-востоке Азии не выходят, или лишь слабо выходят за пределы северных отрогов субарктических горных цепей и нагорий (*Gentiana algida* Pall., *Silene stenophylla* Ledeb., *Anemone sibirica* L., *Potentilla elegans* Cham. et Schlecht., *Salix tschuktschorum* A. Skv. и другие). Смещение к югу границ тундровой зоны (вслед за береговой линией) и оледенения субарктических гор способствовало расселению на юг некоторых арктических растений, в частности, по горам Северо-Восточной Якутии и по Становому нагорью. Некоторые арктические виды [*Ranunculus pygmaeus* Wahlenb.,

¹ За последние годы выяснилось, что флора ближайшей к Берингову проливу части Чукотки более насыщена арктическими элементами, нежели флора более континентальных западных горных районов Чукотки, несмотря на то что они сильнее выдвинуты к северу [34].

Saxifraga tenuis (Wahlenb.) H. Sm., *S. hyperborea* R. Br. и другие] сейчас сохранились преимущественно у окраин гигантских наледей в горной части Якутии [24, 25]. Арктические болотные виды (*Carex rariflora* Wahlenb., *Hierochloa pauciflora* R. Br. и другие) более провинулись к югу вдоль тихоокеанского побережья. Повторение трансгрессий и оледенений обуславливало воспроизведение условий, в той или иной степени благоприятных для миграций арктических растений на юг, южносибирских и центрально-азиатских — на север. Поэтому подобные явления в расселении криофильных растений повторялись неоднократно. Ряд видов (групп) горно-ангарского происхождения проник в субарктические высокогорья и в Арктику не позднее раннего плейстоцена, отражением чего является их циркумполярное (или вообще очень широкое) распространение в Арктике, расовая дифференциация в ее пределах, дальнейшее проникновение из Арктики в высокогорья Европы или Америки (*Oxugia digyna*, *Kobresia bellardii*, *Koenigia islandica* L., *Carex rupestris*, *Saxifraga flagellaris*, *Parrya nudicaulis* s. l., *Crepis nana* Richards., *Eutrema edwardsii* и другие).

Более ограниченное распространение в Арктике таких видов, как *Lloydia serotina*, *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge, *Lagotis minor* (Willd.) Standl., *Koeleria asiatica*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis amoena* Adams и других, заставляет предполагать более позднее проникновение их (или их непосредственных предков) в Арктику (например, в среднем плейстоцене). Таков же может быть возраст возникших, очевидно, в Арктике видов, таких, как *Androsace triflora* Adams, тетраплоидное производное бореальной *A. septentrionalis* L., *Salix polaris* Wahlenb., вид, очень характерный для Евразийской Арктики, имеющий сородичей в горах юга Сибири, но не проникший в центральную и восточную части Канадского Арктического архипелага и в Гренландию (известен со Шпицбергена).

Еще более поздний возраст вероятен для таких ограниченно распространенных арктических видов, как *Pedicularis dasyantha*, *Silene paucifolia*, некоторые виды *Papaver*. Такой азиатский (вообще не молодой) вид, как *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz., достиг в ходе своего расселения востока Чукотки настолько поздно, что уже «не успел» проникнуть в Аляску, к этому времени изолированную от Азии непрерывным морским пространством. Последникова трансгрессия, несомненно, способствовала также формированию некоторых молодых эндемичных рас на о. Врангеля, Южном острове Новой Земли, о. Колгусе.

Таким образом, раннечетвертичный возраст «древнего ядра» арктической флоры отнюдь не исключает развития в ней более молодых черт (как и наличия более древних элементов). Напротив, и происходившие на месте (в пределах Арктики) преобразования растений, в осуществлении которых немалую роль

сыграло возникновение полиплоидных форм, а некоторую роль межвидовая гибридизация и апомиксис, а также обогащение флоры за счет иммиграции различных по своему географическому происхождению и флорогенетическим связям альпигенных, равно как и генетически связанных с ультраконтинентальными лесными [26, 27] и лесостепными ландшафтами растений, сыграли в развитии арктической флоры весьма существенную роль. Развитие ее, несомненно, не затухает и в современную эпоху. В заключение необходимо указать на безусловную несостоятельность взгляда о миграциях арктической флоры как комплекса перед краем материкового льда в ледниковые эпохи. Так называемые дриасовые флоры приледниковых пространств (ныне ископаемые) действительно содержали некоторое количество арктических и аркто-альпийских видов (*Dryas octopetala* s. str., *Salix herbacea*, *S. polaris*, *S. reticulata* L., *Diapensia lapponica* L., *Thalictrum alpinum* L., *Pachypleurum alpinum*, *Ranunculus hyperboreus* Rottb. и других), наряду с типично гипоарктическими *Betula nana*, *Selaginella selaginoides*, *Cornus suecica* L., голубикой и многими другими [37], а равно растениями, нив в какой связи с арктической флорой не находящимися и не находившимися (различные *Chenopodiaceae*, *Ephedra*, некоторые водные растения и пр.).

Приледниковые (перигляциальные) флоры формировались на месте своего развития под влиянием условий, нигде не повторяющихся в таком сочетании в современную эпоху. В формировании их участвовали и элементы ранее существовавших на месте флор, целостность которых нарушалась условиями, связанными с надвиганием ледников, и иммигранты из различных смежных областей, расселению которых благоприятствовали разные конкретные особенности того комплекса условий, который устанавливался на перигляциальных пространствах. Среди этих элементов были и растения арктического или высокогорного происхождения, образовавшие в благоприятных для них местах сочетания, в большей или меньшей степени уподобляющиеся сочетаниям, наблюдаемым в тундровой зоне.¹ Но ни целостного тундрового ландшафта, ни целостной флоры арктического типа при этом не формировалось. История умеренно-широтных приледниковых флор плейстоцена — особая история, заслуживающая глубокого, разностороннего изучения.

Подводя итоги сказанному, хочется обратить внимание на известный параллелизм между историческими этапами стано-

¹ Не случайно в составе арктических и аркто-альпийских компонентов дриасовых флор наиболее полно представлены растения понижений, где долго залеживается снег (*Salix polaris*, *S. herbacea* и другие), и открытых ветрам возвышенных участков, откуда снег сдувается (*Dryas octopetala*, *Diapensia lapponica* и другие). Это говорит о суровом ветровом режиме у края материкового льда зимой и летом [38].

вления арктических флор и ландшафтов современного типа, прошедших в своем развитии стадию безлесных гумидных ландшафтов гипоарктического типа, и тем, что и в настоящее время на северных островах Атлантического и Тихого океанов к югу от арктической области существует полоса безлесных гумидных флор и ландшафтов не арктического типа, окруженных постоянно открытыми водными пространствами. Таким образом, не только возникновение и история развития, но и современное существование арктических флор и ландшафтов тесно связано с ледовитостью арктической акватории.

ЛИТЕРАТУРА

1. Nathorst A. G. (1912). Sur la valeur des flores fossiles des regions arctiques comme preuve des climats géologiques. In: «Compte rendu de la XI session du Congrès Géologique International (Stockholm, 1910)», 2 fasc., Stockholm.

2. Толмачев А. И. (1944). Об условиях существования третичных флор Арктики. Ботанический журнал, т. 29, № 1.

3. Einarsson T. (1963). Some chapters of the Tertiary history of Iceland. In: «North-Atlantic biota and their history», Oxford.

4. Васьяковский А. П. (1963). Очерк стратиграфии антропогенных (четвертичных) отложений крайнего Северо-Востока Азии. Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР, вып. 16. Магадан.

5. Кайнозойская история Полярного бассейна и ее влияние на развитие ландшафтов северных территорий (1968). Сб. статей. Л.

6. Петров О. М. (1965). Палеогеография Чукотского полуострова в позднем неогене и четвертичном периоде. В сб. «Антропогенный период в Арктике и Субарктике». М.

7. Бенингхоф В. С., Холмс Г. В., Гопкинс Д. И. (1964). Новые данные о распространении верхнетретичных континентальных отложений на Аляске и в Северо-Западной Канаде. В сб. «Геология Арктики». М. (пер.).

8. Крэг Б., Файлс Дж. (1965). Четвертичный период в арктических областях Канады. В сб. «Антропогенный период в Арктике Субарктике».

9. Гопкинс Д. И. (1965). Четвертичные морские трансгрессии на Аляске. В сб. «Антропогенный период в Арктике и Субарктике». М.

10. Толмачев А. И. (1964). Теоретические проблемы изучения флоры Арктики. Проблемы Севера, вып. 8.

11. Юрцев Б. А. (1964). О соотношении океанических и континентальных элементов в гольцовых флорах Восточной Сибири. Проблемы Севера, вып. 8.

12. Юрцев Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения, т. 19.

13. Yurtsev V. A. (1964). On the origin of the hypoarctic floristic complexes of Eurasia and their evolution in the Pleistocene. In: „X Intern. Bot. Congr. Abstracts of papers“, Edinburgh.

14. Сукачев В. Н. (1910). Некоторые данные к доледниковой флоре севера Сибири. Тр. Геол. муз. Акад. наук, т. IV, вып. 4, СПб.

15. Дорофеев П. И. (1964). Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований. Л.

16. Стрелков С. А. (1968). О границах Арктического бассейна в неогене. В сб. «Кайнозойская история Полярного бассейна и ее влияние на развитие ландшафтов северных территорий». Л.

17. Толмачев А. И. (1927). О происхождении тундрового ландшафта. *Природа*, № 9.
18. Толмачев А. И. (1932—1935). Флора центральной части Восточного Таймыра, т. I—III. Тр. Полярной комиссии, вып. 8, 13 и 25.
19. Tolmatschew A. I. (1959). Sur l'origine de la flore arctique. Quand, ou et comment surgit la flore arctique? (Résumé). *Comptes rendus du IX Congr. Intern. de Bot., Montréal*.
20. Толмачев А. И. (1960). О происхождении арктической флоры. Когда, где и как возникла арктическая флора? *Вопросы ботаники*, вып. 3.
21. Tolmatschew A. I. (1960). Der autochtone Grundstock der arktischen Flora und ihre Beziehungen zu den Hochgebirgsfloraen Nord- und Zentralasiens. *Bot. Tidsskrift*, Bd. 55, Hf. 4, Kopenhagen.
22. Толмачев А. И. (1962). Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии. *Проблемы ботаники*, вып. 6.
23. Сочава В. Б. (1944). О происхождении флоры северных полярных стран. *Природа*, № 4.
24. Юрцев Б. А. (1965). Ботанико-географический анализ флоры и растительности горного узла Сунтар-Хаята (Верхояно-Колымская горная страна). Автореферат диссертации, Л.
25. Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.
26. Юрцев Б. А. (1962). О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки. *Ботанический журнал*, т. 47, № 3.
27. Yurtsev B. A. (1963). On the floristic relations between steppes and prairies. *Botaniska Notiser*, vol. 116, fasc. 3, Lund.
28. Толмачев А. И. (1952). К истории флор Советской Арктики. В сб. «Ареал», вып. 1.
29. Hultén E. (1958). The amphiatlantic plants and their phytogeographical connections. Stockholm.
30. North-Atlantic Biota and their history. (1963). Oxford.
31. Сочава В. Б. (1956). Закономерности географии растительного покрова горных тундр СССР. В сб. «Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения». М.—Л.
32. Толмачев А. И. (1964). Прогрессивные явления и консерватизм в эволюции арктической флоры. *Вестн. ЛГУ*, № 3 (сер. биол., вып. 1).
33. Tolmatschew A. I. (1966). Progressive Erscheinungen und Konservativismus in der Entwicklung der arktischen Flora. *Acta bot. Acad. sci. hung.*, t. 12, fasc. 1—2.
34. Юрцев Б. А. (1967). Ботанико-географические исследования на Западной и Центральной Чукотке в 1964—1966 гг. *Ботанический журнал*, т. 52, № 7.
35. Зубаков В. А. (1968). Планетарная последовательность климатических событий и геохронологическая шкала плейстоцена. В сб. «Чтения памяти Л. С. Берга», т. VIII—XIV, Л.
36. Баранова Ю. П., Бискэ С. Ф. (1964). Северо-Восток СССР. В кн. «История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока». М.
37. Tralau H. (1963). The recent and fossil distribution of some boreal and arctic montane plants in Europe. *Arkiv för botanik*, ser. 2, Bd. 5, Hf. 3, Stockholm.
38. Марков К. К., Величко А. А. (1967). Четвертичный период, ч. III. М.

ОРДЕНА ЛЕНИНА АРКТИЧЕСКИЙ И АНТАРКТИЧЕСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ

*ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО*

СЕВЕРНЫЙ ЛЕДОВИТЫЙ ОКЕАН И ЕГО ПОБЕРЕЖЬЕ В КАЙНОЗОЕ

Под общей редакцией
профессора
А. И. ТОЛМАЧЕВА

ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАД • 1970