

Комаровские чтения/Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986, вып. 33. 172 с.

Публикуются доклады, прочитанные на XXXVIII Комаровских чтениях (Владивосток, 1984 г.). Приводятся новые данные в развитие концепции Мегаберингии, дан анализ биогеографических представлений о Берингии, рассматриваются ее роль в осуществлении азиатско-американских связей флор, границы и районирование Мегаберингии, дифференциация родов сосудистых растений, растительный покров в криоксерические этапы голоцена. Охарактеризованы криофитностепные комплексы, поставлена задача охраны степных реликтов. Даны систематический и географический обзоры рода жимолость на Северо-Востоке Евразии; в результате ревизии на этой территории выявлены 41 вид и подвид (около 25% видового состава рода на земном шаре). Приведен обзор сосудистой флоры островов Верхотурова (291 вид) и Карагинский (490 видов) у восточного побережья п-ова Камчатка. Выявлены закономерности распределения видов по геоэлементам, жизненным формам, экологическим и фитоценотическим группам. Сделан вывод о целесообразности заповедания этих островов.

Сборник предназначен для широкого круга ботаников, биогеографов, экологов, специалистов в области рационального природопользования и охраны природы.

Издано по решению Редакционно-издательского совета
Дальневосточного научного центра АН СССР

Ответственный редактор **Н. С. ПРОБАТОВА**

МЕГАБЕРИНГИЯ И КРИОКСЕРИЧЕСКИЕ ЭТАПЫ ИСТОРИИ ЕЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Б. А. ЮРЦЕВ

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград

Цель работы — обсудить принципиальные вопросы, связанные с биогеографической концепцией Мегаберингии [Юрцев, 1974, 1976б] и с реконструкцией ландшафтно-климатических условий и растительного покрова криоксерических (холодно-засушливых) интервалов четвертичной истории этой обширной суши. Выделение криоксерических интервалов связано с тем, что именно в них климат, растительность и ландшафты в целом были менее всего похожи на современные. Отсюда — обилие остро дискуссионных палеогеографических проблем, относящихся к этим геологическим эпохам.

В свое время В. Л. Комаров, создав и обнародовав фундаментальную 3-томную сводку «Флора полуострова Камчатки» [Комаров, 1927—1930], внес весомый вклад в познание флоры Мегаберингии.

Берингия и Мегаберингия

Концепция Мегаберингии впервые высказана в мае 1973 г. на Международном симпозиуме по Берингии в Хабаровске. В ее основе — стремление совместить две противоположные тенденции в развитии биогеографических представлений о Берингии: с одной стороны, отразить своеобразие истории флоры и растительности разных областей, таких, как традиционно разграничиваемые в отечественной литературе Ангарида и Берингия, а также Эоарктика и т. д.; с другой — показать теснейшее взаимодействие их флор и фаун, во многом замыкавшееся через область Берингова пролива и периодически осушавшегося Берингийского шельфа; кроме того, отразить многоликость Берингии, многоаспектность проблемы берингийских связей, прослеживаемых как между континентальными, так и между океаническими элементами сухопутных флор и фаун, а также между водными флорами и фаунами трех океанов: Тихого, Северного Ледовитого, или Арктического, и Атлантического.

Берингия, в более узком понимании, предложенном мною в 1969 г. в докладе на XI Международном ботаническом конгрессе [Yurtsev, 1972; Юрцев, 1973, 1974, 1976а], охватывает в основном гористую территорию от побережья нижней Колымы до левобережья нижней Маккензи; здесь наиболее ярко проявляются флористические связи двух материков, причем континентальные элементы флоры играют заметную роль даже в Центральной Берингии — на полуостровах и многих островах района Берингова пролива с их современным морским климатом, которые, однако, в эпохи значительного осушения шельфа оказывались в центре суши протяженностью с севера на юг около 1,5 тыс. км.

Командоро-Алеутская гряда, юго-восточное побережье Камчатки, Северные и Средние Курильские острова (Южная Берингия) трактуются мною как особая область — Хультения — с устойчиво-океаническим режимом климата, современным вулканизмом и наиболее интенсивным оледенением в четвертичное время.

В понимании известного американского геолога и палеогеографа Д. М. Хопкинса [Hopkins, 1967], Берингия простирается от левобережья Маккензи до правобережья Лены, включая весь северо-восток Азии.

Согласно А. В. Шеру [1976], она простирается на западе до восточной оконечности Таймыра, а по мнению известного энтомолога А. Я. Тугаринова [1929], — до горного правобережья Енисея. Л. А. Портенко [1970] считал Берингию архипелагом с самобытной фауной морских птиц.

В этих разночтениях отражаются различия в истории расселения, эволюции и переживания пессимальных эпох представителями разных групп организмов. Зоологи, изучающие быстро мигрирующие группы животных, особенно крупных равнинных млекопитающих, говоря о Берингии, имеют в виду в основном животное население ее равнин в эпоху значительного осушения шельфа (то, что А. В. Шер [1976] позднее предложил называть Берингидой, по-моему, не вполне удачно, так как это всего лишь разные переводы на русский язык исходного слова Behringis). Между тем растения более упорно и стойко удерживаются на территории на фоне климатических перемен, особенно в гористых районах с большим разнообразием микроусловий, поэтому их состав более полно и тонко отражает своеобразие истории данного участка суши. Это и побудило меня попытаться разработать палеогеографическую модель перестройки ландшафтов и флор приберингийских территорий в позднем кайнозое. Так сложилась концепция Мегаберингии — блока контрастных, но тесно взаимодействовавших друг с другом фито- (и био-) хорий.

Мегаберингия охватывает обширное пространство суши — современной и былой (существовавшей на месте шельфа в эпо-

хи его осушения) — с центром в области Берингова пролива и Берингова моря; она включает на западе по крайней мере Восточный Таймыр и весь бассейн Хатанги; на юго-западе — всю Верхояно-Колымскую горную страну с ее южными отрогами (а быть может, и значительную часть Станового нагорья — горной территории с очень сильными северными флористическими связями, а также Алданские нагорье и плоскогорье и Становой хребет); на юге — примыкающую к Верхояно-Колымской горной стране часть Охотского побережья и соседние острова, а также Северные и Средние Курильские острова, п-ов Камчатка, Командоро-Алеутскую гряду; на юго-востоке она включает тихоокеанское побережье Аляски и Северной Канады (в том числе архипелаг Королевы Шарлотты); на востоке — северную часть Североамериканских Кордильер и примыкающие к ним высокие плато, включая весь бассейн р. Маккензи, и западную часть Канадского арктического архипелага.

Таким образом, Мегаберингия включает многие природные области с контрастными современными физико-географическими и биогеографическими условиями и не менее контрастной природной историей; она выделяется не по принципу единства, гомогенности, сходства составляющих ее единиц (таких, как Эоарктика, Северная Ангарида, Берингия s. str., Охотия, Хультения и т. д.), но на основе теснейшего взаимодействия их флор и фаун, по крайней мере в позднем кайнозое, благодаря чему эти контрастные области, дополняя друг друга, функционировали как единая флоро- и фауногенетическая лаборатория северных зон земли.

Мегаберингия — факультативная единица биогеографического районирования; выделение ее — инструмент анализа истории флор и фаун, отсюда — нежесткость ее границ, возможность разночтений при их проведении. Разумеется, краевые области Мегаберингии обнаруживают тесные связи и с остальными их «соседями», вне Мегаберингии, но вычленение Мегаберингии сделано по принципу особенно тесного взаимодействия, оказавшегося конструктивным для формирования растительных комплексов северных и умеренно-северных территорий (арктических, гипоарктических, бореальных и высокогорных).

Растительное население Мегаберингии — пример гетерогенной флористической системы планетарного уровня. В этой системе некоторые исконно континентальные территории, такие, как восток Средне-Сибирского плоскогорья, котловина Центральной Якутии, межгорные котловины Верхояно-Колымской горной страны и их северное равнинное продолжение, область Юконского плоскогорья, глубокие межгорные котловины между приморскими цепями Кордильер и более удаленными от тихоокеанского побережья цепями, выполняли функцию, во-

первых, генераторов, во-вторых, рефугиумов (в эпохи морских трансгрессий) континентальных элементов флоры; эти внутренние котловины, как правило, не покрывались ледниками (или покрывались только с периферии). Роль генераторов и рефугиумов океанических элементов выполняли соответственно притихоокеанские горные цепи и архипелаги — они испытывали значительное воздействие четвертичного оледенения, однако проявления эндемизма имеются даже на островах Алеутской гряды, южнее они резко усиливаются.

Очень важную связующую функцию в динамической пространственно-временной структуре Мегаберингии выполняли горные территории с переходным по степени континентальности климатом: Колымское нагорье вместе с Охотским побережьем, п-ов Камчатка с его внутренней сквозной долиной, Корякское нагорье и особенно Центральная Берингия, выполнявшая роль регулятора трансберингийских миграций. Переходные территории с относительным подвижным равновесием в растительном покрове континентальных и океанических комплексов даже при умеренных колебаниях гидротермического режима климата давали перевес то тем, то другим комплексам, переводя представителей антагонистического комплекса на положение реликтов, а это, в свою очередь, ускоряло видо- и расообразование как вследствие обособления малых периферических реликтовых популяций, так и в силу гибридогенеза. Поэтому именно здесь континентальные и океанические группы растений давали субконтинентальные и субокеанические производные, что служило ступенькой в освоении этой группой новых территорий с необычным для нее комплексом экологических условий.

В притихоокеанских областях территории с резко континентальным и типично океаническим климатом находятся в тесном соседстве, поэтому именно здесь пролегали многоканальные трассы миграций флор между глубинными горными территориями обоих материков и их полярными и тихоокеанскими побережьями.

Дифференциация *Dryas* и некоторых других родов в Мегаберингии

Разумеется, общее представление о том, как «работала» Мегаберингия, должно быть подтверждено результатами изучения дифференциации и истории формирования многих систематических групп растений. Пока это, конечно, дело будущего, хотя материал для такого анализа быстро накапливается. Классическим объектом анализа является род *Artemisia*, представители которого в пределах интересующей нас территории (Ангарида, Берингия) специально изучались И. М. Крашенинниковым [1943, 1964] и основательно, с применением

комплекса методов современной систематики, исследованы А. А. Коробковым [1981]. Эти данные свидетельствуют о роли Берингии и (шире) Мегаберингии как регулятора миграций (в первую очередь степных и бореальных групп) и основного очага видо- и расообразования для ряда криптофитных и гемикриптофитных групп из секции *Abrotanum* Bess. (подсекции *Norvegicae* (Rydb.) Korobkov и *Globulariae* Korobkov, отчасти *Laciniatae* (Kit.) Korobkov), секции *Absinthium* DC. (подсекции *Glomeratae* (Rydb.) Korobkov и *Lagocephalae* (Kit.) Korobkov), а также *A. agg. tilesii* Ledeb. из секции *Artemisia* и *A. agg. borealis* Pall. из секции *Campestres* Korobk. подрода *Dracunculus*.

Приведу заключение А. А. Коробкова [1981, с. 89] об основных факторах дифференциации перечисленных групп: «Причиной выхода изученных групп на широкую географическую арену явилась общая тенденция к похолоданию и усилению континентальности климата Северной Азии и Северной Америки в неоген-четвертичное время; одновременно усиливался климатический контраст между внутриматериковыми и приморскими (особенно притихоокеанскими) районами... Решающее значение для проникновения многих азиатских континентальных групп полейней в Америку и для освоения ими приморских районов с океаническим и субокеаническим климатом имело периодическое возникновение и погружение берингийской суши, сопровождавшееся значительными и неоднократными переменами ландшафтно-климатических условий в Берингийском секторе. В основе современной систематико-географической дифференциации изученных групп полейней лежат ряды таксонов с разным отношением к континентальности — океаничности климата и его термическому режиму. Преобладающий вектор эволюции в этих рядах — усиление криофилии, а отчасти и ослабление ксероморфизма, а также освоение районов с менее континентальным климатом. Однако в отдельных таксонах наблюдаются и противоположные тенденции. Напротив, разделенные берингийской дизъюнкцией родственные азиатские и американские таксоны часто не различаются между собой отношением к континентальности — океаничности климата. Современное географическое распространение общих видов показывает, что на протяжении всей истории рода *Artemisia* миграции из Азии в Америку преобладали над миграциями в противоположном направлении, хотя и последние также имели место в четвертичное время».

Сходные тенденции прослеживаются и в дифференциации, и в распространении ряда групп рода *Oxytropis* DC.¹; из них

¹ Карносистематические исследования [Ledingham, 1960] показали, что все североамериканские *Oxytropis*, как и азиатские, имеют основное число хромосом $X=8$ и азиатские генетические корни; таксоны всех американских групп проникли из Азии через Берингию.

преимущественно криофитная метаарктическая аркто-гольцовая секция *Arctobia Bunge emend. Barneby* (incl. *Caesiobia Bunge*) насчитывает 18 видов и рас, из которых лишь 1—2 распространены за пределами Мегаберингии [Юрцев, 1982а, 1985б]. Многие виды этой секции сочетают черты специализации к условиям гор Арктики и субарктических высокогорий с относительно примитивными — факоидными — признаками; наименее продвинутые виды (*O. kamtschatica* Hult. и *O. sublongipes* Jurtz.) — гемикриофиты, обитающие на нестабильных субстратах: щебнистых осыпях, полях вулканического шлака, галечниках горных рек. Первичным очагом становления всей группы, очевидно, явились относительно молодые вулканогенные нагорья приберингийской окраины Северо-Восточной Азии (поздний миоцен?), а основными эволюционно-экологическими тенденциями были криофилизация (с сохранением горной экологии) и освоение территорий, различающихся степенью континентальности — океаничности климата.

Роль Мегаберингии в глобальном флорогенезе и, в частности, в формировании флоры и растительности холодных областей и поясов гор северного внетропического пояса отчетливо прослеживается на примере рода *Dryas*, который с полным основанием может служить эмблемой арктических и умеренно-северных высокогорных, а также перигляциальных («дриасовых») флор. Приведенный ниже краткий эскиз истории дифференциации и расселения этого небольшого, но важного и интересного рода явился результатом критического изучения мною в 1976—1982 гг. всех известных его представителей в связи с обработкой для 9-го выпуска «Арктической флоры СССР» [Юрцев, 1984в]; использованы также основополагающие работы С. В. Юзепчука [1929, 1941] и более поздние работы А. Е. Порсилда [Porsild, 1947, 1959] и Е. Хультена [Hultén, 1959].

Основы системы рода, разработанные С. В. Юзепчуком [1929, 1941], полностью сохраняют свое значение и поныне, требуя лишь небольших корректив и детализации. С. В. Юзепчук разделил род на 2 секции — *Eudryas* (= *Dryas*) и *Nothodryas* Juz.; вторая секция, включающая всего 2 гипоаркто-монтанных (гемикриофильных) вида: американский *D. drummondii* Rich. ex Hook. (incl. var. *tomentosa* (Farr.) Williams — разновидность с плотным опушением верхней стороны листа) и восточносибирский *D. grandis* Juz. — рассматривается как более древняя и менее продвинутая; обособленность обеих ее видов не ниже (пожалуй, выше!) таковой основных подразделений типовой, преимущественно аркто-альпийской, секции.

Секцию *Dryas* С. В. Юзепчук разделил на 3 ряда, состоящих, по его представлению, из взаимозамещающих рас: *Punctatae*, с крупнозубчатыми, доверху морщинистыми листьями, несущими на верхней стороне крупные сидячие клейкие желез-

ки, а на нижней — по жилкам, также на черешке — бородавчатые и (или) стебельчатые крупные железки, иногда с примесью ветвистых волосков; *Chamaedryfoliae* (= *Dryas*), включающую тип рода *D. octopetala* L., с листьями морщинистыми, доверху зубчатыми, но без сидячих клейких железок с верхней стороны и без крупных клейких железок разнообразной формы на жилках и черешке, которые несут более или менее обильные ветвистые волоски; *Tenellae* (= *Integrifoliae*), с листьями полностью или хотя бы вблизи верхушки цельнокрайними, менее морщинистыми, без железок и ветвистых волосков.

Учитывая признаки опушения в диагнозах и подробных описаниях видов, С. В. Юзепчук не включал их в диагнозы рядов — это сделано А. Е. Порсилдом [Porsild, 1947] в его ревизии североамериканских дриад. А. Е. Порсилд придал рядам С. В. Юзепчука статус подсекций, что, на мой взгляд, оправдано ввиду симпатричности части представителей одного и того же «ряда» и достаточно сложной дифференциации некоторых подсекций, в первую очередь подсекции *Dryas*. Целесообразно ввести еще одно подразделение — подсекцию *Incisae* Jurtz. [Юрцев, 1984в], включающую виды с доверху зубчатыми листьями, однако опушенными лишь простыми волосками — войлочными и иногда прямыми. А. Е. Порсилдом (для *D. bairdingtoniana* Pors.) и Ю. П. Кожевниковым [1979] (для *D. incisa* Juz.) предложено относить соответствующие формы подсекции *Incisae* к подсекции *Tenellae*, исключив из диагноза последней признак цельнокрайности листа. Однако несомненно сходство многих форм подсекции *Incisae* с видами подсекции *Dryas* — подчас настолько тесное, что первые иногда трактуются лишь как разновидности последних, которые утратили ветвистые волоски на листьях. Оба вида секции *Nothodryas* имеют на листьях почти все типы волосков, за исключением крупных сидячих клейких железок на верхней стороне пластинки. В разных линиях эволюции секции *Dryas* происходила частичная или полная утрата некоторых типов трихом, и лишь в подсекции *Punctatae* появились новообразования.

Главная трудность систематики секции *Dryas* связана с частой гибридизацией совместных встречающихся (или встречавшихся ранее!) форм, подчас принимающей характер интродукции; кроме того, практически все макроморфологические признаки, используемые для диагностики таксонов, существенно варьируют². Отсюда — скептическая позиция многих авторов, сводящих все разнообразие дриад к 3—4 видам с подчинением им остальных таксонов (даже из других подсекций) на

² Обнадеживающие результаты дало изучение пыльцы части представителей рода на световом [Куприянова, Алешина, 1978] и особенно на сканирующем микроскопах (Д. Б. Архангельский, личное сообщение). Заслуживают изучения также анатомические признаки строения семенной кожуры.

правах формы, разновидности или подвида. Однако признак репродуктивной несовместимости в пределах рода вообще «не работает», так как существуют вполне жизнеспособные гибридогенные популяции даже между *D. grandis* Juz. из секции *Nothodryas* и разными таксонами секции *Dryas* (чаще — *D. punctata* Juz.); неоднократно удавалось получить и гибриды *D. drummondii* и *D. octopetala* (причем основные признаки *Nothodryas* оказываются в рецессиве). Поэтому, несмотря на нечеткость границ между многими таксонами секции *Dryas* (= *D. agg. octopetala* L.), для целей изучения филогении и истории рода удобнее более дробное понимание видов дриады (особенно в случае их симпатричности), с группировкой их в подсекции. Наиболее крупную подсекцию *Dryas* можно разделить по крайней мере на 2 ряда — евразийский альпийский ряд *Oxyodontae* Jurtz. (южносибирско-северомонгольский вид *D. oxyodonta* Juz., кавказский *D. caucasica* Juz., *D. dasypetala* Juz. из Джунгарского Ала-Тая) и аркто-альпийский ряд *Dryas* (западноевразийский вид *D. octopetala* L. с 2 подвидами; берингийско-приохотский *D. ajanensis* Juz. с 5 подвидами, впрочем, 2 из них северные (мегаберингийские): североохотский *ssp. ochotensis* Jurtz. и амфиберингийский *ssp. beringensis* Jurtz. — занимают несколько обособленное положение и в дальнейшем могут быть отделены от остальных 3 рас из изолированных высокогорных районов Восточной Азии). В качестве подвидов здесь рассматриваются аллопатрические таксоны, морфологически не вполне четко обособленные, обычно с полосой перехода.

Охарактеризованные выше 4 подсекции — филогенетически неоднородные образования. Наиболее продвинутый тип — подсекция *Tenellae*, особенно ее типовой вид *D. integrifolia* M. Vahl, с цельнокрайними, снизу войлочными листьями и нередко подушковидной формой роста. Этот тип, очевидно, произошел от одной из форм подсекции *Incisae* (возможно, даже от *D. incisa* Juz.), та же, в свою очередь, могла обособиться от одной из древних форм ряда *Oxyodontae* (например, от *D. oxyodonta* — *D. sumnewiczii* (Serg.) Serg.) или непосредственно от общего предка секции *Dryas*.

Остальные 2 подсекции — *Punctatae* и *Dryas* — могут быть выведены лишь от общего предка секции и, вероятно, представляют 2 ветви исходной дивергенции этого предка³.

Хронологическую канву для реконструкции основных этапов истории рода дает появление массовых отпечатков листь-

³ По данным Д. Б. Архангельского (личное сообщение), все изученные формы подсекции *Punctatae* имеют один и тот же специфический для подсекции тип скульптуры поверхности пыльцевых зерен; у видов подсекции *Dryas* выявлены 3 разных типа скульптуры пыльцевых зерен, наиболее распространенный из которых — тип *D. octopetala* L. — общий и для *D. integrifolia* из подсекции *Tenellae*.

ев *Dryas octopetala* s. l. (мелко- и коротколистной формы с короткими немногочисленными зубчиками, сходной с типовым подвидом этого вида и с формами *D. ajanensis* s. l.) в позднелиценновых слоях Исландии приблизительно около 3 млн. лет назад [Ахметьев и др., 1978] в составе одной из наиболее ранних, предледниковых, тундровых флор, уже включавших многие элементы позднеледниковых дриасовых флор Европы. Поскольку вполне очевидно, что основные очаги первичной дифференциации рода находились в противоположном долготном секторе — в Мегаберингии, приходится принять, что основные подразделения секции *Dryas* сформировались до 3—3,5 млн. лет назад. Проникновение же вероятного предка секции *Dryas* — растения типа *D. grandis* Juz. — из Америки в Азию через Берингию едва ли происходило до периода общеземного похолодания в позднем миоцене (5—8 млн. лет назад) — времени первого крупного оледенения Антарктиды и первого оледенения притихоокеанских гор Аляски [Зубаков, 1978; Hopkins, 1967]; именно тогда в лесной области Мегаберингии, представлявшей еще сплоченную сушу, горные таежные леса спустились к подножиям гор и на равнины (Юрцев, 1972; Биске, Баранова, 1976). Обособление же предка всего рода (тип *Nothodryas*) от исходных форм наиболее близкого рода *Cowania* Don произошло соответственно раньше, возможно в среднем миоцене, во внутренних районах североамериканских Кордильер, переживавших период интенсивного орогенеза, скорее всего вблизи южных пределов американской части Мегаберингии.

Сопоставление экологических и морфологических особенностей подрода *Nothodryas* и рода *Cowania* позволяет предположить, что общий предок *Dryas* и *Cowania* обитал на известняковых скалах и осыпях в горнолесном поясе; это был невысокий, относительно ксероморфный кустарник с вечнозелеными, беловойлочными опушенными снизу кожистыми листьями, с симподиальной сменой монокарпических побегов, недлинными цветоносами и простой чашечкой, покрытой темными стебельчатыми железками; помимо ростовых побегов у него имелись короткие боковые генеративные побеги, увенчанные одним крупным полупонижающим цветком на недлинной цветоножке и плодами с удлинняющимся перисто-опушенным столбиком (анемохория, возможно сочетающаяся с зоохорией и разносом плодов текучими водами).

Дальнейшее иссушение внутренних районов Кордильер к югу от Мегаберингии привело к формированию здесь *Cowania* — ксероморфных листопадных кустарников с некрупными короткими, иногда трехлопастными листьями. Северная ветвь (*Dryas*) в период поднятия гор и экспансии темнохвойных горных лесов нашла экологическую нишу на нестабильных щебнистых, каменистых и пойменно-галечниковых субстратах, по-

лучивших тогда широкое распространение; сохранив исходный тип листа, это растение приобрело форму роста гемипростратного кустарника или кустарничка, способного бороться с погребением галькой и щебнем за счет восходяще-горизонтального роста побегов и их укоренения. Соответственно цветоносы удлинились (особенно в период плодоношения) и приобрели вертикальное положение; возможно, вторично увеличилось число чашелистиков, лепестков, тычинок и пестиков за счет уменьшения числа цветков.

Приобретя способность обитать в поймах горных рек, северный тип смог распространиться до северо-западных отрогов системы Кордильер, пересек узкий Берингийский перешеек и получил доступ к обширным горнотаежным территориям Северо-Восточной Азии, переживавшим этап активного неотектонического развития. Экоотопы его и здесь включали помимо приречных песчано-галечниковых наносов также скалы, осыпи и россыпи, преимущественно образованные карбонатными и основными магматическими породами. Трудно сказать, какой из 2 ныне живущих видов *Nothodryas* ближе к этому гипотетическому предку; вполне вероятно, что такие признаки *D. drummondii*, как желтые лепестки и опушение нитей тычинок, вторичны.

Приуроченность к карбонатным скалам и осыпям в условиях поднимавшейся таежной горной страны благоприятствовала обособлению локальных популяций древних форм *Nothodryas*, одна из которых стала родоначальником секции *Dryas*. По всей видимости, это растение также обитало на карбонатных скалах горнотаежного или подгольцового (субальпийского) пояса и было сходно по облику с *D. grandis*; преобразования свелись к закреплению вертикальной ориентации цветка, его более широкому раскрытию (с усилением выпуклости цветоложа), некоторому уменьшению размеров плодиков и, наконец, к увеличению индивидуальной изменчивости и пластичности листовой пластинки, которая у форм *Nothodryas* (особенно *D. grandis*) практически не варьирует. Пока невозможно указать район, где впервые произошли отмеченные преобразования, однако данный тип сравнительно быстро расселился в полукольце гор, окаймляющем Алданское плоскогорье, т. е. в средних и южных гористых районах азиатской Мегаберингии.

Следующий этап дивергенции привел к обособлению исходных форм подсекции *Punctatae* (очевидно, в северо-западной части первичного ареала секции, на стыке Верхояно-Колымской горной страны с Алданским плоскогорьем) и подсекции *Dryas* (на юго-востоке той же горной «подковы», обращенной выпуклой стороной на восток, очевидно, в районе стыка субмеридиональных горных цепей Джугджур и Южного Верхоянья с субширотными — Станового хребта и Станового нагорья). Первая группа сохранила приуроченность к внутрен-

ним, наиболее континентальным районам северной Ангари-ды и к скалам и осыпям горнотаежного и подгольцового пояса; вторая, очевидно, представляет наиболее древнюю криптофитную (высокогорную) линию эволюции рода, успешную с тех пор наиболее широко расселиться в Евразии и наиболее сложно дифференцированную.

Первый этап дивергенции исходной формы подсекции *Dryas* привел к обособлению анцестральных типов 2 рядов: *Oxyodontae* (дальнейшая судьба которого была связана с нагорьями юга Сибири, Джунгарского Ала-Тау и Кавказа — вне Мегаберингии) и *Dryas* — на приохотских гольцовых массивах. Из форм ряда *Oxyodontae* наибольшее сходство в форме и отчасти зубчатости и опушении листа с *D. grandis* сохраняет *D. oxyodonta*. Из 5 рас *D. ajanensis* s. l., для которой в целом характерны более короткие и относительно широкие плоские, обычно и более мелкие пластинки листьев, ближе всего к *D. oxyodonta* (и, вероятно, к исходной форме ряда *Dryas*) североохотская гольцовая раса *D. ajanensis* ssp. *ochotensis* Jurtz. (*D. incanescens* Juz. s. str., nomen non valid.). Появление растения со сходными (но более короткими и малозубчатыми) листьями в позднеплиоценовых предледниковых отложениях Исландии в составе древнейших тундровых флор говорит о широком расселении *D. ajanensis* s. l. по обезлесенным побережьям остывающего (но еще не покрытого постоянным льдом) Арктического океана (вероятно, вместе с исходными формами атлантических таксонов из родов *Harrimanella* и *Vahlodea*, *Puccinellia vahliana* и др.). Весьма знаменательна приуроченность листовых отпечатков дриады к стратиграфической зоне *Serripes* [Стратиграфия и флора..., 1978], характеризующейся первым появлением разнообразного комплекса тихоокеанских аркто-бореальных и бореальных морских моллюсков и фораминифер у побережий запада Евразии; это недвусмысленно говорит о первом открытии Берингова пролива [Herman, Hopkins, 1980] во время Берингийской трансгрессии (3—3,6 млн. лет назад)⁴. Проникнув в пра-Арктику по азиатскому побережью пролива и расселяясь по тундровым побережьям Арктического океана, древнегольцовый тип *D. ajanensis* s. l. постепенно преобразовался, став родоначальником западноевропейской аркто-альпийской *D. octopetala* ssp. *octopetala*. В настоящее время в арктических районах запада Евразии — от Восточной Гренландии до Таймыра — этот тип заме-

⁴ Представление о более раннем первом открытии Берингова пролива (в позднем миоцене — около 10 млн. лет назад) [Hopkins, 1967], основанное на появлении сходных форм ластроногих, а также морских моллюсков из рода *Mya* в синхронных осадках на тихоокеанском и атлантическом побережьях Северной Америки, ныне пересмотрено [Herman, Hopkins, 1980]; упомянутые факты проще объясняются миграцией через еще существовавший тогда Панамский пролив.

шен арктической расой с более мелкими, узкими, обычно глубоко надрезанными листьями с завернутыми книзу краями — *ssp. subincisa* Juzt. (*D. octopetala* var. *minor* Hook.), известной также с севера Фенноскандии, известняковых и гипсовых скал северо-востока Русской равнины, с Урала и Путораны; эта форма известна и из позднеплейстоценовых дриасовых флор Псковской области и Урала. Происхождение ее, вероятно, связано с древней гибридизацией *D. octopetala* s. str. и *D. incisa* в приуральских районах в среднем плейстоцене.

После восстановления Берингийского моста суши в конце плиоцена — раннем плейстоцене северная форма *D. ajanensis* s. l. проникла на Аляску, где сформировался тип *ssp. beringensis* (сходный по форме и зубчатости листьев с коротколистными приморскими формами *D. punctata*), ныне доминирующий на некарбонатных высокогорьях Аляски и Юкона в сухих щебнистых тундрах. Обособившись от азиатских форм во время одной из последующих морских трансгрессий (Эйнанутской — Пинакульской?), этот тип затем проник на восточную (гумидную) оконечность Чукотского полуострова, где ныне господствует в сухих щебнистых тундрах (как кальцефитных, так и (особенно) ацидофитных), замещаясь в более западных частях полуострова на тех же экотопах *D. punctata*.

Становление южных рас *D. ajanensis* s. l. произошло позднее — после широкого расселения североохотской расы в горах севера и востока Восточной Азии в ледниковые фазы среднего или позднего плейстоцена — на изолированных гольцовых массивах (отсюда — повышенный полиморфизм и резкие межпопуляционные различия).

Исходная форма подсекции *Incisae* могла возникнуть от древних форм подсекции *Dryas* в более южных гористых районах Северной Ангариды — в подгольцовом поясе, на карбонатных или основных породах (тип *D. sumnewiczii*), однако широколистные короткозубчатые формы с комплексом признаков подсекции *Incisae* известны также с известняков междуречья Вилюя и Оленека (*D. juzepczukii* Socz. ined.), алдано-охотского междуречья и с восточных отрогов хр. Черского; без дополнительных исследований трудно сказать, представляют ли они «осколки» исходной формы подсекции или же это продукты позднейшей гибридизации *D. grandis* с *D. incisa* (или *D. crenulata*). Формы с плоскими короткими и короткозубчатыми листьями без ветвистых волосков и железок известны также на известняках побережья Берингова пролива (*D. incisa* — короткозубчатая форма), на о-ве Хонсю, а также в Ирландии, Шотландии и Южной Норвегии (*D. babingtoniana* Pors., *D. octopetala* var. *pilosa* Babingt.); они могли произойти от *D. ajanensis* s. l. и *D. octopetala* s. str. соответственно путем утраты ветвистых трихом на жилках и черешках листьев (в обособлен-

ных некогда популяциях на известняках) или же путем гибридизации форм подсекции *Dryas*, например, с *D. incisa* (что более вероятно для берингийских форм).

Наиболее широко распространенная форма подсекции *Incisae* — *D. incisa* Juz. s. str., — вероятно, сформировалась (в плиоцене?) в восточной части Верхояно-Колымской горной страны, включающей достаточно протяженные районы выходов палеозойских карбонатных пород и еще более обширные выходы основных и средних силикатных пород Охотско-Чукотского вулканического пояса, где местами и сейчас этот вид безраздельно господствует в горных тундрах на значительном пространстве. Сходная с *D. punctata* по форме, расчленению и конституции листовых пластинок, *D. incisa* сформировалась в условиях резко континентального климата — в подгольцовом поясе и нижней части гольцового. Более широкое расселение вида (на запад до Урала, возможно и далее, где возник гибридный таксон *D. octopetala* *ssp. subineisa*, на юг — до Саян и Забайкалья, на восток — до Аляски и Скалистых гор) происходило в ледниковые холодно-сухие фазы позднего (отчасти, возможно, и среднего) плейстоцена. Однако не позднее времени Берингийской трансгрессии ($3 \pm 0,5$ млн. лет назад) *D. incisa* стала родоначальником популяций, в которых впервые проявилась, а затем и закрепились тенденции к утрате зубчатости листьев, первоначально в верхней части пластинки листа. Ныне известны 2 таксона с такими признаками — восточносибирская гипоаркто-альпийская кальцефильная *D. crenulata* Juz. и амфиберингийско-гренландская арктическая *D. chamissonis* Spreng. ex Juz.; первая морфологически ближе к *D. incisa* и иногда даже отождествляется с ней [Пешкова, 1979].

D. crenulata имеет субарктическое (подгольцовое) происхождение, на юге же Восточной Сибири, куда, вероятно, проникла в позднем плейстоцене, она редка и наиболее строго из всех дриад приурочена к высокогорьям [Малышев, 1965]; наиболее древней частью его ареала скорее всего являются карбонатные восточные нагорья хр. Черского. *D. chamissonis*, напротив, тяготеет к приберингийским районам с менее континентальным (в том числе и типично морским) климатом; она могла возникнуть от *D. crenulata*, хотя нельзя исключить происхождение ее непосредственно от *D. incisa*, в том и другом случае — на выходах карбонатных и основных силикатных пород в восточной части Чукотского полуострова, возможно, в период древней Берингийской трансгрессии, с последующим расселением на Аляске и в соседних районах Кордильер и Северной Канады (на известняках).

От *D. chamissonis*, по-видимому, и произошла цельнолистная раса *D. integrifolia* M. Vahl, скорее всего в западной (неоледеневавшей) карбонатной части Канадского Арктического

архипелага (на восточном фланге Мегаберингии), в жестких и предельно суровых условиях эпохи ранне- или среднеледникового оледенения. В последующем именно этот тип заселял освобождавшиеся от Лаврентийского ледового щита районы Канады (включая область Канадского кристаллического щита), а затем стал основным компонентом приледниковых американских дриасовых флор; кроме того, он распространился на известняках и выходах основных силикатных пород на севере Скалистых гор, а также на Аляске и Чукотке, причем во многих районах Чукотки особенно типичные популяции *D. integrifolia* s. str. приурочены к карбонатным проточным болотам и снежникам (сухие вершины заняты другими видами *Dryas*); наблюдается также интрогрессия с *D. chamissonis*, гибридизация с *D. punctata* s. l., *D. ajanensis* ssp. *beringensis* и *D. incisa*. Своеобразная крупно- и плосколистная раса *D. integrifolia* — ssp. *sylvatica* (Pors.) Hult. — сформировалась в континентальных известняковых районах бассейна Юкона в условиях рефугиума ледниковой эпохи; ныне она приурочена к горнотаежному и подгольцовому поясам и по периферии своего ареала гибридизирует с *D. chamissonis*, *D. incisa* и другими видами.

Первичная дивергенция родоначальной формы подсекции *Punctatae*, вероятно, была вызвана поднятием Верхоянского хребта и привела к обособлению *D. viscosa* Juz. на известняках Алданского плоскогорья (в горнотаежном поясе) и *D. punctata* Juz. — во внутренних районах более континентальной западной части Верхояно-Колымской горной страны. Усиление железистости листьев и секреторной функции железок в этой группе было, возможно, связано с континентальными засушливыми условиями произрастания; *D. punctata* формировалась в подгольцовом поясе, быстро заселяя и новообразующиеся гольцовые пространства, значительная часть которых была сложена некарбонатными песчаниками, алевролитами и особенно сланцами «верхоянской свиты». Именно этот тип стал фоновым растением на субарктических нагорьях и арктических равнинах и низкогорьях Восточной Сибири. Наиболее широкое расселение вида произошло в криоаридные ледниковые интервалы позднего плейстоцена, когда вид проник на юг до гольцов северной Монголии, на запад — до севера Фенноскандии и Восточной Гренландии; им заселены также многие северные приберингийские районы Азии и Камчатка, откуда описана *D. kamtschatica* Juz. — более коротколистная и короткозубчатая, менее железистая форма, представляющая скорее приморскую клину, нежели обособленную расу.

Однако еще в раннем (или среднем) плейстоцене при восстановлении Берингийского моста суши восточная форма *D. punctata* (с малообильными ветвистыми волосками и более

обильными стебельчатыми железками на жилках и черешке листа) проникла на Аляску, где освоила экотопы, не занятые *D. ajanensis* ssp. *beringensis* и формами подсекции *Tonellae*, — сырые шлейфы и нивальные подножия некарбонатных гор; обособление ее от *D. punctata* s. str. произошло во время очередной трансгрессии моря (Эйнанутской — Пинакульской или Коцебу-Крестовской) и сопровождалось в основном утратой ветвистых волосков на листьях; этот тип — ssp. *alaskensis* (Pors.) Jurtz. затем расселился по Скалистым горам до юга штата Колорадо и здесь во время следующего оледенения Кордильер преобразовался в более южных, не покрытых ледниками районах в особую расу — ssp. *hookerana* (Juz.) Jurtz. В последующем ssp. *alaskensis* проникла (возможно, в фазу узкого моста суши) на крайний юго-восток Чукотского полуострова, а ssp. *hookerana* — на юго-восток Аляски, что и привело к интрогрессии в зоне контакта 3 рас. Вполне возможно, что и ssp. *punctata* в сартанге — позднем висконсине повторно проникла на Аляску; она приводится А. Е. Порсилдом и для ряда пунктов на западе Канадского архипелага [Porsild, Cody, 1980]. Добавим, что в районе произрастания реликтовых степных сообществ на северо-востоке Якутии и на Чукотке *D. punctata* s. str. очень характерна для полосы экотона между степными и тундровыми сообществами, являясь основным содоминантом тундростепных (переходных) ассоциаций; в других районах в той же роли выступают *D. sumnewiczii*, *D. incisa*, *D. ajanensis* ssp. *beringensis* (хр. Брукса).

Из приведенного краткого и, конечно, весьма предварительного эскиза истории рода *Dryas* видно, как дифференциация исходных форм в пределах Мегаберингии, вызванная контрастностью и динамичностью природных условий в разных ее подразделениях, приводила к возникновению новых филумов, часть из которых получила дальнейшее развитие на весьма удаленных от Берингии территориях с холодным климатом, оказав существенное влияние на формирование их растительного покрова. Показательно, что, возникнув где-то у южных пределов американского сектора Мегаберингии, род получил наиболее мощный импульс к последующей дифференциации в азиатском секторе — на стыке Северной Ангарида, Охотии и Берингии, где и заложились основные эволюционные ветви секции *Dryas*⁵; впервые эта точка зрения была четко высказана С. В. Юзепчуком [1929]. В последующей истории под-

⁵ Существует значительный (хотя неполный) параллелизм в происхождении и истории родов *Dryas* (особенно секции *Dryas*) и *Arctous* — от кордильерских вечнозеленых кустарниковых предков (для *Arctous* — род *Arctostaphylos* [Юрцев, 1966]). Сходны жизненные формы *Dryas* и *Arctous* (летнезеленые простратные кустарнички с непадающими листьями), а также их некоторые симбиотические связи (образование эктоэндотрофной микоризы) и экологические особенности.

секций *Dryas*, *Punstatae* и особенно *Tenellae* важную роль играли трансберингийские миграции и обособление американской и азиатской популяций. Как и в упоминавшихся выше группах польней и остролодочников, исходная форма *Dryas* была приурочена к незадернованным скелетным субстратам в горнолесном поясе, а основной эволюционно-экологической тенденцией развития рода были криофилизация и освоение территорий, различающихся степенью континентальности климата.

К хронологии криоксерических интервалов истории Берингии

Внешним импульсом для флорогенетической «работы» Мегаберингии служили ритмические смены периодов потеплений и похолоданий, увлажнения и иссушения климата, проявившиеся в позднем кайнозое на фоне общей тенденции к похолоданию и усилению континентальности, характерной для неотектонического этапа развития земной коры (неоген-четвертичное время). Это развитие привело к мощному общему поднятию суши, особенно в центре азиатского материка, созданию необычайно контрастного рельефа, в частности, в Мегаберингии, усилению изоляции Полярного бассейна от более южных крупных акваторий, превращению его в Ледовитый океан, формированию постоянной области холодного и сухого арктического воздуха. Согласно широко известной гляциоэвстатической схеме, в четвертичное время периоды потепления совпадали с периодами гумидизации климата, а периоды похолодания сопровождалась его аридизацией вследствие изъятия огромных масс воды при формировании наземных ледовых покровов, осушения континентального шельфа, усиления ледовитости северных морей, господства антициклонального режима в умеренных и северных широтах — сдвига путей циклонов к югу. Эта общая схема наиболее твердо доказана для позднего плейстоцена, тогда как для среднего и раннего плейстоцена имеются разнообразные свидетельства в пользу того, что по крайней мере в бассейне Печоры, на севере Западной Сибири, Таймыре и на Чукотском полуострове похолодания частично совпадали с увлажнением климата из-за обширных морских трансгрессий, возможно, обусловленных местной тектоникой. Вопрос этот оживленно дискутируется в геологической литературе, и единство взглядов пока не достигнуто [Северный Ледовитый океан..., 1970; Гроссвальд, 1983; Основные проблемы палеогеографии..., 1983].

Нас интересуют, в первую очередь, криоксерические этапы истории Мегаберингии, поэтому нам особенно важны свидетельства широкого осушения шельфа в Берингийском секторе, так как только при таких условиях мог установиться конти-

нентальный засушливый климат в Центральной Берингии и широко осуществляться обмен континентальными видами между Азией и Америкой [Юрцев, 1974, 1976б, 1981 — в этих работах можно найти ссылки на основную геологическую и палеонтологическую литературу].

Разнообразные и неоспоримые данные свидетельствуют о таком осушении шельфа в позднем плейстоцене — зырянской и особенно короткой сартанской эпохах (25—14 тыс. лет назад) с частичным перерывом в каргинское время. В среднем плейстоцене начальные этапы ледникового цикла, по-видимому, были синхронны с холодноводной трансгрессией (Коцебу-Крестовской) в Центральной Берингии, однако между ней и последующей тепловодной бореальной трансгрессией (Валькатленской—Пелукской), по-видимому, существовал континентальный перерыв, когда в Америку впервые проникли бизоны, овцебык, настоящий мамонт — компоненты верхнепалеолитической «тундростепной» фауны, возможно, и сайга.

Наконец, для нас особенно важны быстро накапливающиеся свидетельства существования крупного цикла обмена континентальными элементами флоры и фауны через Берингию в интервале 1,3—0,7 млн. лет назад и несколько позднее — гюнц — ранний миндель, по альпийской ледниковой шкале [Шер и др., 1979].

В первую очередь следует упомянуть о многочисленных находках олерского фаунистического комплекса крупных и мелких млекопитающих в разных частях Северо-Востока СССР [Шер, 1976], с которым сходны синхронные ископаемые фауны Аляски и Юкона (Cape Decait и др.), а также позднетаманская фауна Западной Евразии [Вангенгейм, 1977]. По заключению А. В. Шера [1976], олерский комплекс уже содержал основные элементы фауны холодных безлесных территорий, получивших позднее, разумеется, в измененном виде так называемой «мамонтной фауны», широкое распространение на равнинах Евразии и Северной Америки, что позволяет рассматривать раннеплейстоценовую Берингию (точнее, континентальный север Мегаберингии) как родину многих элементов фауны холодных открытых пространств [Guthrie, Matthews, 1974; Шер, 1976]. Ландшафты, вмещавшие олерскую фауну, А. В. Шер [1976] характеризует как лиственнично-березовую лесотундру, частично гипоарктическую тундру со значительной ролью травянистой, ксерофитной растительности, сочетанием арктических и арктоальпийских гипоарктических, бореальных и степных видов; отмечается присутствие в низовьях Колымы пыльцы ксерогалофильных элементов (*Eurotia*, *Suaeda corniculata*, *Salicornia herbacea*), а также *Ephedra monosperma*.

Более древние плиоценовые слои здесь свидетельствуют о существовании в то время умеренно-гумидной северной тайги [Шер и др., 1979].

Дифференциация растительного покрова Мегаберингии в сартанское время

В этом разделе я постараюсь наметить основные черты зональной и провинциальной дифференциации растительного покрова Мегаберингии (прежде всего Берингии) в криоксерические фазы, избрав в качестве модели последний этап значительного осушения шельфа до абсолютных отметок, близких к —100 м (90—115 м ниже ур. м [Hopkins, 1982]), в поздне-висконсинское — сартанское время. Именно об этом отрезке мы можем наиболее уверенно судить по данным о современном распространении растений и, в частности, их реликтовых комплексов. Решающее значение для палеогеографических реконструкций ландшафтов и растительности криоксерических эпох позднего плейстоцена имеет география реликтовых степных и отчасти криоксерофитных комплексов, экологически наиболее диссонирующих зональной тайге и тундре. Под криоксерофитами я имею в виду растения засушливых местобитаний холодных безлесных областей — Арктики и альпийского пояса гор.

Представление о так называемом тундростепном характере ландшафтов северных областей (ныне тундровых и северо-таежных) в холодно-сухие фазы ледниковых эпох появилось как обобщение многочисленных данных палеонтологов о «смешанных» фаунах с сочетанием степных и тундровых животных и с преобладанием травоядных форм, а также данных по спорово-пыльцевым спектрам тех же эпох, в которых преобладает пыльца травянистых семейств (злаков, иногда осоковых, гвоздичных и др.), полыней, в Восточной Сибири и на Чукотке — сибирского плауна, но очень слабо представлена или отсутствует пыльца характерных для современных спектров гипоарктической тундры групп (видов *Betula* секции *Нанае*, верескоцветных, сфагновых мхов); как правило, отсутствует также пыльца деревьев и крупных кустарников. Позднее мною [Юрцев, 1961, 1962] и М. Н. Караваевым [1963] было выявлено свыше 70 (ныне их известно уже не менее 80) случаев идентичности или родства растений степей Восточной Сибири и прерий Северной Америки. В 1964 г. реликтовые степные и криофитностепные сообщества были найдены во многих пунктах континентального сектора Чукотской тундры [Юрцев, 1981], включая острова области шельфа (Айон, Врангеля и др.); в ультраконтинентальных таежных районах азиатской части Мегаберингии они были известны ранее. В последнее время о реликтовых степных и полынных склонах бассейна Юкона стали писать (без публикации подробных описаний) американские ботаники, интересующиеся проблемой Берингии [Young, 1976; Murrey, 1979; Hoefs et al., 1975]. Наконец, в июле 1981 г. вместе с А. П. Хохряковым, Д. и Б. Меррей мы

посетили и описали степные склоны в долине рек Юкона, Танаи, Коппер (в 40 милях от тихоокеанского побережья) и в северных предгорьях хр. Брукса на Восточной Аляске в полосе гипоарктических тундр [Юрцев, 19286, 1984а, б] — данные о присутствии степных сообществ на арктической Аляске ранее отсутствовали. Мною опубликован подробный обзор распространения и экологии реликтовых степных комплексов на Северо-Востоке Азии и отчасти на северо-западе Северной Америки [Юрцев, 1981], где цитируются и ранее опубликованные работы по степным сообществам Якутии и Чукотки. Попробуем, используя всю совокупность имеющихся данных, представить характер «тундростепных» ландшафтов Берингии, их зональную и провинциальную дифференциацию.

Представление о «тундростепи» как о пышных арктических злаковниках (типа высокотравной прерии) отстаиваются С. В. Томирдиаро [1976], американским зоологом-палеонтологом Р. Д. Гьютри [Guthrie, 1968] и палеоэнтомологом Дж. В. Мэтьюз [Matthews, 1976]. Исследователи исходят из большого разнообразия тундростепной фауны, сопоставимого по числу видов травоядных животных с современной африканской саванной. Однако такая концепция вызвала серьезную критику. Было показано, что разнообразие травоядных животных «мамонтной фауны» — отчасти артефакт, результат сбора костей в смешанных вторичных скоплениях (в отвалах шахт, на пляжах). Однако доказана синхронность обитания в позднем висконсине на территории Мегаберингии по крайней мере четырех доминантных животных тундростепи: мамонта, бизона, лошади, северного оленя, — кроме того, снежного барана, овцебыка и сайги, что свидетельствует о наличии тогда соответствующей кормовой базы — современная тундра таковой не располагает. Разнообразнее была фауна крупных копытных во время каргинского межледникового (интерстадиала?): кроме перечисленных животных обитали лось, в азиатской части Мегаберингии — шерстистый носорог, в американской — верблюд, вероятно, барсук и хорек; следовательно, соответственно разнообразнее были ландшафт и растительность (включавшая сообщества деревьев и крупных кустарников [Украинцева, 1979, 1984]).

Подсчет абсолютного содержания пыльцевых зерен и спор в разрезах с серий радиуглеродных датировок [Ritchie, Swynar, 1982; Ritchie, 1984] показал, что интенсивность пыльцевого дождя в ландшафтах «тундростепи», по крайней мере в изученных сравнительно немногих случаях, была очень низка (100 ± 50 зерен/см²/год) — на 1 (2) порядка ниже, чем в прериях Канады. В спектрах из пойменных отложений пыльца осоковых нередко резко преобладает над пылью злаков и полыней, что говорит о достаточной внутренней неоднородности тундростепных ландшафтов. Участники состояв-

шегося в 1979 г. в Австралии комплексного международного рабочего совещания по палеоэкологии тундростепного биомы пришли к выводу, высказанному мною в 1968 г. на Всесоюзном совещании по четвертичной геологии в Хабаровске [Юрцев, 1968], что тундростепь представляла не нечто гомогенное, а скорее мозаику степных, тундровых и иных сообществ [Schweger et al., 1982].

Этого представления я придерживаюсь и сейчас, однако наблюдения в уникальном лесостепном ландшафте в среднем течении Индигирки, где на днище межгорной котловины степь оттеснила тайгу на северные склоны и во всевозможные депрессии, а сами листовничники имеют лесостепной характер [Юрцев, 1981], склоняют меня к мысли, что по крайней мере в более южных районах Берингии степные и криофитно-степные сообщества могли получить широкое распространение не только на южных склонах, но и на высокой пойме, склонах нейтральных экспозиций и на выпуклостях водоразделов, и они чередуются здесь с сухими травянисто-дриадовыми тундрами и тундростепью и с криоксерофитно-травянистыми сообществами типа *Kobresietea*⁶. Кустарничково-моховые и нивальные тундры сохранялись на северных склонах и в депрессиях. Кочкарные тундры полностью исчезали с водоразделов, наиболее продуктивные травянистые сообщества — луговые и лугово-болотные, а также травянисто-кустарниковые (ивняки) были приурочены к местам с дополнительным притоком влаги: поймам, подножиям склонов, долинам ручьев.

Продуктивность степных и особенно криофитностепных, тундростепных и криоксерофитных сообществ была невысокой — косвенное свидетельство тому — необычайное обилие или даже доминирование спор *Selaginella sibirica* в спектрах той эпохи (в современных криофитностепных сообществах Чукотки этот вид, как и многие ксерофильные корковые лишайники, — типичный заполнитель просветов между дерновинками и стеблями трав в разреженных низкопродуктивных травостоях, однако почва при этом плотно насыщена тонкими корешками трав).

Канадский геоботаник и палеопалинолог Дж. К. Ричи [Ritchie, 1984] в своей реконструкции растительного покрова одного из гористых районов Северного Юкона (р. Блюфиш на левобережье р. Поркьюпайн) для криоаридного интервала позднеледниковья показывает широкое распространение «травяной тундры» на средних и нижних уровнях склонов гор (между сухими щелюстными тундрами привершинных частей гор и сырыми осоково-злаковыми лугами и ивняками долин). При этом он отмечает, что «травяные тундры», в понимании

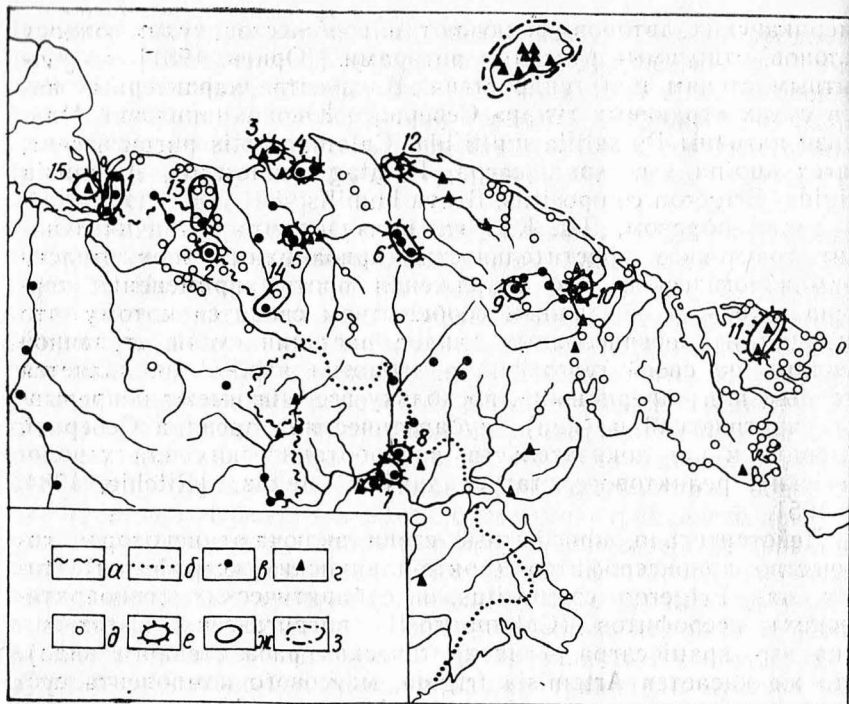
⁶ Для более южных территорий Евразии интересную реконструкцию растительности плейстоценовых перигляциальных степей недавно предложил Е. М. Лавренко [1981].

американских авторов, включают и сообщества сухих южных склонов, относимые русскими авторами [Юрцев, 1981] к криофитным степям или тундростепи. В качестве характерных видов сухих «травяных тундр» Северного Юкона и низовой Маккензи названы *Pulsatilla multifida*, *Calamagrostis purpurascens*, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Plantago canescens*, *Artemisia frigida*, *Erigeron compositus*, *Braya humilis*.

Таким образом, Дж. К. Ричи признает, что различия в наших трактовках растительности криоаридных эпох отчасти терминологические. Его возражения против применения термина «степь» к указанным сообществам сводятся к тому, что ни один из перечисленных видов растений сухой «травяной тундры» по своей географии и экологии якобы не является степным или «прерийным», поскольку все они имеют непрерывный арктический и (или) субарктический ареал в Северной Америке и нет доказательств, палеоботанических или хорологических, реликтового статуса данных видов [Ritchie, 1984, p. 165].

Действительно, криофитные степи включают некоторое количество криоксерофитов (аркто-альпийских ксерофитов), таких, как *Erigeron compositus*, и субарктических (гипоарктических) ксерофитов (*Calamagrostis purpurascens*, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa* — гипоарктическая раса степного вида). Что же касается *Artemisia frigida*, массового компонента субарктических степных сообществ Аляски и Юкона, то, если учесть общий характер ареала и изменение активности вида в разных частях ареала, приходишь к выводу, что это настоящее степное растение Казахстана, Монголии, Даурии, северо-западных вариантов прерий Америки⁷ с резко дизъюнктивным, типично реликтовым распространением в Мегаберингии. Популяция *A. frigida* из бассейна Юкона через сквозные субмеридиональные долины Северных Кордильер связана с основной — зональной популяцией североамериканского фрагмента ареала вида, но в западных и северных районах Аляски, Юкона, низовой Маккензи известны далеко отстоящие группы местонахождений. Между краевыми — обособленными — популяциями из Америки и Азии минимальная дизъюнкция — свыше 1100 км (среднее течение р. Ноатак — бассейн среднего течения Анадыря); популяции *A. frigida* бассейнов Омолона, Колымы, Индигирки, Яны и Лены также фрагмен-

⁷ На фотоснимке, сделанном в 1873 г. [Redmann, 1982], показана еще не измененная деятельностью человека прерия в юго-восточной части провинции Саскачеван (Канада) с фоновым распространением *A. frigida* в результате сбора травостоя стадами бизонов. Спутником *A. frigida* на сбитых пастбищах прерий Великих равнин, как и степей Забайкалья и Северной Монголии, является *Carex duriuscula*, другой характерный компонент степных сообществ Аляски и Северо-Восточной Азии. Реликтовое распространение обоих видов в Мегаберингии показано на отдельных картах [Юрцев, 1981, карты 12, 13; Yurtsev, 1982, fig. 9, 10].



Распространение степных и тундростепных участков в Чукотской тундре и соседних районах и расположение проектируемых и утвержденных памятников природы и заповедника на о-ве Врангеля: а — северо-восточная граница распространения лиственничных редколесий на Северо-Востоке СССР; б — северо-восточная и восточная границы подзоны стлаников; в — местонахождения степных сообществ без криофитов или с их незначительным участием; г — местонахождения тундростепных и криофитно-степных сообществ со значительным участием (иногда — содоминированием) криофитов; д — места детальных ботанико-географических исследований, где степные сообщества не обнаружены; е — утвержденные памятники природы; ж — проектируемые памятники природы; з — государственный заповедник «Остров Врангеля».

Арабскими цифрами пронумерованы памятники природы (пояснения в тексте)

тированы и сильно разобщены горными цепями с гольцовой и таежной растительностью. В целом североамериканская популяция *A. frigida* выглядит более монолитной и дальше расселилась к северу, чем азиатская, более древняя и, несомненно, исходная [Крашенинников, 1964]. Помимо участия в степных травостоях, *A. frigida* образует на крутых эродированных склонах сериальные полукустарничковые группировки.

Арктические степи Чукотки — обедненные дериваты субарктических степей Якутии, степную природу которых Дж. К. Ричи не оспаривает. Распространение же термина

«тундра» на сообщества ксерофильных и криоксерофильных трав лишает понятие «тундра» какой бы то ни было определенности (ценотической, структурно-физиономической, экологической, функционально-динамической — тип биологического круговорота), за исключением разве что географической. Во всех указанных отношениях криофитные степи — антиподы типичной (кустарничково-лишайниково-моховой) тундры и явно принадлежат к типу степных сообществ; к семейству степных почв относятся и их почвы [Соколов и др., 1979; Юрцев, 1981; Берман, Игнатенко, 1983; Быстрыков, 1983].

Наши исследования в азиатском секторе Мегаберингии показали, что при значительной континентальности климата и эдафической сухости различные варианты степных сообществ распространены во всех подзонах тайги и тундры — от подзоны средней тайги (Центральная Якутия) до подзоны арктических тундр (о-в Врангеля), и поэтому решающим экологическим условием существования степных растений является сухость, а не тепло. Продвижение степных растений в высокие широты облегчается их приспособленностью к прохождению сезонного цикла развития в весенне-раннелетнее время — до кульминации летней засухи; не случайно и во флоре прерий представители голарктических групп азиатского родства и происхождения (с C_3 фотосинтезом) относят к «растениям прохладного сезона», противопоставляя группе растений «теплого сезона» (с C_4 фотосинтезом) тропического происхождения (например, злакам из триб сорговых и просовых — *Bootteloua*, *Buchloë* и др.).

Нельзя признать удачным выбор Дж. К. Ричи в качестве современной модели — аналога позднелайстценовой «травяной тундры» (для района р. Блюфиш) — разнотравно-осочково-арктоусово-дриадовой кальцефитной луговинной тундры с постоянным и массовым произрастанием *Dryas integrifolia*, *D. octopetala* (s. l.?), *Arctous erythrocarpa*, *Salix glauca* (низкий кустарник), *S. reticulata*, *Carex scirpoidea*, *Kobresia myosuroides*, *Astragalus umbellatus*, *Oxytropis maydelliana*, *Hedysarum mackenzii*, *Anemone drummondii*, *Polygonum viviparum* и др. Прежде всего, это — эдафический вариант, специфичный для выходов карбонатных пород. Но основное наше возражение против такой реконструкции состоит в том, что заметное участие в данном сообществе мезофитов и мезогрофитов, характерное для межледниковой фазы гумидизации климата, при холодном аридном климате едва ли могло иметь место на интенсивно дренируемых местоположениях: такие сообщества могли произрастать скорее в ложбинах стока, при дополнительном притоке влаги и накоплении снега.

В «Синтезе» результатов международного совещания по палеоэкологии тундростепного биома [Schweger et al., 1982] особое внимание уделено «парадоксу продуктивности» — про-

тиворечию между свидетельствами разнообразия крупных млекопитающих и данными о низкой продуктивности фоновой растительности поздневисконсинской «тундростепи» Берингии. По мнению авторов, этот парадокс можно объяснить, учитывая следующие обстоятельства: 1) несходство (в том числе сезонную очередность) выбора кормовых стадий и кормовых растений разными видами травоядных копытных, способность их к сезонным миграциям, невысокую плотность популяций (из-за высокой зимней смертности); 2) разнообразие тундростепных ландшафтов и их растительности, повышение роли трав в большинстве типов сообществ: наиболее продуктивные сообщества существовали благодаря внутриландшафтному перераспределению влаги (поймы, низины, ложбины стока) и снега (подножия склонов, особенно южных); из-за неодновременного стаяния снежников участки высококачественных «весенних» пастбищ были доступны вплоть до осени; низкопродуктивные сообщества малоснежных сухих водоразделов служили зимними пастбищами; 3) насыщенность основаниями глубоко и рано протановавших минеральных (лишенных торфянистого слоя) почв, плодородие которых увеличивалось благодаря лессовой седиментации; 4) удобрение почв животными, уничтожение ими «травяного войлока» и другие формы положительного обратного воздействия травоядных животных на кормившие их растительные сообщества. Сходные мысли были высказаны мною на Хабаровском совещании по истории Берингии в мае 1973 г. [Юрцев, 1976б, с. 209—210]. Важной предпосылкой разрешения «парадокса продуктивности» была предельная континентальность климата эпохи максимального похолодания (контрастность сезонов, короткое, но сухое и солнечное лето, достаточно высокая концентрация летнего тепла и другие факторы).

Пересыхание озер, вероятно, приводило к формированию галофитной растительности, что происходит сейчас в Юго-Западной Гренландии в перигляциальных аридных районах; косвенное свидетельство тому — спорадические находки на севере Якутии, Аляски, Юкона *Thelungiella salsuginea* и ряда факультативных галофитов.

Наиболее распространенным типом кустарниковой растительности, вероятно, были пойменные и некоторые внепойменные (например, из *Salix glauca* с примесью шиповника) ивняки. В более южных (ныне — таежных) районах азиатской части Мегаберингии сохранялись рощи лиственницы Каяндера, белой березы (*Betula platyphylla* s. l.), пойменных *Salicaceae*; для Восточной (американской) Берингии обосновано присутствие в позднем висконсине — сартане [Hopkins et al., 1981] рощиц бальзамического тополя *Populus balsamifera* — дерева с горной экологией — этот вид найден недавно на юго-востоке Чукотского полуострова вместе с американским видом калины *Viburnum*,

edule [Катенин, 1980]⁸, являющимся его обычным спутником.

Нарисованная картина, по-видимому, отражает характер сартанской растительности в континентальном секторе Чукотской тундры, например в гористом окружении Чаунской губы, где разнообразие степных и лугостепных реликтов максимальное для Чукотки. Севернее, в области осушенного шельфа, набор и состав сообществ были беднее, но принципиально сходны, о чем говорит присутствие во флоре о-ва Врангеля 34 видов с лугостепной и даже степной экологией (*Festuca lenensis*, *Carex duriuscula*), что удивительно для подзоны арктических тундр, где средняя температура июля на побережье в одном из районов произрастания реликтовых криофитно-степных сообществ (бух. Сомнительная) — всего 3,6°С. В частности, на шельфовые равнины, вероятно, не выходили или не проникали далеко за пределы гор многие петрофильные ксерофиты, в том числе полукустарнички — виды *Thymus* и *Dracocephalum* (не проникшие и в Америку), также *Artemisia kruhsiana* (на Аляске замещена близкой расой *A. alaskanana*).

Рассмотрим подробнее позиции реликтовых степных сообществ на островах континентального сектора Чукотки — останцах затопленных шельфовых равнин (данные полевых исследований лаборатории растительности Крайнего Севера БИН АН СССР, 1981—1984 гг.).

На о-ве Врангеля криофитностепные группировки приурочены в основном к двум типам местоположений. Наиболее обычны они на южных склонах невысоких некарбонатных (сложенных преимущественно нижнетриасовыми глинистыми сланцами) гор, останцовых холмов, цокольных террас (с обнажениями сланцев). Здесь в зрелых стадиях сукцессий ксеросерии в криофитно-лугостепных сообществах доминирует корневищная осока *Carex obtusata* (часто с примесью *C. rupestris*), а в разнотравно-злаковых сериальных сообществах — *Poa glauca* (с обычным участием *Koeleria asiatica*, *Festuca auriculata*, реже — с примесью *Poa arctosteporum*). Эти сообщества наиболее распространены в нижней трети южного макросклона Южной гряды гор, обращенной к неширокой (2—6 км) южной пролювиальной приморской равнине; здесь они местами тянутся на сотни метров поперек склона, многие десятки метров — по направлению склона и особенно характерны для обогащенных мелкоземом участков; на более выпуклых и щебнистых участках их замещают остепненные петрофитные группировки с господством криоксерофита *Carex rupestris* и с невысоким проективным покрытием; на более

⁸ В 1982 г. бальзамический тополь повторно найден на Чукотском полуострове, притом значительно западнее — в верховьях р. Чегитунь, близ устья р. Хэсьмымкен (А. Е. Катенин, личное сообщение).

увлажненных, слабовогнутых участках тех же склонов распространены остепненные пятнистые травянисто-ивнячковые луговинные тундры с господством местной стелющейся расы *Salix glauca*, с примесью *S. phlebophylla* и *Dryas punctata*, местами с обилием дерновинки *Kobresia myosuroides*; сухие цельнопокровные луговинные дриадовые тундры занимают подножия склонов и уступы горных террас. В отдельных случаях в районе бух. Сомнительная криофитностепные сообщества с согосподством *Carex obtusata* и *C. rupestris* переходят с гор на соседние сухие участки подгорной равнины (на конусах выноса, сложенные некарбонатным щебневатым пролювием). Во внутренних межгорных котловинах (в среднем течении р. Мамонтовая, верхнем — р. Неизвестная), где преобладают выходы карбонатных пород, сообщества *C. obtusata* образуют сравнительно небольшие разобщенные контуры (на выходах глинистых сланцев) и обогащены континентальными лугостепными, степными и криоксерофильными видами (*Pulsatilla multifida*, *Cerastium arvense*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Cnidium cnidiifolium*, *Calamagrostis purpurascens*, виды *Roegneria* (*Elymus* s. l.), *Aster alpinus*, *Erigeron compositus*, *Senecio integrifolius*, *Eritrichium sericeum* s. l.; в двух пунктах собрана *Festuca lenensis*, в одном — эндемичная для острова *Potentilla wrangelii*).

Большинство перечисленных видов отсутствуют (или крайне редки) на южном макросклоне Южной гряды; сравнительно обычны здесь, кроме *Carex obtusata*, *Poa glauca*, *P. arctosteporum*, *Festuca auriculata*, *Potentilla arenosa*, *P. x. tikhomirovii* (*P. chamissonis* auct.), *P. crebridens* ssp. *hemicyphila*, *P. anachoretica* (var. *planuscula*), *Selaginella sibirica*, *Silene repens*, *Draba cinerea*, *D. parvisiliquosa*, эндемичные *Oxytropis uschakovii* и *O. wrangelii*, *Papaver pulvinatum*, *Androsace septentrionalis*, *Cerastium maximum*, *Pedicularis villosa* и др.; очень редки *Artemisia arctisibirica* (раса *A. tanacetifolia*), *Agrostis kudoi*, *Arnica iljinii*, также уже упоминавшиеся виды *Pulsatilla*, *Roegneria*, *Lychnis*, *Senecio*. Крайне обедненные варианты остепненных криоксерофитных сообществ с согосподством *Carex rupestris* и *C. obtusata* (последняя — в весьма угнетенном состоянии, но иногда с колосками, правда, из очень немногих цветков) известны даже в восточной части южного побережья острова близ пос. Ушаковский (средняя температура июля составляет 2,4°). Здесь они также обитают на щебневато-мелкоземистом делювии глинистых сланцев — на пологих южных склонах уступов высокой цокольной террасы и даже на крутых приморских склонах террасы (в верхней части южного склона). В этих сообществах *C. obtusata* — единственный представитель лугостепного комплекса.

Второй тип местоположений криофитностепных сообществ острова — краевые (обычно несколько наклоненные к крутой

стороне склона) части 8—10-метровой аккумулятивно-цокольной террасы, как правило, с примесью карбонатного материала в своем щебневато-суглинистом аккумулятивном чехле. Во внутренних частях острова (среднее течение р. Мамонтовая), на более обогащенных кальцием наносах, здесь обычно доминирует *Carex rupestris*, но довольно разнообразно представлены и лугостепные виды (*Pulsatilla multifida*, *Cerastium arvense*, *Silene repens*, *Potentilla arenosa*, *Aster alpinus*, *Cnidium cnidiifolium* и др.), *Roegneria villosa*, *Calamagrostis purpurascens*, из криоксерофитов — *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Senecio hyperborealis*, *S. integrifolius*, *Eritrichium sericeum* ssp. *arctisibiricum*, *Carex hepburnii*, *Oxytropis wrangelii*, *O. uschakovii* и др.; присутствуют типичные кальцефиты (*Salix fraga oppositifolia* ssp. *smalliana*, *Dryas integrifolia*, *Carex hepburnii*).

Отчасти сходны по составу пятнистые тундростепные участки в краевой части высокой правобережной террасы руч. Хрустальный (левобережье р. Мамонтовая); на растрескавшихся пятнах голого грунта — выцветы гипса, куртины факультативных галофитов *Puccinellia angustata* (мелкоколосковая раса) и *Potentilla pulchella*; кустарнички представлены стелющейся расой *Salix glauca* и криоксерофильными экотипами *Dryas integrifolia* и *D. chamissonis*. Именно здесь ботаник заповедника А. И. Пуляев обнаружил единственное на острове местонахождение криоксерофита *Astragalus pseudadsurgens*.

Оба реликтовых местонахождения степного вида *Carex duriuscula* — на о-ве Врангеля, в нижнем течении р. Гусиная, и на побережье бух. Сомнительная [Полозова, 1982] — приурочены к полосе ксероморфных осочников в присклонной части той же 8—10-метровой террасы, сложенной в обоих случаях слабокарбонатным древним щебневато-суглинистым аллювием⁹ (из факультативных кальцефитов присутствуют лишь *Oxytropis gorodkovii*, *Potentilla subvahlia* и *Taraxacum rhytmotocarpum*). В основе того и другого сообщества — по одному древнему и очень крупному (до 10—15 м в поперечнике) корневищному клону осоки *Carex duriuscula*, заселяющей как ложбинки, так и повышения трещиновато-мелкополигонального нанорельефа; участок на побережье бух. Сомнительная удален всего на 80—100 м от берега моря и, вероятно, подвержен импульверизации солей при ветрах со стороны моря — об этом косвенно свидетельствует произрастание здесь на голых пятнах характерных для побережья ви-

⁹ В описание сообщества *Carex duriuscula* на побережье бух. Сомнительная (№ 16, 1979 г.), составленное В. В. Петровским и приведенное в работах Юрцева [1981] и Полозовой [1982], вкрались 2 неточности: 1) высота террасы 8—10, а не 4—5 м; 2) содоминирует *C. rupestris*, а не *C. obtusata*.

дов *Puccinellia angustata*, *Potentilla pulchella* и *Gastrolychnis triflora*. В остальном набор видов на обоих участках весьма сходен; степной элемент в обоих случаях представлен *Carex duriuscula*, выступающей (как и *C. obtusata*) в качестве доминанта даже на крайнем пределе своего распространения. На обоих участках крупный контур *Caricetum duriusculae* замещается в аналогичных местоположениях сообществами *Carex rupestris* и отчасти *C. maritima*, сходными по набору сопутствующих видов. Приуроченность обоих местонахождений *C. duriuscula* на острове к слегка засоленным или слабощелочным участкам сухой суглинистой террасы позволяет предположить, что, в отличие от *C. obtusata*, расселявшейся по сухим склонам долин, проникновение *C. duriuscula* на остров могло осуществиться в один из криоаридных интервалов позднего плейстоцена по осушенным суглинистым поверхностям шельфа; не случайно и в основной части ареала вид очень характерен для низких ровных участков, хорошо увлажненных весной, но пересыхающих летом, с поверхностной умеренной аккумуляцией карбонатов и других солей [Юрцев, 1981].

Криофитностепные сообщества о-ва Врангеля хорошо отличаются от их аналогов на материковой Чукотке повышенным флористическим богатством (20—50 видов на 100 м²). Однако это обогащение достигается не за счет степного комплекса видов (который здесь, напротив, заметно обеднен), а вследствие проникновения на степные участки арктических, аркто-альпийских и гипоаркто-монтанных видов, обнаруживающих на острове (в подзоне арктических тундр берингийского типа) широкую экологическую амплитуду и повышенную экотопологическую активность; общее число таких видов приближается к 40, что свидетельствует о флористической самобытности разных классов сообществ. В числе активных видов есть и криоксерофиты (*Poa malacantha*, *Luzula confusa*, *Salix glauca* ssp. *callicarpaea*, *Minuartia rubella*, *Oxytropis wrangelii*, *Artemisia borealis*, *A. furcata*), и криофильные и гемикриофильные эвримезофиты (*Deschampsia glauca*, *Alopecurus alpinus*, *Lloydia serotina*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga caespitosa*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga hirculus*, *Potentilla hyparctica*, *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, *Pedicularis verticillata*, *Valeriana capitata* и др.). Как и на материковой Чукотке, в криофитностепных сообществах острова очень обычны также растения сухих щебнистых горных тундр: *Oxytropis czukotica*, *Potentilla uniflora*, *Salix phlebophylla*, *Saxifraga monticola*, *S. setigera* и др.

Усиление позиций в растительном покрове острова многих характерных растений интразональных (в том числе горных) сообществ полосы гипоарктических тундр Чукотки объясняется истончением и фрагментацией в подзоне арктических

тундр органогенных «подушек», составляющих основу тундровой дернины, повсеместным распространением пятнистых и сухих полигональных поверхностей с динамичным состоянием грунта (морозное кипение), ослаблением процессов выщелачивания. Позиции кустарничков в ландшафтах острова резко сужены по сравнению с гипоарктическими тундрами Чукотки, что усиливает роль травянистых многолетников. Если провести ординацию растительности острова по градиентам различных экологических факторов, то области крайних значений всех основных групп факторов (термический режим, увлажнение, скелетность субстрата, ветровой режим, распределение снега и т. д.) займут сообщества трав, в их числе криофитностепные сообщества самых сухих и теплых экотопов; сектор собственно тундровых сообществ сокращен и локализован в области средних значений основных факторов.

Повышенная роль на о-ве Врангеля травянистых сообществ, выпадение олиготрофных сообществ гипоарктических низких кустарничков и кустарничков (ерника, верескоцветных) позволили высказать предположение [Юрцев, 1981] о том, что растительность внутренних межгорных котловин острова в современную геологическую эпоху представляет наибольшее приближение к «тундростепному» растительному покрову, реконструируемому для криоаридных эпох плейстоцена. Однако наши наблюдения в августе 1984 г. в бассейнах рек Мамонтова и Неизвестная заставляют внести серьезные коррективы в данное положение: позиции ксерофитов и криоксерофитов во внутренних частях острова сильны лишь на сухих и особенно на сухих и хорошо прогреваемых местоположениях; в условиях же дополнительного притока влаги и умеренного накопления снега наблюдается формирование сравнительно мощной тундровой дернины, кочкарников разного типа, повышение проективного покрытия сообществ до почти сплошного, переход стелющейся *Salix glauca* к форме роста низкого кустарника — формирование низких ивняков *Salix glauca* на водораздельных увалах и *S. lanata* ssp. *rishardsonii* с примесью *S. glauca* — в пойме. Между тем отложение органогенных слоев не характерно для криоаридных интервалов плейстоцена.

Высокие кочки (или кочковидные подушки) в депрессиях рельефа образованы не только гипоарктическим тундровым видом *Carex lugens*, но и аркто-альпийскими — кустарничком *Dryas integrifolia* (редко — и *D. punctata*) и дерновинным травянистым многолетником *Kobresia myosuroides*. Налицо несоответствие между «типично тундровыми» (гипоарктическими) обликом и структурой сообществ внутренних районов острова и их преимущественно аркто-альпийским и арктическим составом, что, по-видимому, объясняется историческими причинами. Единичные виды олиготрофных гипоарктических

кустарничков (*Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, ssp. *minus*, *V. uliginosum* ssp. *microphyllum*) даже во внутренних, наиболее теплых частях острова составляют большую редкость и приурочены к нечастым здесь выходам кислых горных пород.

Итак, по завершении последнего криоаридного интервала в конце плейстоцена «мозаичные» тундростепные ландшафты территории острова, вероятно, некогда более монолитные, в голоцене (т. е. в период затопления шельфа) развивались дифференцированно: прежде всего усилился контраст между внутренними (западно-центральными) районами и более холодными приморскими равнинами и низкогорьями, из которых западная часть южного побережья (особенно южный макросклон Южной гряды) удержала больше реликтов «тундростепной» фазы, чем остальные побережья. Полнее всего разнообразие ксерофитов, мезоксерофитов и криоксерофитов сохранилось во внутренних межгорных котловинах на сухих, наиболее прогреваемых местоположениях; на хорошо увлажненных экотопах в тех же частях острова сформировались сомкнутые тундровые сообщества гипоарктического облика на органогенных подушках, в том числе и кочкарники. Общее повышение влажности климата в период голоценовой трансгрессии моря не могло не привести к перестройке и степных, а также тундростепных сообществ: обеднению комплекса степных и лугостепных видов, внедрению тундровых эвримезофитов с широкой экологической амплитудой. Поэтому растительный покров внутренних частей острова едва ли может служить прямой моделью-аналогом «тундростепных» ландшафтов позднего плейстоцена — необходимо допустить серьезную перестройку сообществ и их комбинаций, особенно на гидроморфных экотопах.

Разнообразный комплекс степных реликтов (в том числе эндемичные расы) и даже участки криофитно-степных сообществ сохранились также на высоких песчаных террасах островов Айон и Большой Раутан в Чаунской губе (останцах шельфовой равнины). Так, основным доминантом разнотравно-типчаковых степных группировок на южных склонах высоких песчаных яров о-ва Большой Раутан (подзона средних гипоарктических тундр) оказался эндемичный для Северо-Востока Азии вид *Festuca kolymensis* Drob. s. str.¹⁰ из близкого рода *F. valesiaca* — фоновое растение степных склонов бассейнов средней Лены, Яны, Индигирки и Колымы, нигде пока не найденное в материковых районах Чукотской тундры (где обычна *F. lenensis* Drob.). Здесь же изолированно встречаются эндемичный подвид лугостепного *Plantago canescens*

¹⁰ Определение Е. Б. Алексеева [19826] по сборам и описаниям Е. Ю. Слинченковой, 1981 г.

(дизъюнкции до яно-индигирского междуречья и среднего течения Юкона), *Arabidopsis bursifolia*, *Eritrichium sericeum*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa* и более обычные степные растения (данные Е. Ю. Слинченковой, Т. Г. Полозовой и автора).

Сообщества с доминированием или содоминированием лугостепной осоки *Carex obtusata* (*C. supina* ssp. *spaniocarpa* найдена лишь однажды в качестве примеси) на острове приурочены к выступам южных склонов внутренних озерных котловин с маломощным гумусовым горизонтом песчаной почвы; на крутых южных песчаных приморских склонах с интенсивной современной золовой седиментацией эти виды отсутствуют, доминирует типчак *Festuca kolymensis* (*F. lenensis* собрана однажды в травянисто-дриадовой тундростепи у верхнего перегиба южного склона). Состав криофитностепных сообществ подробнее рассмотрен в работе С. С. Холода [1983]; кроме перечисленных выше видов обильны *Thymus oxyodontus*, *Pulsatilla multifida*, *Potentilla arenosa*, *Galium densiflorum* (*G. verum* s. l.), *Poa glauca* и *P. arctostepporum*, *Aster alpinus*, *Bromus ornans*, *Arenaria tschuktschorum*, *Erysimum pallasii* и др. Из псаммофилов характерно присутствие *Tanacetum bipinnatum*, *Koeleria asiatica*, *Polygonum laxmannii*, *Rumex graminifolius*.

На о-ве Айон (подзона северных гипоарктических тундр; средняя температура июля 4,3°С) обедненные псаммофитные варианты криофитностепных сообществ обнаружены на южных и юго-западных склонах (ярах) глубоких оврагов, рассекающих высокую песчаную террасу западного и северо-западного побережий острова, а также, фрагментами, вдоль южного берега вплоть до юго-восточной оконечности острова (данные Е. Ю. Слинченковой, С. С. Холода, 1983 г.). Небольшой участок яров с криофитностепной растительностью и изолированными популяциями ряда ксерофитов и криоксерофитов обнаружен нами во внутренней части острова, в долине правого притока р. Рывеем (в 15 км от северного берега острова).

По составу криофитностепные сообщества о-ва Айон представляют обедненные степными видами дериваты аналогичных сообществ о-ва Большой Раутан; *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum* (гипоарктическая раса) замещена арктической расой ssp. *villosula*; на ярах западного побережья обычен эндемичный криоксерофильный вид *Oxytropis sverdrupii* Lynge из секции *Baicalia* — промежуточное звено в эволюционном ряду от криофильно-степного *O. schmorgunoviae* Jurtz. до арктического *O. wrangelii* Jurtz. Криофитностепной флористический комплекс здесь предельно редуцирован: его ядро образуют *Carex obtusata*, *Poa glauca*, *P. arctostepporum*, *Potentilla arenosa* и редкий здесь *Thymus oxyodontus*, к которым в той или иной степени примыкают помимо упомянутых

выше видов *Lychnis* и *Oxytropis* также *Galium densiflorum* (*G. verum* s. l.), *Potentilla* × *tikhomirovii*, *Bromus pumpellianus*, *Cerastium maximum*, *Agrostis kudoii*, *Arnica iljinii*, *Draba cinerea*, *D. parvisiliquosa*, *Paraver pulvinatum*. Небольшие по площади сообщества с господством *Carex obtusata* приурочены к массивным участкам южных склонов глубоких оврагов в их приустевой части, но в качестве примеси небольшие корневищные клоны *C. obtusata* иногда выходят на сухие при-склонные участки поверхности террасы.

Значительно большие площади занимают разнотравно-злаковые криофитностепные сообщества с господством *Poa glauca* — *P. arctosteporum*, обильной примесью *Koeleria asiatica*, *Agrostis kudoii*, *Potentilla arenosa*. Они приурочены к несколько эродированному крутым юго-западным и южным склонам оврагов в их приустевой части, часто выходят на приклонные участки поверхности террасы или заселяют узкие гребни между соседними оврагами. Как и их аналоги на о-ве Врангеля, они имеют сериальный характер, но в условиях продолжающейся эрозии склонов достаточно устойчивы. Наконец, часть видов криофитностепного комплекса на о-ве Айон приурочена исключительно к песчаным золовым ландшафтам, образующим широкую (до 10 км) полосу вдоль северного побережья острова и отчасти могущим служить моделью-аналогом «песчаных морей» Берингии [Hopkins, 1982]. Только здесь отмечены *Phlojodicarpus villosus* (на о-ве Большой Раятан — тоже только на незадернованных песчаных косах), *Dianthus repens*, *Polygonum laxmannii*, эндемичный диплоидный одуванчик *Taraxacum leucocarpum* Jurtz. et Tzvel., *Oxytropis vassilczenkoi* ssp. *substepposa*, *Galium densiflorum*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Astragalus tolmatchevii* (*A. richardsonii* auct.) и др. Перечисленные виды характерны лишь для удаленных от морского берега умеренно подвижных песчаных бугров и гряд.

Можно думать, что в криоаридные эпохи осушения шельфа набор степных и криоксерофильных растений на территории острова был богаче, чем сейчас, а климат намного континентальнее и суше. Расселение значительной части этих растений в песчаных районах шельфа могло быть связано с сухими склонами долин, врезанных в поверхность террасы, скрепленной решеткой жильных льдов; другие виды активно расселялись в пределах массивов подвижных песков.

Граница осушенного шельфа проходила на несколько сот километров севернее о-ва Врангеля — здесь ландшафты могли напоминать криоаридные пустыни северной оконечности Гренландии, где сомкнутая растительность с повышенной ролью криоксерофильных трав, соответствующая по характеру подзоне арктической тундры (с арктоальпийскими кустарничками, но без гипоарктических видов), встречается только в оазисах,

у ручьев, в местах снежников, в год выпадает 20—30 мм осадков, средненеюльская температура — 6°С [Holmen, 1957].

Открытие на скалах ультраосновных пород в среднем течении Анадыря (подзона стлаников!) местонахождений *Artemisia frigida* (в двух пунктах) и *Chamaerhodos erecta*, не известных в Чукотской тундре, а также двух местонахождений *Carex duriuscula* (не приносящей далеко к северу на Аляске) говорит о том, что, вероятно, существовал и более южный путь расселения степных растений — через низкотеррасы бассейна Омолона, среднее и нижнее течение Анадыря (по коридору между ледниками Чукотского и Корякского нагорий), к югу от покрытых ледниками гор юго-востока Чукотского полуострова — с выходом через южно-центральный участок Берингийского моста в долину Юкона и на Юконское плоскогорье, зажатое между ледниками хр. Брукса и притихоокеанских цепей Аляски. Этим путем могли пройти и более термофильные степные виды, ныне имеющие очень крупные дизъюнкции в Берингийском секторе — путь этот закрывался быстрее с началом потепления в связи с выходом на зональную арену крупных стлаников и кочкарных тундр.

Наконец, вероятно, существовал еще один путь — по кроме осушавшегося охотского и берингоморского шельфов, вдоль окраины ледников подножий. Этим путем «прошли» некоторые субальпийские мезоксерофиты и криоксерофиты, такие, как общие предки *Ptilagrostis alpina*¹¹ и *P. porteri*, *Helictotrichon mongolicum* и *H. mortonianum*, а также *H. hookeri*, *Potentilla biflora* и др. В Америке упомянутые злаки через долину Юкона проникли на восток и оттуда на юг по временно функционировавшему коридору между Кордильерским и Лаврентийским ледовыми щитами; ныне *P. porteri* и *H. mortonianum* обитают в Передовом хребте Скалистых гор в штате Колорадо.

С упомянутыми более южными путями миграций степных растений связан вопрос о сочетании в одном ландшафте горных и предгорных ледников, очевидно окаймленных полосой относительно мезофитной и отчасти гигромезофитной тундровой и луговой (с участками минеральных эутрофных болот и, поодаль, сообществами кустарников), а также степной и тундростепной растительности широких долин и подгорных равнин; подобные ландшафты отличались максимальной внутренней контрастностью и разнообразием биотопов. Сходная ситуация могла возникать и на Камчатском полуострове, во

¹¹ Вероятно, со стороны Охотского побережья *Ptilagrostis alpina* (*P. mongolica* s. l.) проник в горы верховий Колымы (А. П. Хохряков, 1982 г., личное сообщение). До окрестностей Магадана (мыс Атарган) по скалам западного побережья Охотского моря распространена *Saragana jubata*, известная также на Охотско-Колымском водоразделе (Ольское базальтовое плато).

внутренних районах которого сохранилось немало степных реликтов, включая *Eritrichium sericeum*, *Festuca kolymensis*, *Arabidopsis bursifolia* [Беркутенко, 1983].

Еще выше было разнообразие стадий для травоядных копытных в каргинское межледниковье, когда, по мнению участников международного совещания по палеоэкологии тундростепного биомы [Paleoecology of Beringia, 1982], сохранялся полуоткрытый «тундро-лесостепной» характер ландшафта, засушливость более теплого лета сочеталась со снежными ветреными зимами, затопление берингийского шельфа было неполным (до отметки 50 м, временами еще выше), оставался узкий перешеек между юго-восточной частью Чукотского полуострова и п-овом Сьюард [Hopkins, 1982]. Это, с одной стороны, могло локально благоприятствовать расселению степных элементов флоры на обоих континентах, с другой — включало их проникновение на соседний континент.

Сочетание более теплого и еще достаточно сухого лета со снежными холодными зимами характеризовало и интервал 13—14 и 8,5 тыс. лет назад — фазу карликовой березки, с постепенным усилением позиций древесно-кустарниковой растительности; в это же время происходило постепенное затопление Берингийского шельфа [Hopkins, 1982]. Для континентального запада Мегаберингии (северо-восток Якутии, Западная Чукотка) в последнее время быстро накапливаются данные о быстром продвижении рощ белой березы (возможно, *Betula sajaneri*) до районов современного простиранья материкового берега и южных островов Восточно-Сибирского моря в раннем голоцене — конце плейстоцена [Ложкин и др., 1975; Вейнбергс и др., 1976; Хотинский, 1977, 1982; Каплина, Рыбакова, 1978; Каплина, Ложкин, 1979]. Об этом убедительно свидетельствуют радиоуглеродные датировки погребенных стволиков белой березы: $10\,980 \pm 450$ лет в береговом обнажении о-ва Большой Раутан в Чаунской губе, 9347 ± 250 лет — в погребенном торфянике термокарстовой западины, вскрытой в береговом обнажении на том же острове [Вейнбергс и др., 1976], 9315 ± 50 лет — в слоистых озерных супесях на днище термокарстовой западины, вскрытом в обнажении на берегу моря близ устья р. Большая Куропаточья в Колымской низменности [Ложкин и др., 1975].

Продвижение лиственных редколесий далеко за пределы современной тундровой зоны, по-видимому, отставало от расселения березы, но также было приурочено к бореальному периоду голоцена, явившемуся на севере Восточной Сибири временем климатического оптимума [Каплина, Рыбакова, 1978; Хотинский, 1982]; помимо общеземных термических изменений климата этому продвижению отчасти благоприятствовало еще неполное затопление шельфа в раннем голоцене. Об этом же говорит присутствие пыльцы и макроостатков

гипоарктических кустарников и кустарничков в синхронных отложениях на Новосибирских островах [Каплина, Рыбакова, 1978, цит. соч.].

По данным многих авторов, ранняя экспансия древесно-кустарниковой растительности в азиатском секторе Мегаберингии происходила в обстановке континентального климата. Травянистые компоненты, судя по спорово-пыльцевым диаграммам, играли значительную роль в растительном покрове. Реликтовые рощицы и кустарниковые заросли *Betula sajaneri* к северу от границы леса сохранились сейчас лишь на Центральной Чукотке и в соседних районах бассейна Анадыря, где континентальные летние условия сочетаются с более многоснежными зимами; почти повсеместно реликтовые группировки белой березы, а также кустарниковой *B. extremiorientalis* приурочены к депрессиям сухих южных склонов и обычно соседствуют со степными сообществами выпуклых частей тех же склонов.

В континентальном секторе востока Мегаберингии (бассейн Юкона, низовья Маккензи) термический оптимум голоцена также был приурочен к бореальному времени. Значительное увеличение доли пыльцы карликовой березы в спорово-пыльцевых спектрах повсеместно отмечается с 14 тыс. лет назад, однако, как показал Дж. К. Ричи [Ritchie, 1984] путем учета изменений содержания пыльцевых зерен в единице объема породы снизу вверх по разрезам, до 11,5 тыс. лет назад отложение ее пыльцы не было интенсивным, в то время как существенно повысился приход пыльцы злаков, осоковых, разнотравья и полыней, несколько позднее ив. Резкое увеличение поступления пыльцы березки, вересковых кустарничков (в том числе *Ledum*, *Vaccinium*, *Empetrum*), спор сфагнов, появление морошки фиксируются около 11 тыс. лет назад одновременно с резким снижением пыльцы злаков и менее значительным — других травянистых семейств; к тому же времени относится заметное увеличение прихода пыльцы *Ropulus balsamifera*, что подкрепляется и датировками его макроостатков с северного побережья. Это говорит о широком расселении в то время пионерных пород (тополя, а возможно, и осины), что можно сопоставить с ранней экспансией белой березы на севере Восточной Сибири. Фаза словых лесов наступила позднее, около 9 тыс. лет назад. Дж. К. Ричи придает значение постоянному присутствию пыльцы *Turpha* в отложениях из низовий Маккензи в интервале около 12 — свыше 5 тыс. лет назад как показателю более теплого климата. Любопытно, что пыльца *Turpha* появляется в заметных количествах и в слое старше 12,2 тыс. лет назад [Вейнбергс и др., 1976] на современном южном побережье Чаунской губы близ устья р. Кремянка (вместе с пыльцой *Larix*, березки и ольховника); современные самые северные местонахождения ро-

гоза в Восточной Сибири известны лишь из Центральной Якутии.

Сокращение позиций травянистых ксерофитных и криоксерофитных сообществ в Мегаберингии в голоцене было выражено, по-видимому, более резко, чем в предыдущие межледниковья; косвенно об этом свидетельствует исчезновение из голоценовых отложений Колымской низменности ксерофильных жесткокрылых, что не отмечалось в более ранние межледниковые интервалы [Киселев, 1976], а возможно, и вымирание ряда крупных травоядных видов млекопитающих. Впрочем, в некоторых межгорных котловинах Северо-Востока Азии и Северо-Запада Северной Америки — верховья Юкона [Hoefs et al., 1975; Юрцев, 1984б] — большая роль ксерофитной травянистой растительности сохранилась до настоящего времени, причем прослеживается преемственность с криоксерической растительностью позднеледниковья. В глубоких межгорных впадинах района верховий Юкона и отчасти бассейна р. Коппер до сих пор, хотя и в смягченном виде, выражены некоторые характерные черты перигляциальной обстановки, в частности, продолжается отложение лесса.

Неоднократно повторявшийся флористический обмен между степями и прериями не привел (да и не должен был привести!) к стиранию флористического своеобразия тех и других — ведь и в пределах Евразии своеобразие разных провинций единой степной области выражено достаточно четко. Наиболее богат (свыше 140 видов) и наиболее обособлен от американского степной флороценотический комплекс межгорных котловин северо-восточной Якутии — бассейнов Яны и Индигирки ($1/4$ видов известны из Америки, $1/4$ — замещены близкими таксонами). По набору основных доминантов это дериват дауро-монгольского степного комплекса, но имеются также (особенно среди петрофитов) представители эндемичных, а также американских групп; немало здесь эндемичных видов и подвидов [Юрцев, 1981].

На Американском континенте своеобразие наиболее выражено в степных сообществах северотаежных бассейнов Юкона — Тананы и глубоких межгорных долин рек, впадающих в Тихий океан [Юрцев, 1982в, 1984а]. Представляя, как и экстразональные степи Северо-Восточной Азии, своеобразный региональный вариант («флороценотип», или «фратрию формаций») в пределах степного типа растительности (по: Е. М. Лавренко [1938] с уточнениями Юрцева [1978, 1981]), степи Аляски отличаются от настоящих и короткотравных прерий полным отсутствием специфичных для последних трипикогенных групп, а от внутреннекордильерского степного (или

фриганоидного?) флороценотипа — ничтожной ролью представителей эндемичных кордильерских родов, крайне редких на Аляске и обычно приуроченных к скалам ультраосновных или карбонатных пород. Р. Н. Мак и Дж. Н. Томпсон [Mask, Thompson, 1982] проанализировали различия в составе и структуре сообществ короткотравных прерий Великой Равнины (к востоку от Кордильер) и внутреннекордильерских злаково-полукустарниковых степей, имеющих черты сходства и со средиземноморской фриганой; первые характеризуются господством корневищно-кустовых злаков с C_4 - и C_3 -фотосинтезом, вторые — дерновинных злаков с C_3 -фотосинтезом.

Это различие авторы объясняют тем, что эволюция биоценозов прерий в плейстоцене и раннем голоцене проходила под селективным давлением выпаса многочисленных стад крупных копытных, в первую очередь бизонов, в рационе которых преобладали C_4 -растения. Напротив, в засушливых межгорных котловинах Кордильер плотность популяций крупных травоядных копытных, а потому и нагрузка на пастбища в доисторическое время были низкими. Корневищные (и другие вегетативно-подвижные) травы более, чем дерновинные, устойчивы к перевыпасу, а также к пожарам и различным нарушениям степной дернины.

На степных склонах внутренней Аляски доминируют либо амфиберингийские виды, встречающиеся и в степях Восточной Сибири (*Artemisia frigida*, *Calamagrostis purpurascens*, *Carex duriuscula*, *C. obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *Potentilla arenosa*, *P. pensylvanica*, *Pulsatilla multifida* и др.), либо американские виды и расы, выкарные сибирским (*Elytrigia spicata* — *E. jacutorum*, *E. yukonensis* — *E. villosa* = *Agropyron karawaewii* и др.), причем вторая группа преобладает по числу видов, но не по константности и ценотической роли. Характерны отсутствие типчаков в степных сообществах (хотя *Festuca lenensis* и *F. auriculata* известны из единичных пунктов в восточной и средней частях хр. Брукса [Алексеев, 1982а]) и дефицит истинно дерновинных злаков. Большую роль играют вегетативно-подвижные травы, в том числе корневищно-кустовые осоки и злаки из северных внетропических групп, устойчивые к выпасу копытных, пожарам, нарушениям покрова. Очевидно, вегетативно-подвижные формы имели серьезные преимущества при расселении через Берингийский мост суши. Так, из 4 видов степных сообществ Чукотки и 7 — Аляски общими для Азии и Америки являются все 3 корневищно-кустовых вида (но ни один из дернистых!). Почти полное отсутствие криофитов в степях Аляски (как и в степях горнотаежного пояса Якутии) — очевидно, вторичное явление, вызванное конкуренцией с таежно-гипоарктическими комплексами в голоцене, оттеснившими степные комплексы на самые сухие и теплые экотопы лесного пояса; островки криофитно-

степных и тундростепных сообществ встречены нами только в Арктике — на северных отрогах хр. Брукса. Поражает флористическая бедность степных сообществ Аляски.

Флороценотический комплекс криофитных и гемикриофитных степей Чукотской тундры [Юрцев, 1981] вдвое беднее яно-индигирского (85 видов, почти все они встречаются и в Якутии), доля видов, общих с Америкой, возрастает до $1/2$. Богато представлен комплекс криоксерофитов: 80 видов, из них 45 не заходят в Якутию — это чукотские или чукотско-охотские эндемики либо амфиберингийские таксоны, такие, как *Erigeron compositus*, *Сагех herbunii*. Азиатская специфика степной растительности Чукотки существенно ослаблена в сравнении с яно-индигирской, однако она прослеживается и на родовом уровне (роды *Dracoscephalum*, *Thymus*, *Lychnis*) и достаточно выражена даже в составе криофитностепного комплекса о-ва Врангеля! Аналогичная картина наблюдается и в тундровых районах Аляски (хр. Брукса) и даже на юго-западных островах Канадского Арктического архипелага, где среди ксерофитов и криоксерофитов также имеются представители чисто американских групп.

Таким образом, региональная специфика ксерофитной и криоксерофитной растительности Берингии в криоаридные эпохи максимального осушения шельфа безусловно убывала с юга на север и по направлению к району Берингова пролива, но полностью никогда не стиралась; возможно, впрочем, что в центральной Берингии располагалась зона временного смещения представителей азиатских и американских групп, впоследствии вымиравших здесь при установлении морского климата в эпоху трансгрессий. Весьма вероятно также, что открытый ветрам со стороны Тихого океана низменный район Берингова пролива являлся фильтром для миграций степных растений даже в период широкого осушения шельфа. Однако тех свыше 40 видов степных и лугостепных видов растений, что произрастают сейчас по обе стороны Берингова пролива (как правило, на известном удалении от его побережий), было вполне достаточно для формирования разнообразных степных, лугостепных и криофитностепных сообществ и в самом районе современного Берингова пролива.

Выше речь шла о собственно Берингийском (Чукотско-Аляскинском), преимущественно гористом секторе Мегаберингии [Юрцев, 1974, 1976а, б]. Высокое представительство горных элементов во флоре о-ва Врангеля, значительная общность набора «горных» видов во флоре обоих побережий Берингова пролива, равно как и данные прямого изучения топографии Берингийского шельфа, состава донных осадков и ха-

рактера твердого фундамента, говорят о том, что горные (в том числе и горностепные) растения находили необходимые условия для произрастания в области осушенного шельфа Чукотского и Берингова морей (поверхностное залегание осадков со значительным содержанием песка, гальки, щебня и (или) валунов, в том числе известьсодержащих; расчлененный рельеф палеодолин, котловин террасовых уступов, у Чукотского берега Берингова пролива — моренных гряд).

Существенно иной была палеогеографическая обстановка в Восточной Чукотке секторе полярного шельфа, продолженного южнее обширной приморской низменностью. Основные источники выноса твердых осадков отодвинуты здесь на многие сотни километров от линии современного материкового берега, а выступы рельефа с выходами коренных горных пород представляют отдельные острова на фоне плоской равнины. Здесь почти повсеместно с поверхности залегает толща алевроитовых (лессовидных) суглинков, пронизанная мощной решеткой жильных льдов (15—54% объема породы в Колымской, 55—90% — в Яно-Индигирской низменности [Шило и др., 1979] и сформировавшаяся в основном в позднеледниковое время (судя по радиоуглеродным датировкам, в основном, в сартанге). Реконструкция растительности для времени формирования «едомы» (как называют террасовые поверхности, сложенные «ледовым комплексом») затруднена в связи с тем, что вопрос о происхождении толщи едомы до сих пор остается остродискуссионным: главная трудность связана с объяснением высокой льдистости осадков, отложившихся в криоаридных условиях. Сторонники обеих конкурирующих гипотез: озерно-аллювиального генезиса — преимущественно советские авторы [Шер и др., 1979; Попов, 1983; Основные проблемы палеогеографии..., 1983] — и лессового эолового — исследователи Аляски и Юкона, а также некоторые советские [Томирдиаро, 1976; Шило и др., 1979; Певе, Журно, 1982] — приводят все новые аргументы в пользу отстаиваемой гипотезы, видоизменяя ее в соответствии с новыми фактами. Высказываются мнения о сложном происхождении едомы [Шер и др., 1979], включавшей, вне всякого сомнения, разные фации речного аллювия, равно как и продукты их эоловой переработки; об участии речного аллювия (возможно, и озерных осадков) говорит присутствие макроостатков водных, болотных и других влаголюбивых растений, костей рыб.

Выравниванию гранулометрического состава толщи способствовала интенсивная криогенная переработка осадков разного генезиса в ходе многократного замерзания — разморозания с последующим переходом в многолетнемерзлое состояние [Жесткова и др., 1982]. Сток с покрытых ледниками среднегорий субарктической Якутии осуществлялся, вероятно, множеством сравнительно небольших рек, «перегруженных аллю-

нием», сильно мелевших в течение лета, с мигрировавшими руслами и незначительным врезом (вследствие значительной удаленности полярной береговой линии от источников сноса).

Мне уже приходилось говорить о том, что распространение степных (в том числе лугостепных и криофитностепных) и криоксерофитных комплексов растений при сухом климате возможно как в эоловых ландшафтах, так и в условиях поймы. Так, в современном лесостепном ландшафте межгорной котловины среднего течения Индигирки степная растительность повышенной продуктивности занимает крупные участки в пойме Индигирки, чередуясь с группировками лугов, болот, пойменных травяных кустарников и остепненных листовенников [Юрцев, 1981]. Предпосылки к остепнению поймы создаются быстрым сходом паводка и последующим высыханием почвы, что может также приводить к поверхностному накоплению солей (особенно в области осушенного шельфа и на днищах пересыхающих озер). В то же время слабое расчленение рельефа и повсеместное преобладание алевроитовых фракций, вероятно, ограничивало расселение многих горностепных и других горных растений в пределах низменности. Не случайно флора Новосибирского архипелага столь обеднена аркто-альпийскими видами, в том числе и обычными на субарктических нагорьях Восточной Якутии [Юрцев, 1970]. В периоды потепления и увлажнения климата суглинистые равнины в первую очередь подвергаются заболачиванию и закошариванию и потому представляют наименее благоприятные условия для сохранения степных и криоксерофильных реликтов.

Судьба криофитностепных комплексов Берингии в голоцене. Вопросы охраны степных реликтов

Коренная перестройка растительного покрова Мегаберингии, в частности переход степных и тундростепных комплексов на положение реликтов, в конечном счете была вызвана потеплением и гумидизацией климата в конце плейстоцена — раннем голоцене. Непосредственной же причиной этого, видимо, послужили активизация и выход на зональную арену в северных районах северотаежных и тундровых гипоарктических олиготрофных комплексов крупных и низких кустарников и стлаников, кустарничков, кочкообразующих осоковых, мхов и кустистых лишайников, повсеместное формирование под этой растительностью органогенных (торфянистых и грубогумусных) «подушек», заболачивание низменностей и долин.

Судьба позднелейстоценовой степной и криофитностепной растительности в разных частях Азиатского сектора Мегаберингии сложилась неодинаково [Юрцев, 1981]. Наиболее сильными остались позиции реликтовой степной растительно-

сти в межгорных долинах и котловинах Северо-Восточной Якутии — в бассейнах Яны и Индигирки. Однако и здесь степные сообщества удержались преимущественно на крутых южных склонах в разобщенных очагах, т. е. на самых сухих и теплых экотопах, где не смогло сохраниться большинство криоксерофитов; последние более характерны для степей подгольцового пояса и остепненных сухих тундр, скал и щебнистых осыпей — гольцового.

Восточнее, в горнотаежной части бассейна Колымы, где некоторое ослабление континентальности климата выражается прежде всего в увеличении количества зимних осадков и глубины снегового покрова, в качестве мощного конкурента степной растительности выступает кедровый стланик. Здесь степные «острова» можно встретить гораздо реже, резко сокращается протяженность каждого массива; степные участки тяготеют к самым крупным «солнцепечным» склонам с повышенной щебнистостью; наблюдается флористическое обеднение степных колоний.

Еще резче эти изменения выражены восточнее — в бассейнах Анадыря и Пенжины, в подзоне крупных стлаников. В этих бассейнах степные участки чаще всего приурочены к скальным выходам ультраосновных пород.

Севернее, в континентальном гипоарктическом секторе Чукотской тундры, исчезновение столь мощных конкурентов степной растительности, как кедровый стланик и листовенница, и усиление зимнего сноса снега со склонов и гребней невысоких гор и холмов приводят, несмотря на понижение континентальности климата, к расширению позиций реликтовых степных и тундростепных сообществ. Притом здесь удержался несколько иной набор видов, чем в бассейне Колымы: повышена роль степных осочек, овсеца Крылова (*Helictotrichon Krylovii*), зато отсутствуют *Artemisia frigida*, *A. gmelinii* ssp. *scheludjakoviae*, *A. dracunculus*, а также *Elytrigia jacutorum*, *Veronica in-sana* и др.

Восточный форпост распространения степной растительности в Азии образуют обедненные криофитностепные сообщества межгорных котловин среднего течения Амгуэмы на перешейке Чукотского полуострова, местами играющие заметную роль в ландшафте. В них повышена роль амфиберингийских таксонов, просветы между дерновинками трав заполняют плаунок сибирский, корковые лишайники, мезоксерофильные мхи.

На Чукотском полуострове одни восточносибирские степные растения (*Helictotrichon krylovii*, виды pp. *Thymus*, *Dracoscephalum* и др.) исчезли, другие имеют вторичную дизъюнкцию (часто до бассейна Юкона), однако немало лугостепных видов спорадически встречается на скалах, зоогенных луговинах (сусликовины, «столовые» хищных птиц), приречных об-

рывах и галечниках; особенно много их в карбонатных скально-каньонных урочищах в бассейне р. Чегитунь¹².

Выше упоминалось, что во внутренних и юго-западных районах о-ва Врангеля, по-видимому, избежавших в голоцено-эспансии антагонистических степным растениям гипоарктических тундровых комплексов, тундростепные и криофитностепные сообщества местами широко распространены на склонах высоких террас и низких гор и даже на поверхности и окраине сухих террас [Полозова, 1982].

Произрастание большинства степных растений даже в наиболее континентальных западных районах Чукотки имеет очаговый характер. Обычно они осваивают довольно широкий спектр экотопов (вплоть до сухих тундр и лугов, заросли из скероморфных кустарников), на некоторых же участках полностью отсутствуют (эффект рефугиума). Для поселения и выживания степных растений крайне неблагоприятнее более или менее мощный органогенный (особенно торфянистый) горизонт под кустарничково-лишайниково-моховой дерниной, где обычно неглубоко залегает льдистая вечная мерзлота. Напротив, большинство их хорошо приспособлено к поселению и росту на более или менее эродированных сухих склонах с нестабильным минеральным субстратом (от мелкоземисто-щебнистого до мелкоземистого). С подобными местоположениями, очевидно, и было связано переживание степными растениями периодов гумидизации климата, усиления экспансии таяющих и тундровых комплексов.

Большинство степных растений Чукотки хорошо размножается и расселяется с помощью семян и активно участвует в закреплении и задержании подвижных мелкоземисто-щебнистых осыпей, образуя в почве очень густую сеть корней [Полозова, 1981, 1983]. Поэтому в ряде континентальных районов Чукотки они контролируют ход сукцессий на сухих южных склонах, включая топо-эдафический климакс; аналогичная ситуация выявлена в некоторых внутренних районах Аляски [Юрцев, 1982в, 1984а].

Таким образом, реликтовое (рефугиальное) распространение степных растений в Чукотской тундре, как и в северотаяжных районах Якутии и Аляски, сочетается с их высокой активностью в очагах остепнения на сухих южных склонах с открытой минеральной толщей. Это облегчает сохранение «степняков» на нарушенных природными агентами или хозяйственной деятельностью человека сухих склонах и даже

¹² В 1983 г. участок криофитностепной растительности с *Carex obtusa* обнаружен А. Е. Катениным и Н. А. Секретаревой в южной части Чукотского полуострова к северу от пос. Сиреники, на южном склоне долины р. Синейвеем в 30 км от берега моря. В 1982 г. тот же вид, а также *Rosa acicularis* были собраны А. Е. Катениным в северо-восточной части полуострова, в среднем течении Чегитунь (близ устья р. Хэсьмыкен).

позволяет рекомендовать основные доминантные виды степных сообществ к испытанию в качестве задернителей крутых, экспонированных на юг откосов насыпей и выемок автомобильных и железных дорог и других сухих незадернованных поверхностей.

Среди степных реликтов в тундровой зоне немало редких растений с крохотными популяциями, поэтому необходима охрана основных степных колоний на южных склонах. Следует прекратить использование этих склонов под карьеры для получения строительного щебня, а также захламлять окрестности поселков, использовать их как места пикников и т. д. Пожары и интенсивный выпас представляют меньшую угрозу степным участкам, чем тундрам на торфянистых «подушках», тем не менее необходимы ограждение реликтовых колоний от чрезмерного выпаса (сбоя), а также расселение (желательно с помощью семян) наиболее редких видов на другие (сходные) экотопы и в северные ботанические сады. Нужна исчерпывающая инвентаризация степных рефугиумов на севере Дальнего Востока. За последние два десятилетия в этом отношении достигнуты немалые успехи благодаря исследованиям в Чукотской тундре и Анадырском крае лабораторий растительности Крайнего Севера Ботанического института АН СССР и в таежной части Магаданской области лабораторий ботаники Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР.

Местонахождения реликтовых степных, криофитностепных и тундростепных участков показаны Б. А. Юрцевым [1981, карта 1], более подробные данные для бассейна Колымы и Охотского побережья опубликованы А. П. Хохряковым [1983].

На карте-схеме (см. рисунок) показаны местонахождения степных, криофитно- и тундростепных участков в Чукотской тундре, а также 15 проектируемых и утвержденных к охране памятников природы областного значения, включающих степные рефугиумы [Юрцев, 1982б]. Для таежной части Магаданской области А. П. Хохряков [1982] рекомендует к заповеданию степную колонию на склонах к Колыме близ пос. Сеймчан; целесообразно также взять под охрану урочище Замковое на гористом берегу Колымы ниже пос. Сеймчан и степную колонию близ Омолонского зоологического стационара на правобережье Омолона у места впадения р. Пятиковенда (изолированные местонахождения *Helictotrichon krylovii*, *Oxytropis schmorgunoviae* и *O. scheludjakoviae* на степных склонах).

Ниже перечислены проектируемые в Чукотской тундре и соседних районах и частично уже взятые под охрану памятники природы областного значения, включающие реликтовые местонахождения степных и тундростепных [Юрцев, 1982а, б, в] сообществ (подробно см. работу [Юрцев и др., 1985]).

1 — Нижнеколымский (гористое правобережье Колымы в районе границы леса, Якутская АССР; наиболее северные материковые местонахождения *Elytrigia jacutorum*, *Festuca kolymensis*, *Artemisia gmelinii* ssp. *scheludjakoviae*, *A. dracuncululus*, *Veronica incana* и др.); 2 — Энмынвеемский (непосредственно к северу от границы леса, в 30 км от пос. Билибино; реликтовые степные участки с *Helictotrichon krylovii* и *Carex duriuscula* на останцовой низкой сопке); 3 — Айонский¹³ островной (криофитностепные участки с доминированием *Carex obtusata*, участием эндемичного *Oxytropis sverdgruii* и др.; эоловые песчаные «пустыни» с ксерофитами и криоксерофитами, эндемичным диплоидным одуванчиком *Taraxacum leucosagrum* Jurtz. et Tzvel. и др.); 4 — Раутанский островной (характеристика дана выше); 5 — Пинейвеемский (одна из двух самых крупных и богатых степных «колоний» в Чукотской тундре; северо-восточные отроги Анюйского нагорья и увалистая равнина; подробнее см. ниже); 6 — Паляваамский (вторая крупнейшая степная колония на стыке массивной части Чукотского нагорья с низкоросло-равнинными ландшафтами вблизи побережья Чаунской губы); 7 — Усть-Бельский (обширный массив выходов ультраосновных пород со своеобразными остепненными тундрами и оригинальной скально-степной растительностью; изолированные местонахождения *Carex duriuscula*, *Chamaerhodos erecta*, ряд эндемичных видов, восточный форпост степных сообществ *Carex pediformis*); 8 — Пекульнейский (южная часть западного склона хр. Пекульней — среднее и верхнее течение рек Северный Пекульнейе и Веснованная, выходы ультраосновных пород; скально-степные группировки с *Artemisia frigida*); 9 — Телекайский (район «островной» чозениевой рощи в центре Чукотского нагорья, бассейн Амгуэмы; степные сообщества с *Helictotrichon krylovii*, *Festuca lenensis*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, рощицы *Betula sajanderi*, заросли *B. extremiorientalis*); 10 — Амгуэмский (северная оконечность межгорной впадины среднего течения Амгуэмы к югу от Иультинского горного массива, краткая характеристика дана выше; крайние восточные местонахождения *Helictotrichon krylovii*, *Thymus oxyodontus*, *Dracocephalum palmatum*, *Artemisia arctisibirica* и др.; реликтовое местонахождение американского криоксерофита *Erigeron compositus*); 11 — Чегитунский (скально-каньонный комплекс кальцефитной растительности с соросподством *Kobresia filifolia* ssp. *subfilifolia*, *Carex macrogyna*, *Hedysarum mackenzii* и др., участием *Torula*

¹³ Выделенные полужирным шрифтом уникальные природные объекты решением Исполкома Магаданского областного Совета народных депутатов № 296 от 8 июля 1983 г. по представлению лаборатории растительного покрова Крайнего Севера БИН АН СССР им. В. Л. Комарова признаны памятниками природы областного значения.

humilis ssp. *arctica*, *Cnidium cnidiifolium*, различных видов *Potentilla* и др.; «осколочные» популяции эндемичных таксонов *Arabidopsis tschuktschorum* и *A. bursifolia* var. *beringensis*; реликтовые местонахождения высокоарктических видов *Poa abbreviata*, *Braya thorild-wulfii*, *Puccinellia angustata*, *Draba subcapitata*; изолированный криофитностепной участок с доминированием *Festuca auriculata*¹⁴); 12 — Петымельский (скальные выходы карбонатных песчаников и сланцев на правом берегу р. Петымель ниже устья р. Кайкууль с древними наскальными рисунками чукчей и скально-степными группировками); 13 — Люпвеемский (выходы карбонатных пород; реликтовые местонахождения кальцефильных видов; скально-степные сообщества; участок северной границы лиственничных редколесий); 14 — Верхнеилірнейский (район Верхнеилірнейского озера у северной границы лиственничных редколесий; реликтовые горностепные участки с *Helictotrichon krylovii* и др.; одно из крайних северных местонахождений эдельвейса *Leontopodium kurilense*); 15 — Походский (участок дельты Колымы близ границы лиственничных редколесий; группировка *Carex supina* ssp. *spaniocarpa* на холме с ледяным ядром — гидролакколите). Более подробные сведения о распространении степных и других реликтовых растений на территории Анюйского нагорья можно найти в работе Т. М. Заславской и В. В. Петровского [1985].

Кратко охарактеризую растительность двух самых крупных и богатых степных колоний Чукотки — Пинейвеемской и Паляваамской. В основе обеих — выходы туфов средних и основных магматических пород (андезитов, базальтов), обращенные к долине реки и экспонированные на юго-запад. В верхнем течении р. Пинейвеем степная колония тянется вдоль гористого правого берега реки на 8 км (с перерывами), распространяясь и на выходы глинистых сланцев, где набор степных растений беднее. В самой богатой (андезито-базальтовой) части рефугиума весьма активны такие редкие на Чукотке виды, как *Helictotrichon krylovii*, *Potentilla jacutica*, *Carex duriuscula*, *C. pediformis*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Eritrichium sericeum*, *Cerastium arvense*, *Vicia macrantha* и *Oxytropis schmorgunoviae* (единственное местонахождение в Чукотской тундре), не считая более обычных *Festuca lenensis*, *Potentilla arenosa*, *Allium strictum*, *Carex obtusata*, *Pulsatilla multifida*, *Poa arctosteporum* и др. Более редки *Potentilla nudicaulis*, *Silene repens*, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Corydalis sibirica*; на единственной скале-останце найдены *Potentilla anachoretica* и *Arabidopsis bursifolia*. В нижней части юго-западных склонов преобладают гемикриофит-

¹⁴ Целесообразно расширить охраняемый участок до среднего течения Чегитунки, с тем чтобы включить реликтовые местонахождения бальзамического тополя, шиповника, осоки притупленной близ устья р. Хэсьмымкен.

но-микротермные степи (с климаксовым сообществом разнотравно-осочково-типчаково-овсецовым: *Carex pediformis* + *Festuca lenensis* + *Helictotrichon krylovii*), в верхней их сменяют криофитностепные сообщества, почти без овсеца. *Carex pediformis*, *Helictotrichon krylovii*, *Festuca lenensis*, *Oxytropis schmorgunoviae*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum* и др. выходят и на присклонную часть водораздельной высокой террасы, являясь постоянными компонентами остепненных дриадовых тундр и травянисто-дриадовой тундростепи; заходят они на остепненные зоогенные луга, в розарии и т. д. Однако в бассейне соседней реки Кремянка на спорадически встречающихся степных склонах (при той же экспозиции и сходном характере материнской горной породы) такие виды, как овсец Крылова, остролодочник Шморгуновой, лихнис, незабудочник шелковистый, лапчатка якутская, полностью отсутствуют (как и лапчатка голостебельная, осока твердая, горошек крупноцветковый) — остаются лишь более обычные на Западной Чукотке типчак ленский, осоки стоповидная и притупленная, сон-трава, лапчатка песчаная и др. Зато в бассейне Кремянки появляются *Oxytropis vassilczenkoi* ssp. *substepposa*, *O. leucantha* ssp. *tschukotcensis*, *Aster alpinus*, *Polygonum laxmannii*, отсутствующие в верховьях р. Пинейвеем. В верховьях обеих рек обнаружены и другие (мезоморфные) виды, крайне редкие на Западной Чукотке: *Gentiana barbata*, *Trollius membranostylis*, *Equisetum pratense* (единственное местонахождение) и др.

Паляваамский рефугиум флористически богаче, хотя здесь отсутствуют *Potentilla nudicaulis*, *P. jacutica*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Vicia macrantha*, *Corydalis sibirica*, *Oxytropis schmorgunoviae*, *Arabidopsis bursifolia*. Несомненно меняется роль остальных видов: так, *Carex pediformis* встречается только в степных сообществах узких долин правых притоков Паляваама. В данном районе обнаружены самые крупные степные участки из известных в тундровой зоне — протяженностью до 100 м снизу вверх по юго-западным склонам (на массивных отрогах водораздельных гор); однако самые богатые участки приурочены к комплексу останцовых низких сопок — их гребням и пригребневым участкам, также склонам южных румбов, с разнообразным, меняющимся на небольшом протяжении сочетанием условий. Именно здесь в число доминантов входят *Helictotrichon krylovii*, *Carex duriuscula*, *Eritrichium sericeum*, немало степных участков без криофитов. В депрессиях южных склонов, как и на р. Пинейвеем, обычны остепненные заросли кустарников *Salix glauca* и *Betula extremiorientalis*; на двух участках здесь же встречены *B. sajan-deri* (кустарниковая форма). Среди розеткообразующих стержнекорневых видов двудольных фоновыми являются *Phlojodicarpus villosus* и *Astragalus pseudadsurgens*. На вер-

шинах и у подножия останцовых скал отмечено крайнее западное в Азии местонахождение американского криоксерофита *Erigeron compositus*, и неподалеку — единственная крохотная популяция нового вида центральноазиатского олиготипного рода *Hedinia*. Следует отметить, что в данном районе на туфах кислых эффузивов (липаритов) и на выходах кислых песчаников и алевролитов степные сообщества отсутствуют; в 15—20 км выше по течению на правобережье Паляваама (выше устья р. Глубокая) С. А. Баландиным и В. Ю. Разжи-винным вновь обнаружены крупные степные участки на магматических породах среднего состава, однако флористически обедненные (без *Helictotrichon krylovii*, *Carex duriuscula*, *Eritrichium sericeum*, *Phlojodicarpus villosus*), но с *Alyssum obovatum* (крайнее восточное местонахождение в Азии).

Этот раздел можно заключить мыслью известного американского палеогеографа-«беринголога» Д. Хопкинса о том, что растительный покров Берингии в очередную фазу похолодания и иссушения климата будет формироваться в значительной степени из ныне сохранившихся на территории Северо-Востока СССР, Аляски и Северо-Запада Канады степных и тундростепных рефугиумов, поэтому на этих странах лежит ответственность за сохранение «тундростепного» генофонда.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Е. Б. Род овсяница (*Festuca* L., Poaceae) на Дальнем Востоке СССР. — В кн.: Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1982а, т. 19, с. 6—45.
- Алексеев Е. Б. Новые и малоизвестные овсяницы (*Festuca* L.) Северной Америки. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982б, т. 87, № 2, с. 109—118.
- Беркутено А. Н. Крестоцветные Колымского нагорья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. 164 с.
- Берман Д. И., Игнатенко И. В. Об особенностях карбонатности почв степей Северо-Востока СССР. — В кн.: Биологические проблемы Севера: Тез. X Всесоюз. симпозиума. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1983, ч. 1, с. 230—231.
- Бискэ С. Ф., Баранова Ю. П. Основные черты палеогеографии Берингии в дочетвертичном кайнозое. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 121—128.
- Быстряков Г. М. Специфика почвообразования в западном секторе Чукотской тундры. — В кн.: Биологические проблемы Севера: Тез. X Всесоюз. симпозиума. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1983, ч. 1, с. 233—234.
- Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). К X конгрессу INQUA. М.: Наука, 1977. 172 с.
- Вейнбергс И. Г., Вошилко М. Е., Стелле В. Я. и др. Споры-пыльцевые комплексы позднечетвертичных отложений и изменение климата и растительности района Чаунской губы. — В кн.: Палинология в континентальных и морских геологических исследованиях. Рига: Зинатне, 1976, с. 119—132.
- Гроссвальд М. Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука, 1983. 216 с.
- Жесткова Т. Н., Швецов П. Ф., Шур Ю. Л. Едома — климатическое

- образование.— В кн.: XI конгресс INQUA: Тез. докл. М., 1982, т. 2, с. 96—97.
- Заславская Т. М., Петровский В. В. Редкие и эндемичные виды флоры Аноийского нагорья (Западная Чукотка).— В кн.: Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985, с. 106—130.
- Зубаков В. А. Позднекайнозойская ледниковая эпоха: хронология и периподизация.— В кн.: Чтения памяти Льва Семеновича Берга, 1976. Л.: Наука, 1978, вып. 20, с. 7—38.
- Каплина Т. Н., Ложкин А. В. Возраст аласных отложений Приморской низменности Якутии.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1979, № 2, с. 69—76.
- Каплина Т. Н., Рыбакова Н. О. Новые данные о развитии растительности приморских низменностей Якутии в голоцене.— Докл. АН СССР, 1978, т. 242, № 5, с. 1144—1147.
- Караванов М. Н. Палеогеографический анализ азиатско-американских степных связей.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1963, т. 68, вып. 3, с. 154.
- Катенин А. Е. Американские виды *Populus baslamifera* L. (Salicaceae) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (Caprifoliaceae) на юго-востоке Чукотского полуострова.— Ботан. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 414—421.
- Киселев С. В. Позднекайнозойские жесткокрылые Колымской низменности и их палеогеографическое значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Палеонтол. ин-т АН СССР, М., 1976. 22 с.
- Кожеников Ю. П. Исследования рода *Dryas* (Rosaceae) на чукотском материале.— Ботан. журн., 1979, т. 64, № 4, с. 479—487.
- Комаров В. Л. Флора полуострова Камчатка. Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. 1927. 339 с.; Т. 2. 1929. 369 с.; Т. 3. 1930. 210 с.
- Коробков А. А. Полюны Северо-Востока СССР. Л.: Наука, 1981. 121 с.
- Крашенинников И. М. Древнеангарские и древнеберингийские элементы рода *Artemisia* во флоре советской Арктики.— Сов. ботаника, 1943, № 5, с. 3—22.
- Крашенинников И. М. Опыт филогенетического анализа некоторых евразийских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии.— В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964, вып. 2, с. 87—196.
- Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР. Lamiaceae—Zygophyllaceae. Л.: Наука, 1978. 184 с.
- Лавренко Е. М. Степи СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Растительность СССР. Т. 2. 265 с.
- Лавренко Е. М. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР.— Ботан. журн., 1931, т. 66, № 3, с. 313—327.
- Ложкин А. В., Прохорова Т. П., Парий В. П. Радиоуглеродные датировки и палинологическая характеристика отложений аласного комплекса Колымской низменности.— Докл. АН СССР, 1975, т. 224, № 6, с. 1395—1398.
- Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 368 с.
- Murray D. F. [Меррей Д. Ф.]. Распространение и экология сибирских и берингийских видов растений на территории Аляски и Юкона.— В кн.: XIV Тихоокеанский научный конгресс. Комитет С. География. Комитет Д. Экосистемы тихоокеанских островов: Тез. докл. М., 1979, с. 224—225.
- Основные проблемы палеогеографии позднего кайнозоя Арктики/Под ред. Грамберга И. С., Кулакова Ю. Н. Л.: Наука, 1983, 263 с.
- Певе Т. Л., Журно А. Происхождение и характер лессовидных суглинков юга Центральной Якутии.— В кн.: XI конгресс INQUA: Тез. докл. М., 1982, т. 1, с. 205—206.
- Пешкова Г. А. *Dryas* L.—Дриада, куропаточья трава.— В кн.: Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979, т. 2, с. 576—579.
- Полозова Т. Г. Жизненные формы растений степного флоростенного
- экологического комплекса Западной Чукотки.— В кн.: Биологические проблемы Севера: Тез. докл. IX Всесоюз. симпозиума. Сыктывкар, 1981, т. 1, с. 40.
- Полозова Т. Г. О находке степного вида (*Carex duriuscula* (Cyperaceae) на острове Врангеля.— Ботан. журн., 1982, т. 67, № 8, с. 1142—1148.
- Полозова Т. Г. Состав биоморф и некоторые особенности структуры реликтовых степных сообществ Западной Чукотки.— Там же, 1983, т. 68, № 11, с. 1503—1512.
- Попов А. И. Об условиях формирования осадочно-криогенного (едомного) комплекса в плейстоцене на приморских равнинах Субарктики.— В кн.: Проблемы криологии. М.: Изд-во МГУ, 1983, вып. 11, с. 19—37.
- Портенко Л. А. Орнитогеографические соотношения на крайнем северо-востоке Палеарктики в связи с особенностями ландшафта.— В кн.: Памяти акад. М. А. Мензбира. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 379—408.
- Портенко Л. А. Берингийские связи между Евразией и Северной Америкой в представлении зоогеографов.— В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоиздат, 1970, с. 530—536.
- Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое/Под ред. Толмачева А. И. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. 562 с.
- Соколов И. А., Быстрыков Г. М., Кулинская Е. В. К характеристике ультраконтинентального холодного аридного почвообразования.— В кн.: Специфика почвообразования в Сибири. Новосибирск: Наука, 1979, с. 9—13.
- Стратиграфия и флора позднего кайнозоя Исландии/Ахметьев М. А., Братцева Г. М., Гитерман Р. Е., Голубева Л. В., Моисеева А. И. М.: Наука, 1978. 188 с.
- Томирдиаро С. В. Арктическая лессово-ледовая равнина как американо-азиатский мост и ее термокарстовое разрушение в голоцене.— В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 78—88.
- Тугаринов А. Я. О происхождении арктической фауны.— Природа, 1929, № 7—8, с. 654—679.
- Украинцева В. В. Растительность теплых эпох позднего плейстоцена и вымирание некоторых крупных растительноядных млекопитающих.— Ботан. журн., 1979, т. 64, № 3, с. 318—330.
- Украинцева В. В. Значение исследований состава пищи крупных растительноядных ископаемых животных Сибири для палеогеографических реконструкций.— Там же, 1984, т. 69, № 7, с. 905—915.
- Холод С. С. Очерк растительности острова Большой Роутан (Чаунская губа, Западная Чукотка).— Там же, 1983, т. 68, № 6, с. 761—769.
- Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с.
- Хотинский Н. А. Дискуссионные вопросы стратиграфического расчленения и корреляции голоценовых отложений.— В кн.: Палинологические методы в стратиграфии и палеогеографии. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1982, с. 72—77.
- Хохряков А. П. Нуждающиеся в охране типы растительности Магаданской области.— В кн.: Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М., 1982, с. 33—34.
- Хохряков А. П. Степная флора в бассейне Колымы.— В кн.: Экологические и географические особенности растительности. М.: Наука, 1983, с. 218—231.
- Шер А. В. Роль Берингийской суши в формировании фауны млекопитающих Голарктики в позднем кайнозое.— В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 227—241.
- Шер А. В., Каплина Т. Н., Гитерман Р. Е. и др. XIV Тихоокеанский научный конгресс. Путеводитель научной экскурсии по проблеме «Позднекайнозойские отложения Колымской низменности». Тур XI. М., 1979. 117 с.
- Шило Н. А., Томирдиаро С. В., Рябчун В. К. Континентальный литогенез на Северо-Востоке СССР и на Аляске в криоаридных и криогумидных условиях.— В кн.: XIV Тихоокеанский научный конгресс. Комитет С. География. Комитет Д. Экосистемы тихоокеанских островов: Тез. докл. М., 1979, с. 191—192.

- Юзепчук С. В. К систематике рода *Dryas* L.—Изв. ГБС СССР, 1920, т. 28, вып. 3—4, с. 306—327.
- Юзепчук С. В. Род *Дриада*—*Dryas* L.—В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, т. 10, с. 264—279.
- Юрцев Б. А. Американо-азиатские степные связи и вопрос о древнем континентальном элементе высокогорных флор Северо-Востока Сибири.—В кн.: Второе совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. Л., 1961, с. 24—27.
- Юрцев Б. А. О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки.—Ботан. журн., 1962, т. 47, № 3, с. 317—336.
- Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры.—В кн.: Комаровские чтения. М.; Л.: Наука, 1966, вып. 19, 94 с.
- Юрцев Б. А. Степные сообщества Чукотской тундры и вопрос о плейстоценовой «тундростепи».—В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода: Тез. докл. Хабаровск, 1968, с. 133—135.
- Юрцев Б. А. О положении полярного побережья Северо-Восточной Сибири в плейстоцене (по ботанико-географическим данным).—В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоздат, 1970, с. 494—499.
- Юрцев Б. А. Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований.—Ботан. журн., 1972, т. 57, № 11, с. 1455—1468.
- Юрцев Б. А. Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в ботанико-географическом освещении.—В кн.: Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое. Хабаровск, 1973, с. 5—10.
- Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974, 159 с.
- Юрцев Б. А. Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных.—В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976а, с. 101—120.
- Юрцев Б. А. Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез.—Там же, 1976б, с. 202—212.
- Юрцев Б. А. Некоторые вопросы типологии степных сообществ Северо-Восточной Азии.—Ботан. журн., 1978, т. 63, № 11, с. 1566—1578.
- Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981, 168 с.
- Юрцев Б. А. Дифференциация криофильных *Oxytropis* § *Arctobia* в Мегаберингии.—В кн.: VIII Всесоюзное совещание «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий»: Тез. докл. Свердловск, 1982а, с. 54—55.
- Юрцев Б. А. Степи Восточной Аляски: реликты «тундростепей» Берингии.—В кн.: XI конгресс INQUA: Тез. докл. М., 1982б, т. 1, с. 312—313.
- Юрцев Б. А. Реликтовые сообщества Чукотской тундры, нуждающиеся в охране.—В кн.: Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М., 1982в, с. 30—33.
- Юрцев Б. А. Ботанико-географическая характеристика степной растительности Внутренней Аляски.—Ботан. журн., 1984а, т. 69, № 6, с. 743—752.
- Юрцев Б. А. Лесостепные мезоландшафты южных склонов в северо-таежных районах Восточной Аляски.—Там же, 1984б, т. 69, № 7, с. 881—889.
- Юрцев Б. А. Род *Dryas* L.—Дриада, Куропаточья трава.—В кн.: Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1984в, вып. 9, ч. 1, с. 250—286.
- Юрцев Б. А. Конспект системы и новые таксоны секции *Arctobia* рода *Oxytropis* (Fabaceae).—Ботан. журн., 1985а, т. 70, № 3, с. 394—397.
- Юрцев Б. А. Дифференциация видов секции *Arctobia* рода *Oxytropis* в Мегаберингии.—В кн.: Растительный покров высокогорий. Л.: Наука, 1985б.
- Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Коробков А. А. Проблемы охраны ботанических объектов Чукотской тундры.—В кн.: Сообщества Севера и человек. М.: Наука, 1985.
- Guthrie R. D. Paleocology of the large-mammal community in interior Alaska during the late Pleistocene.—Amer. Midland Natur., 1968, vol. 79, p. 346—363.
- Guthrie R. D., Matthews J. V. The Cape Deceit fauna—Early Pleistocene mammalian assemblage from the Alaskan Arctic.—Quatern. Res., 1974, vol. 1, N 4, p. 474—510.
- Herman Y., Hopkins D. M. Arctic oceanic climate in Late Cenozoic time.—Science, 1980, vol. 209, p. 557—562.
- Hoefs M., Cowan I., Krajina V. J. Phytosociological analysis and synthesis of Sheep Mountain, south-west Yukon Territory, Canada.—Sysis, 1975, vol. 8, suppl. 1, p. 125—228.
- Holmen K. The vascular plants of Peary Land.—Medd. om Grönland, 1957, Bd 124, N 9, S. 3—149.
- Hopkins D. M. The Cenozoic history of Beringia. A synthesis.—In: The Bering Land Bridge. Stanford, 1967, p. 451—484.
- Hopkins D. M. Aspects of the paleogeography of Beringia during the Late Pleistocene.—In: Paleocology of Beringia. N. Y.: Acad. Press, 1982, p. 3—28.
- Hopkins D. M., Smith P. A., Matthews J. V. Dated wood from Alaska and the Yukon: implications for forest refugia in Beringia.—Quatern. Res., 1981, vol. 15, p. 217—249.
- Hultén E. Studies in the genus *Dryas*.—Sven. bot. Tidskr., 1959, Bd 53, H. 4, S. 507—542.
- Ledingham G. F. Chromosome numbers in *Astragalus* and *Oxytropis*.—Can. J. Genet. and Cytol., 1960, vol. 2, p. 119—128.
- Mack R. N., Thompson J. N. Evolution in steppe with few large, hooved mammals.—Amer. Natur., 1982, vol. 119, N 6, p. 757—773.
- Matthews J. V. Arctic steppe—an extinct biome.—In: Amer. Quaternary Assoc. Abstracts of the 4th biennial meeting. Tempe, 1976, p. 73—77.
- Paleocology of Beringia/Ed. Hopkins D. M., Matthews J. V., Jr. Schweger C. E., Yong S. B. N. Y.: Acad. Press, 1982, 489 p.
- Porsild A. E. The genus *Dryas* in North America.—Can. Field-Natur., 1947, vol. 61, N 6, p. 175—192.
- Porsild A. E. *Dryas Babingtoniana*, nom. nov. An overlooked species of the British Isles and Western Norway.—Bull. Nat. Mus. Canada, 1959, vol. 160, p. 133—145.
- Porsild A. E., Cody W. J. Vascular plants of Continental North-west Territories, Canada. Ottawa, 1980, 667 p.
- Redmann R. E. Production and diversity in contemporary grasslands.—In: Paleocology of Beringia. N. Y.: Acad. Press, 1982, p. 223—239.
- Ritchie J. C. Past and present vegetation of the Far Northwest of Canada. Toronto: Univ. of Toronto Press, 1984, 251 p.
- Ritchie J. C., Cwynar L. C. The Late Quaternary vegetation of the North Yukon.—In: Paleocology of Beringia. N. Y.: Acad. Press, 1982, p. 113—126.
- Schweger C. E., Matthews J. V., Hopkins D. M., Young S. B. Paleocology of Beringia. A synthesis.—In: Paleocology of Beringia. N. Y.: Acad. Press, 1982, p. 425—444.
- Young S. B. Is steppe tundra alive and well in Alaska?—In: Amer. Quaternary Assoc. Abstracts of the 4th biennial meeting. Tempe, 1976, p. 84—88.
- Yurtsev B. A. Phytogeography of Northeastern Asia and the problem of trans-Beringian floristic interrelations.—In: Floristics and paleofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam: Elsevier Publishing Co., 1982, p. 19—54.