

Б.А.ЮРЦЕВ

**РЕЛИКТОВЫЕ
СТЕПНЫЕ
КОМПЛЕКСЫ
СЕВЕРО-
ВОСТОЧНОЙ
АЗИИ**



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЦЕНТРАЛЬНЫЙ СИБИРСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

ИЗ КНИГ
ЮРИЯ ПАВЛОВИЧА
КОЖЕВНИКОВА.
ПОДАРЕННЫХ
БИНРАНА

Б. А. ЮРЦЕВ

РЕЛИКТОВЫЕ СТЕПНЫЕ КОМПЛЕКСЫ СЕВЕРО- ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

(Проблемы реконструкции
криоксеротических ландшафтов Берингии)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Новосибирск · 1981

Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. (Проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии.)— Новосибирск: Наука, 1981.

В монографии дается сравнительный обзор и анализ реликтовых степных флороценологических комплексов горно-таежных районов Северо-Восточной Якутии и Чукотской тундры, рассмотрены ландшафтные позиции и экологические условия существования степных сообществ. На основе сравнения со степными комплексами северо-запада Северной Америки обсуждается зональная и провинциальная дифференциация позднеплейстоценовой растительности Берингии. Рассмотрен ряд дискуссионных вопросов палеогеографии Берингии.

Книга рассчитана на биологов, ботаников, биогеографов, палеогеографов.

Табл. 3. Ил. 32. Библиогр. 172.

Ответственный редактор
д-р биол. наук **Л. И. Малышев**

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая вниманию читателей книга подводит некоторые итоги многолетних (1956—1979) работ автора и его коллег в области изучения реликтовых степных сообществ северо-востока Якутии и Чукотской тундры в связи с проблемами палеогеографии Берингии. Толчком к написанию данного обзора степных комплексов послужила подготовка автора к участию в международном рабочем совещании «Палеоэкология арктического мамонтово-степного биома» (Австрия, июнь 1979 г.) и в симпозиуме «Берингийская суша и ее значение в биогеографии притихоокеанского региона», состоявшемся 29—30 сентября 1979 г. в Хабаровске в рамках XIV Тихоокеанского международного научного конгресса. Для написания соответствующих докладов потребовалось систематизировать и обобщить ныне уже достаточно многочисленную информацию о распространении степных растений и сообществ на северо-востоке СССР.

При обобщении и интерпретации имеющихся данных по степям Северо-Востока автором особое внимание обращено на вопросы палеогеографии криоксеротических интервалов истории Берингии, между тем как не менее интересные и важные вопросы о взаимоотношении изученных комплексов с ксерофитными флорами внутренних районов Азии затронуты только вскользь; частично они рассматриваются в более ранних публикациях автора [Юрцев, 1961а, 1962; и др.] и других исследователей. Не обсуждаются специально и вопросы классификации реликтовой степной растительности Северо-Востока [Юрцев, 1978а], а весь описательный материал по характеристике различных типологических единиц вынесен в Приложения.

Основной фактический материал, легший в основу книги, собирался в ходе коллективных ботанико-географических исследований группы растительности Крайнего Севера и Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР в различ-

ных районах Северо-Восточной Азии. Ценные сведения по характеристике различных компонентов реликтовых степных экосистем получены от участников коллективных работ О. М. Афоной (состав мхов), И. И. Макаровой и Л. И. Бредкиной (состав лишайников), В. Г. Ковалева (энтомофауна), Т. Н. Каплиной (мерзлотные условия), Е. В. Кулинской, Л. Т. Козицкой, Т. Е. Филипповой, И. А. Соколова (почвы). Часть геоботанических описаний, сведенных в Приложениях, предоставлены А. А. Коробковым, Е. Ю. Норкиной, В. В. Петровским, Т. Г. Полозовой; от В. В. Петровского и А. П. Хохрякова получена важная информация о распространении и экологии степных растений соответственно на Анюйском нагорье и о-ве Врангеля и на Колымском нагорье. Часть фотографий любезно представлена О. М. Афоной и Е. Ю. Норкиной. Большую помощь в оформлении рукописи и в составлении карт ареалов оказали Н. А. Секретарева, Е. Ю. Норкина, Н. Н. Тараскина, в составлении карт ареалов видов полыней — А. А. Коробков. Всем перечисленным лицам автор приносит самую искреннюю признательность. Автор глубоко благодарен также Дэвиду Хопкинсу (США), Джону Мэтьюзу (Канада) и А. В. Шеру за возможность неоднократного обсуждения с ними многих проблем палеогеографии Берингии; З. В. Карамышевой и Л. И. Малышеву — за ценные замечания при подготовке рукописи к печати.

Хочется надеяться, что представленные в этой книге факты и обобщения привлекут внимание новых исследователей к реликтовым степным экосистемам Сибирского и Берингийского Севера и послужат импульсом к их скорейшему всестороннему изучению и их охране.

Палеогеографическое представление о зональном или даже гиперзональном [Величко, 1973] распространении в криоаридные интервалы позднего плейстоцена в северном полушарии (в том числе в Берингии) ксерофильных комплексов растений и животных — компонентов «тундростепных» ландшафтов — сложилось как обобщение многочисленных серий палеонтологических и палеопалинологических данных. Согласно этим данным 14—25 тыс. лет назад и, по-видимому, в некоторые более отдаленные интервалы позднего и среднего плейстоцена в «пыльцевом дожде» приберингийских территорий преобладала пыльца травянистых семейств (очень часто злаков, гвоздичных, полыней и др.), а из споровых — споры сибирского плаунка; пыльца же деревьев, кустарников и вересковых кустарничков, споры сфагновых мхов, доминирующие в современных спорово-пыльцевых спектрах гипоарктической тайги и тундры, играли очень скромную роль. В синхронных захоронениях костей крупных и мелких млекопитающих господствовали остатки тундровых и степных, а также некоторых вымерших животных при явном перевесе травоядных форм. В последнее время аналогичные данные для американского и азиатского секторов Берингии получены путем изучения ископаемых остатков ряда групп насекомых, особенно жуков [Matthews, 1974a, b; Киселев, 1974, 1976].

Для восстановления реальной картины растительного покрова и всего ландшафта на базе перечисленных групп палеонтологических свидетельств (нередко дополняемых комплексным анализом вмещающих осадков, изучением криотекстур, стратиграфических отношений, датированием органических остатков по C_{14}) особое значение приобретают ботанико-географические данные о современном распространении и экологии ксерофитных и криоксерофитных комплексов, которые, судя по всему, определяли физиономию растительного покрова Бе-

рингии в криоксеротические интервалы плейстоцена. Наибольшую палеоэкологическую информацию содержит распространение в северных (особенно приберингийских) районах степных растений, экологически чуждых ландшафтно-климатической обстановке современной тайги и тундры.

В начале 60-х годов нами [Юрцев, 1961а, 1962, 1966; Yurtsev, 1963] и М. Н. Караваевым (1963) выявлено свыше 70 случаев идентичности или более или менее тесного родства растений сибирских степей и североамериканских прерий, что позволило сделать вывод о существовании в плейстоцене нескольких периодов расселения степных растений через внутренние районы Берингии; за истекшее время число известных примеров американо-азиатских степных связей увеличилось.

Реликтовые степи на северо-востоке Якутии в бассейнах Индигирки и Яны (подзона северной тайги) впервые описаны В. А. Шелудяковой (1938, 1957) и М. И. Яровым (1939); ныне этим сообществам посвящено много публикаций [Юрцев и др., 1975; Юрцев, 1978а]. Степные сообщества в бассейне Колымы охарактеризованы А. П. Хохряковым и А. В. Шаткаускасом (1973), А. В. Шаткаускасом (1973), В. Н. Андреевым и В. И. Перфильевой (1975), А. П. Хохряковым (1976а, 1978б). В 1964 г. реликтовые степные участки выявлены и описаны на восточном побережье Чаунской губы, в континентальном секторе Чукотской тундры; за истекший период они были обнаружены и во многих других частях Чукотки [Юрцев, 1966, 1968, 1974а, 1978а; Yurtsev, 1972; Кожевников, 1973, 1974], а также в бассейне Анадыря [Кожевников, 1977; Юрцев, Коробков, 1979]. Задачей этой работы является общий обзор распространения реликтовых степных сообществ в Северо-Восточной Азии в связи с проблемой реконструкции криоксеротических ландшафтов плейстоценовой Берингии.

СТЕПНОЙ ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ЕГО КРИОФИТНЫЕ АНАЛОГИ

Степной тип растительности в принятой здесь эколого-физиономической трактовке [Лавренко, 1938; Юрцев, 1978а] объединяет сообщества микротермных и гемикриофильных (свойственных умеренному и умеренно-холодному климатическим поясам), ксерофильных и мезоксерофильных многолетних трав, обитающих на территориях с континентальным климатом, морозо- и засухоустойчивых и обычно приуроченных к циркумнейтральным или слабощелочным ксероморфным почвам, насыщенным кальцием. Для степных сообществ характерны: несомкнутость или частичная сомкнутость травостоя (проективное покрытие 25—80%, до 90—100% в наиболее мезоморфных вариантах луговых степей; сумма проекций оснований растений в несколько раз ниже) при высокой насыщенности почвы корнями; господство в климаксовых и субклимаксовых вариантах граминоидов, в особенности дерновинных злаков; более или менее значительное участие, особенно в петрофитных вариантах, стержнекорневых двудольных — трав и полукустарничков (из родов *Artemisia*, *Dracocephalum*, *Thymus* и др.).

Помимо степных областей (в Северной Америке области прерий Великой Равнины) и соседних лесостепных территорий степные сообщества широко распространены и в экстразональных условиях в лесных и некоторых тундровых районах с резко континентальным климатом. Здесь они особенно характерны для крутых и сухих южных склонов гор и высоких надпойменных террас; наряду с климаксовыми сообществами (топоэдафический климакс!), обычно занимающими обогащенные мелкоземом участки, на зарастающих (не вполне стабилизированных) или нарушенных эрозией или выпасом склонах распространены также сериальные сообщества степных растений и их открытые группировки, часто с повышенным участием петрофильных двудольных — трав и полукустарничков (включая однолетники-ингредиенты), иногда корневищных видов осок и злаков.

В пределах как зональной, так и экстразональной степной растительности обычно выделяют три крупных подразделения на правах подтипов растительности или классов формаций [Лавренко, 1938, 1956; Юрцев, 1978а]: 1) настоящие, или дерновинно-злаковые, степи; 2) луговые степи (с господством или

согосподством мезоксерофитов, нередко присутствием мезофитов, значительной сомкнутостью травостоя); 3) петрофитные степи (обычно со значительным участием полукустарничков и петрофильных травянистых двудольных, большей разреженностью покрова растений). Близкие к петрофитным степям (нередко вторичные) группировки с господством степных полукустарничков из родов *Artemisia*, *Thymus*, *Dracocephalum* и др. иногда трактуют в качестве самостоятельного типа растительности — ксеропетрофитно-полукустарничкового (тимьянникового — по Лавренко, 1954, 1956). Названные подтипы и типы растительности нередко встречаются в границах одного ландшафта или даже одного степного урочища, но на разных местоположениях, отличающихся своим водным режимом, механическим составом почвы и материнской породы и др.

В каждом из перечисленных подразделений степной растительности можно выделить крупные климатические варианты, в первую очередь по приуроченности доминантных и соотствующих форм к определенным тепловым поясам. Основную группу в каждом подтипе образуют сообщества микротермных растений — ксерофитов, мезоксерофитов, ксеропетрофитов. В засушливых северотаежных районах Северо-Восточной Якутии в нижнем поясе гор они, как правило, безраздельно господствуют в составе степных сообществ. В тех же районах в подгольцовом поясе (иногда в гольцовом), а также в некоторых континентальных районах Чукотской тундры степные сообщества с доминированием микротермных степных и лугостепных растений (*Festuca lenensis*¹, *Poa botryoides*, *Carex obtusata*, *C. pediformis*, *C. duriuscula*) занимают самые теплые и сухие (ксеротермные) местоположения; в них, как правило, отмечается значительная примесь гемикриофильных (субгексистермных) видов — гипоарктических, субальпийских и (или) гипоарктосубальпийских. Гемикриоксерофиты (их мы раньше неточно именовали «криофильностепными растениями»: Юрцев, 1961а, б, 1962, 1964а, 1968, 1974а) и сами образуют сообщества на менее сухих и (или) теплых местоположениях. Примером могут служить известные из Северо-Восточной Якутии, Чукотской тундры и Юго-Западной Гренландии [Vöcher, 1954] гемикриофитностепные сообщества с господством *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Calamagrostis purpurascens*, *Poa glauca*, которые в цитированных выше наших работах названы криофильными степями. Однако настоящие криофиты — растения холодных безлесных областей и поясов гор (с арктическим, арктоальпийским или альпийским типом ареала) — в гемикриофитностепных сообществах (как и в гемикриофитно-

микротермных и микротермных степях) обычно отсутствуют или представлены единичными малообильными видами.

Самостоятельную группу образуют сообщества с содоминированием микротермных ксерофитов или гемикриоксерофитов, с одной стороны, и криоксерофитов (растений засушливых экотопов холодных безлесных областей) — с другой; такие сообщества в прежних работах мы называли тундростепными [Юрцев, 1968, 1974а, б]. Однако позднее [Юрцев, 1978а] высказано мнение, что данный термин целесообразно сохранить лишь за теми сообществами, где криофильная группа компонентов представлена арктоальпийскими (реже гипоарктическими) тундровыми кустарничками — например, видами *Dryas*, *Salix*, *Arctous*, *Empetrum*, толерантными к периодическому иссушению почвы. Что же касается чисто травянистых ксеротермных сообществ с содоминированием ксерофитов и криоксерофитов (например, *Festuca lenensis*, *Carex obtusata*, *C. pediformis*, *Pulsatilla multifida*, *Orostachys spinosa*, *Potentilla arenosa* — с одной стороны, и *Festuca auriculata*, *Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris*, *C. hepburnii*, *Oxytropis wrangelii* — с другой), то они представляют переходное образование не к ксеротермным вариантам тундр, а к травянистым криоксерофитным сообществам и вполне отвечают определению криофильных (пустошных) степей, данному Е. М. Лавренко (1938, 1954, 1956); такие сообщества в развиваемой здесь системе понятий следовало бы называть криофитно-микротермными и микротермно-криофитными степями.

Во многих районах тундровой зоны (особенно гористых с континентальным климатом и (или) выходами карбонатных и основных горных пород) и лесотундровой полосы, а также в альпийском и субальпийском поясах таежной зоны встречаются, наряду с ксеротермными травянисто-кустарничковыми и травянисто-кустарничково-лишайниковыми горными тундрами, также сообщества и открытые группировки травянистых криоксерофитов (без примеси или с незначительной примесью микротермных ксерофитов); по своей структуре и набору жизненных форм они отчасти напоминают степные сообщества и открытые группировки, хотя не могут быть включены в степной тип растительности [Юрцев, 1978а]. По-видимому, их целесообразно выделять в самостоятельный криоксерофитный и криомезоксерофитный травянистый тип растительности (включая криоксеромезофитные луговины в смысле В. Д. Александровой, 1977). О наличии древних генетических отношений между горно-степной растительностью и сообществами травянистых криоксерофитов говорит систематическое родство многих компонентов тех и других [Юрцев, 1962, 1974а, б, 1978а; Пешкова, 1972]. Особенно широкое распространение сообщества криоксерофильных и криоксеромезофильных многолетних трав получают в высокогорных и горно-арктических карбонатных ланд-

¹ Латинские названия растений даны по «Флоре СССР», для американских видов — по сводке Хультэна [Hultén, 1968], с необходимыми коррективами по ряду позднейших источников [Черепанов, 1973; Юрцев и др., 1979].

шафтах; значительную роль в образовании травяного покрова здесь играют (в разных сочетаниях) *Kobresia myosuroides*, *K. filifolia*, *K. sibirica*, *Carex macrogyna*, *C. petricosa*, *C. rupestris*, *C. hepburnii* (*C. nardina* var. *atriceps*), *C. glacialis*, *C. trautvetteriana*, многие виды бобовых (*Hedysarum dasycarpum* — *H. mackenzii* и др., *Astragalus tugarinovii* и др.), многие виды *Oxytropis*, крестоцветных (*Lesquerella arctica*, *Braya purpurascens*, *B. aenea*, *B. bartlettiana*, *B. siliquosa*, *B. humilis* ssp. *arctica*) и других травянистых двудольных; заметную примесь нередко образуют кальцефильные виды простратных кустарничков из родов *Dryas*, *Salix* и др. Основными дернообразователями являются осоковые².

Особую группу образуют также разреженные группировки криоксеропетрофитов, где, как и в петрофитных степях, преобладают стержнекорневые розеткообразующие травы (с многоглавым каудексом или подушковидные): представлены и полукустарнички из родов *Artemisia*, *Thymus*, *Dracosephalum*.

Наконец, с сообществами степных ксерофитов и мезоксерофитов обычно сочетаются ксеромезофитные луговые и кустарниковые сообщества, приуроченные к лучше увлажняемым, более многоснежным участкам с меньшей длительностью периода летнего иссушения. Характерными и массовыми растениями луговин являются *Bromus pumellianus* s. l., *Helictotrichon dahuricum*, виды *Roegneria* (*Elymus* s. l., *Agropyron* s. l.), *Cerastium maximum*, *Potentilla stipularis*, *Arnica iljinii*, *A. angustifolia* и другие; доминантные виды кустарников — *Salix glauca*, *Betula extremorientalis*, *Rosa acicularis*, *Pentaphylloides fruticosa*, виды *Spiraea*.

Есть серьезные основания предполагать, что все рассмотренные выше, а также переходные между ними категории ксеротермных группировок в криоксеротические фазы плейстоцена усиливали свои позиции и хотя бы в некоторых ландшафтах входили в круг господствующих вариантов растительности; все они, по-видимому, вносили существенный вклад в «пыльцевой дождь» и в той или иной мере ответственны за «тундростепной» («арктостепной») характер спорово-пыльцевых спектров позднеплейстоценовых рыхлых отложений. Кроме того, существенную ландшафтную роль местами могли играть открытые травянистые мезоксерофитные группировки эоловых (песчаных, возможно и лёссовых) ландшафтов, аллювиальных ландшафтов, а также травянистая мезофитная, мезогигрофитная, гигрофитная и гемигидрофитная растительность лугов, пере-

² Доминирование ксерофильных и мезоксерофильных видов *Carex* и *Kobresia* во многих вариантах степной, микротермно-криофитностепной и криоксерофитной травянистой растительности, возможно, выразилось в преобладании пылцы осоковых в некоторых региональных пыльцевых спектрах холодных интервалов позднего плейстоцена [Schweger, Nabgood, 1976].

сыхавших в летнее время злаково-осоковых болот, солончаков, временных водоемов; последний комплекс сообществ характеризовал подчиненные геохимические ландшафты с аллономными («гетерономными») гидроморфными и галогидроморфными почвами.

Вероятный состав позднеплейстоценовой ксерофитной растительности азиатского сектора Берингии и Мегаберингии может быть уточнен на основе рассмотрения ее реликтов в современном растительном покрове Северо-Восточной Азии.

СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ ЯКУТИЯ

Внутренние районы Верхояно-Колымской горной страны, в особенности Яно-Оймяконское плоскогорье и соседние горные поднятия — системы Верхоянского хребта и хр. Черского (бассейны Яны и Индигирки) — представляют самый мощный очаг концентрации реликтовой степной растительности в пределах Мегаберингии [Юрцев, 1974б, с. 144—146, рис. 32; 1976а, с. 118, рис. 11; 1976б, с. 203—205]. В прежних публикациях [Yurtsev, 1972, fig. 4; Юрцев, 1974б, рис. 3] область регулярной встречаемости степных сообществ в северотаежных ландшафтах бассейнов Яны, Индигирки и Колымы была показана как единый контур; в действительности же даже в пределах этого контура степные сообщества (речь идет о непетрофитных микротермных и гемикриофитно-микротермных вариантах степи) концентрируются в отдельных, более или менее разобщенных районах, показанных на карте 1 [Караваяев, Скрыбин, 1971, рис. 27 и 34; Юрцев, 1976а].

КСЕРОФИТНЫЙ КОМПЛЕКС СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЯКУТИИ

Ниже перечислены на основе последней коллективной сводки по флоре Якутии [Определитель..., 1974] с уточнениями и дополнениями по данным автора и другим источникам 142 вида сосудистых растений, образующих степные сообщества Северо-Восточной Якутии. Звездочкой отмечены виды и расы, замеченные в Северной Америке родственными таксонами, двумя звездочками — амфиберингийские таксоны (в скобку звездочка заключена в случае, если на северо-востоке Азии встречается родственный таксон, более близкий к американскому); горные, но не специфически петрофильные виды помечены индексом «(г)», полужирным шрифтом выделены названия доминантов и содоминантов.

Микротермные ксерофиты: *Ephedra monosperma*, **Stipa krylovii*, ***Koeleria cristata*, (*)*Poa botryoides*, **Festuca kolumyensis* (устное сообщение Е. Б. Алексеева), **F. lenensis*, *Agropyron (Elytrigia) cristatum* (г)³, **A. jacutorum* (г), **Leymus scalinus (Elymus dasystachys)*, *Psathyrostachys juncea*, ***Carex duriuscula*, *Allium splendens*, *Stellaris cherleriae* (г), *Arenaria meyeri* (г) **Sisymbrium polymorphum* (г), *Alyssum lenense*, **Potentilla nudicaulis*, *P. bifurca*, *Chamaerhodos grandiflora* (г), *Astragalus fruticosus*, **Eritrichium sericeum*, ***Artemisia frigida* (г), *A. bargusinensis* (г), *Heteropappus hispidus*.

Эндемики и субэндемики Северо-Восточной Якутии: *Helictotrichon krylovii*, **Agropyron karawaevii (Elytrigia villosa)* (г), *Astragalus vallicola*, **Oxytropis incana*, **O. scheludjakoviae*.

Микротермные мезоксерофиты: ***Selaginella sibirica*, (*)*Koeleria seminuda*, **Poa stepposa*, **Bromus pumpehianus* ssp. *karavaevii*, *Kobresia filifolia*, ***Carex obtusata*, **C. pediformis*, ***Cerastium arvense*, ***Silene repens*, *Dianthus versicolor*, (*)*Pulsatilla flavescens*, ***P. multifida*, *Clausia aprica*, **Erysimum hieracifolium* s. l. (*E. boreale*), **Arabidopsis bursifolia* (= ? *A. mollis*), ***Draba nemorosa* и **D. sibirica* (ксеромезофиты), **D. cana (D. lanceolata* auct.), *Sedum aizoon*, (*)*Saxifraga bronchialis*, ***Potentilla arenosa*, *P. jacutica*, ***P. stipularis*, ***P. multifida* s. l., **Chamaerhodos erecta* ssp. *erecta*, ***Astragalus agrestis (A. dasyglottis)*, **Oxytropis deflexa* var. *deflexa*, **O. leucantha* ssp., **Hedysarum dasycarpum*, *Vicia multicaulis*, **Linum perenne* ssp. *perenne*, *Euphorbia discolor*, *Viola rupestris*, *V. gmeliniana*, ***Cnidium cnidiifolium*, ***Androsace septentrionalis*, **Phlox sibirica*, **Lappula intermedia* и *L. echinata* (ксеромезофиты-эрозиофилы), *Scutellaria scordifolia*, *Veronica incana*, *Pedicularis venusta*, **Plantago canescens* ssp. *canescens*, *Galium verum*, ***Campanula langsдорфiana*, **Aster alpinus* s. l., *Leontopodium campestre*, ***Artemisia tanacetifolia* s. l., ***A. commutata*, ***A. dracunculus*, *A. pubescens* (var.), *Senecio integrifolius*, *Serratula marginata*.

Субэндемики: **Papaver nudicaule* ssp. *gracile* (var.), *Vicia macrantha* (ксеромезофиты).

Микротермные ксеропетрофиты⁴: *Allium strictum*, *Thesium refractum*, *Thalictrum foetidum*, *Smelowskia alba* (г), *Erysimum altaicum* (г), ***Alyssum obovatum*, **Thlaspi cochleariforme* (г), *Orostachys spinosa*, (*)*Saxifraga spinulosa*, *Androsace incana*, *Patrinia sibirica*, *Artemisia gmelinii* ssp. *scheludjakoviae*, *Crepis tenuifolia*.

³ В зонально-степной части ареала этот вид (как и некоторые из перечисленных ниже) не обнаруживает преимущественной приуроченности к горным степям (см. ниже).

⁴ Данная группа в принятом здесь расширенном понимании включает и мезоксеропетрофиты.

Эндемики и субэндемики Северо-Восточной Якутии: *Stellaria jacutica*, **Arabis turczaninovi*, (*)*Saxifraga multiflora*, *Potentilla asperrima*, *P. tollii*, *Thymus indigirkensis (Th. ochotensis* s. l.), **Artemisia kruhsiana* ssp. *multisecta*.

Гемикриофильные ксерофиты: **Calamagrostis purpurascens* (г), ***Poa glauca*, [*Festuca auriculata*]⁵, ***Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, ***Arenaria capillaris* (ssp.), *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, ***Dianthus repens*, ***Draba cinerea*, *D. parvisiliquosa*, **Astragalus inopinatus* ssp. *oreogenus*, (*)*A. pseudadsurgens*, ***Vupleurum americanum*, ***Artemisia borealis*, *Saussurea schanginiana*.

Эндемики и субэндемики Северо-Восточной Якутии: **Poa filiculmis*, *Potentilla evestita* ssp. *subevestita*, *Oxytropis karavaevii*.

Гемикриофильные мезоксерофиты: ***Agrostis vinealis* ssp. *kudoii (A. trinii* auct.), *Anemone sylvestris* ssp. *ochotensis*, ***Ranunculus affinis*, ***Astragalus tugarinovii*, (*)*Oxytropis subnutans*, ***Polemonium boreale*, **Arnica iljinii*.

Эндемики: (*)*Oxytropis adamsiana* ssp. *janensis*, **O. adamsiana* ssp.

Гемикриофильные ксеропетрофиты: ***Woodsia ilvensis*, *Gypsophila sambukii*, *Arenaria tschuktschorum*, ***Erysimum pallasii*, [*Lesquerella arctica*], ***Potentilla crebri-dens* s. l., *Phlojodicarpus villosus*, *Dracocephalum palmatum*, *Thymus oxyodontus*, *Th. reverdattoanus*, *Dendranthema mongolicum*, *Artemisia lagopus* ssp. *lagopus*, (*) *A. kruhsiana* ssp. *kruhsiana*.

6а. Эндемики: *Artemisia lagopus* ssp. *jarovoi*, (*)*A. kruhsiana* ssp. *condensata*.

Микротермные галофиты (облигатные и факультативные): ***Triglochin maritimum*, *Poa subfastigiata*, *Puccinellia tenuiflora*, ***P. hauptiana*, *Hordeum brevisubulatum*, ***H. jubatum*, *Polygonum gracile*, *Atriplex sphaerosperma*, *Che-nopodium prostratum*, *Halerpestes salsuginea*, ***Thellungiella salsuginea*, ***Gentiana barbata*, ***Lomatogonium rotatum*, *Plantago depressa*, *Artemisia jacutica*, (*) *A. laciniata*, *Saussurea amara*, *Taraxacum dissectum*.

Перечисленные выше группы отграничены одна от другой не резко. Так, существует серия градаций в степени приуроченности видов к скелетным (щебнистым или каменистым) субстратам; ряд умеренно петрофильных горно-степных видов не включен в число петрофитов, но приведен в списке ксерофитов с индексом «(г)». Некоторые гипсоарктические виды, в основном тяготеющие к таежной части Гипоарктики, а в горных рай-

⁵ В квадратные скобки заключены названия криоксерофитов, места-ми заходящих в петрофитностепные группировки полосы предгундровых редколесий и субальпийского пояса.

онах к нижнему (горно-таежному) высотному поясу, отнесены к микротермным, а не гемикриофитным комплексам (в их числе немало эндемиков и субэндемиков). В список не включено большинство ксеромезофильных видов, встречающихся в составе лугостепных сообществ, равно как и большинство криоксерофитов — обычных компонентов высокогорных криофитно-микротермных степных и тундростепных, а также ксеротермных тундровых сообществ.

Из списка видно, что свыше половины видов имеют более или менее близких сородичей в ксерофитных сообществах северо-запада Северной Америки или сами встречаются там (35 таксонов, $\approx 1/4$ часть). Соотношение эндемичных и общих с Америкой таксонов в разных экологических группах видно из табл. 1.

Горы Северо-Восточной Якутии — один из очагов формирования горных ксерофитов в северных широтах, причем наибольшая доля эндемичных таксонов отмечается среди ксеропетрофитов — растений петрофитных горных и высокогорных степей, наименьшая — среди микротермных мезоксерофитов — растений луговых степей, остепненных лугов и светлых сухих лесов. Видовое разнообразие степных гемикриофитов почти втрое меньше такового степных микротермных растений, однако доля эндемиков среди них почти вдвое выше (вспомним также, что все наши эндемичные виды, отнесенные условно к группе микротермных ксерофитов, имеют южногипоарктический тип ареала). Виды и подвиды с амфиберингийским ареалом или замещенные в Америке близкими таксонами включают свыше половины видов микротермных степных растений и лишь несколько менее половины гемикриофильных, однако если среди первых в 1,5 раза более обильны таксоны, викарные американским, то среди гемикриофитов их почти в 5 раз меньше, чем видов и рас, известных из Азии и Америки⁶. В обеих мезоксерофитных группах таксоны, общие с Америкой или имеющие близких американских сородичей, составляют 2/3, в ксерофитных группах — от 2/5 до половины, в ксеропетрофитных — лишь 1/5—1/4. Указанные соотношения можно объяснить тем, что обмен между Азией и Америкой более интенсивно проходил за счет таксонов, которые легче осваивали местообитания осушенных шельфовых равнин (снижение доли ксеропетрофитов и повышение доли лугостепных форм с широкой экологической амплитудой). Сказалось и то, что последние циклы обмена имели место в криоксеротических условиях (повышение доли случаев видовой и подвидовой идентичности азиат

⁶ Данные о числе таксонов, имеющих сородичей в Северной Америке, несколько занижены, так как в случаях, когда несколько членов нашего ксерофитного комплекса взаимно родственны, при подсчете числа викарных таксонов учитывался лишь один из данного круга родства, наиболее близкий к американскому.

Таблица 1
Распределение эндемичных и амфиберингийских таксонов по различным экологическим группам ксерофитного комплекса Северо-Восточной Якутии

Экологические группы	Число видов и подвидов						сумма двух предыдущих показателей
	общее		эндемичных для Северо-Восточной Азии и соседних районов (Азии)	эндемичных для Северо-Восточной Якутии	замещенных в Америке родственным таксоном	известных из Северной Америки	
	абсолютное	% от числа видов в комплексе					
Микротермные	103	72,6	25(24,3) ¹	14(13,6)	32(31,4)	21(20,4)	52(50,5)
ксерофиты	28	49,7	6(22,2)	5(18,5)	10(35,7)	3(11,1)	12(42,9)
мезоксерофиты	55	38,7	11(19,6)	2(3,5)	18(32,7)	17(30,3)	35(63,6)
ксеропетрофиты	20	14,1	8(40)	7(35)	4(20)	1(5)	5(25)
Гемикриофильные (субгемиксотермные)	39	27,4	18(46,1)	8(20,5)	3(7,7)	14(35,8)	17(43,5)
ксерофиты	46	41,3	7(43,7)	4(25)	1(6,3)	7(43,7)	8(50)
мезоксерофиты	9	6,3	3(33,3)	2(22,2)	2(22,2)	4(44,4)	6(66,6)
ксеропетрофиты	14	9,8	8(57,1)	2(14,3)	0(0)	3(21,4)	3(21,4)
Всего . . .	142	100	43(30,3)	22(15,5)	35(24,6)	35(24,6)	69(48,6)

¹ В скобках указана доля от числа видов в данной группе (в Процентах).

ских и американских популяций среди гемикриофильных форм; учтем также, что многие микротермные растения в Берингском секторе далеко проникают в континентальные районы Арктики — вплоть до о-ва Врангеля, имея очень широкую амплитуду толерантности к тепловым условиям вегетационного периода).

Засушливые горные котловины бассейнов Яны и Индигирки отгорожены несколькими параллельными цепями Верхоянского хребта и хр. Сунтар-Хаята от другого мощного очага современного развития степной растительности — Центральной Якутии; в последней степи приурочены к крупным долинам и отчасти междуречьям древней аллювиальной равнины, и потому в четвертичное время они были более тесно связаны с зональными степями Евразии, особенно с дауро-монгольскими степями [Караваяев, 1945]. Назовем характерные растения степей Центральной Якутии, не известные к северу и северо-востоку от Верхоянского хребта: **Stipa baicalensis* (*S. attenuata*), **S. capillata*, **Agrostis vinealis* ssp. *trinii* (*A. trinii* s. str.), (*)*Helictotrichon hookeri* ssp. *schellianum*, (*)*Koeleria cristata* ssp. *mongolica*, *Cleistogenes squarrosa*, **Aneurolepidium pseudoagropyrum*, *Allium odorum*, *A. senescens*, *Gagea pauciflora*, *G. provisa*, *Lychnis sibirica* ssp. *sibirica*, *Silene jensseensis*, **Eurotia lenensis*, *Gypsophila patrinii*, *Delphinium grandiflorum*, *Sibaldianthe adpressa*, *Thermopsis jacutica*, (*)*Astragalus inopinatus* s. str., *A. angarensis*, *Oxytropis lanata*, *O. candicans*, *O. uralensis*, *Hedysarum gmelinii*, *Onobrychis sibirica*, *Hypericum attenuatum*, *Goniolimon speciosum*, *Gentiana decumbens*, *Amethystea coerulea*, *Dracocephalum ruyschianum*, *Schizonepeta multifida*, *Phlomis tuberosa*, *Orobanche coerulea*, *Patrinia rupestris*, *Galatella dahurica*, *Artemisia sericea*, **A. rupestris*, *A. scoparia*, *Saussurea, salicifolia*, *Serratula coronata*, *Scorzonera austriaca*, *Taraxacum collinum*. Весьма разнообразен и галофитный комплекс Центральной Якутии, лишь отдельные представители которого (как правило, факультативные галофиты) известны из бассейнов Яны и Индигирки.

ЯНСКИЙ И ИНДИГИРСКИЙ ВАРИАНТЫ КСЕРОФИТНОГО КОМПЛЕКСА

Сравнивая янскую и индигирскую группы местонахождения степной растительности, приходится отметить ряд существенных флористических различий между их степными комплексами. Только в бассейн Яны смогли проникнуть *Stipa krylovii* (эвриксерофильный дауро-монгольский вид, продвинувшийся на юг до полосы пустынных степей Монголии), *Psathyrostachys juncea*, *Serratula magrinata*, *Astragalus agrestis* (*A. dasyglottis*), *Plantago canescens* s. str. (также — на левобережье Индигирки,

см. карту 20), *Polygonum gracile* и ряд других видов. Максимальная роль степных сообществ в ландшафте горных котловин отмечена в среднем течении Индигирки (район с. Тебюлях — устья р. Иньяли) (карта 1А). Однако эта котловина заперта с севера и юга гранитными горными массивами, пропиленными каньонообразной долиной Индигирки, и отгорожена от степных массивов Центральной Якутии многими горными цепями Верхоянского хребта, хр. Сунтар-Хаята, Оймяконского нагорья, хр. Сарычева, южными цепями хр. Черского. Проникновение ряда характерных степных видов только в долину Яны можно объяснить тем, что бассейны Яны и Алдана (Лены) разделены менее высокими и менее многочисленными горными цепями Верхоянского хребта, здесь имеются сравнительно низкие и широкие перевалы. Только в бассейне Индигирки из широко распространенных видов в степном массиве устья р. Иньяли — с. Тебюлях встречены: *Koeleria cristata* s. str. (изолированная популяция голарктического степного вида), горно-степные дауро-северомонгольские *Stellaria cherleriae*, *Chaetochloa grandiflora* (также в верховьях Колымы и... в низовьях Лены на гористом левобережье на степном участке при устье р. Тигия в полосе редколесий), *Potentilla evestita* s. l., *Papaver nudicaule* ssp. *gracile* (форма с черным опушением бутонов), *Artemisia mongolica*, *A. jacutica*, общие с более восточными районами эндемичные ксерофитные виды *Saxifraga multiflora*, *Arenaria tshuktschorum*, *Artemisia kruhsiana* ssp. *multisecta* (карта 2), амфиберингский таксон *Bupleurum americanum* (возможно, эколого-географическая раса *B. tri-radiatum* s. l.). Некоторые ксерофитные и мезоксерофильные виды представлены на Яне и Индигирке разными расами: так, на Яне, как и в Центральной Якутии, в нижнем течении Лены и в степях Южной Сибири распространена желтоцветковая, наиболее ксерофильная раса сон-травы — *Pulsatilla flavescens*, а на Индигирке, Колыме, Чукотке, во многих районах Восточной Сибири и в Северной Америке — лиловоцветковая *P. multifida* (*P. nuttaliana* s. l. — карта 3). Разными расами представлены в бассейнах Яны и Индигирки *Artemisia kruhsiana* s. l., по-видимому, также *Arenaria meyeri* (основной ареал вида на Алтае, Туве, в Северо-Западной Монголии, горах Средней Азии). Обособление янской и индигирско-верхнеколымской географических популяций исходного горно-степного растения *Oxytropis* из секц. *Baicalia* (подсекц. *Inaequiseptatae*; карта 4) достигло видового уровня: *O. incana* в бассейне Яны ($2n = 16$), *O. scheludjakoviae* — в бассейне Индигирки и Колымы ($2n = 16, 32$ и 48 ; Юрцев, 1978 б).⁷ Только в бассейне Яны

⁷ Близкие виды — в других, изолированных степных очагах Северо-Востока: *O. karavaevii* — в северотаежной части ленской долины (при устье р. Менгере; ср. Букс, 1964), *O. schmorgunoviae* — в верхнем течении Колымы, среднем течении Омолона и на Западной Чукотке.

распространен и здесь довольно обычен и массов петрофильно-степной вид *Potentilla tollii*, отсутствующий на Индигирке и Колыме; очень близкий вид (подвид?) — *P. anadyrensis* — известен из бассейнов Анадыря и Пенжины (подзоны стлаников и южных тундр); наиболее характерен для скальных выходов основных и ультраосновных пород; встречается не только в ксерофитных группировках (включая степные), но иногда и на тенистых скалах. Только в бассейне Индигирки (известняковые сухие скалы в хр. Черского) обнаружен ксеропетрофильный вид *P. czerskii* (диплоид, $2n=16$), близкий к эндемичному для Чукотки и бассейна Колымы тетра- и гексаплоидному виду *P. anachoretica*, как и он — обитателю травянистых группировок сухих скал.

Приведенные факты говорят о значительном своеобразии различных степных колоний Северо-Восточной Якутии, которое полностью не стиралось и в периоды экспансии ксерофитов, тем более что эти периоды в позднечетвертичное время совпадали с горно-долинным оледенением периферических и наиболее высоких внутренних хребтов; благоприятная обстановка для миграции степных растений, очевидно, складывалась в поздние — криоксеротические редукционные фазы ледниковых циклов. В теплые фазы межледниковий ксерофиты, и в первую очередь ксеропетрофиты, могли расширять свои позиции, но лишь в пределах достаточно крупных контуров сухих щебнистых южных склонов и скал. Умеренно и хорошо увлажненные местоположения заселялись более конкурентомощными северотаежными и подгольцовыми комплексами деревьев, стлаников, кустарников и кустарничков, мхов и лишайников, что сопровождалось образованием торфянистых подушек и выщелачиванием почвы; в целом же изоляция степных островов усиливалась. Янский «остров» через низкие перевалы западного Верхоянья был теснее связан со степными комплексами равнины Центральной Якутии, индигирский, напротив, обнаруживает более сильные связи с петрофитно-степными комплексами гор юга Сибири и восточных нагорий Северо-Восточной Азии.

СТЕПНЫЕ УРОЧИЩА БАССЕЙНОВ ЯНЫ И ИНДИГИРКИ: МЕСТО В ЛАНДШАФТЕ, ОКРУЖЕНИЕ

Современное соотношение экстразональной степной и зональной северотаежной растительности в горных долинах и котловинах бассейнов Яны и Индигирки, по-видимому, типично для умеренно теплой фазы межледниковья. Как уже говорилось, во многих внутренних (а тем более в лучше увлажненных и многоснежных наружных) районах Северо-Восточной Якутии непетрофитностепная растительность отсутствует на большей части территории, несмотря на резко континенталь-

ный климат. В «очагах остепнения» степные урочища занимают обширные, как правило, очень крутые склоны высоких террас и гор, экспонированные на юг; протяженность урочищ по вертикали нередко достигает многих десятков (иногда нескольких сотен) метров, по горизонтали — нескольких километров (обычно такие массивы прерваны облесенными ущельями или глубокими оврагами); примеры подобных ландшафтов описаны для долин Индигирки и Неры в «Путеводителе ботанической экскурсии в Северо-Восточную Якутию» [Юрцев и др., 1975; см. также Юрцев, 1961б; Караваев, Добрецова, 1964]. В степных урочищах обычно сочетаются различные варианты типичностепных сообществ (прежде всего, дерновинно-злаковых — с господством *Festuca kolymensis*, *F. lenensis*, *Poa botryoides*, *Helictotrichon krylovii*, *Agropyron jacutorum*, местами со значительной примесью *Carex duriuscula*, иногда — *C. pediformis*, корневищного злака *Agropyron karawaewii*, разнотравья) с разнообразными петрофитностепными и лугостепными сообществами. Петрофитностепные сообщества занимают наиболее крутые щебнистые, нередко эродированные участки, основные доминанты и субдоминанты — *Potentilla tollii* (Яна), *P. asperrima*, *Orostachys spinosa*, *Stellaria jacutica*, *Arabis turczaninovi*, *Artemisia bargusinensis*, *Allium strictum*, *Thalictrum foetidum*, склерофильная *Saxifraga multiflora*; монокарпик-ингредиенты — *Arabidopsis bursifolia*, виды *Lappula*; полукустарнички — *Artemisia kruhsiana* ssp. *multisecta* (и другие подвиды), *Thymus ochotensis* s. l., *Dracocephalum palmatum*, *Alysum obovatum*; полукустарник *Artemisia gmelinii* ssp. *scheludjakoviae* (на лучше заснеженных, вогнутых щебнистых и каменистых участках); иногда полукустарнички доминируют. Характерно присутствие плотно- и рыхлокустовых и корневищных злаков *Calamagrostis purpurascens*, *Agropyron jacutorum*, *A. karawaewii*, также *Festuca lenensis* — благодаря чему типичностепные и петрофитностепные ценозы связаны плавными переходами. На приопушечных участках, щебнистых склонах неюжной экспозиции и в подгольцовом поясе в петрофитностепных сообществах обычно доминируют виды *Thymus*, *Dracocephalum palmatum*, *Phlojodicarpus villosus*, *Potentilla arenosa*, *P. crebridens* s. l., *P. asperrima*, *Artemisia lagopus*, *A. borealis*, *Erysimum pallasii*, *Campanula langsdorffiana*, *Woodsia ilvensis*, *Selaginella sibirica* и др., нередко обильны *Poa botryoides* (или *P. glauca*), *Calamagrostis purpurascens*, *Festuca lenensis* (или *F. auriculata* в подгольцовом поясе), расы *Pulsatilla patens* s. l. Покрытие петрофитностепных сообществ в среднем ниже (0,25—0,6, до 0,7 без учета мхов и лишайников), на просветах щебня нередко хорошо развита синузия ксерофильных эпилитных лишайников. На самых крутых, не вполне закрепленных или вторично размытых склонах можно наблюдать открытые группировки петрофитностепных растений с повышенной ролью

видов *Thymus*, *Dracocephalum palmatum*, *Artemisia kruhsiana* s. l., *Stellaria jacutica*, *Saxifraga spinulosa*, *Vicia macrantha*, *Crepis nana*, *Potenilla asperrima*, *Papaver indigirkense*, *Agropyron jacutorum*, *Calamagrostis purpurascens*. Куртинообразующие цветковые, задерживая движение щебня, выступают первооснователями фрагментов сомкнутых фитоценозов, пока еще весьма нестабильного, «случайного» состава.

Луговые степные сообщества, напротив, характерны для опушек лиственничников, уступов и депрессий склонов, их подножий с более благоприятным режимом увлажнения. Они выделяются более высокой сомкнутостью травостоя (до 90—100%), повышенным участием мезоксерофильных и ксеромезофильных видов разнотравья, часто присутствием кустарников (*Rosa acicularis*, *Spiraea dahurica*, *Rubus sachalinensis*, *Salix bebbiana*, *Betula extremorientalis*), иногда единичных деревьев лиственницы, поросли осины *Populus tremula*.

В числе основных доминантов и субдоминантов — *Carex pediformis*, *C. obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *Poa botryoides*, *P. stepposa*, *P. glauca*, *Potentilla arenosa*, *Cerastium arvense*, *C. maximum*, *Polemonium boreale*, *Linum perenne* s. l., *Lychnis sibirica* ssp., *samojedorum*, *Silene repens*, *Leontopodium campestre*, *Aster alpinus* s. l., *Artemisia tanacetifolia*, *A. laciniata*, *Euphorbia discolor*, *Vicia macrantha*, *Campanula langsdorffiana*, *Hedysarum dasycarpum*, *Veronica incana*, *Galium verum*, *Vupleurum americanum*. В целом видовое богатство травостоя этих сообществ выше, чем в типичностепных и петрофитностепных ценозах (до 20—30 и более видов на 100 м²). При несомкнутом травостое обычно развит ярус из мезоксерофильных мхов *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*, лишайника *Cetraria nivalis*. Заметим, что на степных склонах при хорошем прогреве, аэрации и иссушении почвы мхи и лишайники не оказывают на почву и ее микробное население того специфического и мощного средообразующего воздействия, которое характерно для таежнолесных, болотных и тундровых экосистем. Возобновление лиственницы в степных фитоценозах, как правило, полностью отсутствует, что объясняется не только сильным иссушением почвы, но и конкуренцией подроста со степными травами, а также частыми пожарами. Чаще оно наблюдается вдоль теневых опушек лиственничников и иногда в закустаренных западинах.

Наконец, характерное обрамление степных урочищ образуют осветленные лиственничники с редким подлеском из *Rosa acicularis* и *Salix bebbiana* и с травяным покровом, представляющим тот или иной вариант местной луговой степи. Господствует нередко *Calamagrostis purpurascens*; наряду с лугостепными травами обычны также *Chamaenerion angustifolium*, *Bromus pumpehianus*, *Achillea asiatica*. Местами выражен кустарничковый ярус из *Vaccinium vitis-idaea*; основной доминант назем-

ного покрова — мох *Rhytidium rugosum*. Эти лиственничники, а также кустарники степных опушек по комплексу признаков (включая характер почвы и состав энтомофауны; см. ниже) правильнее относить к степным (в этом случае — лесостепным) экстразональным урочищам, противопоставляя их вместе со степными участками фоновым северотаежным (зональным) биоценозам и экосистемам.

Последние включают следующие основные типы сообществ:

1) редкостойные и сомкнутые лиственничники, нередко с подлеском из *Alnus fruticosa*, *Pinus pumila* (сухие варианты). *Betula middendorffii*, *B. exilis*, *Salix pulchra*, *S. glauca*, кустарничковым ярусом из *Ledum palustre* или *L. decumbens*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* (incl. ssp. *alpinum*, ssp. *pubescens*), *V. vitis-idaea* s. l., *Empetrum subholarcticum*, в подгольцовом поясе — с примесью видов *Cassiope*, *Dryas punctata*, *Rhododendron parvifolium*, *Rh. aureum* и др., наземным покровом из зеленых и сфагновых мхов, кустистых (ягельных) лишайников; перечисленные виды и группы растений могут быть встречены совместно — например, в подгольцовом поясе, на склонах с бугорковатым нанорельефом, но обычно наблюдаются те или иные комбинации этих основных элементов с варьирующим участием гипоарктических и арктобореальных видов трав; почвы мерзлотные торфянисто-глеевые — на ровных участках и пологих склонах, сложенных суглинками или тяжелой супесью, подбуры [Таргульян, 1971] — на супесчаных, песчаных и щебнистых дренированных участках;

2) сплошные или мозаичные заросли подгольцовых стлаников *Pinus pumila*, *Alnus fruticosa*, местами *Betula middendorffii*, а также лиственничные редины с ярусом стлаников наиболее характерны для подгольцового пояса, но по крутым многоснежным, чаще тенивым склонам спускаются и в горнотаежный; внутри куртин крупных стлаников из-за затенения, корневой конкуренции и накопления опада нижние ярусы обычно угнетены, но на прогалинах и между кустами они сходны с таковыми определенных вариантов лиственничников (как и почвы данных сообществ); обширные площади занимает вторичная растительность гарей лесов и стлаников, с массовым развитием *Calamagrostis lapponica*, *Chamaenerion angustifolium*, *Salix bebbiana*, *Betula middendorffii*, «пирогенных» мхов и др.;

3) на расширениях надпойменных террас, в особенности на днищах крупных межгорных котловин с ослабленным дренажем и особенно мощной толщей вечной мерзлоты (до 0,5 км и более) часто наблюдаются обширные безлесные тундроподобные (фактически тундровые) урочища, протяженностью от сотен метров до 10 км и более с сочетанием моховых ерников (*Betula exilis* с примесью *Salix pulchra*, *S. glauca*, *S. krylovii*, *Rhododendron parvifolium*, *Ledum decumbens*), пятнистых кустарничково-моховых тундр, кочкарников *Eriophorum vaginatum* и *Ca-*

Основные климатические показатели местонахождений реликтовых степ-
ский справочник... 1960; Агроклиматиче

Метеостанция	Темпера				
	год	январь, сут.	июль [сут] (годов. ампл. среди.)	июль 13 ч.	(макс.) год
1. Якутск	-10	-43,2	18,7(61,9)	19,2	34
2. Верхоянск	-15,7	-48,9	15,2(64,1)	19,2	34
3. Саккырыр	-14,8	-40,9	12,8(53,7)	17,4	32
4. Оймякон	-16,6	-50,1	14,5(64,6)	19,4	31
5. Нера	-15,6	-48,9	15,3(64,2)	19,6	33
6. Предпорожная	-14,6		15,7		
7. Усть-Мома	-15,0	-46,9	15,0(61,9)	18,9	34
8. Берелех (Сусуман)	-13,7	-41,4	13,5(54,9)	18,4	34
9. Сеймчан	-11,9	-39,5	15,5(55,0)	20,0	33
10. Балыгычан	-11,9	-39,6	15,4(55,0)	19,2	
11. Коргодон	-12,2	-39,7	14,9(54,6)	19,1	35
12. Усть-Олой	-12,5	-38,2	13,7(51,9)	17,6	33
13. Среднеколымск	-12,6	-38,2	13,6(51,8)	16,2	34
14. Кресты (пос. Черский)	-11,6	-34,2	12,3(46,5)	14,8	32
15. Певек	-10,4	-27,1	7,5(34,6)	9,0	27
16. Красноармейский	-10,6	-26,5	9,5(36,0)	12,8	
17. Перевальная ¹	-11,5	-29,0	9,8(38,8)	13,0	30
18. Мухоморное ²	-9,9	-29,4	13,0(42,4)	16,0	30
19. Анадырь	-7,7	-22,7	10,5(33,2)	12,1	27

¹ В квадратных скобках приведены данные для соседней метеостанции «Амгузма».

rex lugens s. l. (с арктоальпийскими и гипоарктическими травами, гипоарктическими кустарничками, зелеными мхами), низинных пушицево-осоковых болот с *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium* и др.; почвы мерзлотные торфянистые или торфяные глееватые или глеевые на средних и тяжелых суглинках; обычно хорошо развит крупнопolygonальный рельеф на решетке повторно-жильных льдов. Сухие галечниковые гривы нередко заняты степными группировками или оспенными лугами с кустами *Pentaphylloides fruticosa*, сюда иногда проникают со степных склонов даже такие ксерофиты, как *Orostachys spinosa*; по дренированным и лучше прогреваемым песчано-галечниковым гривам обычно можно видеть одиночные деревья, рощицы или молодые поселения лиственницы.

Вблизи крупных якутских поселков в результате длительного выпаса на подобных обширных «полянах» с крупнопolygonальным рельефом нередко формируются вторичные оспенные луга или луговые степи. Но в целом степные и лесостеп-

ных сообществ в Северо-Восточной Азии (Прикладной климатологиче-
ский справочник по Якутской АССР, 1963)

тура, С		Осадки, мм				Средняя длина безморозного периода (дни)	Число часов солнечного сияния (июль)
(миз.) год (ампл. средн. мин и макс.)	среднесут. 4-10	год	холодный период X—IV (% от годового)	июль	Средняя из максимальных годовых высот, мм		
	1565	46	192	52(27,1)	37	123	
-61(85)	1684	49	154	42(27,3)	35	26	310
-55(87)			170,1		44,5	30	64
-65(96)	969	50	194	54(27,8)	39	32	262
-60(93)	1016	48	224	48(21,4)	51	36	270
	1207		163	33(20,2)	38	26	
-61(95)	1088	56	190	57(30)	44	27	265
-56(90)	768	52	258	(25,2)	56	39	253
-57(90)	1106	52	286	138(48,2)	43		55
	1185		300	125(41,7)	52		
-54(89)	1028	56	283	125(44,2)	51	63	243
-52(85)	816		245	105(42,9)	46	63	63
-53(87)		57	195	88(45,1)	34	63	78
-49(81)		60	169	87(51,5)	25		81
-41(68)		75	136	55(40,4)	24		
-45	121		256	145(56,6)	35	36	289
-48(78)	[154]	62	[422]	[241](57,1)	[61]	[62]	[231]
-52(82)	[717]	[61]	256	90(39,1)	53	73	70
-41(68)	372		312	180(57,7)	41	25	81

² В квадратных скобках данные для соседней метеостанции «Снежное».

ные урочища ограничены крутыми южными склонами и образуют контрастные вкрапления в чуждый им фон северотаежного ландшафта — «великое противостояние» степи и северной тайги! Даже в этих ультраконтинентальных районах присутствие в ландшафте степных урочищ зависит от того, имеются ли в нем местоположения, благоприятные для степной растительности. Подобная ситуация наиболее типична для сухих котловин бассейнов Яны и Индигирки; им соответствуют, например, климатические показатели метеостанций Саккырыр, Оймякон, Нера, Усть-Мома (табл. 2).

Усиление позиций степи заметно в верхнем течении Яны (поселки Верхоянск, Батагай) и в долинах ее истоков — рек Сартанг и Дулгалах. Здесь обширные степные урочища занимают даже умеренно крутые южные склоны, иногда и вершины холмов, а также крупные повышенные участки высокой поймы. Именно в этом районе найдены ковыль, *Psathyrostachys juncea*, *Agropyron cristatum*, *Arenaria meyeri*, *Artemisia frigida*. Район

выделяется даже в Якутии наименьшей годовой суммой осадков (см. табл. 2). В работе В. А. Шелудяковой (1957) описаны два степных урочища из района Верхоянска. Вот состав небольших массивов типчаково-ковыльной степи, приуроченных к наиболее сухим участкам южных склонов (покрытие 50%): Пример 1. Cop_2 — *Stipa krylovii*; Cop_1 — *Festuca lenensis* (*F. kolymensis*?); Sp — *Carex duriuscula*; Sol — *Artemisia commutata*, *A. frigida*, *Alyssum obovatum*, *Androsace septentrionalis*. Пример 2. Cop_3 — *S. krylovii*; Cop_1 — *F. lenensis*; Sp — степной листоватый лишайник *Parmelia vagans*; Sol — *Veronica incana*, *Artemisia commutata*, *Potentilla nudicaulis*, *Pulsatilla flavescens*. Здесь, как и в других районах Северо-Востока, привлекает внимание повышенная флористическая бедность самых сухих вариантов степных сообществ.

ЛЕСОСТЕПНОЙ ЛАНДШАФТ В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ ИНДИГИРКИ

В котловине среднего течения Индиgirки (урочище Эбэ, район устья р. Иньяли — с. Тебюлях; табл. 2) степная растительность доминирует в ландшафте нижнего пояса [Шелудякова, 1938; Скрябин, 1964, 1968; Скрябин, Коноровский, 1975;

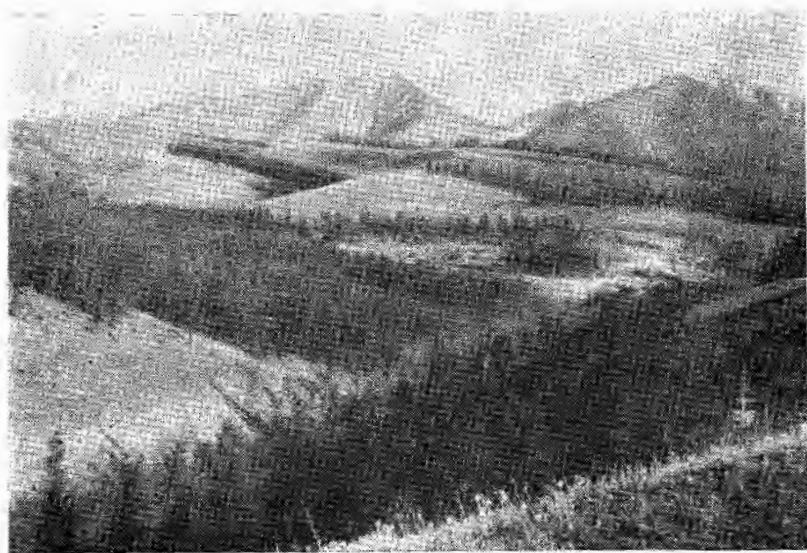


Рис. 1. Лесостепной ландшафт в среднем течении р. Индиgirки (правобережье, против с. Тебюлях). Экспозиция южная.

Лиственничный лес покрывает днища оврагов и неглубокие депрессии. В центре — вторичные сообщества с редкими кустами *Salix bebbiana* на месте сгоревшего леса. На заднем плане — гранитный хребет Порожный.



Рис. 2. Степь на правобережье р. Индиgirки, в нижнем течении р. Ыстан-Юрях.

Вдоль реки — прирусловые кустарниковые заросли *Alnus fruticosa*, *Salix boganidensis*. На I террасе с крупнопolygonальным рельефом преобладает осочковая степь (*Carex duriuscula*) с примесью *Koeleria cristata*, *Artemisia pubescens*, на II и более высоких террасах, слабо наклоненных к югу — келеревая (в депрессиях овсеполая). Роши лиственницы приурочены к депрессиям, местами они замещены вторичной степью с кустами *Salix bebbiana*. Днища оврага занято осочковой степью и вторичными галофитными группировками *Puccinellia hauptiana*, *Chenopodium prostratum*, *Taraxacum dissectum* и другими (вдоль временного водотока — ксеромезофитный луг). Белый аспект степи образован плодоносящей *Pulsatilla multifida*.

Юрцев, 1976в, 1979], занимая здесь не только южные, но также западные и восточные склоны низких и высоких террас и гор на 100—200 м по вертикали от подножия, а также поверхность низких и высоких террас, включая междуречья и повышения высокой поймы (рис. 1—4). На этой территории протяженностью свыше 30 км вдоль и 1—4 км поперек долины горно-таежный пояс фактически замещен лесостепным хангайского типа (рис. 5, 1). Лиственничники оттеснены на северные склоны и пологие подножия других, а также во всевозможные депрессии склонов и террас. Из гипоарктических кустарничков вне северных склонов здесь обычна лишь мелколистная раса брусники; в моховом покрове господствует мезоксерофит *Rhytidium rugosum*, типичный и для лугостепных сообществ; лугостепной характер имеет и травяной покров этих лиственничников (ложнотаежные травяно-моховые лиственничники хангайского типа; Коротков, 1976). Сходны по характеру нижних ярусов и вторичные, а также опушечные заросли кустарничков *Salix bebbiana* и *Betula extremiorientalis*. Особенно необычно выглядят



Рис. 3. Западное продолжение показанного на рис. 2 степного массива. Лиственничник травяно-ритидиевый занимает ложбину на переднем плане; далее видна чозениево-тополевая роща на участке высокой поймы р. Ыстан-Юрях (более сомкнутая часть рощи — с господством в травяном покрове *Hedysarum dasycarpum*; ниже по течению древостой изрежен, в разнотравно-злаковом травяном покрове обильны *Poa glauca*, *Galium verum*, *Silene repens*, *Cerastium maximum*, *Linum perenne*).

крупнопolygonальные комплексы на террасах и высоких приозерных депрессиях, где лиственница и кустарники образуют галерейные насаждения по склонам глубоких канавок между полигонами (рис. 6), тогда как поверхность полигонов и неглубокие канавки заняты разными вариантами степных и луго-степных сообществ. По южным опушкам лиственничников и даже под одиночными лиственницами нередко можно встретить степной покров с господством *Helictotrichon krylovii* и *Koeleria cristata* (см. прил. 1, описание к-11а); возобновление лиственницы здесь, как и в степи, отсутствует. После пожаров многие лесные массивы не восстанавливаются (как и ложноэтажные лиственничники Хангая; Коротков, 1976), замещаясь вторичными экосистемами со степными растительностью, фауной беспозвоночных и почвами (рис. 7); сравнительно быстрая (40—50 лет) перестройка экосистем объясняется тем, что почвы этих ложноэтажных лиственничников по многим показателям ближе к степным, чем к зональным северотаежным [Наумов, Андреева, 1963; Наумов, 1973; Соколов и др., 1979; Волковинцер, 1978]; сходен в значительной степени состав растений, а также беспозвоночных животных (личное сообщение В. Г. Ковалева). Свообразны также остепненные луга и вторичные галофитные группировки крупных оврагов с временными водотоками (ба-



Рис. 4. Долина р. Индигирки у места впадения р. Ыстан-Юрях (течет под юго-западным склоном внизу слева).

Значительная часть высокой поймы занята мезофитными вариантами разнотравно-келериевой и мятликовой степи, лиственничники приурочены к западинам и разделяются высокими степными песчаными гривами. Низкие участки покрыты рощами ив (*Salix udensis*, *S. schwerinii*, *S. boganidensis*) с остепенно-луговым травостоем. За рекой — облесенные северные склоны высоких левобережных покатых террас (светлая полоса на террасе — заросли иван-чая по гарю). На переднем плане — разнотравно-осочково-келериевая лишайниковая степь. Фото О. М. Афонимой.

лок) и окраин днищ усыхающих озер (рис. 8): здесь установлено содово-сульфатное засоление, к середине лета почва покрывается корочкой солей; свободно выпасаемые якутские лошади, солончуя, разбивают дерн *Carex duriuscula* — на нарушенных участках возникают группировки факультативных галофитов (*Puccinellia hauptiana*, *Hordeum jubatum*, *Chenopodium prostratum*, *Potentilla anserina*, *Taraxacum dissectum*). На днищах усохших озер образуются луговины с сочетанием земноводных (*Polygonum amphibium*, *Ranunculus sceleratus*), луговых (*Hierochloë odorata* s. l. и др.) и степных (*Carex duriuscula*) растений; почвы торфяно-глебовые, но с накоплением до 5% свободных карбонатов в торфе (по сообщению Е. В. Кулинской). Свообразна поясность (особенно на горах, сложенных глинистыми сланцами): заросли стлаников играют скромную роль, в подгольцовом поясе на южных склонах широко распространены степи с участием микротермных доминантов (включая *Helictotrichon krylovii*) в сочетании с травяно-моховыми ксеротермными лиственничными редколесьями и редианами и остепненными *Kobresietea*; в гольцовом поясе на привершинных седловинах, террасах и склонах фон образуют петрофитные ва-

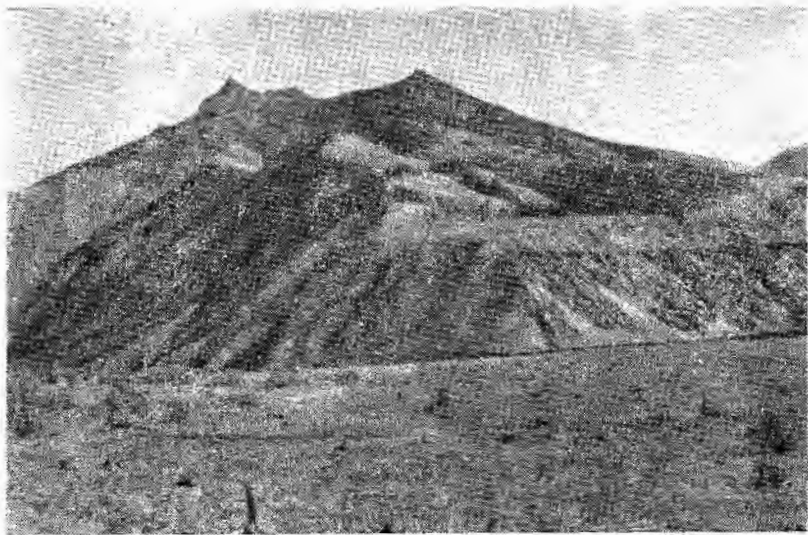


Рис. 5. Горная лесостепь на правом берегу р. Индигирки близ устья р. Ыстан-Юрях.

На переднем плане — вторичная разнотравно-келериевая степь с кустами *Salix bebbiana* на месте сгоревшего травяно-ритидиевого лиственничника. За нею простирается лесостепной пояс, где лес занимает северные склоны, депрессии остальных склонов и плато доковойной террасы. В подгольцовом поясе степь — на южных склонах и высоких сухих седловинах, на других местоположениях — травянисто-дриадовая тундростепь, разнотравно-осочково-кобрезевая криофитная степь, разнотравно-кустарничково-моховые тундры, кустарники *Alnus fruticosa*, *Betula middendorffii*, травяные и кустарничково-моховые лиственничные редколесья, скалы, каменные россыпи.

рианты микротермно-криофитных степей с доминированием *Selaginella sibirica* и *Festuca auriculata* (см. рис. 5).

В степях отмечено 85 видов сосудистых растений (50 с верностью 3—5), 56 лишайников (38 только в степях — верность 5), 19 мхов (9 только в степях). Только в этом степном массиве на Северо-Востоке встречаются *Koeleria cristata* (морфологически своеобразная популяция), также *Stellaria cherleriae*, только здесь найдена в пределах бассейна Индигирки *Artemisia frigida* (тетраплоидная популяция), *Chamaerhodos grandiflora*, *Arenaria meyeri* (имеются отличия от янской популяции), *Agropyron cristatum* (петрофильный экотип), *Smelowskia alba*. Парадоксально отсутствие ленского типчака, основного доминанта степей северо-востока Сибири — лишь в подгольцовом и гольцовом поясах в степях и тундростепях появляется в качестве доминанта или субдоминанта его криофильный дериват — *Festuca auriculata*.

Среди лишайников среднеиндигирских степей, по данным Л. И. Бредкиной и И. И. Макаровой (1978), много широко распространенных ксерофитов, обычных в горных и зональных степях Монголии [Цогт, 1976] и даже в степных сообществах

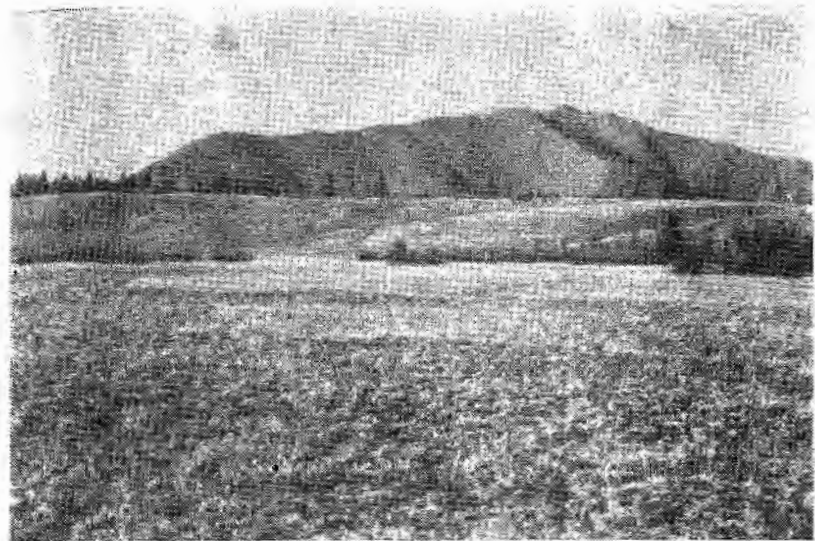


Рис. 6. Крупный массив равнинной степи на высокой левобережной террасе р. Индигирки в 4 км выше устья р. Иньяли.

На переднем плане — песчанково (*Arenaria meyeri*)-разнотравно-келериевая лишайниковая степь. На среднем плане кусты *Salix bebbiana* и *Betula extremiorientalis*, деревья *Larix cajanderi* приурочены к канавкам реликтовой полигональной сети. Фото О. М. Афонтовой.

Юго-Западной Гренландии [Böcher, 1954]⁸: *Rinodina nimbosa*, *Diploschistes bryophilus*, *Dermatocarpon hepaticum*, *Peltigera rufescens*, *Physconia muscigena*, *Endocarpon pusillum*, *Candelariella aurella*, *Cladonia pyxidata*, *Collema tenax*, *Caloplaca stillicidiorum*, массово представлены степные и преимущественно степные виды *Cornicularia steppae*, *Diploschistes steppicus*, *Acarospora schleicheri* (также в сухих вариантах прерий и в Восточной Гренландии) и особенно *Parmelia vagans* (обычны и в полупустынях). Впервые в Сибири выявлены 7 пустынно-степных видов: *Dermatocarpon desertorum*, *Endocarpon subfoliaceum*, *Psora asiae*

⁸ В степных и галофитных группировках Юго-Западной Гренландии растут также следующие широко распространенные виды лишайников, характерные для лесов: *Caloplaca citrina*, *C. stillicidiorum* (также в индигирских степях), *Physconia constipata*, *Toninia coeruleo-nigricans*, *Fulgensia bracteata*; два последних вида приводятся для степей Центральной Якутии [Караваев, 1976] и для ксерофитных сообществ перигляциальных засушливых районов о-ва Аксель-Хайберг [Beschel, 1963]. Около 2/3 видов (19 из 32) встречаются на Индигирке в степных сообществах и на остепенных опушках. В районе перешейка Чукотского полуострова на южных склонах И. И. Макаровой (1979а, б) найдено 6 «ксероконтинентальных» видов лишайников: *Psora decipiens*, *Toninia coeruleo-nigricans*, *Endocarpon pusillum*, *Diploschistes bryophilus* (на почве), *Parmelia taractica*, *Aspicillia alphoplaca* (на камнях).

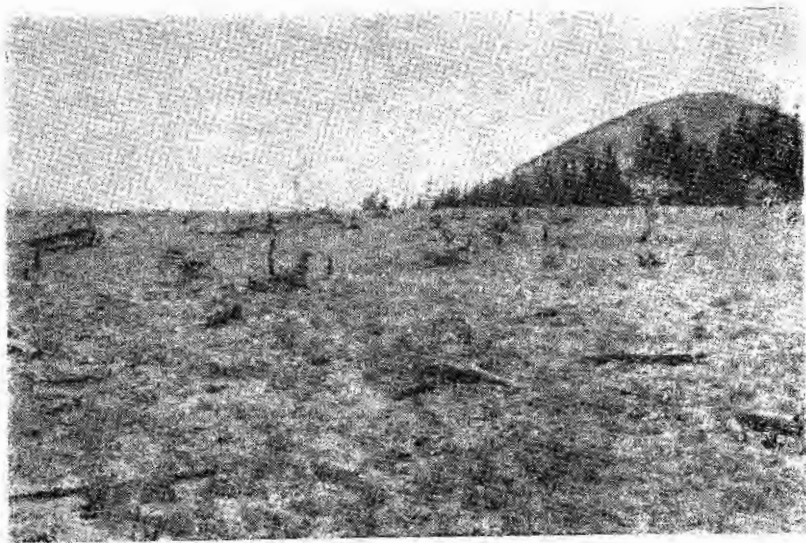


Рис. 7. Вторичная разнотравно-келернево-мятликовая лишайниковая степь на высокой правобережной террасе р. Индикирки против с. Тебюлях. Возобновление лишайников отсутствует. Видны редкие кусты *Salix bebbiana* и лишайничник по краю оврага.

centralis, *Rinodina terrestris*, *Aspicilia desertorum*, *A. aspera*, *Caloplaca tominii*.

Примечательно, что в среднем течении Индикирки произрастает не менее 9 из 19 видов напочвенных лишайников, отмеченных для лишайноассоциации *Parmelietum chlorochroae* (*-P. vagantis*) в области прерий и Великих Равнин юга Центральной Канады и соседних районов США (подзоны смешанных прерий и прерий и полупустынь) Луманом [Looman, 1964a, b]. Эта ассоциация (а также близкая эпибриофитная *Physconietum muscigenae*) объединяет синузиды напочвенных лишайников, обитающих на прогалинах между куртинами цветковых растений (ассоциация *Astragalietum caespitosi* с проективным покрытием менее 50%: гребни и сухие южные склоны холмов с карбонатными почвами). Из растущих здесь лишайников, по сообщению Л. И. Бредкиной и И. И. Макаровой, с индикирскими степями общи *Dermatocarpon hepaticum*, *Endocarpon pusillum*, *Collema tenax*, *Psora decipiens*, *Parmelia chlorochroa* (= *P. vagans*), *Rinodina nimboza*, *Acarospora schleicheri*, *Physconia muscigena*, *Claudonia pocillum* и, возможно, *Toninia coeruleo-nigricans*.

По данным тех же авторов [Афонина и др., 1980], еще выше общность степных лишайносинузид бассейна Индикирки и Монголии; так, из 19 видов лишайников, приводимых Цоггом (1976) для пояса горных степей МНР, в среднем течении Индикирки

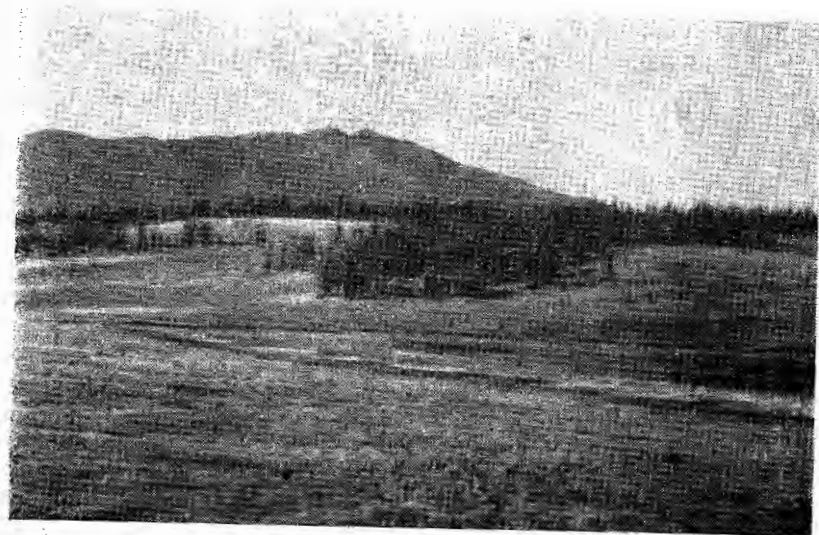


Рис. 8. Степная приозерная депрессия высокой террасы левого берега Индикирки выше устья р. Иньяли.

Вокруг озера — осочковая степь (*Carex duriuscula*) на крупнопolygonальном рельефе, сменяемая выше келерневой степью, у опушек — овсецовой. По окраине усохшего озера — накопления соды и гипса (белая кайма), на днище — смешанные сырые луга с господством *Carex duriuscula*, *Hierochloë odorata*, *Polygonum amphibium* и др. Фото О. М. Афониной.

найдено 12, из 25 видов зональных степей МНР — 15, из 26 видов пустынных степей — 8, из 15 видов, приводимых для пустынь, — 6. Общие с горными степями МНР кроме уже названных видов — *Psora decipiens*; с зональными степями — также *Psora globifera*, *Parmelia taractica*, *Peltigera lepidophora*, *Lecanora frustulosa* f. *musciicola*, с пустынями — *Collema tunaeformis*.

Мхи [Афонина и др., 1980] в среднеиндикирских степях обычно играют подчиненную роль, но и среди них ряд видов характерен для зональных степей (мхи-эфимеры *Phascum cuspidatum*, *Pterygoneurum subsessile*, *P. kozlovii* и др.); немало широко распространенных ксерофитов (*Bryum argenteum*, *Tortula ruralis*, *Leptobryum pyriforme* и др.). О частых степных падах говорит широкое распространение в равнинных степях *Ceratodon purpureus* и *Funaria hydrometrica*.

По данным Ж. Ф. Пивоваровой и других [1975], многие варианты степей бассейнов Индикирки и Яны обнаруживают значительную общность по составу видов микроскопических водорослей с сухими степями Казахстана и других районов Азии; господствует формидиево-микроскопический комплекс. Состав водорослей под куртинами полынней своеобразен (обилие диатомовых) и также имеет аналогов в южных степях. Отмечено

значительное сходство (38%) состава видов микроводорослей горной степи близ с. Балаганнах в долине р. Неры и района пустынного стационара в Центрально-Казахстанском мелко-сопочнике.

По сообщению В. Г. Ковалева, степной характер имеет и энтомофауна ксерофитных беслесных сообществ района с. Тебюлях — урочище Эбэ: количественно доминируют саранчевые, земляные клопы *Lygaeidae*, одиночные пчелы, пауки-ликозиды; преобладают фитофаги (саранчевые, злаковые и минящие мушки, цикадки, листоеды), в основном хортобионты (в сообществе сухостепной структуры также герпетобионты). В целом доминируют широко распространенные ксерофилы открытых пространств, среди которых немало степных видов с сибирско-монгольским, казахстанско-монгольским и дауро-монгольским ареалом, особенно среди клопов, долгоносиков и жуужелиц [Берман, Мордкович, 1979]; среди степных клопов имеются виды викарные североамериканским [Берман и др., 1979]. Сходство состава видов жуужелиц между яно-индигирскими степями и Торейской котловиной в Даурии составляет 24% (коэффициент Жаккара).

Среди равнинных вариантов степи наиболее широко распространены следующие микротермные формации: мелкодерновинные келериевая и овсецовая и мелкоосоковая *Caricetum duriusculae*. Келериевые степи занимают самые сухие местоположения, флористически очень бедны (в среднем 10 видов сосудистых) и по горизонтальной структуре сходны с сухими степями: до 40—60 (70)% поверхности покрыты синузными напочвенными лишайниками, обычно с господством кочующей формы *Parmelia vagans*, разнообразными корковыми, реже листоватыми и кустистыми видами, заполняющими просветы между куртинами цветковых (рис. 9). Овсецовые степи характерны для менее иссушаемых, в том числе лугостепных участков микрозападин, лесных опушек и т. д.; напочвенные синузиды часто образуют мхи *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*, лишайник *Cetraria nivalis* (но иногда *Parmelia vagans*). Степи *Carex duriuscula* занимают подножья и шлейфы склонов, вогнутые части террас, краевые части днищ широких оврагов, приозерных депрессий с лучшим увлажнением и с поверхностным накоплением солей во время летнего пересыхания: этот корневищно-кустовый вид осоки устойчив к сбою и палам. Корневищные клоны его спорадически встречаются и в горных степях. Наиболее сухие задернованные участки южных склонов заняты горными вариантами келериевой степи, флористически более богатыми; на эродированных участках господство переходит к *Agropyron cristatum* и *A. jacutorum* (крупнодерновинная степь), реже к *Artemisia frigida*. Только в горных вариантах встречены *Chamaerhodos grandiflora*, *Stellaria cherleriae*, *Oxytropis scheludjakoviae* и др. Характерным доминантом сте-



Рис. 9. Фрагмент разнотравно-келериевой степи с напочвенным покровом из ксерофильных лишайников (красная часть высокой террасы в нижнем течении р. Ыстан-Юрях).

Основные растения — *Koeleria cristata* (дерновники), *Orostachys spinosa*, *Artemisia pubescens* (розетки), единично — *Eritrichium sericeum*, *Pulsatilla multifida*.

пей подгольцового и гольцового поясов является *Festuca auriculata*, делящая роль задернителя с *Helictotrichon krylovii*, *Carex pediformis*. *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *Poa botryoides*, *Orostachys spinosa* и *Selaginella sibirica* (в нижнем поясе *C. supina* ssp. *spaniocarpa* и *Selaginella* играют небольшую роль и приурочены к луговым степям опушек и западин). В тель лишайничников прячутся в нижнем поясе и некоторые гелиофиты степных группировок Чукотки (*Ranunculus affinis*, *Erysimum hieracifolium*, *E. pallasii*, *Draba cinerea*, *Cerastium maximum*, *Myosotis asiatica*, *Polemonium boreale*, *Potentilla stipularis*).

О климате уникального лесостепного острова можно приближенно судить по данным метеостанции Предпорожной (см. табл. 2), расположенной недалеко от южного края «острова» (вне его). Из табл. 2 видно, что это самый теплый район на северо-востоке Якутии и самый сухой и малоснежный — в бассейне Индигирки (под Верхоянском годовой и июльская нормы осадков несколько ниже). Однако разница с остальными очагами остепнения не столь велика для того, чтобы ею можно было объяснить столь большое различие в соотношении степных и лесных комплексов (захват степью водоразделов), что не имеет прецедента в подзонах северной (гипоарктической), да и средней тайги. Приходится допустить, что и в других очагах остепнения соотношение тепла и влаги близко к поро-

зому для сохранения господства лесной растительности — в Иньяли-тебюляхском же «острове» этот порог перейден. Нечто подобное, очевидно, могло происходить и в криоаридные интервалы плейстоцена, однако при более низких температурах лета (особенно же зимы) и соответственно более скудном выпадении осадков. По устному сообщению Т. Н. Каплиной, в районе урочища Эбе на остепненных крупнопolygonальных системах при современном теплом лете ледяные клинья протаяли сверху до глубины 1 м и не активны — рост ледяных жил продолжается лишь на периодически затопляемых кочкарных болотистых лугах с глеевыми почвами. В почвах равнинных степных участков, а также на уступах и в депрессиях степных склонов обнаруживаются следы бывших криотурбаций и гидроморфизма (например, железистые пленки на щебне под карбонатными натекками), не свойственные, однако, степным почвам крутых склонов [Соколов и др., 1979]; не случайно флористически наиболее богаты горные варианты степей, а некоторые обычные степные виды представлены в среднем течении Индигирки лишь петрофильными экотипами (*Artemisia frigida*, *Agropyron cristatum*). Очевидно, наблюдаемому ныне периоду экспансии степной растительности предшествовал период с менее засушливым климатом, когда степная растительность и в этом районе сохранялась на крутых южных склонах (средний голоцен?); широкое расселение степных растений в позднем плейстоцене происходило при более сухом, чем сейчас, но и более холодном климате, когда ледяные жилы могли активно расти.

В последние два десятилетия появились публикации по почвам степных сообществ бассейнов Яны и Индигирки [Наумов, Андреева, 1963; Наумов, 1973; Волковинцер, 1978; Соколов и др., 1979]. Эти почвы принадлежат семейству степных почв: рН околонейтральный в гумусовом, слабощелочной — в нижележащих горизонтах, поглощающий комплекс по всему профилю насыщен в основном Ca^{2+} ; гумусообразование аккумулятивное, на глубине 15—25 см даже на делювии кислых пород обычно имеется карбонатный горизонт (рис. 10), силикатная часть профиля недифференцирована. В. И. Волковинцер и И. А. Соколов выделяют эти почвы в особый тип криоаридных степных — с укороченным профилем, невысокой емкостью поглощения, обилием в гумусовом горизонте слабо разложившихся остатков корней, гуматно-фульватным гумусом, обилием гуминов.

Продуктивность травостоя степей Северо-Восточной Якутии очень невысока. С. З. Скрыбин и А. К. Коноровский (1975) называют урожайность 2 ц/га сухой массы для келериевой горной степи близ с. Тебюлях (проективное покрытие 60%) и 4 ц/га для горной разнотравно-осочково-типчаковой степи (проективное покрытие 60%) близ с. Хону; Т. В. Галактионова и другие

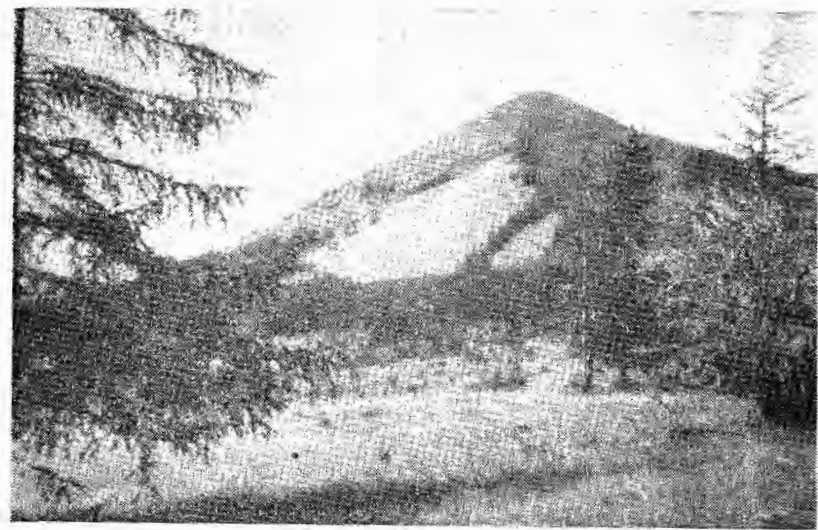


Рис. 10. Вид на низкую гранодиоритовую сопку на правобережье Индигирки против с. Тебюлях с высокой VI террасы.

Нижняя часть южного склона с делювием гранодиорита занята разнотравно-келериевой лишайниковой степью, сменяемой у подножья разнотравно-мятликовой ритидиевой луговой степью с кустами шиповника. Выше — курумники с листовенничной редной, кустами *Spiraea dahurica*, *Ribes fragrans* и петрофитами *Dryopteris fragrans*, *Potentilla asperima*, *P. inquincans*. На переднем плане — степная поляна с кустами *Salix bebbiana* на месте гари листовенничника.

(1975) определили максимальный в пределах летнего сезона 1967 г. запас зеленой фитомассы 12,2 ц/га в злаково-осоковой (*Carex duriuscula*) долинной степи на р. Сартанг (середина июля) и 7,5 ц/га — в горной мятликово-типчаковой степи в том же районе. По сообщению Т. В. Галактионовой, в зависимости от весенней увлажненности почвы и суммы летних осадков продуктивность степного травостоя в разные годы может отличаться в несколько раз. Vegetация на степных южных склонах начинается в начале мая, в середине мая склоны желты от цветущей сон-травы; за этим следует серия других красочных аспектов. Из-за разворачивания и роста новых листьев и побегов во второй половине июня травостой становится из буроватого зеленым. В начале июня цветут *Carex duriuscula*, *C. obtusata*, в конце июня — многие виды степных злаков, виды *Koeleria* и *Agropyron* — в начале июля [Караваяев, Скрыбин, 1971]. Во второй половине июля происходит пожелтение и засыхание листьев осок и злаков — травостой «выгорает»; после летних дождей и спада жары в середине августа вновь отмечается частичное его позеленение из-за кущения осок и злаков. Во второй половине лета цветут горноколосник, тимьян, виды полыней, происходит созревание плодов и обсеменение весенне- и летнецветущих видов.

БАССЕЙН КОЛЫМЫ (ЛЕСНАЯ ЧАСТЬ)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В бассейне Колымы степные урочища, сходные по внешнему облику и протяженности с яно-индигирскими, представляют острую редкость; они приурочены к гористым южным склонам крупных речных долин и ни в одном из районов не встречаются сколько-нибудь регулярно. По данным А. П. Хохрякова [1976а, 1978а], три таких урочища известны близ гор Суусуман в долине левого истока Колымы — р. Берелех [Хохряков, Шаткаускас, 1973; Шаткаускас, 1973], на расстоянии нескольких сотен километров от нерских и оймаконских степных массивов (см. карту 1, 8); в самом верхнем течении Колымы степные участки обнаружены близ пос. Мой-Уруста (см. карту 1, В); следующий значительный участок известен вблизи пос. Сеймчан (см. карту 1, 9) — ниже степные урочища начинают попадаться несколько чаще по высоким южным склонам к Колыме (например, в урочище Замковом, близ устьев рек Балыгычан и Коркодон, см. карту 1, В, 10, 11); редкие степные участки известны также в среднем и нижнем течении Колымы — обычно на высоких крутых склонах гористого правого берега (например, близ Среднеколымска, близ пос. Черского, см. карту 1, 13, 14). Целая серия горностепных «островков» недавно обнаружена в среднем течении р. Омолона [Хохряков, 1978б], где степи приурочены к верхним частям южных склонов с ходами коренных пород (см. карту 1, 12). Вне этих пунктов можно встретить лишь ксерофитные группировки, довольно обычные на крутых, эродированных выходах коренных пород, в горно-таежном и подгольцовом поясах.

На Приморской низменности между Колымой и Хараулахскими горами степные сообщества пока не обнаружены, за исключением упоминаемой В. Н. Андреевым и В. И. Перфильевой (1975) гемикриптофитостепной группировки с господством *Carex supina* ssp. *spaniocarpa* на вершине гидроакколита в дельте Колымы (урочище Роговатка; см. карту 1, Г); известен вид и из низовий Индигирки. Рыхлый, оползневый характер склонов речных долин, врезанных в лессовидную толщу Приморской низменности с решеткой ледяных жил, неблагоприятен для степной растительности; здесь обычны группировки растений-эрозофилов, с участием ксерофитов-ингредиентов (*Arabidopsis bursifolia*, *Thellungiella salsuginea*, *Lappula echinata*, *Monolepis asiatica*), а также многолетних растений *Artemisia dracuncululus*, *Oxytropis deflexa* s. str. и др.

Резкое ослабление позиций степной растительности в бассейне Колымы во многом, по-видимому, связано с климатическими отличиями этой территории от северо-востока Якутии

(см. табл. 2): при не менее теплом, лишь несколько более влажном лете — значительно более снежные, более мягкие зимы; увеличение годовой нормы осадков в 1.5—2 раза. Следствием этого является усиление позиций на южных склонах (основном плацдарме степной растительности в таежных районах) лиственничников, отчасти березняков, осинников и особенно взрослых кедрового стланика, который в засушливых малоснежных котловинах северо-востока Якутии избегает южных склонов.

ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА КОЛЫМСКОГО КСЕРОФИТНОГО КОМПЛЕКСА

Парциальные флоры степных урочищ бассейнов верхней Колымы и Омолона в целом — лишь обедненный дериват яно-индигирского степного комплекса. По сравнению с индигирскими степями здесь не найдены *Ephedra*, *Koeleria cristata*, *K. seminuda*, *Agropyron cristatum* (обнаруженный, как известно в желудке березовского мамонта; каргинское — второе позднеплейстоценовое — межледниковье), *A. karawaewii*, *Stellaria cherlandiae*, *Arenaria meyeri*, *Artemisia bargusinensis*, *A. pubescens*.

В ряде степных очагов найдены общие с якутскими степями, но не известные в Чукотской тундре *Festuca kolymensis*, *Artemisia frigida*, *A. tanacetifolia*, *A. gmelinii* ssp. *scheludjakoviae*, *A. kruhsiana* ssp. *multisecta*, *A. dracuncululus*, *Campanula langsdorffiana*, *Saxifraga multiflora*, *Arabis turczaninovi*, *Vicia macrantha*, *Orostachys spinosa* (до среднего течения Омолона!), *Potentilla asperrima*, *Lappula echinata*, *Stellaria jacutica*, *Thalictrum foetidum*, *Oxytropis scheludjakoviae* (изолированно в среднем течении Омолона), *Veronica incana*, *Clausia aprica*, *Anemone sylvestris* ssp. *ochotensis*, *Sisymbrium polymorphum*, *Chamaerhodos erecta*, *Ch. grandiflora*, *Astragalus fruticosus*, *Linum perenne*, *Thymus ochotensis* s. l., *Arabidopsis bursifolia* (едва проникает в Чукотскую тундру). Сходство с чукотскими степными сообществами особенно подчеркивается присутствием синэндемиков *Potentilla anachoretica* s. l. (Замковый, среднее течение Омолона), *Oxytropis schmorgunoviae* (как предыдущий); со стороны Анадыря и Пенжины в верховья Колымы проникает *Saxifraga anadyrensis*. Общими со степями Чукотки и северо-востока Якутии являются многие (в том числе доминантные) растения колымских степных сообществ, такие как *Festuca lenensis*, *Poa botryoides*, *Agrostis vinealis* ssp. *kudo*, *Calamagrostis purpurascens*, *Helictotrichon krylovii* (единственный пункт на Омолоне), *Carex duriuscula* (в бассейне Колымы и Омолона редка), *C. pediformis*, *C. obtusata* (2 пункта), *C. supina* ssp. *spaniocarpa* (всего 2 пункта в бассейне Омолона), *Cerastrium arvense*, *Phlox sibirica*, *Artemisia laciniata* s. l., *Smelowskia alba* (редко), *Potentilla nudi-*

caulis, *P. arenosa*, *Eritrichium sericeum*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Pulsatilla multifida*, *Alyssum obovatum*, *Galium verum*, *Dracocephalum palmatum*, *Selaginella sibirica*, *Androsace septentrionalis*, *Thymus oxyodontus*, *Phlojodicarpus villosus*, *Silene repens*, *Arenaria tshuktschorum*, *Aster alpinus*, *Allium strictum*, *Bupleurum americanum*, *Artemisia kruhsiana* ssp. *kruhsiana*, *Astragalus inopinatus* ssp. *oreogenus* и др. Со стороны Охотского побережья и приохотских нагорий в бассейн Колымы по сухим щебнистым склонам и скалам проникают *Gypsophila violaceae*, *Pulsatilla ajanensis*, *Patrinia sibirica*, *Calamagrostis arctica*, *Scorzonera radiata*, *Leontopodium kurilense*, *Astrocodon kruhseanus*, *Atragene sibirica*, *Dicentra peregrina*, *Lychnis ajanensis*, *Sedum cyaneum* и др. Большинство континентальных ксерофитов, напротив, ограниченно продвигается в сторону Охотского побережья (многие не выходят за пределы долины Колымы, часть — за пределы района охотско-колымского водораздела: Хохряков, 1976а, б). Однако на береговых щебнистых и скалистых склонах Охотского побережья встречаются своеобразные ксерофитные группировки с сочетанием реликтовых континентальных элементов (*Festuca lenensis*, *Carex pediformis*, *Pulsatilla multifida*, *Potentilla arenosa*, *Aster alpinus*, *Cerastium arvense*, *Artemisia tanacetifolia*, *Bupleurum americanum*, *Eritrichium sericeum*, *Artemisia lagopus* ssp. *lagopus*, даже *Caragana jubata*) и, напротив, тяготеющих к приморской полосе (*Lychnis ajanensis*, *Pulsatilla ajanensis*, *Tanacetum pallasianum*, *Leontopodium kurilense*, *Potentilla stolanifera*) и эндемичных (*Saxifraga derbekii*, вид *Potentilla*, близкий к *P. uniflora* — *P. vulcanicola* и др.). В гумидной приморской полосе эти комплексы имеют реликтовый характер.

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА КРИОКСЕРОФИТОВ

Высокогорная флора бассейна верхнего течения Колымы и охотско-колымского водораздела включает интересные эндемичные криоксерофитные и криомезоксерофитные виды (*Eritrichium ochotense*, *Stellaria sibirica*, *Poa kolymensis* — сородич высокоарктического циркумполярного *P. abbreviata*, *Saxifraga kruhseana*, эндемичный подвид *Dryas ajanensis* s. l., виды *Draba* и др.); с более южных высокогорий сюда проникают *Rhodiola quadrifida*, *Sorbaria pallasii*, *Sedum cyaneum*, из высокогорий Якутии — *Androsace gorodkovii*, *Gorodkovia jacutica*, *Corydalis gorodkovii*, *Senecio jacuticus* и др. Общи с ацидофитными сухими щебнистыми горными тундрами Чукотки подушковидные *Draba stenopetala*, *Eritrichium tshuktschorum*, *Androsace ochotensis*, также *Silene stenophylla* (весь Северо-Восток), *Oxytropis tshuktschorum*, *Astragalus kolymensis*, *Ermania pyrruoides* и многие др. До бассейна Колымы (районы с выходами па-

леозойских известняков в ее верхнем течении) простирается ареал северо-восточноколымского (хр. Черского) варианта кальцефитного комплекса [Хохряков, 1976а; Юрцев, 1976в], объединяющего многие высокогорные ксерофитные восточносибирские виды (*Gypsophila sambukii*, *Braya siliquosa*, *Salix berberifolia* ssp. *fimbriata*, *S. recurvigemmis*, *Carex macrogyna*, *Braya siliquosa*, *B. aenea*, *Hedysarum dasycarpum*, *Rhododendron adamsii*, *Dryas crenulata*, *Dracocephalum stellerianum*, *Campanula dasyantha*, *Saussurea hypargyrea*, *S. pseudoangustifolia* и др.) вместе с амфиберингийскими и циркумполярными арктическими кальцефитами [*Lesquerella arctica*, *Braya (Torularia) humilis* ssp. *arctica*, *Castilleja elegans*, *Salix rotundifolia* (диплоидная раса; в приберингийских районах гексаплоидная), *Poa abbreviata*, *Festuca baffinensis*, *Draba macrocarpa*, *D. subcapitata*, *D. barbata*, *D. alpina*, *Braya purpurascens*, *Dryas aff. integrifolia*, чукотско-колымской *Oxytropis semiglobosa*], имеющими здесь реликтовые дизъюнктивные местонахождения.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ОТЛИЧИЯ ОСНОВНЫХ СТЕПНЫХ КОЛОНИЙ

Наиболее богатые степные колонии выявлены в долине Колымы на участке от Сеймчана до устья Балыгычана (см. карту 1, 9, 11). В берелехских степных массивах отсутствуют многие обычные растения индигирских и верхнеколымских степей (включая *Phlox sibirica*, *Veronica incana*, *Carex duriuscula*, *Aster alpinus*, *Helictotrichon krylovii* и многие др.), преобладают разнотравные петрофитные сообщества с господством *Thalictrum foetidum*, *Saxifraga multiflora*, *Calamagrostis purpurascens*, *Dracocephalum palmatum* [Хохряков, Шаткаускас, 1973] с присутствием *Gypsophila violacea*, *Sedum cyaneum*, кустарников *Rosa acicularis*, *Rubus sachalinensis*, осины. Значительно богаче степные участки в среднем течении Омолона, где исчезают некоторые «якутские» степняки, например *Stellaria jacutica*, оба вида *Chamaerhodos*, *Clausia aprica*, *Linum perenne*, *Potentilla asperrima*, также *Patrinia sibirica* и другие (найжены *Orostachys spinosa*, *Arabis turczaninovii*, *Oxytropis scheludjakoviae*), зато появляются *Helictotrichon krylovii*, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. obtusata*, общие со степными участками Чукотской тундры (как и *Oxytropis schmorgunoviae*, *Potentilla anachoretica*, *Carex duriuscula* и др.). Отметим, что *Artemisia frigida* в бассейне Колымы — Омолона распространена шире и встречается чаще, чем в бассейнах Яны и Индигирки (в последнем только тетраплоидная раса).

В таежной части Алюйского нагорья ксерофитная растительность представлена ксерофитными группировками на

щебнисто-каменистых и скальных обнажениях в таежном и подгольцовом поясах. Лишь на западных отрогах нагорья в местах их контакта с долиной Колымы — в пределах узкой полосы лиственничных редколесий — на крутых южных склонах известны несколько ксеротермных урочищ с сочетанием кустарниковых лиственничников, разреженных ксеропетрофитных группировок на щебнистых и скальных обнажениях и петрофитных вариантов лугоstepных сообществ в слабовыраженных депрессиях склонов. Здесь, у самой границы Чукотской тундры, встречаются не найденные в ее пределах *Festuca kolymensis*, *Agropyron jacutorum*, *Veronica incana*, *Lappula echinata*, *Campanula langsdorffiana*, *Vicia macrantha*, *Artemisia gmelinii* ssp. *scheludjakoviae*, *A. dracunculul*, *Sedum aizoon* ssp. *kantschaticum*, *S. purpureum*, *Anemone sylvestris* ssp. *ochotensis*, *Thalictrum foetidum* — вместе с едва заходящими *Phlox sibirica*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Saussurea schanginiana*, *Arabidopsis bursifolia* s. str., *Potentilla nudicaulis*, *P. jacutica*, *Dendranthema mongolicum* и более обычными на Западной Чукотке *Carex pediformis*, *Festuca lenensis* и многими др. (устное сообщение В. В. Петровского).

Stepные участки протяженностью до 0,5 км нередко окружены, а также прерываются (по оврагам) зарослями кедрового стланика, березки Миддендорфа и лиственничниками с подлеском из этих видов [Андреев, Перфильева, 1975].

БАССЕЙН АНАДЫРЯ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЛАНДШАФТНЫЕ ПОЗИЦИИ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В крупностланиковой и таежностланиковой частях бассейна Анадыря степные группировки встречаются еще реже, чем в бассейне Колымы — Омолона, а состав их весьма обеднен. В конечном счете это объясняется заметным понижением континентальности климата, в первую очередь повышением годовой суммы осадков до 300—400 мм (с увеличением доли зимних осадков до 56% — Снежное), значительным возрастанием мощности снежного покрова — до 74 см (Марково). Если в очагах остепнения бассейнов Яны и Индигирки средняя скорость ветра в январе составляет первые десятки сантиметров в секунду, в июле — около 2 м/с, в таежной части бассейнов Колымы, Омолона и верховий Анадыря второй показатель лишь немного выше, чем в Якутии, зато первый почти равен ему; в подзоне стлаников средняя скорость ветра в январе 4,7—7,6 м/с, в июле 3,2—4,6 м/с. Длительность безморозного периода в бассейне

Анадыря возрастает до 68—77 дней, средняя годовая температура повышается до -9°C , средняя температура января до -25 — (-30°) ; средняя температура июля варьирует между $12,5$ и $13,5^{\circ}$, как в северной части подзоны северной тайги. Годовая амплитуда средних месячных температур сокращается до около 40° [Прикладной климатологический справочник... 1960]. Итак, засушливость климата уменьшается, а смягчение зим, увеличение глубины снега существенно усиливают позицию главного конкурента степной растительности на щебнистых южных склонах — кедрового стланика, в зарослях которого благодаря затенению и мощной кислой хвойной подстилке поселение степных растений невозможно; в окружение степных группировок нередко входят также заросли ольховника и березки Миддендорфа, реже — рощи березы Каяндера с примесью анадырской рябины. Поэтому степные и остепненные участки (здесь, как правило, представляющие изолированные фации и их фрагменты) в царстве стлаников чаще всего приурочены к скальным выходам, гребням и уступам останцовых скал (в особенности — сложенных основными и ультраосновными породами), иногда — к верхним частям южных (реже других) склонов низких отрогов гор; редко — к склонам высоких песчаных террас.

Серия небольших степных или остепненнолуговых участков выявлена в пределах майнского лесного острова при впадении в р. Майн ее правого притока Алгана (см. карту 1, Д), на склонах отрогов Алганских гор [Кожевников, 1977]; для них характерно сочетание ксеропетрофильных, лугоstepных и некоторых суходольнолуговых растений (иногда с примесью горно-тундровых), присутствие кустарников *Rosa acicularis*, *Rubus sachalinensis*, *Juniperus sibirica*. Среди степных доминант — *Festuca lenensis*, *Carex pediformis*, *Veronica incana*. Остепненные луговины обнаружены и в низовьях р. Майн (подзона стлаников) на склонах высоких песчаных террас — на прогалинах среди зарослей кедрового стланика (см. карту 1, Е).

Еще севернее небольшие петрофитностепные и тундростепные участки встречаются в Усть-Бельских горах (крупном массиве выходов ультраосновных пород (см. карту 1, Ж), на скалах в поясе стлаников и даже в горно-тундровом поясе, а также на западном склоне хр. Пекульней (в северном варианте подзоны стлаников и в подзоне южных гипоарктических тундр (см. карту 1, З и И). Здесь они также приурочены к скалам основных и ультраосновных пород. Благодаря очень сильным зимним ветрам верхние части останцовых скал зимой почти оголены от снега. Набор растений здесь невелик, но среди них встречаются *Artemisia frigida* (среднее течение р. Сев. Пекульнейеем и р. Белой, см. карты 1, З и 12), *Carex duriuscula* и *Chamaerhodos erecta* s. str. (найжены вместе в южной части Усть-Бельских гор близ пос. Острожный (см. карту 1, Ж) [Юр-

цев, Коробков, 1979]. Здесь также растут шире распространенные *Potentilla anadyrensis* (эндемичная раса *P. tollii*), *P. anachoretica*, *Leontopodium kurilense*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Alyssum obovatum*, *Saussurea schanginiana* и др., не говоря о еще более обычных *Festuca lenensis*, *F. auriculata*, *Calamagrostis purpurascens*, *Carex pediformis*, *C. obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *Phlojodicarpus villosus*, *Artemisia laciniata*, *Pulsatilla multifida*, *Potentilla arenosa* и др. Целый ряд микро-термных и особенно гемикриофильных ксерофитов и ксеропетрофитов как примесь встречается и в ксеротермных вариантах сухих щебнистых тундр обоих горных массивов (*Lychnis*, *Alyssum*, *Leontopodium* и др.)⁹. Западный (бельский) склон хр. Пекульней защищен со стороны Берингова моря и характеризуется значительной континентальностью климата (см. данные метеостанции Мухоморной); в средне- и особенно в позднечетвертичное время этот склон значительно слабее, чем восточный, подвергался оледенению, долина же Белой оставалась за пределами интенсивно оледеневавшей части бассейна Анадыря и через нее могла осуществляться связь между не покрытыми льдом частями бассейна Анадыря и Чаунской низменностью [Бискэ, 1978; Юрцев, Коробков, 1979]. Не случайно в долинах истоков Белой — рек Энмываам и Юрумкувеем, а также в долине р. Осиновой и самой Белой известны группировки с *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*; в долине Белой отмечены крайние восточные местонахождения *Arenaria tshuktschorum*, *Smelowskia alba*, *Betula extremiorientalis*. Фрагменты тундростепных группировок с *Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *Calamagrostis purpurascens*, *Phlojodicarpus villosus*, *Potentilla anadyrensis*, *Pulsatilla multifida*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Artemisia laciniata* s. l. обнаружены на северном побережье Анадырского лимана на базальтовых холмах (см. карту 1, К); еще более бедные варианты выявлены А. А. Коробковым в 1978 г. на северо-западных отрогах Ушканьих гор (см. карту 1, Л; подзоны южных и северных гипоарктических тундр).

Сравнивая в целом анадырский ксерофитный комплекс с комплексом колымским, отметим следующее: 1) значительную обедненность, в первую очередь, собственно степными видами (однако здесь известны из единичных местонахождений *Carex duriuscula* и даже отсутствующие в Чукотской тундре *Artemisia frigida*, *Chamaerhodos erecta*); 2) присутствие ряда видов, обычных на Колыме вплоть до низовий, но отсутствующих в Чукотской тундре собственно: *Artemisia gmelinii* ssp. *scheludjakoviae*, *Vicia macrantha*, *Veronica incana*, *Sedum purpureum*, *Lappula echinata*, *Rubus sachalinensis*, *Salix bebbiana*, *Gymnocarpium continentale*, *Erysimum cheiranthoides*, кроме того, *Scorzonera radiata*, *Sedum cyaneum*; 3) эндемична для бассейнов Анадыря и Пенжины *Potentilla anadyrensis*, ближайше родственная янской горно-степной *P. tollii*, субэндемична *Saxifraga anadyrensis*; 4) не найдены в бассейне Колымы *Astragalus pseudadsurgens*, *Potentilla rubricaulis* s. l., *Smelowskia jurtzevii*, *Oxytropis vassilczenkoi* ssp. *substepposa*, общие с чукотскими степными группировками; 5) из редких растений, известных как в лесной части бассейна Колымы, так и на Чукотке, можно назвать *Potentilla anachoretica*, *Saussurea schanginiana*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Alyssum obovatum*, *Artemisia laciniata* s. l., *Oxytropis semiglobosa*. Общи с Чукотской тундрой и многие другие виды, однако в бассейне Анадыря не найдены *Helictotrichon krylovii*, *Potentilla nudicaulis*, *P. jacutica*, *Oxytropis schmorgunoviae*, *Eritrichium sericeum*.

Сухие щебнистые горные тундры бассейнов Анадыря и Пенжины обогащены континентальными и субокеаническими криоксерофитами и гемикриоксерофитами, растущими нередко также на склонах, осыпях и каменистых прогалинах в поясе стлаников (*Oxytropis tshuktschorum*, *O. semiglobosa*, *Thymus oxyodontus*, *Papaver microcarpum*, *Pedicularis amoena*, *Senecio integrifolius*, *Potentilla nivea* s. l., *P. uniflora*, *Arenaria capillaris*, *Silene stenophylla*, *Gastrolychnis macrosperma*, *Artemisia glomerata*, *A. furcata*, *Festuca auriculata*, *F. brevissima*, *Poa glauca*, *P. pseudoabbreviata*, *Selaginella sibirica*, *Taraxacum soczavae*, *Carex rupestris*, *C. glacialis*, *Ermania parryoides*, *Koeleria asiatica* и др.). Многие из перечисленных видов проникли и на Корякское нагорье — вплоть до побережья и прибрежных островов Берингова моря; особенно интересны изолированные находки на севере Корякии [Харкевич, Буч, 1976] американских криоксерофитов *Carex hepburnii* на известняках Пенжинского хребта, также на Чукотке и о-ве Врангеля (карта 5) и *Erigeron compositus* — в центре нагорья близ горы Ледяной (карта 6), также на о-ве Врангеля [Петровский, 1973] и в Чукотском нагорье, находка *Carex supina* ssp. *spaniocarpa* на побережье залива Корфа, а также местонахождения континентальных криоксе-

⁹ Как показали исследования А. А. Коробкова, Н. А. Секретаревой и автора в 1978—1979 гг., на восточном (более гумидном и многоснежном) макросклоне хр. Пекульней в верховьях р. Телевеем—1, а также в южной части Канчаланских гор (р. Ильмынейвеем) степные сообщества отсутствуют; они появляются в северной части Канчаланских гор в верхнем течении Танюрера, где в июле 1979 г. А. А. Коробковым и Н. А. Секретаревой найдены *Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Astragalus pseudadsurgens*, *Potentilla anachoretica* и др. и, по соседству со степными участками — *Betula cajanderi*, *B. extremiorientalis*, *Juniperus sibirica*.

рофитов на островах Верхотурове и Карагинском [Харкевич и др., 1977, 1979]. Это свидетельствует о широком расселении континентальных ксерофитов и криоксерофитов в период последнего осушения Берингийского шельфа даже по узкой кромке северокорякского шельфа вдоль ледников подножия и об их активном проникновении в глубь нагорья вслед за редукцией горных ледников. Так, лесный типчак найден на о-ве Карагинском и в Корякском нагорье. Важной предпосылкой свободного расселения ксерофитов и криоксерофитов в бассейнах Анадыря, Пенжины, в Корякском нагорье, очевидно, был уход с зональной арены современных ландшафтообразующих формаций: стлаников и кустарников в горах и на высоких расчлененных равнинах, кочкарных тундр и болот на низменностях высоких ровных террасах и пологих увалах.

ЧУКОТСКАЯ ТУНДРА

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЛАНДШАФТНЫЕ ПОЗИЦИИ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

То, что степные сообщества с известной регулярностью встречаются в континентальном секторе Чукотской тундры (подзоны южных и северных гипоарктических тундр), кажется парадоксальным ввиду очевидного снижения континентальности климата в тундровой зоне по сравнению с колымско-омолонской и анюйской северной тайгой и даже с подзоной крупных стлаников (понижение летних, известное повышение зимних, сокращение годовой амплитуды температур, повышение относительной влажности воздуха в летнее время). Впрочем, годовая и особенно летние месячные нормы осадков во многих тундровых пунктах уменьшаются, как и глубина снежного покрова; верхние части и перегибы южных склонов, прирочные участки террас и вершины сопок (оптимальные местообитания ксерофитов в тундровой зоне) зимой обычно оголены от снега — особенно на Западной Чукотке, где в холодный сезон преобладают ветры южных румбов; обеспеченность влагой этих местоположений невысока, учитывая также сильный дренаж, интенсивное испарение и транспирацию при очень сильных ветрах (в особенности дующих с нагретого материка или фенowych). Летние температуры на южных склонах в солнечные дни в приземном слое значительно, иногда в несколько раз, выше регистрируемых на метеоплощадках на высоте 2 м. Кроме того, многие микротермные степные виды, включая доминанты из числа осок и злаков — «скороспелые» многолетние растения «прохладного сезона», успевающие пройти основные этапы се-

зонного цикла развития до наступления летней засухи; не случайно многие микротермные степные растения (в их числе *Festuca lenensis* и *Carex duriuscula*) нормально развиваются даже на о-ве Врангеля.

Итак, амплитуда толерантности многих степных растений позволяет им существовать в континентальных районах подзоны арктических тундр на ксеротермных экотопах. Ограниченное распространение степных и тундростепных группировок в континентальных тундровых (как и в континентальных таежных) районах во многом определяется конкурентными отношениями с зональными комплексами растений и отчасти трудностью или невозможностью проникновения степных ксерофитов к изолированным ксеротермным урочищам через обширные таежные, болотные и тундровые пространства с чуждой «степнякам» экологической и биотической обстановкой. Повышенная встречаемость степных растений и сообществ на Чукотке (по сравнению, например, с арктической Якутией), очевидно, объясняется преемственностью степных сообществ Чукотки с криоксеротическими ландшафтами и растительными комплексами Берингии. Более широкое распространение степных сообществ в Чукотской тундре по сравнению с анадырско-пенжинской подзоной крупных стлаников и анюйской северной тайгой, вероятно, связано с отсутствием в Арктике таких мощных конкурентов степных комплексов, как кедровый стланик, березка Миддендорфа и лиственница. Низкорослые тундровые кустарники (*Salix glauca*, *S. krylovii*, *S. pulchra*, редко *Betula exilis*), как и более засухоустойчивые бореальные и гипоарктические (*Betula extremiorientalis*, *Juniperus sibirica*, *Rosa acicularis*, *Ribes triste*, *Spiraea stevenii*, *Pentaphylloides fruticosa*), в пределах тех же сухих южных склонов образуют сообщества на лучше увлажненных и защищенных снегом участках — вблизи подножия склонов, в лощинах и т. д. Обычно бывает нетрудно уловить на глаз приуроченность к уступам или неглубоким ложбинам южных склонов также сообществ гипоарктических кустарничков (*Arctous alpina*, *Empetrum nigrum* s. l., *Vaccinium vitis-idaea* s. l., *V. uliginosum* s. l., *Ledum decumbens*), иногда с участием арктоальпийских (*Dryas punctata*, *Salix sphenophylla*). В кустарниковых и кустарничковых сообществах на остепенных южных склонах почти всегда имеется примесь ксеромезофильных трав. В более тесном контакте со степными сообществами находятся и обычно чередуются с ними следующие сообщества и группировки [Юрцев, 1974а]: 1) открытые ксеропетрофитные сериальные группировки щебнистых осыпей, крутых каменистых откосов, скал; 2) криофитно-микротермные и микротермно-криофитные степные сообщества (например, осочники с содоминированием *Carex obtusata* и *C. rupestris*, осетвенные Kobresieta с синузиями мезоксерофильных мхов *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum* и др.) — «травянистая

тундростень» — на уступах склонов, менее иссушаемых участках; 3) травянисто-кустарничковые тундростенные сообщества (например, пятнистые и куртинные сообщества *Dryas punctata* с различными ксерофильными и криоксерофильными травами) у щебнистых перегибов склонов и на прирвовочных обдуваемых участках террас, реже — в нижней части и неглубоких депрессиях крутых щебнистых склонов; 4) оstepненные луговины с господством видов *Bromus*, *Roegneria*, *Helictotrichon dahuricum*, низкими кустиками *Rosa acicularis*, иногда с *Chamaenerion angustifolium* вокруг старых нор сусликов, на более мелкоземистых подножиях склонов, и т. д.

Stepные сообщества в тундровой зоне (в отличие от переходных, микротермно-криофитных группировок) обычно характеризуются небогатым набором сосудистых компонентов; они занимают самые сухие, хорошо нагреваемые, но при этом закрепленные и относительно обогащенные мелкоземом участки южных склонов, как правило, в верхней, выпуклой их части; площадь их может варьировать от немногих квадратных метров до многих десятков и сотен (редко — немногих тысяч) квадратных метров. Итак, в тундровой зоне степные участки обычно представлены более или менее обособленными некрупными контурами (выделами фаций и их фрагментами), перемежающимися с нестепными фациями и образующими вместе с теми сложную мозаику ксеротермных урочищ. Сходная картина (аналогичный набор сообществ, общность основных доминантов) наблюдается, по данным Бёхера [Böcher, 1949, 1954], и в самом крайнем арктическом форпосте степной растительности (в приледниковых районах Юго-Западной Гренландии), где, однако, комплекс ксерофитов намного беднее, а относительная роль степных сообществ в ландшафте выше.

На континентальной Чукотке присутствие или отсутствие в данной местности крупных ксеротермных урочищ со степными фациями зависит не только от степени континентальности и засушливости климата, но и от наличия оптимальных местоположений — например, низких останцовых холмов с крутыми южными склонами, где летнее иссушение особенно значительно из-за почти полного сноса снега зимними ветрами и ничтожного склонового подтока при летних дождях. Во многих местностях с континентальным климатом степные сообщества не найдены, однако ксерофиты и особенно ксеропетрофиты и криоксерофиты, как правило, играют заметную роль в сухих щебнистых горных тундрах, на слабо задернованных щебнистых и каменистых склонах, скалах (особенно при южной экспозиции), сухих участках поймы, береговых обрывах.

На степных участках обычно можно встретить весьма разнообразные комбинации доминантов. Основные доминанты — *Festuca lenensis*, *Carex pediformis*, *C. obtusata* (карта 7), *C. supina* ssp. *spaniocarpa* (карта 8), виды секции *Stenopoa* (*Poa oc-*

hotensis, *P. filiculmis*, *P. botryoides*, *P. glauca*), *Calamagrostis purpurascens*, *Agrostis vinealis* ssp. *kudoii*, *Pulsatilla multifida*, *Potentilla arenosa*, на самых теплых и сухих участках — *Helictotrichon krylovii*, *Carex duriuscula*; в петрофитностепных группировках — *Thymus oxyodontus*, *Dracocephalum palmatum*, *Selaginella sibirica*, *Phlojodicarpus villosus*, *Arenaria tshuktschorum*, *Artemisia kruhsiana* ssp. *kruhsiana* и др. Многие виды (не только *H. krylovii* и *C. duriuscula*, но и *Cerastium arvense*, *Alyssum obovatum* (карта 9), *Eritrichium sericeum*, *Oxytropis schmorgunoviae* (карта 4, 3), *Artemisia arctisibirica*, *A. laciniata* s. l.) встречаются весьма спорадически. На тех ксеротермных урочищах, где они есть, они входят в разнообразный круг сообществ, включая тундростенные и оstepненнотундровые; в остальных степных колониях отсутствуют вовсе. Это говорит об известной случайности переживания ими критического периода с большей увлажненностью, выщелачиванием почв, экспансией гипоарктических, подгольцовых и бореальных кустарничков, кустарников и стлаников (ранний — средний голоцен?) и о последующем расширении позиций в пределах ксеротермных урочищ. Район, где степные сообщества встречаются наиболее часто и обогащены микротермными степными и лугоstepными видами, — холмисто-увалистая равнина и низкие отроги Аюйского и Чукотского нагорий, окаймляющие Чаунскую губу и низменность. Самые богатые степные колонии выявлены в верхнем течении р. Пинойвеем (см. прил. 2, описания 1, 5, карту 1, O) и в среднем течении р. Паляваам (см. карту 1, II) (здесь совместно произрастают *Helictotrichon krylovii*, *Carex duriuscula*, *Eritrichium sericeum*, *Cerastium arvense*, *Betula extremiorientalis*, на р. Пинойвеем — *Oxytropis schmorgunoviae*, *Potentilla nudicaulis*, *Alyssum obovatum*, на р. Паляваам — *Astragalus pseudadsurgens*, *Artemisia arctisibirica*). В других пунктах найдены *A. inopinatus* ssp. *oreogenus*, *Saussurea shan-giniana*, *Artemisia arctisibirica*, *Smelowskia alba*, *Leontopodium kurilense*, *Plantago canescens* ssp. *jurtzevii*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Bromus ircutensis* s. l. (почти все в единственном местонахождении); *Helictotrichon krylovii* найден в четырех пунктах, *Carex duriuscula* — в семи. Западнее, в приколымской тундровой части Аюйского нагорья, *Helictotrichon krylovii* и часть остальных перечисленных видов не обнаружены (*Carex duriuscula* и *Potentilla nudicaulis* известны из нескольких пунктов), но появляются *Potentilla jacutica*, *Phlox sibirica*, *Arabidopsis bursifolia* s. str., *Spiraea salicifolia*, *Salix bebbiana*, *Vicia macrantha*, обычные на оstepненных склонах в долине нижней Колымы (в полосе редколесий). На высокой песчаной террасе о-ва Айон (карта 1, P, горловина Чаунской губы, переход от северных гипоарктических тундр к арктическим) обнаружены псаммофитные варианты криофитно-микротермных степных сообществ (с *Carex obtusata*, *Potentilla arenosa*, *Agrostis vinealis*

ssp. *kudoii*, *Poa glauca*, *Cerastium maximum*, *Polemonium boreale* и криоксерофитам *Koeleria asiatica*, *Armeria arctica*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, эндемичным *Oxytropis sverdripui* s. str. см. прил. 2, описание 108); многие гемикрио- и криоксерофиты обычны и на обширных полях золотых песков в северной части острова (*Phlojodicarpus villosus*, *Dianthus repens*, *Koeleria asiatica*, *Rumex graminifolius*, *Polemonium boreale*, *arctica* и мн. др.). На южных склонах высокой песчаной террасы о-ва Бол. Раутап (у восточного побережья Чаунской губы, подзона северных гипоарктических тундр) — псаммофитные варианты разнотравно-типчаковой степи (с *Festuca lenensis*, *Bromus irtutensis* s. l., *Koeleria asiatica*, *Poa glauca*, *Thymus oxyodontus*, *Pulsatilla multifida*, *Galium verum*, *Potentilla arenosa*, *Cerastium arvense*, *C. maximum*, эндемичным *Plantago canescens* ssp. *jurtzevii*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Aster alpinus* и др.; см. прил. 2, описание 124). Оба острова представляют останцы шельфовой равнины.

На Центральной Чукотке степные сообщества выявлены в глубоких долинах южной части Амгуэмо-Куветского горного массива (центральная часть Чукотского нагорья: верховья р. Палываам; среднее течение р. Пегтымель; среднее и нижнее течения р. Чантальвергын; см. карту 1, T — Ф). В северной части нагорья на ксеротермных урочищах местами встречаются вкрапления тундростепных и криофитно-микротермных степных сообществ с *Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *Festuca auriculata* и др.; на северном побережье (южный гумидный вариант подзоны арктических тундр) в полосе постоянных летних туманов тундростепные и криоксерофитные сообщества отсутствуют, хотя они довольно обычны значительно севернее на о-ве Врангеля (континентальный вариант подзоны арктических тундр). По данным Ю. П. Кожевникова (1973, 1974), ксеротермные группировки с участием степных растений (в том числе степные сообщества) более или менее регулярно встречаются в горной долине р. Чантальвергын (бассейн р. Экитыки, левого среднего притока Амгуэмы) по южным склонам моренных бугров и гряд и щебнисто-мелкоземистым участкам южных склонов гор, а также по южным склонам высоких террас; они довольно обычны в долине р. Экитыки и проникают близ устья этой реки на высокие левобережные террасы Амгуэмы (см. карту 1, X) (внутренняя часть широкого перешейка Чукотского полуострова, межгорная котловина). Здесь степные сообщества местами встречаются с большей регулярностью, чем в более континентальных и засушливых районах Западной Чукотки, очевидно, благодаря повышенной встречаемости оптимальных для степной растительности местоположений (лестница высоких песчано-галечниковых террас с сильно расчлененной поверхностью, моренные гряды; снос снега с выпуклых местоположений, интенсивный внутренний дренаж песчано-

галечниковой толщи). Флористически степные сообщества Центральной Чукотки и левобережья Амгуэмы беднее западночукотских; в них отсутствуют *Carex duriuscula*, *Potentilla nudicaulis*, *Eritrichium sericeum*, *Oxytropis schmorgunoviae*, *Phlojodicarpus villosus*, *Allium strictum*, *Galium verum* и др. В бассейн Амгуэмы не проникают *Carex pediformis*, *Alyssum obovatum*, *Arenaria tschuktschorum*, *Astragalus kolymensis*; лишь в западную часть его проникли *Pulsatilla multifida*, также *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum* (изолированное местонахождение на р. Телекай, здесь же *Helictotrichon krylovii*, *Betula extremorientalis*, *B. cajanderi*, *Juniperus sibirica* — Кожевников, 1974). Относительно обособлены среднеамгуэмские местонахождения *Helictotrichon krylovii* (редок), *Thymus oxyodontus*, *Astragalus pseudadsurgens*, *Artemisia arctisibirica* (крайневосточные), *Cnidium cniidiifolium*, *Cerastium arvense*; здесь появляются и некоторые восточные криоксерофиты: *Smelouskia jurtzevii* (близкая к северо-западноамериканским видам; карта 10), *Vupleurum americanum*, *Potentilla rubricaulis* s. l., *Erigeron compositus*¹⁰ (см. карту 6). Только до Амгуэмской долины и ближайших районов простираются (с запада) ареалы *Festuca lenensis* (1 пункт — на востоке полуострова), *Poa botryoides* s. l., *P. filiculmis*, *Dracocephalum palmatum*, *Oxytropis vassilczenkoi* ssp. *substepposa*, *Polygonum laxmannii*, *Rumex graminifolius* s. str., *Artemisia kruhsiana* ssp. *kruhsiana*. Наконец, целая серия обитателей степных склонов отсутствует к востоку от амгуэмской долины на Чукотском полуострове, как и на берингийском побережье Аляски, появляясь в более континентальных районах Аляски (*Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *Cerastium arvense*, *Silene repens*, *Aster alpinus* s. l., *Dianthus repens*, *Potentilla stipularis* и др.). Основные доминанты и субдоминанты амгуэмских степных сообществ — *Festuca* agg. *lenensis*, *Calamagrostis purpurascens*, *Poa glauca* и формы, переходные к *P. botryoides*, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. obtusata*, *Aster alpinus* s. l., *Potentilla arenosa*, *Cerastium arvense*, *Thymus oxyodontus*, *Selaginella sibirica* (см. прил. 3).

В августе 1979 г. группой сотрудников Ботанического института АН СССР (И. И. Макаровой, Е. Ю. Норкиной, Т. В. Плиевой) и студентов-практикантов Московского университета (П. Ю. Жмылевым, И. С. Кривохарченко, Т. Е. Филипповой) при участии и под руководством автора проведено комплексное изучение парциальной флоры (в особенности сосудистых растений и лишайников), растительности и почв ксеротермных урочищ в среднем течении Амгуэмы (см. карту 1, X).

¹⁰ Найдено Е. Ю. Норкиной и Т. В. Плиевой на останцовых скалах левого берега Амгуэмы в 15 км ниже ее пересечения трассой Эгвекинот — Нультин (сланцевые скалы в верхней части южного склона, VII, 1979 г.). В 1980 г. найден Т. Г. Полозовой еще западнее — в среднем течении р. Палываам (карта 1, H) в сходных условиях.

Выяснено, что степные сообщества регулярно встречаются не только на южных склонах левобережных высоких (20—30 и 40—50 м) песчано-галечниковых террас в районе моста через Амгуэму, но и на гребнях и вершинах невысоких холмов-останцов верхней террасы, реже — на узких террасовидных уступах ее южного склона; обычны они и на южных склонах невысоких левобережных сопок, сложенных нижнетриасовыми сланцами и алевролитами и представляющих обособленные отроги Иультинского горного массива, на прислоненной к этим склонам боковой морене (со значительной примесью гранитного материала), а также на южных склонах холмов конечноморенной гряды на правобережье Амгуэмы (ниже моста).

В структурном отношении травостой амгуэмских степных сообществ складывается тремя основными группами растений: 1) плотнокустовыми злаками: комплексы *Festuca lenensis*—*F. auriculata* (в данном районе эти виды образуют гибридный интрогрессивный комплекс; устное сообщение Е. Б. Алексева, изучившего наши сборы), *Poa glauca* s. l. (включая формы, переходные к *P. botryoides*), *Helictotrichon krylovii* (найлены три локальные популяции), *Calamagrostis purpurascens*, реже — *Agrostis vinealis* ssp. *kudoii*; 2) длиннокорневищными осоками, образующими парциальные кусты: *Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, криоксерофит *C. rupestris*; 3) преимущественно стержнекорневыми розеткообразующими двудольными с многоглавым каудексом. На частично эродированных песчано-галечниковых субстратах обычно присутствуют (нередко в качестве субдоминантов) стелющиеся полुकустарнички *Dracocephalum palmatum* и *Thymus oxyodontus*.

На разных местоположениях, отличающихся степенью иссушения почвы, соотношение этих основных групп биоморф существенно неодинаково, что отображается в структурных отличиях сообществ. На наиболее иссушаемых местоположениях (гребни холмов и верхние части южных склонов) травостой наиболее разрежен, господствуют плотнокустовые злаки и стержнекорневые двудольные, плотность надземных побегов корневищных осок резко снижена; почти все просветы в травостое нередко бывают заполнены куртинками плауна *Selaginella sibirica*, из которых большая часть отмерла и в значительной степени покрыта талломами корковых и других лишайников; общее проективное покрытие последних достигает 50—70%. При этом верхние горизонты почвы густо пронизаны тончайшей сеткой корней злаков, осок и двудольных, так что сообщества несомненно являются ценотически закрытыми и по своей структуре напоминают сухую степь. Столь высокая роль *Selaginella sibirica* в амгуэмских степных сообществах (как и в степях гольцового пояса в среднем течении Индигирки) представляет исключительный интерес с точки зрения возможного объяснения некоторых особенностей «тундростепных»

спорово-пыльцевых спектров позднелайстоценовой Западной Берингии.

Более низкие, слабо вогнутые части южных склонов, а местами также дренированные внешние части террасовидных уступов этих склонов или низких надпойменных террас, как правило, обогащены мелкоземом, зимой укрыты снегом и, по крайней мере, в начале лета лучше увлажнены по сравнению с выше рассмотренными местоположениями. Интенсивное ветвление корневищных осок приводит к их доминированию в этих условиях, роль остальных групп растений соответственно бывает снижена (см. прил. 3, описания 12, 14, 16, 19, 24). В наземном покрове нередко увеличивается «вес» мезоксерофильных мхов — *Rhytidium rugosum*, *Tortula ruralis*, *Bryum argenteum* и др. Среди цветковых в небольшом обилии появляются криомезофиты.

Третий тип структуры отмечается на зарастающих крутых песчано-галечниковых склонах и на участках с дерниной, нарушенной разными агентами. Здесь господство нередко переходит к гемикриоксерофильным полुकустарничкам (*Dracocephalum*, *Thymus*, *Artemisia kruhsiana* ssp. *kruhsiana*) и стержнекорневым розеткообразующим травам с многоглавым каудексом (*Potentilla anachoretica*, *P. crebridens* s. l. и др.). Часто повышается роль в травостое *Calamagrostis purpurascens*. Между тремя рассмотренными типами структуры имеются различные переходы.

Как показали исследования 1979 г., в пределах двух основных типов (первого и второго) прослеживается гамма переходов между остепненными травянистыми сообществами криоксерофитов — через микротермно-криофитные степные сообщества — к криофитно-микротермным и очень редким в данном районе гемикриофитно-микротермным степным сообществам (собственно микротермные степи не обнаружены). При этом криофитно-микротермные и гемикриофитно-микротермные степи приурочены к самым теплым и сухим участкам южных склонов, замещаясь микротермно-криофитными и сообществами криоксерофитов как на наиболее открытых ветрам участках (сухие гребни, верхние перегибы склонов), так и на более пологих, лучше увлажняемых частях южных склонов или их уступов, либо на сухих склонах западной и восточной (редко северной) экспозиций. В микротермно-криофитных вариантах среди осочек господство переходит к *Carex rupestris*, среди стержнекорневых двудольных обычно появляются подушковидные травы *Eritrichium tschuktschorum*, *Minuartia obtusiloba* s. l., *Androsace ochotensis*, *Oxytropis tschuktschorum*, а в осочковых вариантах и отдельные ксеромезофиты. Отсутствие *Dryas punctata* (основного доминанта сухих щепнистых тундр расчлененной поверхности террасы) и других кустарничков (*Arctous alpina*, господствующего в сухих западинах высоких террас, *Empetrum sub-*

holarcticum — фонового растения более нижней полосы южных склонов) в степных и криоксерофитно-травянистых группировках, очевидно, объясняется сухостью субстрата, усиленной корневой конкуренцией. На соседних участках с меньшим иссушением (например, на удаленных от края участках песчано-галечниковой террасы и на пологих северных склонах сухих гребней холмов) дриадовые щебнистые тундры обычно сильно остепнены. В них можно встретить в качестве примеси большинство характерных компонентов амгуэмских степных сообществ, включая *Helictotrichon krylovii*; в полосе экотона нередко формируются тундростепные сообщества. Степные сообщества осочково-ритидиевого ряда на лучше увлажняемых и (или) менее теплых участках обычно замещаются разнотравно-кобрезиево-ритидиевыми сухими луговинами или разнотравно-дриадово-ивнячково-кобрезиевыми ритидиевыми сухими луговинными тундрами с примесью степных видов (в числе последних также отмечен *Helictotrichon krylovii*).

В целом же амгуэмский комплекс ксерофитов и криоксерофитов ныне обнаруживает значительную экотопологическую активность; многие степные растения активно участвуют в зарастании эродированных естественными агентами или человеком крутых песчаных и галечниковых южных склонов, селятся на высокой пойме, вокруг сусликовин на плато высоких тундровых террас. В верхних частях южных склонов нередко степная дернина бывает разбита свежими трещинами (усыхания? морозобойными?) и слегка оползает; однако присутствие [в составе комплекса] корневищных осочек и стелющихся полукустарничков обеспечивает быстрое зарастание образующихся «пропешин». Наиболее крупные степные массивы (рис. 11) имеют протяженность в несколько десятков метров (по склону), напоминая степные урочища Северо-Восточной Якутии. По нижнему краю степных участков на южных склонах нередко наблюдается массовое засыхание куртин *Empetrum*, внедрение ряда лугостепных видов (например, *Carex obtusata*) в луговинные вороничники.

Еще более крупные степные массивы, протяженностью до 100 м и более (по направлению склона), нам удалось обнаружить в 1980 г. в среднем течении р. Паляваам (см. карту 1, II) на ее правом гористом коренном берегу.

Если попытаться представить изменения современной растительности высоких песчано-галечниковых террас и моренных гряд в среднем течении Амгуэмы при дальнейшем значительном увеличении континентальности и в особенности сухости климата, то основные преобразования можно, по-видимому, свести к следующему: 1) преобразование криофитно-микротермных и даже многих микротермно-криофитных сообществ верхних частей южных склонов в микротермные и гемикриофитно-микротермные (за счет выпадения криоксерофитов); наступание этих сооб-



Рис. 11. Один из самых крупных степных массивов на южном склоне высокой террасы левобережья Амгуэмы.

На переднем крае — сухая осочково-дриадовая (*Carex rupestris*, *Dryas punctata*) тундра, развитая на сухом участке приозерной террасы, сменяемая ближе к подножью южного склона кочкарной и бугорковатой кустарничково-моховой тундрой. Нижняя часть склона (с выступами кверху по его понижениям) занята сухой вороничной тундрой и воронично-овсяницей (*Empetrum subholarcticum*, *Festuca altaica*) луговинной тундрой (у подножья два небольших ивняка *Salix krylovii*); выше — разные варианты степных и криофитно-степных сообществ. Фото Е. Ю. Нэркиной.

ществ вниз по склонам — с соответствующими смещением вниз или вытеснением вороничников и сухих луговин *Festuca altaica*; 2) широкое распространение осочковых криофитно-микротермных сообществ на сухих нагорных и пойменных террасах и в лучше дренированных депрессиях водоразделов, ныне занятых арктоусовой тундрой или *Kobresietea*; 3) преобразование сухих, в той или иной мере остепненных дриадовых тундр открытых обдуваемых участков высоких террас в дриадовую тундростепь и частично в микротермно-криофитную степь и криоксерофитно-травянистые сообщества, расширение площади *Kobresietea* в депрессиях, увеличение здесь примеси степных растений; 4) коренные преобразования растительности временно или постоянно переувлажненных депрессий рельефа (долин, западин, шлейфов склонов) — олуговение болот, пересыхание озер с формированием луговых и галофитных сообществ, замещение кочкарно-пушицевых, бугорковатых осоково-кустарничковых моховых, ерниковых тундр остепненными кобрезиевыми луговинами, тундростепными и лугостепными сообществами; 5) обогащение ксерофитного и криоксерофитного комплекса за счет широкого расселения соответствующих групп видов; 6) переход

гигрофильных тундровых видов и их сообществ на положение реликтов; распространение кустарниковых сообществ (в основном ивняков), очевидно, сократилось бы, а среди доминирующих видов роль *Salix glauca* существенно возрасла (за счет *S. lanata* ssp. *richardsoni* и *S. pulchra*); 7) возможно расширение эоловых ландшафтов за счет усиления летних ветров со стороны ледников Амгуэмо-Куветского горного массива.

Современная ситуация в данном районе, несмотря на значительное количество летних и зимних осадков, позволяет весьма конкретно представить эти преобразования благодаря достаточно активным позициям ксерофитов.

Л. Т. Козицкой [Козицкая, Разживин, 1979] изучены в 1978 г. почвы под осочково-разнотравно-типчачковым (*Carex rupestris*; *Festuca auriculata*; *Minuartia obtusiloba* s. l., *Arenaria capillaris* s. l., *Androsace chamaejasme* s. l.) плауново (*Selaginella sibirica*)-лишайниковым криоксерофитным сообществом на выпуклом окраинном участке высокой песчано-галечниковой террасы (разрез 19) и под разнотравно-дриадово-кобрезиевым (*Dryas punctata*; *Kobresia myosuroides*) плауновым криомезоксерофитным сообществом (разрез 18) на пологом прирвовочном участке южного склона той же террасы (левобережье р. Амгуэмы близ 176—177 км трассы Эгвекинот — Иультия). По данным авторов, эти почвы, как и криоаридные степные, принадлежат семейству степных почв, но в то же время обнаруживают некоторые признаки переходности и к тундровым почвам с бурым недифференцированным профилем — подбурам; авторы назвали изученные ими почвы тундростепными. Сходство со степными почвами прослеживается в наборе генетических горизонтов (мощный темноокрашенный гумусоаккумулятивный горизонт A_1 , совпадающий с корненасыщенным слоем; постепенный переход через горизонты AB , B_{ca} , BC_{ca} в материнскую породу — песчано-галечниковую толщу; наличие карбонатных горизонтов в форме карбонатных натеков на нижней поверхности алевролитовой гальки); в отсутствии перераспределения полуторных окислов железа по профилю; в аккумулятивном (корневого происхождения) характере гумуса с большей долей черных гуминовых кислот II фракции; в ничтожном содержании ультраагрессивной фракции фульвокислот. В целом содержание фульвокислот несколько выше, чем гуминовых, но в составе подвижных фракций преобладают последние. В то же время тундростепные почвы слабо насыщенны в верхних и насыщенны в средних горизонтах (почти насыщенны в карбонатных), имеют слабокислую реакцию, а в составе их гуминовых кислот преобладают бурые кислоты (I фракция), особенно типичные для подбуров и почти не свойственные степным криоаридным почвам. Черные гуминовые кислоты тундростепных почв в слабокислой среде обнаруживают большую подвижность — они окрашивают песчаные частицы, образуют темно-

коричневые лаки на нижней поверхности гальки. Изучение структуры карбонатных натеков на гальке показало, что в них слой карбоната кальция чередуются с железисто-гумусовыми пленками, причем внешний слой (самый мощный) образован $CaCO_3$; по мнению авторов [Козицкая, Разживин, 1979], наличие железисто-гумусовых прослоек может свидетельствовать о периодическом усилении гумидности климата в голоцене, известной неустойчивости гидротермического режима в экосистеме.

По устному сообщению И. А. Соколова, сходные с тундростепными почвы, если судить по признакам гумусового горизонта, недавно определены во внешней (выводной) части кишечного тракта в трупе мамонтенка «Димы» в верховьях Колымы: гумус аккумулятивный, фульватный, содержание его 9%; почва насыщенная, реакция ее нейтрально-щелочная. Согласно серии радиоуглеродных датировок, мамоненок жил во время каргинского межледниковья — около 41 тыс. лет назад (данные А. В. Ложкина, личное сообщение).

В августе 1979 г. Т. Е. Филипповой собран и ныне обрабатывается дополнительный обширный материал по почвам ксеротермных урочищ того же района. По предварительным данным, почвы под криофитностепными сообществами принадлежат описанному выше типу, обнаруживая количественное варьирование по ряду морфологических признаков: так, на более сухих и нагреваемых участках карбонатный горизонт залегает на меньшей глубине (с 25—30 см) и имеет большую мощность. Почвы соседних тундровых участков, по мнению И. А. Соколова (личное сообщение), занимают переходное положение между тундростепными и подбурами (ближе к первым!) и, возможно, являются тундровыми аналогами палевых (насыщенных) лесных почв Центральной Якутии; карбонатный горизонт в них отсутствует. Морфологически различаются два основных варианта (Т. Е. Филиппова, личное сообщение): малогумусный с маломощным щебнистым профилем под дриадовыми и арктоусовыми щебнистыми тундрами поверхности террасы (плоские и экспонированные на север участки) и с темноцветным гумусовым горизонтом под луговинными вороничниками, сменяющими криофитные степи ближе к основанию южных склонов.

Малогумусные варианты отнесены к типу тундровых дерновых почв. В отличие от подбуров они слабокислые, с дерновым гумусовым горизонтом (без чисто органогенного), переходящим в материнскую породу. Гумус корневого происхождения; в горизонте A_1 соотношение гуминовых и фульвокислот близко к 1. Миграция гумуса незначительна и в основном происходит за счет темноцветной II фракции гуминовых кислот, связанной с кальцием, а также II фракции фульвокислот (в подбурах — за счет ультраагрессивных I и Ia фракций).

КСЕРОФИЛЬНЫЕ РЕЛИКТЫ
НА ВОСТОКЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Некоторые мезоксерофильные и ксеропетрофильные виды — обычные компоненты степных и тундростепных группировок континентальной Чукотки; рассеянно или очень редко они встречаются и на Чукотском полуострове вплоть до берингийского побережья: *Selaginella sibirica*, *Potentilla arenosa*, *P. anachoretica*, *P. crebridens* s. l., *Cnidium cnidiifolium* (1 пункт) *Androsace septentrionalis*, *Erysimum pallasii*, *Festuca lenensis* (1 пункт), *Helictotrichon dahuricum* (1 пункт), *Polemonium boreale*, *Draba nemorosa*, *D. cinerea*, *Cerastium maximum*, *Calamagrostis purpurascens*, *Agrostis vinealis* ssp. *kudoii*, *Braya* (*Torularia*) *humilis* ssp. *arctica*, *Ranunculus affinis*, *Roegneria macroura*, *R. jacutensis*, *R. borealis*, *Bromus pumpellianus*, *Gastrolychnis tenella*, *Smelowskia jurtzevii*, *Vupleurum americanum*. Сходно распространены криоксерофиты *Festuca auriculata*, *F. brevissima*, *Arenaria capillaris* (ssp.), *Gastrolychnis macrosperma*, *Koeleria asiatica*.

Наиболее широко распространены многие из континентальных ксерофитов на выходах карбонатных и основных пород в восточной и северо-восточной частях Чукотского полуострова — в скалистых каньонах, сухих щебнистых тундрах и особенно часто на зоогенных сухих луговинах (скалы, столовые хищных птиц, сусликовины), реже на приморских древних береговых валах, крутых южных склонах останцов, высоких песчано-галечниковых террас. По-видимому, дополнительная подкормка азотом, калием и фосфором позволила этим континентальным растениям сохраниться в условиях прохладного морского климата эпохи голоценовой трансгрессии моря. Некоторые изолированные крохотные популяции преобразовались в самостоятельные таксоны: *Potentilla beringensis* и др., *Cryptantha spiculifera* s. l., *Arabidopsis bursifolia* var. *beringensis*, *A. tschuktschorum* (см. карту 24). Значительные площади на задернованных известняковых склонах местами занимают криоксерофитные травянистые и кустарничково-травянистые сообщества кальцефитов со значительным участием таксонов американского происхождения, широко распространенных на обширных выходах палеозойских карбонатных пород Аляски и Юкона: *Hedysarum mackenzii* (в приколымских районах замещен *H. dasycarpum*), *Carex petricosa* (на Анюйском нагорье — очень близкая *C. macrogyna*, известная и с крайнего востока Чукотского полуострова), *Phlox alaskensis* (в приколымских районах — *Ph. sibirica*; карта 11), *Lesquerella arctica*, *Carex hepburnii*, *Braya* cf. *bartlettiana*, *B. humilis* ssp. *arctica*, *Erigeron hyperboreus*, *Antennaria compacta*, *Artemisia senjavinensis* (гексаплоидный дериват западноаляскинской *A. androsacea*), *Dryas integrifolia* var. *canescens*, *Senecio hyperborealis* s. str., *Arnica angustifolia*. Здесь обычны *Calamagrostis purpurascens*, *Kobresia*

filifolia ssp. *subfilifolia*, найдены *Oxytropis semiglobosa*, *O. deflexa* ssp. *dezhnevii*, *Cnidium cnidiifolium*, *Arenaria capillaris* (ssp.).

На засоленных участках Гильмимлинейских термоминеральных источников в центре полуострова (см. карту 1, Ц), наряду с приморскими галофитами, изолированно встречаются и континентальные: *Chenopodium glaucum* (var.) и *Puccinellia haupertiana* (var.).

КОМПЛЕКСЫ КСЕРОФИТОВ И КРИОКСЕРОФИТОВ
НА О-ВЕ ВРАНГЕЛЯ

Значительно богаче и разнообразнее представлен континентально-ксерофитный и криоксерофитный комплекс на о-ве Врангеля [Петровский, 1967, 1973], в особенности в его юго-западных и центральных районах. Степные виды не образуют здесь самостоятельных группировок, но составляют значительную примесь во многих ксеротермных вариантах разнотравно-дриадовых и разнотравно-осочково-дриадовых тундр (с *Dryas punctata*, на известняках с *D. integrifolia* var. *canescens*, с *Carex rupestris*, *C. hepburnii*), в красочных разнотравных сухих луговинах, криоксерофитных травянистых сообществах с господством *Carex rupestris*, *C. hepburnii*, *Kobresia myosuroides*, наконец, в злаково-разнотравно-осочковых криофитно-микротермных степных (*Carex duriuscula*, *C. obtusata*, *C. rupestris*)¹¹ и тундростепных сообществах [Петровский, 1967, с. 339—340].

Поскольку о-в Врангеля расположен в самом центре полярного шельфа Чукотки, для выявления былых миграций ксерофитов через осушенные шельфовые равнины представляет особый интерес перечень степных и лугостепных растений и других микротермных и гемикриофильных ксерофитов и ксеромезофитов, произрастающих ныне на острове в названных выше сообществах: *Selaginella sibirica*, *Agrostis vinealis* ssp. *kudoii*, *Calamagrostis purpurascens*, *Festuca lenensis*, [*F. auriculata*], *Bromus pumpellianus*, *Roegneria borealis*, *R. macroura*, *Carex duriuscula*, *C. obtusata*, *Cerastium arvense*, *C. maximum*, [*Arenaria capillaris* ssp.], *Silene repens*, *Pulsatilla multifida*, *Ranunculus affinis*, *Erysimum pallasii*, *Draba cinerea*, *D. parvisiliquosa*, *Potentilla arenosa*, [*P. chamissonis*], *P. anachoretica*, *P. crebridens* s. l., *P. wrangellii*, *Cnidium cnidiifolium*, *Androsace septentrionalis*, *Polemonium boreale*, *Myosotis asiatica*, [*Eritrichium sericeum* ssp. *arctisibirica*], *Aster alpinus* s. l., *Artemisia borealis*, [*A. arctisibirica*], *Arnica iljinii*, *Senecio integrifolius* s. l., [*Lychnis sibirica* ssp. *villosula*]; в квадратные скобки заключены названия крио-

¹¹ *Carex duriuscula* найдена В. В. Петровским (личное сообщение и видел образцы!) в июле—августе 1979 г. в нижнем течении р. Гусиной (западное побережье) и на побережье бухты Сомнительной.

ксерофильных рас микротермных степных и лугостепных видов. Из перечисленных таксонов большинство общи для Чукотки и Аляски; отсутствуют в Америке *Festuca lenensis*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *P. anachoretica* (чукотско-колымский эндемик), *P. wrangelii* (эндемик острова, возможно, гибридогенный: *P. anachoretica* × *hyparctica*?); *Draba parvisiliquosa* (?), *Eritrichium sericeum* ssp. *arctisibiricum*, *Artemisia arctisibirica* (?), *Arnica iljinii*, *Senecio integrifolius* s. l.; в этой группе больше всего эндемиков севера Восточной Сибири. Азиатские ксерофитные связи острова подчеркивает также присутствие на нем *Leymus interior*, *Arabis septentrionalis*, *Pedicularis amoena*, *P. villosa*, *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxyria*, *R. graminifolius*, *Claytonia arctica*, *Stellaria fischeriana*, *Papaver pulvinatum*, *Saussurea tilesii*, *Oxytropis tschuktchorum*, эндемичных или субэндемичных *O. wrangelii* (близкого к *O. sverdrupii*), *O. uschakovii* (из родства *O. vassilczenkoi*) и *Trisetum spicatum* ssp. *wrangelse*; американские ксерофитные связи — присутствие *Erigeron compositus*, *Saxifraga monticola*, *Gastrolychnis apetala* ssp. *attenuata*, и шире распространенных на северо-востоке Азии кальцефилов *Lesquerella arctica*, *Carex hepburnii*, *Festuca baffinensis*, *Taraxacum phymatocarpum*, *Senecio hyperborealis* (ssp.), *Poa jordallii*, *Potentilla chamissonis*, *Gastrolychnis ostensfeldii*, *Papaver radicum* ssp. *occidentale* [Петровский, 1978].

Аналогичные миграции ксерофитов и криоксерофитов происходили и на осушенном шельфе арктической Канады, о чем ясно свидетельствует присутствие на юго-западных островах Канадского Арктического архипелага (Банкс и Виктория) следующих видов [Porsild, 1964]: а) общих с Чукоткой — *Calamagrostis purpurascens*, *Poa glauca*, *Festuca baffinensis*, *Kobresia sibirica*, *K. myosuroides*, *Carex petricosa*, *C. hepburnii*, *Gastrolychnis ostensfeldii*, *Pulsatilla multifida*, *Ranunculus affinis*, *Descurainia sophioides*, *Lesquerella arctica*, *Draba cinerea*, *Arabis mollis* (ближайший к *A. bursifolia*), *Erysimum pallasii*, *Braya humilis* ssp. *arctica*, *Potentilla arenosa*, *P. chamissonis*, *Astragalus richardsonii*, *Hedysarum mackenzii*, *Androsace septentrionalis*, *Polemonium boreale*, *Erigeron compositus*, *Antennaria compacta*, *Artemisia borealis*, *A. richardsoniana*, *Arnica angustifolia*, *Senecio hyperborealis*, *Taraxacum phymatocarpum*, *Crepis nana* и др. (на юго-востоке архипелага — *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Potentilla nivea*, *Oxytropis deflexa* s. l.); б) отсутствующих в Азии — *Roegneria latiglumis*, *Arabis arenicola*, *Lupinus arcticus*, *Oxytropis arctobia*, *O. hyperborea*, *O. arctica* ssp. *arctica*, *Linum perenne* ssp. *lewisii*, *Phlox richardsonii*, *Mertensia drummondii*, *Plantago canescens* ssp. *richardsonii*, *Aster pygmaeus*, *Erigeron grandiflorus*, *Artemisia hyperborea*.

Очагами повышенной концентрации ксерофитов и криоксерофитов на о-ве Врангеля являются микротермно-криофитно-степные сообщества щебнисто-мелкоземистых южных склонов

и хорошо дренированных участков речных террас во внутренних и некоторых приморских (западных, южных) частях острова [Петровский, 1967]. Основу дернины здесь образуют *Carex obtusata* *C. rupestris*; общее проективное покрытие их — до 70% (см. также прил. 4, описание 8А Т. Г. Полозовой); на склонах дернина нередко разбита морозобойными трещинами и частично оползает; в нее иногда вкраплены куртины *Selaginella sibirica*. Злаки разнообразны, но малообильны (*Festuca brevissima*, *F. baffinensis*, *F. brachyphylla*, иногда *F. lenensis*, *F. auriculata*, *F. cryophila*, *F. rubra*, *Poa glauca*, *P. malacantha*, *P. abbreviata*; *Bromus pumpellianus*; виды *Roegneria*; *Koeleria asiatica*; *Trisetum spicatum* ssp. *wrangelse*). Среди еще более разнообразных двудольных отметим присутствие полыней (*Artemisia borealis*, *A. richardsoniana*, *A. arctisibirica*, *A. glomerata*, *A. furcata*), бобовых (*Oxytropis wrangelii*, *O. uschakovii*, *O. gorodkovii*, *O. maydelliana* и др.), крестоцветных (*Erysimum pallasii*, *Draba subcapitata* и др., *Parrya nudicaulis*), гвоздичных (*Silene repens*, *Gastrolychnis affinis*, *G. ostensfeldii* и др., *Cerastium bialynickii*, *C. maximum*, *C. arvense*, *Minuartia rubella*, *M. macrocarpa*, *Arenaria capillaris* ssp.), лютиковых (*Pulsatilla multifida*, *Ranunculus affinis*), лапчаток (*Potentilla uniflora*, *P. crebridens* s. l., *P. arenosa*, *P. chamissonis*, *P. pulchella*, *P. hyparctica*, *P. wrangelii*), также *Androsace chamaejasme* s. l., *A. septentrionalis*, *Claytonia arctica*, *Papaver radicum*, *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxyria*, *R. graminifolius*, *Pedicularis villosa*, *P. verticillata*, *Armeria arctica*, *Myosotis asiatica*, *Primula borealis*, *Castilleja elegans*, *Saxifraga monticola*, *S. nivalis*, *S. platysepala*, *Saussurea tilesii*, *Valeriana capitata* и др. Наряду с ксерофитами и криоксерофитами здесь хорошо представлены и криомезофиты с широкой экологической амплитудой. Разнообразие цветковых растений очень велико (50—60 видов), что типично для многих растительных сообществ острова; последний во время неоднократных плейстоценовых регрессий и трансгрессий выполнял функции коллектора и рефугиума (ковчега) для различных комплексов растений, заселявших осушенные пространства северочукотского шельфа в те или иные отрезки позднего кайнозоя.

Carex duriuscula в обоих местонахождениях оказалась локальным доминантом криофитно-микротермных сообществ (на побережье бухты Сомнительной — содоминантом вместе с *C. obtusata*; см. прил. 4, описания 1 и 16 В. В. Петровского). По своей ценотической роли на этих ограниченных по протяженности степных участках оба микротермных вида *Carex* имеют подавляющий перевес над остальными видами, среди которых наиболее разнообразно представлены криофиты; однако обилие остальных растений очень невелико, так что все они вкраплены в основу ткани растительного покрова, образованную длинокорневищно-кустовыми степными видами осочек. Последние, таким образом, выступают эдификаторами (стро-

ителями) травостоя сухих местоположений даже на крайнем полярном пределе распространения, в подзоне арктических тундр. В этом отчасти проявляется одно из преимуществ данной жизненной формы; другие преимущества — способность к физиологической регуляции плотности и мощности надземных побегов и парциальных кустов в зависимости от условий увлажнения, минерального питания, давления конкуренции; способность быстро заселять участки с нарушенной дерниной (своего рода «штопанье дыр»); длительное время поддерживать существование клона в условиях, когда невозможно семенное возобновление; переносить палы, интенсивный выпас; способность к натурализации на новом месте в случае заноса единичного семени. Поэтому в крайних северных форпостах степной растительности роль длиннокорневищных видов *Carex* особенно велика и стабильна; из 4 степных видов осок Северо-Восточной Азии только *C. pediformis*, образующая на сухих склонах компактные дерновинки, не проникла в Северную Америку через Берингию.

По общению В. В. Петровского, травянистые сообщества с участием или содоминированием степных и лугостепных видов, перечисленных выше, занимают значительные площади во внутренних районах острова — в межгорных котловинах, широких (в том числе реликтовых, сухих) долинах, притом не только на южных склонах речных и горных террас, но и на самих террасах в их краевых частях; на менее сухих участках их сменяют красочные луговины более мезофитного состава, разнотравно-осочково-дриадовые и дриадово-кобрезиевые сухие луговинные тундры.

Carex duriuscula распространена на острове крайне спорадически: так, в долине р. Гусиной, даже в непосредственной близости от найденного клона этого вида, на вполне аналогичных местоположениях (слегка вогнутые верхние крутые части южного склона к р. Гусиной) основными задернителями являются то *C. maritima* (отдаленно родственный *C. duriuscula* корневищный арктический вид), то *C. rupestris*.

Однако доминируют в ландшафтах внутренних частей острова все же арктические тундры; достаточно хорошо представлена нивальная растительность окраин снежников; небольшие участки осоково-пушицевых болот отмечаются главным образом в пойме. Аномально для подзоны арктических тундр довольно широкое распространение здесь пойменных кустарниковых зарослей гипоарктических видов ив (*Salix glauca*, *S. lanata* ssp. *richardsonii*), высотой 40—50 (до 100) см, между тем как в материковых районах Чукотки ивняки отсутствуют даже в северной и приморской восточной полосах подзоны северных гипоарктических тундр [Юрцев, 1973а]. В то же время на острове полностью отсутствуют такие гипоарктические кустарники и кустарнички, как *Betula exilis*, *Empetrum*, *Arctous*, а гипо-

арктические расы багульника, брусники и голубики представляют флористическую редкость; кочкарники *Eriophorum vaginatum* и *Carex lugens* также встречаются весьма редко и на очень малой площади, обычно с целой свитой арктоальпийских видов; даже в самых теплых и континентальных межгорных внутренних районах острова криофильные виды составляют не менее 3/4 состава конкретной флоры.

В целом растительность юго-западных и внутренних частей острова не имеет прямых зональных аналогов в материковых районах Чукотской тундры; многие ее особенности, рассмотренные выше, отвечают сложившимся представлениям о «тундростепных» ландшафтах позднего плейстоцена. Переход данной территории в раннем голоцене на островное положение позволил ей избежать экспансии гипоарктических и бореальных олиготрофных комплексов кустарников, кустарничков, кочкообразующих осоковых, мхов и лишайников. Поэтому основные флористические (флороценотические) комплексы, составлявшие ткань растительного покрова умеренно северной полосы Западной Берингии в позднем плейстоцене, не прошли здесь через жесткий «гипоарктический фильтр» и представлены со значительной полнотой в современной флоре острова.

Однако переход суши на положение острова не мог не привести к серьезной перестройке растительного покрова, в частности, существенному усилению ландшафтных позиций арктоальпийских и арктических криомезофитов за счет криоксерофитов и особенно микротермных ксерофитов и мезоксерофитов. Можно предполагать, что степные, криофитностепные и тундростепные сообщества на территории острова и прилегающих районов ошешного шельфа в сартанское время занимали большие площади и были флористически беднее, но зато экологически более гомогенными, лишенными примеси криомезофитов.

СОВРЕМЕННЫЕ АНАЛОГИ «ТУНДРОСТЕПНЫХ» СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ

На одном из участков с разнотравно-осочковой микротермно-криофитностепной растительностью (южный склон эрозионной террасы с выходами песчаника в 6 км от берега бухты Сомнительной). В. Д. Петровским была взята поверхностная проба почвы, в которой Т. Д. Давидович [Давидович, Иванов, 1976] определила состав пыльцы и спор. Так впервые был выявлен современный полный аналог позднеплейстоценовых «тундростепных» спорово-пыльцевых спектров: споры *Selaginella sibirica* составляют 97% от общего количества пыльцы и спор. Древесно-кустарничковая группа представлена единичными зернами дальнезаносной пыльцы *Betula exilis*, *Alnus fruticosa*, *Pinus pumila* и местной — кустарничковых видов *Salix*. В тра-

вяно-кустарничковой группе пыльцы сложноцветных 58% (в том числе полевой 50%), гвоздичных 12%, злаков 15%, осоковых и крестоцветных по 5%, лютиковых, валерьяны, горечавки и розоцветных (вместе) 10%.

Сходный во многом современный спектр получен Т. Д. Давидович и для высокогорной разнотравно-типчаково-плаунковой степи в среднем течении Индигирки (прил. 1, описание 1 А. А. Коробкова): 80% спор *Selaginella sibirica*; в травяно-кустарничковой группе (9%) пыльцы гвоздичных 57%, сложноцветных 37% (в том числе полевой 12%), осоковых и вересковых по 2%, *Polygonum* и маревых¹² по 4%; однако в заносной из лесного пояса древесно-кустарничковой пыльце (4%) *Pinus pumila* 64%, ольховника 10%, березок секции *Nanae* 8%, лиственницы 11%. В почвенных пробах из степей лесостепного пояса (тот же район) споры составляют 1—5%, древесно-кустарничковая пыльца 10—40% (*P. pumila* 39—46%, *Larix* 8—44%, *Alnus* 10—31%, *Betula* sect. *Nanae* 0—2%), пыльца трав и полукустарничков 56—89% (*Artemisia* 15—79%, гвоздичные 8—35%, злаки 4—14%, *Eritrichium* до 16%).

Ксерофитный и криоксерофитный комплексы Чукотской тундры в целом. В заключение рассмотрим сводный список ксерофитов и криоксерофитов Чукотки (обозначения, как в аналогичном списке для Якутии).

Микротермные ксерофиты: *Helictotrichon krylovii*, *Poa botryoides*, *Festuca lenensis*, *Carex duriuscula*, *Potentilla nudicaulis*, *Eritrichium sericeum* ssp. *sericeum*.

Микротермные мезоксерофиты: *Selaginella sibirica*, (*)*Poa ochotensis*, *Carex obtusata*, *C. pediformis*, *Cerastium arvense*, *Silene repens*, *Pulsatilla multifida*, *Arabidopsis bursifolia* ssp. *bursifolia*, *Erysimum hieracifolium* s. l. (*E. boreale*), *Draba nemorosa*, *Potentilla jacutica*, *Potentilla arenosa*, *Vicia macrantha*, *Cnidium cnidifolium*, *Androsace septentrionalis*, *Phlox sibirica*, *Galium verum*, *Aster alpinus*, *Artemisia laciniata* s. l., *Senecio integrifolius* s. l.

Микротермные ксеромезофиты: *Helictotrichon dahuricum*, *Bromus punpelliianus*, (*)*B. irtutensis* s. l., *Cerastium maximum*, *Rosa acicularis*, (*)*Hedysarum dasycarpum*, *H. mackenzii*, *Campanula langsdorffiana*, *Roegneria macroura*, *R. jacutensis*, *R. borealis*.

¹² Пыльца маревых (*Chenopodiaceae*) составляла характерный «малый компонент» спорово-пыльцевых «тундростепных» спектров многих внутренних районов Западной и Восточной Берингии и многих более западных частей Евразии в криоаридные интервалы позднего плейстоцена. Любопытно, что единственным источником поступления пыльцы маревых в почву современных высокогорно-степных участков в районе взятия данной пробы могла служить лишь *Chenopodium prostratum* из вторичных галофитных и других открытых группировок нижнего (лесостепного) пояса; несомненно вертикальный перенос пыльцы в большом количестве в диапазоне 400 м.

Микротермные ксерофиты: *Allium strictum*, *Smelowskia alba*, *Alyssum obovatum*, (*)*Saxifraga spinulosa*, *Thlaspi cochleariforme*.

Гемикриофильные ксерофиты: *Calamagrostis purpurascens*, (*)*Poa filiculmis*, *P. glauca*, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Draba cinerea*, *D. parvisiliquosa*, *Potentilla crebridens* s. l., *Astragalus inopinatus* ssp. *oreogenus*, (*)*A. pseudadsurgens*, *Oxytropis vassilezenkoi* ssp. *substepposa*, *O. schmorgunoviae*, *Bupleurum americanum*, *Thymus oxyodontus*, *Leontopodium kurilense*, *Saussurea schanginiana*.

Гемикриофильные мезоксерофиты и ксеромезофиты: *Agrostis vinealis* ssp. *kudoii*, *Bromus ornans*, *Kobresia filifolia* ssp. *subfilifolia*, *Salix recurvigemis*, *Betula extremiorientalis*, *Dianthus repens*, *Ranunculus affinis*, *Braya (Torularia) humilis* ssp. *arctica*, *Potentilla stipularis*, *Polemonium boreale*, *Polygonum laxmannii*, *Gastrolychnis tenella*, *Astragalus tugarinovi*, (*)*A. kolymensis*, *Myosotis asiatica*, *Artemisia borealis*, *Arnica iljinii*.

Гемикриофильные ксеропетрофиты: *Woodsia ilvensis*, *Juniperus sibirica*, *Minuartia verna*, *Arenaria tshuktschorum*, *Erysimum pallasii*, *Lesquerella arctica*, *Potentilla anadyrensis*, *P. anachoretica*, *Phlojodicarpus villosus*, *Dracocephalum palmatum*, *Artemisia kruhsiana* ssp. *kruhsiana*, *Chamaenerion latifolium*.

Криофильные ксерофиты, мезоксерофиты, ксеропетрофиты (неполный перечень; включены преимущественно ксеротермные элементы): *Koeleria asiatica*, *Festuca auriculata*, *F. brevissima*, *F. baffinensis*, *Bromus arcticus*, *Roegneria villosa*, *Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris*, *C. hepburnii*, (*)*C. macrogyna*, *C. petricosa*, *C. glacialis*, *Arenaria capillaris* ssp. (амфиберингийская криоксерофильная раса), *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Silene stenophylla*, *Gastrolychnis macrosperma*, *G. ostfeldii*, *G. apetal* ssp. *attenuata*, *G. affinis*, *Ranunculus grayi*, *Papaver pulvinatum* ssp. *tshuktschorum*, *P. radicum* ssp. *occidentale*, (*)*Papaver microcarpum* ssp. *czekanowskii*, ssp. *microcarpum*, *Dicentra peregrina*, (*)*Arabidopsis bursifolia* var. *beringensis*, (*)*A. tshuktschorum*, *Smelowskia jurtzevii*, *Ermania parryoides*, *Draba subcapitata*, *D. lonchocarpa*, *D. nivalis*, *Saxifraga monticola*, *S. nivalis*, *S. funstonii*, *Potentilla nivea*, *P. chamissonis*, *P. pulchella*, *P. wrangelii*, *P. beringensis*, *P. rubricaulis* s. l., *P. anjuica*, *P. xtschaunskiana*, *Dryas integrifolia* var. *canscens*, *D. incisa* var. *cana*, *Astragalus richardsonii*, *Oxytropis semiglobosa*, (*)*O. sverdrupii*, *O. wrangelii*, (*)*O. uschakovii*, *O. tshuktschorum*, *O. ochotensis*, *Androsace semiperennis*, *Phlox alaskensis*, (*)*Eritrichium sericeum* ssp. *arctisibiricum*, *E. tshuktschorum*, *Cryptantha spicu-*

lifera sl., ***Castilleja elegans*, *Pedicularis amoena*, ***P. lanata*, (*)*P. adamsii*, (*)*P. villosa*, **Plantago canescens* ssp. *jurtzevii*, ***Erigeron compositus*, ***E. hyperboreus*, ***Antennaria compacta*, **(?)*Artemisia arctisibirica*, ***A. glomerata*, **A. senjavinensis*, ***A. furcata*, ***A. richardsoniana*, ***Arnica angustifolia*, *Senecio jacuticus*, ***S. resedifolius*, ***S. hyperborealis* ssp. *hyperborealis*, *(?)*Taraxacum soczavae*, *Crepis chrysantha*, ***C. nana*.

Факультативные континентальные гадофиты: ***Triglochin maritimum*, ***T. palustre*, ***Puccinellia hauptiana*, *P. sibirica*, ***Hordeum jubatum*, **Chenopodium glaucum* var. *pusillum*, **Monolepis asiatica*, ***Gentiana barbata*, ***G. prostrata*, ***G. detonsa*, ***Lomatogonium rotatum*, ***Primula borealis*, ***P. nutans*, ***Armeria arctica*.

В отличие от приведенного выше перечня ксерофитов Северо-Восточной Якутии в этот список дополнительно включены микротермные и гемикриофильные ксеромезофиты, а также многие криоксерофиты, подчас играющие заметную роль в тундростепных и криофитностепных сообществах Чукотки. Соотношение в рассматриваемом комплексе некоторых экологических и географических групп показано в табл. 3.

Из табл. 3 видно, что (без учета ксеромезофитов и криоксерофитов) ксерофитный комплекс Чукотки вдвое беднее такового Северо-Восточной Якутии, причем обеднение особенно резко заметно в группе микротермных растений (30 видов против 103 в Северо-Восточной Якутии: среди ксерофитов — 6 против 27, ксеропетрофитов — 4 против 20, мезоксерофитов — 20 против 56). Добавим, что почти все микротермные и гемикриофильные ксерофиты, мезоксерофиты и ксеропетрофиты Чукотки встречаются в степях Северо-Восточной Якутии, так что ксерофитный комплекс Чукотки — всего лишь сильно обедненный дериват такового Северо-Восточной Якутии. Иная ситуация — в обширной группе криоксерофитов Чукотки, где из 78 видов 24 — амфиберингийские таксоны, не заходящие или едва заходящие в Якутию, 21 — чукотские или чукотско-охотские эндемики. Некоторые из последних представлены осколочными, реликтовыми популяциями на ксеротермных экотопах в тундровой зоне; отнесение таких видов к криоксерофитам условно и нуждается в уточнении на основе экспериментального культивирования.

Сравнение табл. 1 и 3 показывает, что доля амфиберингийских таксонов в ксерофитном комплексе Чукотки возрастает до свыше половины против около четверти в Северо-Восточной Якутии. Повышение доли распространенных и в Америке таксонов происходит на фоне общего сокращения видового богатства всех групп, что в меньшей степени проявляется среди мезоксерофитов, в числе которых доля амфиберингийцев приближается к 2/3 (в группе микротермных ксеромезофитов — 70%), среди микротермных ксерофитов она равна 16,7% (1 вид из 6 —

Распределение азнатских и амфиберингийских таксонов по различным экологическим группам ксерофитного комплекса Чукотской тундры

Экологические группы	Число видов и подвидов						сумма двух предыдущих показателей
	всего		в том числе				
	всего	% от числа видов комплекса (в скобках с учетом криоксерофитов)	азнатских (не переходящих в Америку)	эндемичных Азии и средних районов	замещенных в Америке близкими таксонами	известных из Америки	
Микротермные ксерофиты	40	47,0(24,5) 7,1(3,7)	20/50 * 5/53,3	3/7,5 1/16,7	9(15)**/22,5(37,5) 4/66,7	20/50 1/16,7	29(35)/72,5(87,5) 5/83,3
мезоксерофиты и ксеромезофиты	29	34,4(17,8) 22,4(11,7)	12/40 9/4,5	2/6,7 1/5	4(7)/13,8(24,1) 4(5)/21,1(26,3)	18/60 11/55	22(25)/75,9(86,2) 15(16)/78,9(84,2)
ксеромезофиты	40	41,8(6,1) 5,9(3,1)	3/30 3/75	1/10 0/0	0(2)/0(20) 1(2)/20(40)	7/70 1/25	7(9)/70(90) 2(3)/40(60)
ксеропетрофиты	5	5,9(3,1) 52,9(27,6)	3/75 22/48,9	0/0 15/33,3	1(2)/20(40) 7(10)/15,6(22,2)	23/51,4 6/37,5	30(33)/66,6(73,3) 10(12)/62,5(75)
Гемикриофильные ксерофиты	16	18,8(9,8) 20(10,4)	10/62,5 6/35,3	7/43,7 3/17,6	4(6)/25(37,5) 2(3)/11,8(17,6)	23/51,4 6/37,5	13(16)/76,5(94,1) 7/58,3
ромозофиты	17	20(10,4) 14,1(7,36)	6/35,3 6/50	3/17,6 5/41,7	2(3)/11,8(17,6) 1/8,3	11/64,7 6/50	13(16)/76,5(94,1) 7/58,3
ксеропетрофиты	12	14,1(7,36) 100(52,1) (47,9)	6/50 42/49,4 34/43,6	5/41,7 18/21,2 27/34,6	10(21)/12,8(26,9) 16(29)/18,8(34,1) 10(21)/12,8(26,9)	44/56,4 43/50,6 44/56,4	54(65)/69,2(83,3) 59(72)/69,4(87,7) 54(65)/69,2(83,3)
Итого микротермных и гемикриофильных видов	85	100(52,1) (47,9)	42/49,4 34/43,6	18/21,2 27/34,6	16(29)/18,8(34,1) 10(21)/12,8(26,9)	43/50,6 44/56,4	59(72)/69,4(87,7) 54(65)/69,2(83,3)
Криоксерофиты	78	93,6(47,9) 100	34/43,6 76/46,6	27/34,6 45/27,6	10(21)/12,8(26,9) 26(49)/16,0(30,1)	44/56,4 87/53,4	54(65)/69,2(83,3) 113(136)/69,3(83,4)
Всего	163	100	76/46,6	45/27,6	26(49)/16,0(30,1)	87/53,4	113(136)/69,3(83,4)

* Числитель косой дробки — число видов и подвидов, знаменатель — то же в процентах от числа видов данной группы, указанное в первой графе той же строки.
 ** При определении приведенного первого (вне скобок) значения данного показателя в каждой группе растений таксонов учитывался только один, наиболее близкий к американскому сородичу; приведенное в скобках значение определено с учетом всех представленных на Чукотке таксонов каждой группы, имеющей близких сородичей в Америке.

Carex duriuscula), среди микротермных ксеропетрофитов — 25% (1 вид из 4 — *Alyssum obovatum*); распределение амфиберингийцев по подгруппам гемикриофитов более равномерное. Почти все амфиберингийские виды ксерофитного комплекса Северо-Восточной Якутии (за исключением разве что *Artemisia frigida*, найденной недавно у южной границы Чукотской тундры) встречаются и на Чукотке: в ксерофитном комплексе Чукотки таких видов 43, не считая 44 видов амфиберингийских криоксерофитов (циркумпольно распространены лишь единичные микротермные и гемикриофильные представители комплекса и 9 криоксерофильных видов). Доля видов, замещенных в Америке близкими таксонами, в ксерофитном комплексе Чукотки в целом несколько ниже, чем в таковом Северо-Восточной Якутии, хотя в отдельных группах ситуация обратная (например, среди микротермных ксерофитов, гемикриофильных ксерофитов и ксеропетрофитов); вместе взятые амфиберингийские и замещенные в Америке таксоны составляют свыше 2/3 (около 70%) общего числа представителей ксерофитного комплекса Чукотки (28 микротермных, 30 гемикриофильных, 54 криофильных видов). Доля азиатских представителей комплекса, не имеющих близких таксонов в Америке, составляет менее 1/5, повышаясь до 1/4—1/2 в группах собственно ксерофитов и ксеропетрофитов и понижаясь до 5—15% среди мезоксерофитов и ксеромезофитов. Наконец, участие в комплексе эндемиков и субэндемиков Северо-Восточной Азии на Чукотке несколько ниже, чем в Северо-Восточной Якутии: 22,4% (без учета криоксерофитов) против 30,3% (в группе криоксерофитов Чукотки 34,6%, т. е. свыше 1/3!). Наиболее высоким (свыше 2/5) остается оно в группах гемикриофильных ксерофитов и ксеропетрофитов, где различие с Северо-Восточной Якутией почти незаметно; ниже всего доля эндемиков в группе микротермных ксеропетрофитов (0) и мезоксерофитов (1 вид из 19 — *Arabidopsis bursifolia* s. str. — 5,3% против 19,6% в Северо-Восточной Якутии, к тому же отличия *A. bursifolia* от североамериканского *A. mollis* очень непостоянны, Юрцев, 1975б). По одному субэндемичному представителю содержат и группы микротермных ксерофитов (*Helictotrichon krylovii*) и ксеромезофитов (*Hedysarum dasycarpum*); 3 эндемичных и субэндемичных вида в группе гемикриофильных мезоксерофитов.

Общие выводы из сравнения табл. 1 и 3 и списков, на которых они основаны: 1) среди представителей ксерофитного комплекса Северо-Восточной Азии, сохранившихся в реликтовых степных комплексах Чукотской тундры, резко повышена доля таксонов, проникших на северо-запад Америки через осушавшийся шельф; 2) более холодостойкие ксерофиты (крио- и гемикриоксерофиты и микротермные с широкой толерантностью) имели больше шансов проникнуть на соседний материк через осушавшийся шельф, нежели более теплолюбивые микротерм-

ные степные растения; 3) среди ксерофильных видов, имеющих сходную термоклиматическую амплитуду толерантности, на соседний материк через шельф чаще проникали растения с более широкой эдафической амплитудой (в том числе лугостепные и лесостепные мезоксерофиты), нежели собственно ксерофиты и особенно ксеропетрофиты.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ РЕЛИКТОВЫХ СТЕПНЫХ КОМПЛЕКСОВ В НАСТОЯЩЕМ И ПРОШЛОМ

СХОДСТВО ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ ЗАСУШЛИВЫХ СЕКТОРОВ РАЗНЫХ ТЕРМИЧЕСКИХ ПОЯСОВ

Выше было показано на примере ныне существующей островной лесостепи в среднем течении Индигирки, что на определенной ступени нарастания континентальности и засушливости климата в подзоне северной тайги степные экосистемы захватывают доминантные позиции в ландшафте, оттесняя лесные экосистемы на подчиненные местоположения с дополнительным поступлением влаги, при этом лесные экосистемы в таком ландшафте по составу растений и других групп организмов и характеру почвы в целом ближе к местным степным, нежели к зональным северотаежным. На почвах с содово-сульфатным засолением формируется своеобразная галофитная растительность.

В полосе южных гипоарктических тундр (при более низком термическом уровне климата) сходную во многом картину можно наблюдать во внутренних, приледниковых районах Юго-Западной Гренландии [Böcher, 1949, 1954]: широкое распространение весьма обедненных гемикриофитных степей с господством *Carex supina* ssp. *spaniocarpa* на лессовых южных склонах (рН почв 6,5—7,6); гемикриофитно-криофитных степей с доминированием *Kobresia myosuroides*, содоминированием *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Calamagrostis purpurascens*, *Potentilla chamissonis*, *Artemisia borealis*, иногда *Dryas integrifolia* (тундростепные сообщества) на более пологих южных склонах и их обширных шлейфах, широких речных террасах (рН 6,2—6,6); ивняков *Salix glauca* (с ксерофильными травами на прогалинах), своеобразных кустарничковых тундр (кальцефильная американская раса *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, приземистая *Betula nana*, *Rhododendron lapponicum*) с примесью ксерофитов в нижних частях и в западинах южных склонов, на их подножиях (рН 5,8—6,9). Часто кустарнички образуют бордюр вокруг ивняков, занимаю-

щих днища ложбины, отделяя ивняки от *Kobresieteta* и степи. Наконец, в депрессиях пологих лессовых южных склонов с более обильным весенним увлажнением и вокруг усыхающих соленых озер значительные пространства занимают разреженные или умеренно сомкнутые группировки галофитов с эндемичными видами *Puccinellia*, *Gentiana detonsa*, *Lomatogonium rotatum*, *Primula stricta*, *Arabidopsis mollis*, *Braja linearis*, *Armeria scabra* (*A. arctica*), *Draba cana*, *Artemisia borealis*, *Calamagrostis purpurascens*, иногда *Dryas integrifolia*, *Kobresia myosuroides*, местами ксерогалофильными видами мхов и ксерофильными напочвенными лишайниками; почва летом при пересыхании растрескивается на мелкие полигоны и покрывается корочкой солей (карбонатное, реже содово-сульфатное засоление, рН 7,5—9,2). Климатические данные (вершина Зондре-Стрем-фиорда): средняя годовая температура —4,8°C, годовая амплитуда среднемесячных температур 28,8°, средняя температура июля 10,1°, средняя годовая сумма осадков 103 мм; глубина снега на протяжении почти всей зимы 0—15 см. Круглый год дуют фены со стороны ледника. Существенно, что признаки аридного почвообразования в Юго-Западной Гренландии выражены на продуктах выветривания гранитов и гнейсов Гренландского кристаллического щита (карбонатные и основные породы отсутствуют). Зональные (для Гипоарктики) кустарничково-моховые (с *Ledum decumbens*) и ерничково-моховые тундры (рН почвы 4,8—5,6) в этом засушливом районе отнесены на северные склоны гор и увлажненные участки долин, что сходно с позицией северотаежных лиственничников в окружении индигирской лесостепи.

Во внутренних перигляциальных районах Западной, Восточной и особенно Северной Гренландии, а также в засушливых внутренних перигляциальных районах островов Аксель-Хайберг и Элсмир мы встречаем почвенно-растительные комплексы аридных ультраконтинентальных вариантов подзон арктических и высокоарктических тундр [Beschel, 1963; Таргульян, Караваева, 1964; Tedrow, 1966, 1970; Holmen, 1957; Глазовская, 1973; Александрова, 1977]. Так, ситуация во внутренних районах Земли Пири, самой северной (83° с. ш.) суши земного шара, где выпадает приблизительно 25 мм осадков в год, а средняя температура июля 6°C [Holmen, 1957], соответствует крайне аридным пустыням: растительность целиком сосредоточена в оазисах (2—3% территории) — и у ручьев, и вблизи редких снежников. В оазисах на сухих местоположениях развиты разреженные группировки криоксерофитов (*Lesquerella arctica*, *Poa abbreviata*, *Gastrolychnis triflora*, *Draba cinerea*), сухие дриадовые и ивнячковые тундры, *Kobresieteta myosuroides*, кустарничково-травянистые криоксерофитные сообщества (*Dryas integrifolia* + *Kobresia myosuroides*; *D. chamissonis* s. l. + *Carex hepburnii*) с участием гемикриоксерофитов *Draba cinerea*, *Roeg-*

neria borealis s. l., *Calamagrostis purpurascens*, *Erysimum palasii* и др., континентальных криоксерофитов *Erigeron compositus*, *Taraxacum phymatocarpum*, *Carex hepburnii*, *Kobresia myosuroides*, *Potentilla chamissonis*, *P. pulchella*, *Lesquerella arctica*, *Gastrolychnis triflora*, *Draba arctogena* и др. (все виды общи с о-вом Врангеля); на лучше увлажненных участках травяно-моховые сообщества. На Земле Пири найдено 96 видов сосудистых растений.

На менее массивных высокоарктических островах Канадского архипелага норма осадков несколько выше (но, как правило, <100 мм/год), лето же намного холоднее и короче. Здесь и в «оазисах» развита разреженная высокоарктическая растительность без каких бы то ни было элементов криофитной степи, но с повышенной ролью подушковидных трав и особенно лишайников, мхов и водорослей. Исследования Тедрова выявили и здесь аридный тип почвообразования: широкое развитие солончаков в лучше увлажняемых весной депрессиях рельефа с отложением свободных карбонатов, соды, сульфата натрия; повсеместное формирование в почве на повышенных местоположениях карбонатного горизонта (на песчано-галечных отложениях он образуется только в горизонтах В и С); нейтральная — слабощелочная реакция почвы, насыщенность всего профиля. Гумусность таких почв невелика и иногда выражена лишь в поверхностном источенном горизонте с развитием почвенных водорослей; под одиночными «подушками» цветковых растений формируются гумусовые карманы. На более южных островах (Принс-Патрик и др.) рядом, но на низких местоположениях развиты бугорковатые осоково-кустарничково-моховые тундры с тундровыми торфянистыми слабокислыми почвами без признаков оглеения. Некоторые признаки аридного высокоарктического почвообразования прослеживаются на архипелаге Северная Земля и других при большем количестве осадков в сочетании с очень холодным и коротким летом, что резко сокращает период активного почвообразования. Максимальная аридность, как известно, установлена в «оазисах» Антарктиды, где период с положительными средне-суточными температурами отсутствует; отсутствуют и цветковые растения.

Итак, опустыненность высокоширотной растительности определяется сочетанием предельной лимитированности как тепла, так и влаги в разных соотношениях; там, где предельная континентальность климата в перигляциальных условиях проявляется в крайней скудности зимних и летних осадков при сравнительно теплом и солнечном лете континентальные криоксерофитные комплексы с участием гемикриоксерофитов достигают полярного предела суши (в оазисах), при обратном соотношении они отсутствуют не только в высокоарктических, но и в более южных тундрах, а разреженный покров растений

«холодных пустынь» образован не криоксерофитами, а скорее криомезофитами с широкой экологической амплитудой¹³.

Применительно к почвам уже делалось обобщение [Соколов и др., 1979] о принципиальном единстве аридного почвообразования во всех термических поясах — от ультрахолодных оазисов Антарктиды и высокой Арктики до степей и пустынь умеренного и жаркого климата (насыщенность, карбонатность, нейтрально-щелочная реакция, аккумулятивное гумусообразование, метаморфический характер преобразования минеральной части профиля почв) — и о глубоких принципиальных отличиях гумидных и аридных типов почв в каждом почвенно-климатическом поясе. Из приведенных выше ботанических фактов следует, что аналогичное обобщение можно сделать и в отношении растительного населения гумидных и ксеротических секторов различных климатических поясов, а следовательно, и об экосистемах тех и других в целом. Одно из проявлений этого «периодического закона географической зональности» [Григорьев, Будыко, 1956] — почти непрерывное распространение степной растительности в ультраконтинентальном секторе Азии — от Центральной Азии до Северо-Восточной Якутии и континентальной Чукотки. В современную геологическую эпоху межледниковой морской трансгрессии на северо-востоке Азии степная растительность образует многочисленные, хотя и мелкие, распыленные энклавы, достигающая господства в ландшафте над таежными комплексами лишь в межгорной котловине средней Индигирки; еще севернее тот же ряд зональной трансформации травянистых ксерофитных сообществ продолжен в перигляциальных областях Канадского архипелага и Гренландии, где имеются обширные массивы высокоширотной суши и крупные ледники, иссушающие климат; сходны не только структура и набор жизненных форм микротермоксерофитных (степных) и криоксерофитных травянистых сообществ, но и флористический состав (на уровне семейств и родов, частично секций, рядов и даже видов), а также и почвы; в целом ряде моментов сходна и ландшафтная структура растительного и почвенного покрова (один из важных индикаторов сходства — наличие подчиненных засоленных почв с галофитной растительностью). В холодных областях тундровые и лесотундровые гипоарктические комплексы соответствуют некоторой средней зоне по соотношению тепла и влаги и по степени континентальности климата; в собственно гумидных океанических вариантах господство вновь переходит к травя-

¹³ Изученный Колинво спорово-пыльцевой спектр полярной пустыни Северо-Западной Гренландии (Иглфилд; Tedrow, 1970, p. 59) резко отличается от тундростепных доминированием пыльцы *Saxifraga oppositifolia* (50%); 8% пыльцы ив, 7% осоковых, по 6% злаков и гвоздичных, по 5% заносной пыльцы сосен и папоротников.

нистым психрофильным комплексам лугов и кустарничково-травянистых «пустошей».

Вывод о существенном сходстве (принципиальном единстве) почвенно-растительных комплексов засушливых секторов разных термических поясов, подтвержденный эмпирическими данными, дает нам ключ к пониманию природы криоксеротических ландшафтов плейстоцена и, очевидно, может служить теоретической базой реконструкции и прогноза растительности и почв этих ландшафтов (разумеется, если с должным вниманием относиться не только к сходству, но и к отличиям разных зональных вариантов ксероморфных почв и растительности). Осуществление полярного и берингийского шельфов, установление единого антициклонального режима над скованным льдами океаном и вдвое выросшей сушей, резкое усиление континентальности и засушливости климата неизбежно должны были дать перевес и в высоких широтах ксерофитным и криоксерофитным комплексам, вызвать коренную перестройку всех элементов ландшафта, перевести доминирующие ныне таежные, тундровые и болотные комплексы на положение реликтов. Моделью почвенно-растительного покрова разных широтных полос осушенного полярного шельфа отнюдь не могут служить почвы и растительность большинства современных высокоарктических островов, окруженных холодным морским бассейном. В качестве модели можно использовать лишь рассмотренные выше ультраконтинентальные варианты почв и растительности засушливых районов, с поправкой на еще более холодные и малоснежные зимы, более короткое и сухое (а быть может, и несколько более теплое) лето.

КРИТИЧЕСКИЕ ПОРОГИ ГИДРОТЕРМИЧЕСКИХ СООТНОШЕНИЙ И КОНКУРЕНТНАЯ СПОСОБНОСТЬ СТЕПНЫХ КОМПЛЕКСОВ В ТАЕЖНОЙ И ТУНДРОВОЙ ЗОНАХ

Поскольку амплитуды толерантности степных и криоксерофитных травянистых комплексов, с одной стороны, гипоарктических таежных и тундровых, а также подгольцовых, с другой, существенно пересекаются, при реконструкции ландшафтно-климатических перемен необходимо принимать во внимание конкурентные отношения между названными антагонистическими комплексами, прежде всего, на склонах южных румбов, затем на высоких сухих местоположениях в долинах и на междуречьях. Учитывая взаимозависимость ландшафтных позиций степи и конкурирующих биоценозов, важно выяснить пороговые значения гидротермических соотношений, при которых тот или иной комплекс получает конкурентный перевес на своих «коренных» экотопах, а затем и во всей местности.

Сравнительно небольшие изменения засушливости климата (в пороговой области!) могут вызвать коренную перестройку почвенно-растительного покрова. В пользу этого говорит сопоставление климатических показателей иньяли-тебюляхской лесостепи и других остепненных котловин Северо-Восточной Якутии.

ШИРОТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КРИОКСЕРОТИЧЕСКИХ ЛАНДШАФТОВ ЗАПАДНОЙ БЕРИНГИИ

Анализируя различные случаи идентичности или родства степных растений Сибири и Америки [Юрцев, 1962, 1966; Yurtsev, 1963] с учетом эколого-географических особенностей таксонов, приходишь к выводу, что среди собственно степных (более или менее теплолюбивых) видов преобладают случаи викаризма на видовом уровне; об этом же свидетельствует и анализ ксерофитных комплексов Якутии и Чукотки (см. выше). Однако известна также серия примеров видовой идентичности степных ксерофитов Сибири и Америки; особый интерес представляет распространение *Artemisia frigida* и *Carex duriuscula* (*C. eleocharis*, *C. stenophylla* ssp. *eleocharis*), доминантных растений степей Забайкалья, Монголии, Казахстана и Великих Равнин Северной Америки (см. карты 12, 13). В распространении этих видов в Берингийском секторе наблюдается асимметрия: *A. frigida* проникла в тундровую зону на востоке провинции Юкон и восточнее дельты Маккензи, но отсутствует в реликтовых степях Чукотки и низовий Колымы, *C. duriuscula* найдена в ряде пунктов на Западной Чукотке, и на о-ве Врангеля, но на Аляске известна лишь в среднем и верхнем течении Юкона (таежная зона).

Открытие в 1977 г. реликтовых местонахождений обоих видов в стланиковой подзоне бассейна Анадыря на гребнях останцовых скал (*Carex duriuscula* на одной скале вместе с *Chaetochloa erecta* s. str.; (см. карту 14)) позволяет ставить вопрос о том, что в расселении степных ксерофитов из Азии в Америку наряду с северной трассой (полярный шельф и соседние низкогорья Чукотки к северу от горных ледников) существовал и более южный путь: через долины и низкогорья бассейна Омолона в низкогорья бассейна Анадыря, затем по Нижнеанадырской низменности в «ворота» между ледниками подножий Чукотского нагорья и северо-западного склона Корякского с выходом в центральную часть Берингийского шельфа под прикрытием с севера частично оледеневавших хребтов Чукотского полуострова и отсюда к долине Юкона и Юконскому плато [Юрцев, Коробков, 1979]. «Преимущество» этого пути (с точки зрения экологических требований более термофильных степных растений) заключалось в защищенности трассы с северной

стороны высокими горами, частично покрытыми льдом (за исключением продуваемой «трубы» на месте современного Берингова пролива). Условие, при котором могли осуществиться подобные миграции, — уход с зональной арены кедрового стланика и других подгольцовых крупных кустарников, кочкарно-пушицевых, мелкокустарничковых и кустарничковых моховых гипоарктических тундр и северотаежных редколесий; данные спорово-пыльцевого анализа говорят о том, что в одну из холодных фаз позднего плейстоцена это действительно имело место [Муратова, 1973];¹⁴ «тундростепные» спектры выявлены и в позднелайстоценовых отложениях центральных и умеренногорных районов Берингийского моста суши [Colinvaux, 1973]. Есть основание предполагать, что обращенные к Нижнеанадырской низменности склоны Чукотского нагорья экранировали влагу воздушных течений со стороны Тихого океана и глубоководной южной части Берингова моря, поэтому приледниковые ландшафты окраин низменности были комплексными, давая убежище также арктическим, арктоальпийским и гольцовым гемигигрофитам и хионофитам (включая субокеанические элементы), возможно, и подгольцовым кустарникам и стланикам (на положении реликтов); об этом косвенно свидетельствуют современные богатые и максимально гетерогенные флоры окраинных гор [Юрцев, Коробков, 1979]. С другой стороны, весьма показательны реликтовые находки в центральной части Корякского нагорья и в Пенжинском хребте американских криоксерофитов-кальцефитов *Erigeron compositus* и *Carex hepburnii*, также *Festuca lenensis* и *Carex supina* ssp. *spaniocarpa* (см. карты 5, 6, 8, 15).

Однако стоило только начаться потеплению и увлажнению климата, как быстрое восстановление господства в ландшафте Нижнеанадырской низменности и соседних низкогорий олиготрофных стлаников, кустарников, кустарничков, кочкарников, сфагновых и зеленых мхов, кустистых лишайников приводило к полному вытеснению типичностепных растений — за исключением разве что гребней останцовых скал, сложенных ультраосновными породами. Не в этом ли причина некоторых дизъюнкций ареалов термофильных степных растений через весь или почти весь Берингийский сектор (например, *Enneapogon borealis* = ? *E. desvauxii*: дизъюнкция от Селенгинской Даурии до сухих прерий штатов Юта и Аризона; *Astragalus agrestis* = *A. dasyglottis*, *Artemisia commutata* = *A. caudata* и др.)? По-видимому, не случайно и то, что именно *Carex du-*

¹⁴ Слои с абсолютным доминированием криоксеротического комплекса организмов (спорово-пыльцевые спектры; состав макроостатков растений, насекомых, крупных и мелких млекопитающих) выявлены и на высоких террасах р. Майн, правого притока Анадыря, в пределах «лесного острова» [Новейшие отложения..., 1980]; они сопоставляются со средне- или позднелайстоценовым похолоданием.

riuscula и *Artemisia frigida* (собственно степные виды) смогли пройти эту нелегкую трассу: это виды с высокой жизнестойкостью, покровообразователи, разрастающиеся на нарушенных (в том числе «сбитых» выпасом) участках. *C. duriuscula* устойчива к палам, а также к периодическому переувлажнению и умеренному засолению; на северо-западе Анюйского нагорья (верховья р. Лельвергыргын — сообщение В. В. Петровского), в среднем течении р. Паляваам, в бассейнах Анадыря [Юрцев, Коробков, 1979] и Юкона [Gjaerevoll, 1958] этот вид встречается и на вершинах скал в сухих зоогенных луговинах (на Аляске он найден на высоте 1180 м вместе с *C. obtusata*, на Анадыре — вместе с *Chamaerhodos erecta*).

Приуроченность реликтовых местонахождений некоторых термофильных степных видов к бассейну Анадыря заставляет предположить зональную дифференциацию ксерофитной растительности Чукотки и соседних пространств шельфа в эпохи его осушения. К северу от более высоких хребтов Чукотского нагорья, охваченных долинным оледенением, по их низкогорным северным отрогам могли расселяться вместе с ксерофитами, проникшими на территорию о-ва Врангеля, такие виды, как *Poa filiculmis*, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Oxytropis vassilczenkoi* ssp. *substepposa*, *Polygonum laxmannii*, *Astragalus tugarinovii*, *Thymus oxyodontus*, петрофиты *Alyssum obovatum*, *Dracocephalum palmatum*, *Artemisia kruhsiana* s. str. и др. Севернее, в область шельфа простирались ареалы *Festuca lenensis*, *F. auriculata*, *Calamagrostis purpurascens*, *Carex duriuscula*, *C. obtusata*, *Pulsatilla multifida*, *Arenaria capillaris* s. l., *Silene repens*, *Cerastium arvense*, *Potentilla arenosa*, *P. anachoretica*, *Eritrichium sericeum* ssp. *arctisibiricum*, *Artemisia arctisibirica* и многих других видов, перечисленных выше; к ним присоединялись на широте острова арктические таксоны *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Poa abbreviata* (2 подвида), *Artemisia richardsoniana*, *Puccinellia angustata*, *Gastrolychnis triflora*, *Potentilla wrangelii*, *Oxytropis wrangelii*, *O. uschakovii* и др. Можно думать, что лето было несколько теплее и намного суше, чем сейчас, во внутренних районах острова, а потому здесь могли существовать не только криофитные степи, но и гемикриофитные, а быть может, и обедненные микротермные на южных склонах низких холмов и гор.

В целом на широте о-ва Врангеля криоксеротические ландшафты еще имели северно-гипоарктический характер. В северной части арктической равнины (значительно севернее территории острова) природная обстановка могла приближаться к таковой в «области *Dryas*» Земли Пири: травянистые и кустарничково (дриадово)-травянистые криоксерофитные сообщества с участием гемикриоксерофитов типа *Calamagrostis purpurascens*, *Potentilla nivea*, *P. chamissonis*, *Erysimum palasi* и других, очевидно, занимали сухие нагреваемые склоны

долин с умеренным накоплением снега в зимнее время; вполне возможно, что равнинные высокие водоразделы с полигональным нанорельефом и «пустынным панцирем» из щебня и гальки оставались практически незаселенными из-за сухости в сочетании с холодом (как и сейчас на Земле Пири) или несли разреженную растительность из тех же криоксерофитов (*Carex hepburnii*, *Poa abbreviata*, *Gastrolychnis triflora* и др.). Южнее на широте о-ва Врангеля «холодно-аридная пустыня» на высоких водоразделах и террасах скорее всего замещалась травянисто-дриадовой тундрой, тундростепью или несомкнутой криофитной степью на том же мелкополигональном рельефе, с содоминированием криоксерофитов (*Carex rupestris*, *Kobresia myosuroides*, *Koeleria asiatica*, *Festuca auriculata*, *F. baffinensis*, *F. brevisima*, *Carex hepburnii*) и гемикриоксерофитов и микротермных ксерофитов (*Carex obtusata*, *Calamagrostis purpurascens*, *Poa glauca*, *Arenaria capillaris* s. l., *Selaginella sibirica*, *Aster alpinus* и др.), на щебнистых участках — разнотравно-дриадовой тундрой. На песчаных умереннозаснеженных склонах и высокой пойме, как и сейчас, произрастали красочные разнотравно-злаковые луга с *Bromus pumpellianus*, *Festuca cryophila*, в пойме — *Leymus interior* с *Pedicularis villosa*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Koeleria asiatica*, *Cerastium maximum*.

В нижних частях сухих склонов встречались контуры ивняков *Salix glauca* либо же ее мозаичные («парковые») сообщества с остепненно-луговым, кобрезиевым или криофитно-степным покровом на прогалинах; в пойме — ивняки *Salix lanata* ssp. *richardsonii* и *S. pulchra*, южнее — *S. alaxensis*. Моховые тундры с ярусом *Salix polaris* (южнее — и *Cassiope tetragona*, *Salix reptans*, на известняках — *Salix rotundifolia*, *S. reticulata*, *Dryas integrifolia*), очевидно, тяготели к депрессиям более снежных северных склонов, у подножья которых находили приют и хионофиты; с севера на юг в этих тундрах постепенно возрастало участие гипоарктических кустарничков, вдоль временных водотоков тянулись разнотравно-осочково-кобрезиевые дриадово-ивнячковые моховые сырые тундры (с *Kobresia simpliciuscula* и другими кальцефитами), сообщества *Carex lugens*. В низинных пушицево-осоковых эутрофных болотах, как правило, пересыхающих к середине лета, существенную роль играли злаки (*Calamagrostis holmii*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa alpigena* и др.). Очевидно, на днищах пересыхающих бессточных или слабосточных депрессий развивались арктические солончаки с видами *Puccinella* и др. Гемикриофитные и микротермные степные сообщества занимали более крутые южные склоны, к югу их роль в ландшафте возрастала; в гористых районах значительное распространение, по-видимому, получали петрофитные степи, группировки обитателей осыпей, щебнистые горные тундры. Очень вероятно, что в горных долинах современной материковой Чукотки — вне районов интенсив-

ного развития ледников (к западу и юго-западу от последних) — существовали реликтовые островки листовенных редколесий, участки ерников и ольховников, но роль их в ландшафте и участие в пылевом дожде были ничтожно малы¹⁵. С другой стороны, изолированные находки на известняках хр. Черского таких высокоарктических криоксерофитов-кальцефитов, как *Poa abbreviata*, *Festuca baffinensis*, *Draba subcapitata*, говорит о значительном их продвижении к югу в криоксеротические интервалы плейстоцена, возможно, вдоль северных окраин горных ледников.

ДОЛГОТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КРИОКСЕРОТИЧЕСКИХ ЛАНДШАФТОВ БЕРИНГИИ

Сравнивая состав ксерофитных группировок северо-востока Азии и северо-запада Северной Америки, включая Чукотскую тундру, арктическую Аляску и Канадское побережье, острова Врангеля, Банкс и Виктория, приходишь к заключению о существовании значительных региональных (провинциальных) отличий между ксерофитными и криоксерофитными сообществами азиатского и американского секторов Большой Берингии. Наиболее вышукло эти отличия проявлялись к югу от краевых широтных хребтов Чукотки и Аляски и на большем удалении от Берингова пролива. Выше было показано, что комплекс микротермных и гемикриофильных ксерофитов Чукотской тундры — лишь обедненный дериват степного комплекса горной Северо-Восточной Якутии, несомненно, явившейся основным очагом формирования этого комплекса и его сохранения в эпохи гумидизации климата Крайнего Северо-Востока. В свою очередь, степная флора горного северо-востока Якутии в основе своей производна от более мощных очагов ксерофитного формообразования, существовавших в расположенных южнее и юго-западнее областях Евразии и лишь отчасти в Северной Америке (*Agropyron karawaewii*, *Arabis turczaninowii* и ряд других таксонов); однако и во внутренних районах Верхояно-Колымской горной страны происходило автохтонное формирование ксерофитов и криоксерофитов, что весьма вероятно для ряда групп горно-степных и арктоальпийских полыней [Крашенинников, 1943; Коробков, 1974], остролодочников, лапчаток и крестоцветных [Юрцев, 1962, 1964б]. В Северной Америке интенсивное формирование ксерофитов, ксеропетрофитов и криоксерофитов в неогене происходило в области Кордильер [Leopold, Mac-

¹⁵ Обратим внимание на постоянное присутствие пыльца листовенных в опорном разрезе Дуваный Яр в низовьях Колымы, включая «ледовый» комплекс позднего плейстоцена [Шер и др., 1979].

Ginitie, 1972], их восточных предгорий и соседних равнин; на Аляске и Юконе влияние кордильерского очага ксерофитизации особенно ощутимо во внутренней части Юконского плато и соседних горных районах и межгорных котловинах в пределах таежной зоны [Batten e. a., 1979], но уже в осевой части хр. Брукса и в горах Ричардсона (левобережье Маккензи) выражено намного слабее [Porsild, Cody, 1968].

Наиболее сильное влияние северо-восточнокутского степного «центра» отмечается в западных районах Чукотской тундры (север Аноийского нагорья, район Чаунской губы) и отчасти во внутренних частях бассейна Анадыря; часть азиатских ксерофитов, ксеропетрофитов и криоксерофитов распространена в центральных и даже восточных нагорьях Чукотки (*Dra-coccephalum palmatum*, *Thymus oxyodontus*, *Potentilla anachoretica*, *Festuca auriculata*, *Oxytropis vassilczenkoi* ssp. *substepposa*, *Taraxacum soczavae* и др.), хотя на Чукотском полуострове их значительно меньше. О широком распространении азиатских ксерофитов и криоксерофитов в Чукотском секторе осушенного полярного шельфа говорит присутствие сейчас на о-ве Врангеля двух видов типчака (*Festuca lenensis* — карта 15, 1 и *F. auriculata*; первый отсутствует в Америке и может служить эмблемой степных комплексов континентальных районов Северо-Востока), также северной расы *Eri-trichium sericeum*, *Artemisia arctisibirica*, *Potentilla anachoretica*, *Senecio integrifolius*. Очень возможно, что ленский типчак проник на остров по сухим степным склонам речных долин бассейна Палеоколымы; той же трассой, хотя и по иным местобитаниям, могли проникнуть на территорию острова также отсутствующие в Америке *Leymus interior*, *Stellaria fischeriana*, *Rumex graminifolius* s. str., *Papaver pulvinatum*, *Pedicularis villosa*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula* и др. О-в Врангеля связан с материком высоким участком шельфа, восточнее которого расположена обширная депрессия Чукотского бассейна; через последнюю проходит крупная подводная долина («Hope Sea Valley»), бассейн которой объединял Амгуэму и более восточные текущие на север и восток реки Чукотского полуострова, а также реки Аляски, ныне впадающие в залив Кодебу (Ноатак, Кобук) и отчасти в залив Нортона [Юрцев, 1974б]. Судя по топографии дна Чукотского бассейна и наличию нескольких затопленных дельтовых образований, здесь было мало высоких сухих участков, преобладали пересыхающие летом болотистые луга, возможно, с крупными участками солончаков и солеными озерами; севернее проходила невысокая, плоская сухая гряда с выходами коренных пород, тянувшаяся к западным низким отрогам хр. Брукса и отделенная от азиатского выступа высокой суши (район островов Врангеля и Геральда) глубоким и широким каньоном. Эти низина и каньон могли послужить барьером для небольшой части азиатских ксерофитов и криоксеро-

фитов, расселявшихся с юго-запада; другие криоксерофильные растения, напротив, использовали упомянутую гряду как миграционную трассу (азиатский вид *Festuca brevissima*, американские — *Erigeron compositus*, *Senecio hyperborealis* s. l., *Poa abbreviata* ssp. *jordalii* и др.).

Впадина Чаунской губы и низменности с окружающим низкогорьем, очевидно, были очагом повышенной ксерофитизации растительного покрова. Этот район сообщался широким неоледеневавшим коридором с бассейном Анадыря, сам же он входил в бассейн Палеоколымы. Не случайно захождение сюда некоторых элементов более южной полосы ксерофитной растительности (*Carex duriuscula*, *Astragalus pseudadsurgens*, *A. inopinatus* s. l., *Phlojodicarpus villosus* и др.). Вероятно, здесь повышенную роль играли сообщества *Helictotrichon krylovii*. *Carex pediformis*, *Arenaria tshuktschorum* и другие, часть из которых в период деградации ледников Амгуэмо-Куветского горного массива по долине Паляваама проникла в глубь Чукотского нагорья (*Helictotrichon krylovii* и *Astragalus pseudadsurgens* достигли Амгуэмской котловины).

В центральной части Берингийского моста суши и на вдававшихся в нее низкогорьях обоих материков (Берингийский перешеек: Юрцев, 1973б, 1974б) набор азиатских и американских ксерофитов и криоксерофитов был несколько беднее, чем в чукотском и аляскинском континентальных подсекторах Берингийского сектора соответственно. Здесь, очевидно, наблюдалось смешение активно расселявшихся представителей азиатского и американского ксерофитных комплексов и контакт чукотских и аляскинских популяций тех видов, что достигли амфиберингийского распространения раньше; последующая трансгрессия уничтожила зону смешения. Тем не менее тех выше 40 видов ксерофитов, что представлены по обе стороны Берингова пролива, вполне достаточно для образования разнообразных степных, петрофитностепных, криофитностепных и тундростепных группировок. Вспомним, что в перигляциальных районах Юго-Западной Гренландии эти категории сообществ определяют физиономию растительного покрова, хотя разнообразие ксерофитов здесь значительно ниже, чем, скажем, на о-ве Врангеля, а микротермные ксерофиты отсутствуют. В значительной степени своеобразие ксерофитных комплексов Чукотки и Аляски определяется набором ксеропетрофитов (карта 16). В период своего активного расселения через внутренние районы Берингийского моста суши многие ксерофильные виды несомненно входили в широкий круг сообществ (степи, криофитные степи, тундростепи, остепненные тундры и луга) и открытых сериальных группировок засушливых экотопов.

Значительные флористические отличия степных группировок горных районов Чукотки и Аляски отнюдь не означают

ослабленности контакта между обоими региональными степными комплексами в плейстоцене; ведь и в различных степных (особенно горно-степных) провинциях Азии и Северной Америки флористический состав степной растительности значительно отличается даже в пределах непрерывной степной зоны: существенно отличны природная обстановка в разных степных очагах, история формирования и переживания критических периодов (гумидизации, оледенений и др.). Большое значение для формирования ксерофитных комплексов Чукотки и Аляски имели, соответственно, мощные восточносибирско-монгольский и кордильерский очаги ксерофитного видообразования. Наконец, «узким местом» во флористическом обмене степными растениями между двумя материками, вероятно, всегда был низменный район Берингова пролива — отчасти из-за слабо расчлененного (на большом протяжении) рельефа, отчасти из-за лучшего доступа сюда тихоокеанско-южноберингийских воздушных масс, отчасти из-за тектонической мобильности, что приводило к более частому вторжению моря в центральные районы «моста».

ШИРОТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КСЕРОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОСТОЧНОЙ БЕРИНГИИ

На территории Аляски, Юкона и соседних не покрытых материковым льдом районов Канады, несомненно, также имела место зональная дифференциация ксерофитной растительности, следы которой сохранились в современной флоре этих территорий. Так, степные сообщества крутых южных склонов, выступов высокой поймы и других ксеротермных экотопов в верхнем (отчасти среднем) течении р. Юкон, к югу от хребта Брукса, включают: 1) виды, общие со степями Северо-Востока и более отдаленных районов Азии: *Artemisia frigida* (см. карту 12), *A. laciniata* s. l., *Alyssum obovatum* (-*A. americanum* (см. карту 9), *Calamagrostis purpurascens*, *Helictotrichon hookeri* ssp. *hookeri*, *Carex duriuscula* (см. карту 13), *C. obtusata* (см. карту 7), *C. supina* ssp. *spaniocarpa* (см. карту 8), *Pulsatilla nuttaliana* (= ? *P. multifida* (см. карту 3), *Silene repens*, *Arenaria capillaris* ssp. (амфиберингийская раса), *Potentilla arenosa* (*P. hookeriana* auct.), *Bupleurum americanum*, *Potentilla multifida* s. l. и другие; 2) степные таксоны, викарные азиатским: *Artemisia rupestris* ssp. *woodii*, *A. alaskana* (близка к *A. kruhsiana* ssp. *multisecta* (см. карту 2), *Chamaerhodos erecta* (ssp. *nuttallii* см. карту 14), *Potentilla pensylvanica* (родственна *P. nudicaulis*), *Festuca saximontana* (американский горно-степной типчак, родственный *F. lenensis* и особенно *F. pseudosulcata* и *F. kolymensis*, но с более короткими пыльниками см. карту 15, 2), *Poa interior* (из рода *P. attenuata* — *P. botryoides*), *Agropyron spicatum* (близкий к *A. jacutorum*; см. карту 17; тот и другой рассматри-

ваются как подвиды *A. strigosum* s. l.; Цвелев, 1976) *A. jukonense* (близкий к *A. dasystachyum* и якутскому *A. karawaewii*, карта 18; Караваев, 1968), *Leymus innovatus* (сорочид *L. secalinus* = *Elymus dasystachys*), *Arabidopsis mollis* (едва отличимый от *A. bur-sifolia* см. карту 21), *Linum perenne* (ssp. *lewisii*), *Aster alpinus* (ssp. *vierhapperi*), *Plantago canescens* (ssp. *septata*, см. карту 20), *Oxytropis splendens* (родствен *O. scheludjakoviae*, см. карту 4), *Astragalus striatus* (*A. adsurgens* ssp. *robustior*), *A. viciifolius* (*A. adsurgens* ssp. *viciifolius*); *Eurotia lanata* (родственная *E. lenensis*) и другие; 3) представителей американских, кордильерских ксерофитных групп: *Eriogonum flavum*, *Carex filifolia* (в Азию проник производный криоксерофильный вид *C. hepburnii*), *Erysimum angustatum*, *Pentstemon gormanii* (см. карту 16), *Phacelia mollis*, *Podistera yukonensis*, *Solidago decumbens* и др. [Hultén, 1968; Young, 1976; Murray, 1979; Batten e. a., 1979; Меррей, 1979]. Уже на южных склонах хр. Брукса некоторые термофильные элементы первой группы, большинство видов второй и все третьей отсутствуют, благодаря этому ксерофитные группировки по составу ксерофитов здесь беднее верхнеюконских и при этом ближе к чукотским, что справедливо и для флоры хр. Брукса, и гор Ричардсона в целом [Porsild, Cody, 1968]; ранее уже отмечалось повышенное участие американских криоксерофильных кальцефитов в кальцефитных группировках Чукотского полуострова. На северо-восточной части хр. Брукса и в горах Ричардсона, выдвинутых к полярному побережью и не подвергавшихся оледенению, набор ксерофитов включает ряд специфических элементов: *Thlaspi arcticum*, близкий к *Th. cochleariforme*, эндемичная *Smelowskia media* (на хр. Брукса — *S. porsildii* и *S. spathulatifolia*, на Чукотке — *S. jurtzevii* (см. карту 10)), *Douglasia arctica*, *Phlox richardsonii* и др. Наконец, даже во флоре юго-западной части Канадского архипелага, наряду с более широко распространенными ксерофитами и криоксерофитами (*Pulsatilla multifida*, *Potentilla arenosa*, *Calamagrostis purpurascens*, *Braya humilis* ssp. *arctica* и мн. др.), имеются специфические американские ксерофилы с узким ареалом, такие как *Phlox richardsonii*, *Mertensia drummondii*, *Plantago canescens* ssp. *richardsonii*, *Aster pygmaeus*, *Artemisia hyperborea*, также *Linum perenne* ssp. *lewisii* и др. Можно предположить, что коридор между северо-восточной окраиной Кордильерского ледового щита, ледниками хр. Брукса и Лаврентийским щитом [Rutter, 1978] продолжался от низовий Маккензи по осушавшемуся неширокому здесь шельфу к неоледеневавшей западной окраине нынешнего Канадского архипелага, причем растительность территории о-ва Банкс в позднем висконсине, возможно, напоминала по характеру синхронно существовавшую растительность о-ва Врангеля, хотя и была беднее из-за меньшей удаленности от побережья и от материковых льдов.

Существовал, по-видимому, еще один путь, по которому осуществлялся обмен холодостойкими (гемикриофильными и криофильными) ксерофитами между Азией и Америкой. Об этом говорит присутствие в верхних поясах южных засушливых районов Скалистых гор (штаты Колорадо, Юта, Нью-Мексико: Hitchcock, 1950) ряда ближайших сорочидей азиатских высокогорных (преимущественно субальпийских) видов злаков, компонентов Kobresieteta, криофитных степей и других субальпийских травянистых сообществ: *Ptilagrostis porteri* (родственен азиатскому *P. mongholica*, но особенно близок к забайкальско-южноохотскому *P. alpina*; Цвелев, 1977), *Helictotrichon mortonianum* (очень близок к *H. mongolicum*), *H. hookeri* ssp. *hookeri* (—*H. asiaticum*; кроме Скалистых гор, их сухих предгорий и верховий Юкона обычен в верхних поясах гор юга Восточной и Средней Сибири, Центральной и Средней Азии; в нижнем поясе в Азии замещен лугостенным ssp. *schellianum*, заходящим и в Центральную Якутию; в высокогорьях Кавказа и Западной Европы — *H. versicolor* s. l.; Цвелев, 1968, 1976). Отсутствие перечисленных растений в Северо-Восточной Азии заставляет предполагать, что миграции из Азии в Америку проходили в позднем плейстоцене по неширокой полосе шельфа вдоль оледеневавших крайневосточных нагорий Охотии и Корякии. Пути дальнейшего расселения в Америке, очевидно, пролегли вдоль северной и восточной окраин Кордильерского ледника по периодически открывавшемуся «коридору» между ним и Лаврентийским ледовым щитом [Ritchie, 1978, 1979; Rutter, 1978]; в этих районах и сейчас произрастает менее криофильный *H. hookeri* ssp. *hookeri* [Hultén, 1968]. Вероятно, тем же путем из Азии проникла в Центральную Берингию и далее на северо-запад Америки южносибирско-центрально-азиатская высокогорная *Potentilla biflora*, растущая в Азии нередко вместе с *Ptilagrostis mongholica* и *Helictotrichon mongolicum* на сухих карбонатных склонах [Малышев, 1965, 1968]. В изолированной амфиберингийско-северокордильерской части ареала она произрастает на карбонатных горных террасах и щебнистых выступах сырых шлейфов склонов, периодически обильно увлажняемых за счет стока с вышележащих склонов и таяния снежников подножий. В той же полосе — на восточно-берингийском участке трассы — вероятно, расселялся и чукотско-колымский криоксерофит-кальцефил *Oxytropis semiglobosa*, замещенный на юге Охотии близким *O. ajanensis*; однако этот вид, найденный и на многих островах у азиатского побережья Берингова моря, не достиг Америки, как и *Leontopodium kurilense*. Навстречу из Аляски в восточную часть Корякского нагорья проник *Erigeron compositus*, в Пенжинский хре-

бет — *Carex hepburnii* (карты 5, 6). Таким образом, по-видимому, существовала еще одна (Охотско-Берингийская) перигляциальная полоса растительности с ксерофитной составляющей; часть характерных элементов сохранилась на приморских скалистых склонах Охотского побережья, где найдена во многих пунктах и центральноазиатская *Saragana jubata* (последняя, кроме того, вдоль западной окраины Верхоянского хребта достигла известняковых гор в низовьях Лены; *Ptilagrostis mongholica* произрастает на известняках в верхнем течении Оленека и бассейне Котуя, однако во внутренних частях Верхояно-Колымской горной страны оба вида не найдены).

НЕКОТОРЫЕ СООБРАЖЕНИЯ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИМОРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ ЯКУТИИ В КРИОАРИДНЫЕ ИНТЕРВАЛЫ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА

Одна из трудных проблем палеогеографии позднего плейстоцена — реконструкция для криоксеротических эпох позднего плейстоцена ландшафтов и растительности Приморской низменности Якутии и других северных низменностей, сложенных алевритами (лессовидными суглинками) и пронизанными решеткой мощных ледяных жил. Подобные отложения американскими исследователями и частью советских [Томирдиаро, 1976] интерпретируются как лессы эолового происхождения, большинством советских авторов как озерно-аллювиальные осадки [Шер и др., 1979]. В настоящее время высокие суглинистые террасы Приморской низменности («едома») покрыты гипоарктической мохово-кустарничково-пушицевокочкарной тундрой, южнее — лиственничной северной тайгой и болотами с торфянистыми глеевыми почвами и близким залеганием водоупора вечной мерзлоты; однако в аридных условиях суглинистые плато — один из самых сухих экотопов, с тенденцией к накоплению солей в поверхностном слое; впрочем, летнее приповерхностное подтаивание ледяных жил служило источником влаги для сопровождающих их микрополос растительности. В целом же растительность полигональных систем Приморской низменности, по-видимому, была похожа на степные полигоны индигирской лесостепи, но со слабее выраженными западинами вдоль ледяных жил, с мезофитной или гемигигрофитной травянистой или травянисто-кустарничково-моховой растительностью микрозападин¹⁶. Здесь могли играть значительную роль и галофитные группировки окраин и днищ усыхающих озер; показательна находка солончакового растения *Thellun-*

¹⁶ Об этом же свидетельствуют находки макроостатков земноводных растений в толще едомы [Шер и др., 1979] в сочетании с лугостепными видами, а также костей рыб [А. К. Агаджанян, личное сообщение].

giella salsuginea на р. Шандрин в низовье Индигирки и на р. Чукочьей к западу от дельты Колымы (карта 19; основной ареал — на юге Сибири; кроме того, в Центральной Якутии, верховьях Юкона и в районе «свободного от льда коридора», вдоль восточного подножья Кордильер; Hultén, 1968; Коробков, 1975).

СУДЬБА КСЕРОФИТНЫХ И КРИОКСЕРОФИТНЫХ КОМПЛЕКСОВ В ГОЛОЦЕНЕ

Голоценовое потепление и увлажнение климата означали глубокий кризис ксерофитных и криоксерофитных комплексов северных территорий, равного которому в предшествующие межледниковья возможно не было [Киселев, 1976]. Наиболее основательное искоренение ксерофитной растительности произошло на северотаежных и тундровых суглинистых низменностях, где широкое развитие получили процессы термокарста, торфообразования и оглеения; эти пространства были быстро захвачены олиготрофными гипоарктическими комплексами кочкообразующих осоковых, кустарников, кустарничков, сфагновых и зеленых мхов. Убежищем ксерофитной растительности стали континентальные гористые районы (особенно межгорные котловины, а в их пределах крутые южные склоны и отчасти сухие участки высокой поймы), высокие песчаные террасы (в тундровой зоне), а в районах с морским климатом районы выходов карбонатных и основных силикатных горных пород (в особенности останцовые скалы, зоогенные сухие луговины) и даже сухие засоленные участки побережий. Выше было показано, что в таежных районах бассейна Колымы и в континентальном секторе Чукотской тундры, где сужение позиций степных комплексов было выражено намного сильнее, чем в горных котловинах бассейнов Яны и Индигирки, сохранился неодинаковый контингент ксерофитов. В многоснежных районах бассейна Колымы с более теплым летом степная растительность из-за конкуренции с кедровым стлаником, крупными кустарниками, лиственницей встречается более спорадически и сильнее привязана к крутым склонам крупных речных долин с выходами коренных пород, а потому, как правило, имеет петрофитный характер; обедненные и разреженные петрофитностепные группировки на щебнистых полужакрепленных южных склонах довольно обычны и в верхней части подгольцового пояса. Выше уже отмечалось, что некоторые эвриксерофильные степные виды на северо-востоке Якутии представлены петрофильными экотипами (например, *Artemisia frigida*, *Agropyron cristatum*). В Чукотской тундре вместе с редколесьями и стланиками исчезают многие термофильные ксерофиты и ксеропетрофиты, но появляются или усиливают позиции другие степ-

ные виды, предпочитающие обогащенный мелкоземом субстрат (*Helictotrichon krylovii*, *Carex duriuscula*, *C. obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*). Для сохранения этих видов решающим обстоятельством было отсутствие в тундровых районах таких мощных конкурентов, как кедровый стланик и лиственница, а также сдувание снега с верхних частей склонов зимними материковыми ветрами, програвание и иссушение воздуха летними фенонами. Некоторые же степные виды с широкой толерантностью как к температурному режиму, так и к почвенным условиям оказались устойчивы в обеих ситуациях (*Pulsatilla multifida*, *Potentilla arenosa*, *Carex pediformis*, *Festuca lenensis* и мн. др.).

Само по себе повышение летних температур в голоцене было положительным фактором для степных ксерофитов, если бы не побочные эффекты: усиление циклонического режима и других форм циркуляции воздушных масс, существенное увеличение количества зимних и летних осадков, глубины снежного покрова, выщелачивание почв, активизация олиготрофных комплексов и формируемой ими древесно-кустарниковой и гипоарктической тундровой растительности. Поэтому разобщенность степных очагов возрастала, а площадь их сокращалась, хотя в горах на крупных массивах крутых щебнистых южных склонов, где весь избыток влаги быстро удаляется из почвенного профиля, позиции петрофитностепных комплексов локально могли даже усиливаться.

Выше уже не раз приводились примеры крупных дизъюнкций ареалов континентальных ксерофитов на территории Берингийского сектора. Так, *Plantago canescens* ssp. *canescens* (карта 20) распространен в Центральной Якутии и в бассейне Яны, ssp. *jurtzevii* Tzvel. — в единственной точке — на о-ве Бол. Раутан в Чаунской губе, ssp. *septata* (Morris) Tzvel. — в верхнем течении Юкона, восточной части арктического склона и предгорьях хр. Брукса (изолированно в нижнем течении р. Ноатак: Young, 1974); в бассейне р. Маккензи и более южных районах восточных предгорий Скалистых гор, западной части арктического побережья Канады и на о-ве Виктория обитает особый подвид — ssp. *richardsonii* (Decne.) Tzvel. [Щелев, 1980]. *Arabidopsis bursifolia* s. l. (? *A. mollis*) демонстрирует дизъюнкцию (карта 24) от приколымских степных участков Западной Чукотки до среднего и верхнего течения Юкона (изолированно в пределах всего ареала *P. canescens* ssp. *richardsonii* и в Западной Гренландии), с промежуточным местонахождением у Перевальной на Амгуэме (возможно, заносным); однако на выходах известняков на северо-востоке Чукотского полуострова сохранились две крохотные популяции (на орнитогенных луговинах), преобразовавшиеся в самостоятельные таксоны (*Arabidopsis bursifolia* var. *beringensis*; *A. tschuktschorum*; Юрдев, 1975б). Не сохранись «случайно» промежуточные популяции *Plantago canescens* и *Arabidopsis*, мы имели бы дело

с очень крупными дизъюнкциями (через всю Чукотку), подобными которым мы встречаем в случае дизъюнкции между ареалами *Agropyron jacutorum* — *A. spicatum* (от низовой Колымы до среднего течения Юкона, см. карту 17), *Agropyron karawae-wii* — *A. jukonense* (от Индигирки до среднего течения Юкона, см. карту 18), *Artemisia kruhsiana* ssp. *multisecta* — *A. alaskana* (от верховий Колымы до низовой Юкона и п-ова Сьюард, см. карту 2), *Chamaerhodos erecta* ssp. *erecta* — *Ch. erecta* ssp. *nuttallii* (от среднего течения Анадыря до верхнего течения Юкона, см. карту 14), *Thlaspi cochleariforme* — *T. arcticum* (низовья Рау-Чау — восточная часть хр. Брукса) и т. д., между анадырско-колымскими и среднеюконскими популяциями *Artemisia frigida* (см. карту 12), западночукотскими и среднеюконскими *Carex duriuscula* (см. карту 13), янскими и верхнеюконскими — *Astragalus agrestis* (*A. dasyglottis*), центральночукотскими и среднеюконскими — *Alyssum obovatum* (см. карту 9), нижнеколымскими и верхнеюконскими — *Thellungiella salsuginea* (см. карту 19). Замечательно, что промежуточные малые популяции *Arabidopsis* и *Plantago* за время, истекшее с момента разрыва некогда сплошного ареала исходного типа, достигли морфологической обособленности подвидового и видового уровня, тогда как основные популяции — азиатская и американская — изменились значительно слабее. Все это говорит о масштабе преобразований растительного покрова Берингийского сектора в голоцене, сопровождавшихся вымиранием очень многих ксерофильных видов на всей или большей части этой территории, и об ускорении эволюции в обособленных малых реликтовых популяциях.

С рассмотренными примерами сходны (по масштабу) дизъюнкции между западночукотскими и крайневосточночукотскими популяциями (расами) ряда кальцефильных видов: *Hedysarum dasycarpum* — *H. mackenzii*, *Carex macrogyna* (северный тип; на крайнем востоке полуострова вместе с ней встречается ближайше родственная западноамериканская раса *C. petricosa*), *Braya humilis* ssp. *arctica*, *Oxytropis deflexa* var. *deflexa* — *O. deflexa* ssp. *dezhnevii*, *Phlox sibirica* — *Ph. alaskensis*. В двух последних случаях сибирская лесостепная раса, заходящая в низовья Колымы и соседние районы Чукотки, — бореальная и не строгокальцефильная, тогда как заходящая на восток и юго-восток Чукотского полуострова аляскинская — криоксерофильная и кальцефильная. Логично предположить, что формирование восточной (более специализированной криоксерофильной) расы происходило в эпоху одной из межледниковых морских трансгрессий на известняковых нагорьях Западной Аляски, когда сухие известняковые вершины, склоны и скалы могли послужить убежищем для степных и лугостепных растений во время экспансии таежных и гипоарктических тундровых комплексов в нижних поясах; западная (азиатская)

раса находила убежище на ксеротермных экотопах таежной зоны. (В литературе пока отсутствуют сведения о реликтовых степных сообществах на современной арктической Аляске). Не известно, смыкались ли перечисленные выше пары рас кальцефитов во время последнего крупного осушения шельфа в сартанское — позднеликсонсинское время (это наиболее вероятно для *Hedysarum*, *Carex*, *Braya*). Отсутствие этих видов сейчас на Центральной Чукотке можно было бы объяснить ограниченным распространением здесь собственно известняков, а также значительным развитием горного оледенения в этих районах в позднем плейстоцене (с одним из центров в Амгуэмо-Куветском горном массиве).

ПЕРИОДИЧНОСТЬ РАССЕЛЕНИЯ КСЕРОФИТОВ ЧЕРЕЗ БЕРИНГИЮ

Рассмотренные примеры вплотную сталкивают нас с вопросом о корреляции между масштабом дизъюнкций ареалов ксерофильных таксонов, степенью морфологической дивергенции обособленных географических популяций и давностью обособления. Ввиду неодинаковой скорости эволюции в разных систематических группах, в разных экологических ситуациях и в популяциях разного размера и разной генетической сложности однозначной корреляции ожидать трудно. Следует также учитывать возможность повторного и неоднократного смыкания ареалов ранее широко расселившихся ксерофильных таксонов после периодов разобщения их популяций во время морских трансгрессий; для случаев симметричной удаленности американской реликтовой популяции от побережий Берингова пролива можно предположить, что смыкание в эпохи регрессий происходило в районе осушенного пролива, с последующим вымиранием переходных гибридных популяций при новом погружении шельфа.

Наиболее полную информацию о числе берингийских соединений в позднем кайнозое дает анализ палеонтологических данных об эволюции и взаимодействии фаун мелких и крупных млекопитающих обоих материков [Шер, 1971, 1976; Sher, 1974; Repenning, 1967, 1978; Harington, 1978]. Однако далеко не каждое соединение сопровождалось настолько широким осушением шельфа (особенно в районе Берингова пролива), что ксерофитные и криоксерофитные комплексы получали перевес над (или хотя бы равные позиции с) таежными и тундровыми, так что мог осуществляться интенсивный обмен между степными флорами и фаунами Азии и Америки [Юрцев, 1976]. Такой обмен наиболее вероятен для позднего плиоцена — раннего плейстоцена [Шер, 1971, 1976; Sher, 1974; Шер и др., 1977, 1979; Гитерман, 1973, 1976], самого позднего плейстоцена

и, возможно, для среднего плейстоцена (если существовал «континентальный» перерыв между крестовской — коцебу и борельной — валькатленской-пелукской трансгрессиями: Hopkins, 1967, 1972; Хопкинс, 1976; Петров, 1976]; не ясно также, функционировал ли «свободный от льда коридор» в низовьях Анадыря во время предполагаемой континентальной фазы среднелепистоценового оледенения. Особого внимания заслуживает интервал 1,3—0,7 млн. лет назад, соответствующий поздней ирвингтонской фауне в Северной Америке, таманской в Европе (гюнц-миндель), *Carex Desceit* на Аляске и олерскому фаунистическому комплексу на северо-востоке Сибири [Guthrie, Matthews, 1974; Matthews, 1974в; Шер, 1976; Шер и др., 1977, 1979; Вангенгейм, 1977]; установлена отрицательная намагниченность стратотипа олерских слоев и слоев с олерской фауной из низовий Колымы; возраст ранней (основной) стадии олерской фауны и несколько более древней фауны *Carex Desceit* превышает 0,7 млн. лет. Данные по составу микро- и макроостатков растений и костных остатков млекопитающих обоих комплексов говорят о безлесном тундровом и лесотундровом ландшафте с сильной ксерофитной и даже галофитной компонентой, наличию вечной мерзлоты, хотя суровость зим не была еще столь велика, как в позднем плейстоцене, а лето, возможно, было несколько теплее. Очень важны данные Р. Е. Гитерман о присутствии пыльцы полупустынно-степных галофитов *Eurotia* и *Suaeda*, также *Selaginella sibirica* в олерских слоях; найдены макроостатки *Atriplex patula*, *Bulboschoenus* cf. *compactus* (= ? *B. planiculmis*; растение берегов засоленных водоемов), *Kobresia myosuroides* [Н. Я. Кац, С. В. Кац, 1973]. М. П. Гричук (А. В. Шер, личное сообщение) определила в тех же слоях пыльцу *Salicornia herbacea* и *Ephedra monosperma*. Она пришла к выводу о значительном распространении в «олерских ландшафтах» березовых и возможно лиственничных лесов, однако вопрос о степени облесенности этих ландшафтов нуждается в дальнейшем изучении. Более древние плиоценовые слои в низовьях Колымы, по данным Шера и других (1977, 1979), содержат свидетельства умеренно гумидных северотаежных и лесотундровых условий.

Есть все основания относить именно к интервалу 1,3— <0,7 млн. лет назад более ранний цикл обмена между степями Сибири и прериями Америки, в особенности случаи, когда обособленность азиатских и американских степных таксонов к настоящему времени достигла видového уровня или когда азиатские и американские степные типы успели с тех пор дифференцироваться на близкие виды или подвиды. В частности, к этому времени можно отнести проникновение в Америку предков *Eurotia lanata*, *Festuca saximontana*, американских форм полиморфной *Koeleria cristata*, *Poa interior*, *Leymus* (*Aneurolepidium*) *triticoides*, *L. innovatus*, *Carex douglasii* и многие др.

[Юрцев, 1962; Yurtsev, 1963], возможно, и предка *Populus tremuloides* (если нет более ранних ископаемых находок этого типа в Америке). Аналогичный этап в расселении степных элементов млекопитающих и птиц прослеживается и по данным зоогеографии [Чернявский, 1970, 1976; Кищинский, 1972, 1974; Воронцов, Ляпунова, 1976]. Это не означает, что в дальнейшем не мог возобновляться контакт в Центральной Берингии обособившихся азиатского и американского видов каждой пары; нельзя также полностью исключить первого проникновения в Америку *Artemisia frigida* и *Carex duriuscula* еще в раннем плейстоцене с последующим (возможно, неоднократным) возобновлением генного обмена в позднем (и среднем?) плейстоцене. При современном уровне изученности плейстоценовых флор Берингийского сектора датирование конкретных случаев флористического обмена между степями и прериями может быть только весьма приближенным и притом нередко альтернативным. Нет никаких оснований допускать существование степной зоны в Берингии в раннем плейстоцене или плиоцене — правильно говорить только о степных и других ксерофильных компонентах комплексных криоксеротических ландшафтов [Гиттерман, 1973].

Еще более древний (олигоцен — раннемиоценовый) возраст приходится допускать для проникновения предков североамериканских групп ковылей в Северную Америку, учитывая ранние неогеновые ископаемые находки их в формировавшейся в то время области прерий [Цвелев, 1977]; эти древние формы ковылей и праковылей (*Achnatherum*), очевидно, обитали в сухих и светлых сосновых или лиственных лесах и на лесных прогалинах — на южных склонах гор (что свойственно и сейчас многим американским видам). Из них позднее (в миоцене — плиоцене, в период становления флоры прерий) могли возникнуть степные виды (*Stipa spartea* и др.), сходные с евразийскими и восточносибирско-монгольскими тырсовыми ковылями, а также кордильерский горноксерофильный вид *S. neomexicana* из евразийской секции *Barbatae*, как это предполагает Н. Н. Цвелев. Однако двойная приспособленность степных ковылей к распространению их легких плодов вместе с длинноостистыми цветковыми чешуйками ветром и животными (зоохория) делает вполне вероятным и сравнительно быстрый перенос отдельных азиатских степных видов в область прерий теми многочисленными животными открытых и полукрытых сухих пространств, которые проникли в Америку из Азии в позднем плиоцене — раннем плейстоцене [Repenning, 1967, 1978; Шер, 1976; Вангенгейм, 1977]. Примером сравнительно поздней миграции (судя по ничтожной обособленности американской расы от монголо-даурской) может служить упоминавшаяся выше пара таксонов: *Enneapogon borealis* — *E. desvauxii*, также приспособленных к распространению плодов ветром и животными, крайне

устойчивых к выпасу (дизъюнкция от Селенгинской Даурии до южных короткотравных прерий); и здесь наиболее вероятен южный путь расселения — через «нижнеанадырский коридор». Комбинированная анемо- и зоохория типична для очень многих групп степных растений (виды *Stipa* s. l., *Calamagrostis*, *Agrostis*, *Helictotrichon*, *Agropyron* s. l., *Roegneria*, *Leymus*, *Festuca*, *Pulsatilla*); однако и при таком способе расселения вся трасса должна быть обеспечена местообитаниями, пригодными для нормального развития степных растений. Ксерофильные континентальные виды полыней [Коробков, 1973], а также многие крестоцветные (например, виды *Arabidopsis*, Юрцев, 1975б) имеют ослизняющиеся плоды или семена, что также может объяснить расселение сравнительно крупными квантами; в частности, очень вероятно, что *Arabidopsis bursifolia* s. l. (incl. *A. mollis*) проникла в Восточную Гренландию из Северо-Восточной Сибири через осушенный шельф и неоледеневавшие территории Канадского архипелага в поздневисконсинское время. Следует изучить также возможность переноса птицами плодов и семян *Carex*, *Potentilla* и представителей ряда других родов, часто находимых на сухих вершинах и гребнях останцовых скал; однако и в этом случае «кванты миграции» не могут быть очень велики.

В олигоцен-миоценовое время в рамках неморальных континентальных гористых ландшафтов могло произойти и проникновение в Америку через Берингию предков американской группы *Smelowskia* из родства *S. calycina* [Величкин, 1979] и проникновение на северо-восток Азии предка *Dicentra peregrina* [Юрцев, 1975а].

С другой стороны, пример локальных (монопопуляционных) берингийских эндемиков из родства *Arabidopsis bursifolia* s. l. и *Plantago canescens* s. l. позволяет думать, что в целом ряде случаев обособленность подвидового и видового уровня могла быть достигнута азиатскими и американскими реликтовыми популяциями степных растений всего за 10—14 тыс. лет, истекших со времени деградации позднеплейстоценовых криоксеротических ландшафтов Берингии. Ускорению видообразования во многих случаях способствовали гибридационные процессы (например, среди берингийских видов *Potentilla*).

НЕКОТОРЫЕ ЗАДАЧИ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Целый ряд положений данной работы представляет рабочие гипотезы, выдвигаемые для широкого обсуждения и апробации. Для дальнейшего прогресса в этой области (как и в остальных разделах берингиологии) необходима более тесная кооперация усилий исследователей азиатского и американского секторов Берингии и Мегаберингии. Для ботаников особенно важно

полнее выявить и всесторонне изучить реликтовые и зональные ксерофитные и криоксерофитные комплексы востока Северной и севера Центральной Азии, запада и севера Северной Америки (включая Гренландию), образованные этими комплексами растительные сообщества и экосистемы в целом. Неотложность задачи диктуется планетарно широкой проблемой сохранения генофонда северной флоры и растительного покрова Арктики от усиливающегося воздействия человека в связи с хозяйственным освоением природных богатств Севера. В программу дальнейших исследований целесообразно включить составление атласа карт распространения реликтовых ксерофильных и криоксерофильных видов растений (включая лишайники, мхи, микроскопические грибы) в Берингском секторе и Мегаберингии, комплексное монографическое изучение ключевых систематических групп, получение регулярной представительной серии эталонных рецентных спорово-пыльцевых спектров из почв реликтовых ксерофитных и криоксерофитных сообществ в разных подзонах и провинциях, а также из озерно-аллювиальных отложений в тех же районах. Вполне очевидно, что упомянутые ботанические работы должны планироваться, а результаты их обсуждаться в русле общих задач комплексной палеогеографической дисциплины — берингиологии [Hopkins, 1967].

ДИСКУССИОННЫЕ ВОПРОСЫ ПАЛЕОГЕОГРАФИИ БЕРИНГИИ

В центре внимания международного симпозиума по палеогеографии Берингии, организованного Веннер-Греновским фондом антропологических исследований и состоявшегося в замке Вартенштайн близ г. Глогница в Австрии (8—17 июня 1979 г.), были вопросы о характере позднелейстоценовых ландшафтов, экосистем и особенно растительности Берингии. Они обсуждены в докладах Ричи и Квинара [Ritchie, Swynar, 1979], Мэтьюза [Matthews, 1979], Гатри [Guthrie, 1979], Янга [Young, 1979], Шwegера [Schweger, 1979] и Эйгера [Ager, 1979].

Особый интерес представляют два взаимосвязанных вопроса: 1) представлял ли растительный покров Берингии в холоднотропических климатических фазы однородную травянистую растительность («тундростепь», «арктическую степь») или сложную тундростепную мозаику с сочетанием степных, тундровых и иных (луговых, болотных, водных, кустарниковых) сообществ? 2) как могла позднелейстоценовая растительность Севера прокормить разнообразную фауну крупных травоядных млекопитающих? Были ли «арктические степи» (или иные сообщества трав) высокопродуктивными? Каковы современные аналоги позднелейстоценовой растительности: пышные северные

прерии и луговые степи? Или, напротив, разреженные группировки сухих щебнистых тундр или полярных пустынь?

Концепции «арктической степи», как она изложена Мэтьюзом [Matthews, 1974b, 1976] и в несколько ином виде ранее — Гатри [Guthrie, 1968], было свойственно преувеличение гомогенности и пышности «арктической степи». Она представлялась как высокопродуктивный тип травянистой (преимущественно злаковой) растительности, господствовавшей в позднелейстоценовой Берингии и кормившей богатую фауну крупных и мелких травоядных млекопитающих, сравнимую по видовому разнообразию с фауной современной африканской саванны. Из участников симпозиума 1979 г. наиболее последовательно эту точку зрения отстаивал Гатри.

Преувеличение гомогенности «арктической степи» вызвало критику со стороны Шwegера [Schweger, Habgood, 1976], а представление о ее высокой продуктивности — со стороны Ричи [Ritchie, 1977; Ritchie, Swynar, 1979]. Шwegер показал, что в позднелейстоценовых спорово-пыльцевых спектрах из аллювиальных отложений многих крупных рек Северо-Центральной Аляски доминирует пыльца осоковых, злаки же и особенно полыни играют подчиненную или даже весьма скромную роль. Ричи установил путем подсчета абсолютного содержания пыльцевых зерен и спор в единице объема озерных отложений в разных слоях опорных разрезов (с радиоуглеродными датировками образцов из разных частей разреза), что плотность пыльцевого дождя в холоднотропических фазах (с господством пыльцы полыни, злаков, осоковых и разнотравья) была очень низка (<50—100 зерен на см²/год) и сопоставима с таковой в районах со среднеарктической и высокоарктической растительностью, также в несомкнутых горных тундрах верхних частей склонов и гребней гор Северо-Западной Канады и на открытых сухих щебнистых склонах в южнотундровых районах Аляски и Юкона; в современных северных прериях Канады поступление пыльцы в почву в 10—20 раз более интенсивное. Сходные оценки интенсивности поступления пыльцы в позднем Висконсине получены Квинаром для оз. Висячее (Hanging Lake) и Эйгером для долины Тананы (данные Ричи относятся к отложениям Lateral Pond на юге гор Ричардсона). Подобные исследования пока проведены в единичных пунктах. Ричи установил, что в последующие фазы (карликовой березки, ели и березки, ели, березки и ольховника) абсолютное поступление пыльцы трав не снижалось существенно, но лишь замаскировано в процентных спорово-пыльцевых спектрах резким увеличением доли пыльцы древесных растений. Мэтьюз [Matthews, 1979] предложил некоторые возможные объяснения столь низкой абсолютной концентрации пыльцы в позднелейстоценовых озерных осадках, изученных Ричи и Квинаром (значительная приподнятость местности, соседство огромного ледникового озера

и др.). Однако в целом дискуссия безусловно способствовала выработке более реалистической концепции криоксеротических ландшафтов Берингии.

Плейстоценовая «тундростепь» представляла мозаику экологически контрастных сообществ — с сочетанием группировок ксерофитов, мезофитов и гигрофитов, а также гидрофитов. Об этом говорит состав микроспор, а также макроостатков растений и насекомых из соответствующих слоев, равно как и подчеркнутая Швегером разница между спорово-пыльцевыми спектрами из озерных и пойменно-речных осадков. Поскольку кормовой базой крупных млекопитающих позднего плейстоцена служил растительный покров обширных территорий, включавших многие ландшафтные районы, нет необходимости считать, что в с е широко распространенные растительные сообщества были высокопродуктивными.

Представление о мозаичном характере растительности тундростепных ландшафтов Берингии было высказано нами в 1968 г. [Юрцев, 1968, 1974а]: предполагалось, что степи занимали только южные склоны, реже возвышения поймы, на водоразделах же господствовали сухие тундры, *Kobresia* и тундростепные сообщества. Наблюдения в лесостепном ландшафте среднего течения Индигирки в 1975—1976 гг. привели к заключению, что, по крайней мере, криофитные степи (с господством степных ксерофитов и арктоальпийских криоксерофитов) в позднем плейстоцене могли иметь широкое распространение и на наиболее засушаемых частях водоразделов, а микротермные степи также на днищах долин (вместе с нестепными луговыми, тундровыми и кустарниковыми сообществами).

Мы согласны с мнением Швегера, что наиболее продуктивные травянистые сообщества (луга, травяные болота и ивняки) при холодноаридном климате развивались в долинах и иных депрессиях рельефа, получавших дополнительное количество влаги (зимой снега). Наблюдения в степях Забайкалья и в индигирской островной лесостепи позволяют предложить несколько иную палеогеографическую интерпретацию долинных спорово-пыльцевых спектров с преобладанием пыльцы *Suregadaea* над таковой злаков и полыней. На упомянутых засушливых территориях подножья склонов, днища долин и котловин усыхающих озер покрыты осочковой степью с господством типичной степной амфиберингийской *Carex duriuscula*; примесь к ее травостой образуют полыни (в Забайкалье же *Artemisia frigida* содоминирует!), злаки и немногие двудольные травы. Широкому распространению такой растительности способствует интенсивный выпас (кони, в Забайкалье овцы) и частые пожары. Сочетание обильного увлажнения весной (привнос солей, особенно карбоната кальция) с летним иссушением способствует локальному засолению почв даже в субарктической Якутии (индигирская островная лесостепь): на сбитых трав-

ядными копытными засоленных участках разрастаются облигатные или факультативные галофиты, включая виды маревых (малый компонент «тундростепных» спорово-пыльцевых спектров). Устойчиво увлажняемые места (днища водотоков) заняты лугами с присутствием лугостепных видов, а также пойменными ивняками. Севернее в континентальном секторе Чукотской тундры и даже на о-ве Врангеля местами на высокой пойме и сухих краевых частях террас можно встретить криофитные степи с содоминированием *Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa* (на о-ве Врангеля отсутствует) и криоксерофильной *C. rupestris*. Все 4 вида общи для Чукотки и Аляски-Юкона, как и дерновинное растение *Kobresia myosuroides*, доминирующее в долинах и на менее засушаемых участках склонов, и, несомненно, населяли внутренние и северные районы Берингийского моста суши.

Один из ключевых вопросов палеогеографии позднего плейстоцена — характер растительности северных низменностей, продолжением которых является область современного шельфа; значительная часть их сложена алевроитовой толщей, несомненно сложного генезиса.

Смены растительности, связанные с чередованием тепло-влажных и холодно-сухих эпох, очевидно, были особенно резкими на этих низменностях, а история растительности их почти лишена преемственности. Причины этого однообразный рельеф (малое разнообразие экотопов, слабые возможности сохранения реликтовых сообществ), а также то, что тяжелые рыхлые породы (алевриты, сулинки, глины) в аридной обстановке — один из наиболее сухих субстратов, в гумидной же, напротив, — один из самых влажных, с четкой тенденцией к переувлажнению, торфонакоплению, подъему уровня вечной мерзлоты. В дополнение к тому, что говорилось в предыдущей главе, можно сказать, что для реконструкции растительности северных низменностей в позднем плейстоцене решение спора о генезисе осадков едва ли имеет определяющее значение, поскольку обе гипотезы (аллювиальная и эоловая) способны объяснить «тундростепной» характер спорово-пыльцевых спектров.

Так, на высокой пойме Индигирки в пределах лесостепного острова (см. рис. 4) степные сообщества (с травостоем более пышным, чем на склонах и водоразделах) широко распространены на повышениях рельефа, чередуясь с лугами, водоемами, травяными болотцами, листовничниками, тополево-чозениевыми рощами, ивняками и т. д.: кратковременный весенний паводок не исключает значительного летнего пересыхания субстрата, поэтому лугостепные виды здесь можно встретить даже в листовничниках и тополево-чозениевых рощах на галечниках. В то же время интенсивная эоловая седиментация в приледниковых районах Юго-Западной Гренландии [Böcher, 1949] не исключает существования вполне сформировавшихся

сообществ — степных, тундростепных, луговых, тундровых. В условиях ускоренного накопления рыхлых осадков формировалось то, что можно назвать полупочвами [Соколов, 1976]; при этом очень часто толща алевролита бывает густо пронизана тонкими корнями трав, рН околонейтральный до слабощелочного, в составе катионов преобладают Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , в составе анионов — HCO_3^- с примесью Cl^- и SO_4^{2-} [Шер и др., 1979].

Некоторые исследователи (Ричи, отчасти и Янг) стремились при реконструкции растительности как можно меньше отклоняться от современной фитогеографической ситуации на той же или соседних территориях. Поскольку, однако, резкие отличия состава и соотношения микро- и макроостатков растений и животных в отложениях криоаридных интервалов позднего плейстоцена от современного характера флоры и фауны тех же территорий можно считать доказанными, реалистическими часто являются как раз те реконструкции, которые допускают крупные отличия от современной ситуации. Так, в реконструкциях Янга наиболее убедительна (хотя и не лишена преувеличения) гипотетическая картина «лессовой степи», нарисованная им для внутренних районов Аляски и Юкона. Напротив, совсем не убедительно проведение прямой параллели между растительностью северного побережья Берингийского моста суши (шириной до 100 км) и современной растительностью п-ова Барроу, представляющей, как и сходная растительность северного побережья Чукотки между мысом Шелагским и устьем Амгуэмы, гумидный, наименее континентальный вариант арктической тундры, с широким развитием осоково-пушицевых болот, высокой задернованностью поверхности, отсутствием строго континентальных элементов флоры. Гораздо большее приближение дает растительный покров о-ва Врангеля, о чем уже говорилось. О пределах толерантности степных растений к высокоарктическому климату говорит тот факт, что *Carex obtusata* образует небольшие по площади заросли на южных склонах берега моря и низких гор у бухты Роджерса, где средняя температура июля, по стандартным данным соседней метеостанции (снятым на высоте 2 м), составляет всего 2,4°C, что свойственно скорее полярным пустыням. Ландшафты побережья резко суженного, изолированного от других океанов, постоянно покрытого льдом Полярного бассейна, несомненно, характеризовались аридным климатом, сопоставимым с климатом «области дриады» Земли Пири [Holmen, 1957].

Американские ботаники, по-видимому, недооценивают палеогеографического значения того факта, что в юго-западной части Канадского Арктического архипелага, также на внутренних побережьях островов Аксель-Хайберг и Элсмир и во многих засушливых районах Гренландии встречается немало континентальных ксерофильных и криоксерофильных видов (пере-

численных в одном из предыдущих разделов), в том числе и общих с реликтовыми степными и криофитностепными сообществами Берингии. Едва ли эти виды могли проникнуть на территорию архипелага в голоцене. Более вероятно, что полоса тундростепных ландшафтов Берингии в позднем плейстоцене через узкую полосу непокрытого льдом шельфа простиралась к северо-востоку в неоледеневавшие районы Канадского архипелага и, возможно, Гренландии; с позиций известной концепции американского геолога Флинта, допускавшего практически полное оледенение архипелага, объяснить эти ботанические факты едва ли возможно.

Итак, признавая мозаичный характер криоксерофитных ландшафтов Берингии в позднем плейстоцене, мы должны включить в растительность как важные элементы ее мозаики степные, криофитностепные, криоксерофитные травянистые сообщества. Такая ситуация, очевидно, имела место почти на всем протяжении Берингии (хотя в разных ее широтных полосах состав ксерофитов менялся); иначе трудно объяснить современное очень широкое, но резко дизъюнктивное (реликтовое) распространение в Берингийском секторе степных растений и криоксерофитов. Так, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa* найдена даже в южной части Корякского побережья (зал. Корфа), а американский криоксерофит *Erigeron compositus* в центре Корякского нагорья, интенсивно оледеневавшего в позднем плейстоцене (когда этот вид, возможно, обитал у одной из окраин ледника). Есть основания предполагать, что не осушавшаяся южная часть Берингова моря в позднем висконсине зимой покрывалась льдом, а климат южных частей Берингийского моста суши был намного континентальнее и жестче современного климата побережий Берингова моря [Величко, 1973]; о «тундростепном» характере спорово-пыльцевых спектров из донных субаэральных осадков в южной части берингийского шельфа пишет Колинво [Colinvaux, 1973]. Поэтому предложенные Янгом реконструкции растительности Южной Берингии (парково-луговой ландшафт) и Северной Берингии (аналогия с современными тундрами высоких водоразделов северных предгорий хр. Брукса, с оговоркой о меньшем распространении кочкарных тундр, болот и ивняков, большем — сухих щебнистых тундр с несомкнутой растительностью) слишком близки к современной ситуации — ситуации эпохи межледниковой трансгрессии и недостаточно отражают возрастание континентальности и засушливости климата. Любопытно, что даже в современную эпоху на холмистой равнине к юго-западу и востоку от Чаунской губы водораздельные кочкарные и бугорковатые гипоарктические тундры сочетаются в одном ландшафте с крупными реликтовыми степными участками на южных склонах; уход с водоразделов алевроитовых равнин кочкарных тундр сам по себе — свидетельство столь большой засушливости, при которой широкое

распространение степных растений в умеренно холодных безлесных ландшафтах представляется неизбежным.

Думается, что сочетание сухих тундр, тех или иных вариантов степей и лугов было свойственно не только гористой территории полуостровов Чукотского и Сьюард (согласно реконструкциям Янга), но и большинству остальных частей Берингии в позднем висконсине. При этом и сухие тундры, и луга периодически испытывали значительное иссушение и поэтому включали степные и лугостепные виды трав; с юга на север менялось соотношение ксерофитов и криоксерофитов (в пользу последних), подобно тому как это и сейчас наблюдается на южных склонах в континентальных районах Чукотской тундры при движении от ее внутренних районов на север и (вдоль микроградиентов) от максимально нагреваемых частей сухих южных склонов к их верхним частям и гребням, открытым ветрам.

Трудно согласиться с Янгом в том, что роль стлаников и редколесий в Центральной Берингии была существенно больше, чем сейчас на п-ове Сьюард: ведь заросли ольхи и ив в Центральной Берингии сейчас наибольшую роль играют в многоснежных районах с ослабленными зимними и летними ветрами, глубоким и рыхлым снегом, более глубоким сезонным протаиванием грунта. Вполне вероятно, что сообщества ольхового, березового и кедрового стланика смогли пережить криоаридные интервалы позднего плейстоцена в некоторых частях Берингии, однако, по-видимому, на положении реликтовых, а не доминантных формаций. То же вероятно и для гипотетических рефугиумов елового леса в Восточной Берингии (скорее всего, из *Picea glauca* — породы более устойчивой к континентальному климату, известной засушливости почв и их обогащенности основаниями, чем *P. mariana*). На севере Якутии возможно сохранялись островки лиственничного леса. Мы поддерживаем тезис Меррея [Murray, 1978], Ричи и Янга о том, что в Восточной, а может быть, и в Центральной Берингии даже в холодно-сухие интервалы могли сохраняться островки пойменного тополевого леса¹⁷, хотя более широкое их распространение, скорее всего, наблюдалось при некотором смягчении

¹⁷ Хопкинс (личное сообщение) на основе радиоуглеродной датировки древесины из пойменных отложений рек Аляски показал, что тополь произрастал здесь непосредственно перед самой кульминацией поздневисконсинского оледенения. Ричи [Ritchie, 1977] выделяет для района дельты Маккензи в предолоценовой палинологической зоне березки подзону березки и тополя, предшествовавшую появлению ели около 9,5 тыс. лет назад. Он упоминает о находке Рамптоном на северном побережье провинции Юкон близ мыса Сабина древесины тополя, получившей радиоуглеродную датировку $9\ 940 \pm 90$ лет [Ritchie, 1979]. В настоящее время рощи *Populus balsamifera* довольно часто встречаются в тундровых районах Аляски на п-ове Сьюард и к северу от предгорий хр. Брукса в полосе кокарнопушицевых и ерниковых тундр, далеко за пределами области еловых редколесий.

климата — в фазу карликовой березки (около 14 тыс. лет назад). На крайнем востоке и юго-востоке Чукотского полуострова в последние годы найдено 4 американских вида растений — компонентов юконского пойменного леса: *Populus balsamifera*, *Viburnum edule* в бухте Пенкигней [Катенин, 1979, 1980], *Polygonum alaskanum* в долине р. Гетлянен и на о-ве Аракамчен, *Hedysarum americanum* — у вершины зал. Лаврентия. С ними вместе могли расселяться и некоторые другие виды, известные на востоке полуострова и после обширной дизъюнкции появляющиеся в бассейне Анадыря (*Equisetum sylvaticum*) или Анадыря и Амгуэмы (*Alnus fruticosa* и ее спутник *Boschnjalkia rossica*), хотя в этом случае нельзя исключить и послеледниковую миграцию из Азии или переживание на месте со времени каргинского межледниковья; что же касается таких лесных видов, упоминаемых Янгом в качестве возможных спутников лесной растительности Берингийского моста суши, как *Phegopteris connectilis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, а также многих нелесных (*Selaginella selaginoides*, *Geranium erianthum*, *Cornus suecica*, *Rubus stellatus*), то выдвигание большинства их в тундровую зону приурочено к районам с более мягким, влажным и снежным климатом, нередко с отсутствием вечной мерзлоты (в Северной Пацифике, как и в Северной Атлантике); в районах с прохладным дождливым и туманным летом они хорошо себя чувствуют вне леса под пологом кустарников и даже на открытых луговинах, нередко растут вблизи горячих источников. Для этих видов более вероятно переживание холодно-сухих фаз истории Берингии вдоль ее южного побережья, причем скорее всего вне лесных сообществ.

Несколько слов по поводу видимого противоречия между гипотезой о высокой продуктивности «арктической степи» [Matthews, 1974b, 1976] и имеющимися данными о низкой пылевой продуктивности ландшафта (Ричи). 1. Критический пересмотр Мэтьюзом [Matthews, 1979] имеющихся палеонтологических данных показал, что разнообразие фауны крупных травоядных копытных Восточной Берингии для позднего висконсина, по-видимому, ранее существенно переоценивали вследствие недоучета возможности переотложения костных остатков, сбора этих интервалов, по крайней мере, четырех доминантных видов крупных травоядных: лошади, бизона, мамонта, северного оленя; более разнообразен мог быть состав млекопитающих во время каргинского межледниковья, когда ландшафты Берингии сохраняли полуоткрытый континентальный характер, но включали лесную растительность (возможно, преимущественно пойменную), больше лугов, кустарников, болот. 2. Признание мозаичной природы тундростепных ландшафтов позволяет объяснить прокормление этих крупных травоядных животных в

значительной степени за счет долинных и низинных местообитаний, несомненно включавших луга, пересыхающие травяные болота, ивняки с травяным ярусом. 3. Низкая «пыльцевая производительность» позднелайстоценовых ландшафтов (даже если она будет подтверждена на более массовом материале) — не аргумент против господства в ту эпоху тундростепных, криофитностепных и степных сообществ на водоразделах и южных склонах, поскольку для сравнения использовались данные по пыльцевой продуктивности северных, сравнительно мезофитных вариантов прерий Канады (Ричи). Как показано выше, многие сухие варианты реликтовых степных сообществ Северо-Восточной Якутии и Чукотки характеризуются разреженным низким травостоем (сходным по горизонтальной структуре с зональной сухой степью), причем просветы между дерновинками и отдельными стеблями трав заполнены плауном *Selaginella sibirica* и ксерофильными, преимущественно корковыми лишайниками, покрывающими до 50—60% поверхности; в то же время почва на значительную глубину густо пронизана тонкими корнями трав. Обилие палинологически «немых» видов насекомоопыляемых двудольных — другая возможная причина низкой плотности пыльцевого дождя (Ричи, Мэтьюс).

Разреженность покрова сосудистых растений может объясняться тремя категориями факторов: 1) необходимостью развиваться в засушливых условиях густую и обширную сеть корней (аридный тип, характерный для степей и настоящих пустынь); при разреженности надземного яруса сообщества являются закрытыми (подземная биомасса превышает надземную в 40—100 раз; Волковинцер, 1978], просветы между дерновинками могут быть заполнены споровыми, не участвующими в корневой конкуренции; 2) постоянным нарушением растительного покрова, например, эрозией, солифлюкцией, криотурбацией грунта или чрезмерно интенсивной седиментацией; 3) предельно суровым климатом, при котором затруднено семенное возобновление растений, а разрастание взрослых особей уравновешивается отмиранием их старых частей.

Последняя ситуация характерна для современных высокоарктических тундр (полярных пустынь), высоких горных вершин и ветроударных местоположений на более низких нагорьях и холмах. Большая сплоченность высокоарктической суши в позднем плейстоцене и возмужавшая вследствие этого континентальность климата не дают оснований для предположения, что открытые группировки подобного типа получали широкое распространение на осушенном шельфе, тем более что современные спорово-пыльцевые спектры полярных пустынь совсем не похожи на «тундростепные». Явления солифлюкции и криотурбации грунта особенно типичны для территорий с длительным пребыванием его в переувлажненном состоянии и большой продолжительностью сезонов с чередованием замерзания и

оттаивания почвы; напротив, при континентальном засушливом климате смена сезонов происходит быстро, а почвы слабо насыщены влагой. Оставленные ледником или морем территории в позднелайстовое время безусловно служили удобными трассами миграций, но едва ли фаза пионерной растительности задерживалась на каждом конкретном участке слишком долго. Значение аллювиальной и эоловой седиментации в открытых ландшафтах позднелайстоценовой Берингии нельзя недооценивать, однако едва ли та и другая носили столь катастрофический характер, чтобы исключить существование замкнутых сообществ на огромном пространстве; ведь интенсивная седиментация — пойменная или эоловая (лессовая) — отнюдь не исключает существования вполне сформировавшегося растительного покрова (в том числе лугового и степного: Böcher, 1949). Резкая континентальность и засушливость климата, реконструируемые для позднего плейстоцена, заставляют предполагать широкое распространение на водоразделах и сухих склонах криофитностепных и тундростепных, а во внутренних частях Берингии микротермных степных сообществ с несомненным низким травостоем. Одно из лучших доказательств — существенная роль, а иногда и резкое доминирование в спорово-пыльцевых спектрах Северо-Восточной Азии в эпохи зырянского и сартанского похолоданий спор *Selaginella sibirica*, типичного заполнителя просветов между дерновинками, куртинами и стеблями цветковых ксерофитов и криоксерофитов. Подобные спектры выявлены и на берингийском побережье Чукотки [Давидович, Иванов, 1976], тем более странно, что аналогичные данные пока, по-видимому, отсутствуют для Восточной Берингии, хотя ареал *Selaginella sibirica* простирается до низовий Маккензи. Менее иссушаемые участки на водоразделах, очевидно, занимали на выходах щебня сухие дриадовые тундры и дриадовые тундростепи со значительной примесью степных и криоксерофильных трав, а в неглубоких депрессиях с накоплением мелкозема сомкнутые кобрезиевые и дриадово-кобрезиевые сообщества. Современные сухие щебнистые тундры, как справедливо подчеркивают Ричи и Янг, содержат многие виды криоксерофильных трав, которые могли обитать и в позднелайстоценовой «тундростепи», однако в более гумидном климате почвы подобных местообитаний интенсивно выщелачиваются, что не могло не привести к исчезновению степных трав и многих криоксерофитов и к внедрению олиготрофных видов трав и кустарничков.

Так, в приводимом Ричи и Квинаром списке видов разнотравно-кустарничковой мохово-лишайниковой горной тундры на гребне сланцево-песчаникового хребта на севере провинции Юкон наряду с такими криоксерофитами, как *Festuca ovina* ssp. *alaskana* (-*F. brevissima* Jurtz.), *Smelowskia calycina* (-*S. spathulatifolia* Veliczek.), *Selaginella sibirica* (помещены в

списке с отметкой «случайно»), в качестве основных доминантов приводятся олиготрофные ацидофильные виды кустарничков *Ledum decumbens*, *Salix phlebophylla*, *Arctous alpina*, среди прочих обильных видов — *Betula glandulosa* *Empetrum nigrum* [s. l.], *Artemisia arctica*. По мнению Ричи и Квинара, подобные несомкнутые сообщества представляют наибольшее приближение к травянистым спорово-пыльцевым спектрам позднего висконсина, интерпретируемым часто как «тундростепные». С подобной параллелизацией невозможно согласиться. Из приводимого Ричи и Квинаром списка характерных элементов «реконструированной» зональной несомкнутой растительности Северного Юкона в холодно-сухие фазы позднего плейстоцена, очевидно, должны быть исключены такие мезофильные и мезогигрофильные виды, как *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia arctica*, *Salix reticulata*, *S. pulchra* (по-видимому и *S. polaris*), *Eriophorum* spp., *Oxyria digyna*. Что касается *Artemisia arctica* s. l., которую упомянутые авторы считают основным видом, ответственным за высокую долю пыльцы полыней в спорово-пыльцевых спектрах позднего плейстоцена, то на северо-востоке Азии она наиболее характерна для мезоморфной растительности и выходит на сухие склоны и вершины только в достаточно многоснежных местах и районах.

Итак, в холодно-сухие интервалы позднего плейстоцена на междуречьях, по-видимому, господствовали низкопродуктивные, местами среднепродуктивные сообщества, в которых доминировали или содоминировали многолетние травы с полным ежегодным обновлением надземных частей. Необходимо учитывать способность травянистых растений к быстрому отрастанию после скусывания побегов травоядными животными и их огромные потенции к повышению продукции зеленой массы во влажные годы, при нарушении покрова, удобрении, после пожаров и т. д. Травы высоких малоснежных и бесснежных водоразделов обеспечивали также зимний корм травоядным копытным. В то же время заметная часть потребности травоядных животных в корме, очевидно, удовлетворялась за счет более продуктивных травостоев долин и низменностей. Как подчеркнул Редманн [Redmann, 1979], разнообразие травоядных млекопитающих поддерживается не столько высоким уровнем продуктивности пастбищ, сколько разнообразием их кормовых растений (что типично для степей и прерий) или разнообразием биотопов (что типично для степей и прерий). Большое разнообразие травоядных животных в умеренно высокоширотных районах плейстоценовой Берингии обеспечивалось повышением роли (нередко доминированием) трав на разных местоположениях, особенно на территориях с сильно расчлененным рельефом.

Несколько слов о климате и мерзлотных условиях холодно-сухих интервалов позднего плейстоцена. Янг предполагает, что климат плейстоцена во внутренних (ныне лесных) районах

Аляски не мог быть холоднее современного, мерзлота же протаивала глубоко; Ричи, напротив, считает это аргументом против приемлемости палеогеографической реконструкции Янга. Нельзя забывать, что именно в этот интервал образовалась мощная решетка ледяных жил на северных низменностях; между тем, как показали исследования Т. Н. Каплиной (личное сообщение) в районе Индигирской лесостепи, при средней температуре июля 15°C жили льда (вне заболоченных участков) не растут и законсервировались на глубине >1 м. Поэтому едва ли следует предполагать, что даже во внутренних частях Берингии средние температуры июля были намного выше 10°C; как мы знаем, существование типично степных многолетних растений возможно и при значительно более низких летних температурах — при малом количестве осадков, обилии солнечных дней (концентрированность тепла хотя бы в некоторые отрезки вегетационного периода). Что же касается мерзлотного режима, то в среднем течении Индигирки степная растительность долин и межгорных котловин существует при мощности сезонно-талого слоя 1—1,2 м; на о-ове Врангеля под травостоем *Carex duriuscula* почва протаивает до глубины не менее 70—80 см (Петровский, личное сообщение). Для активного роста ледяных жил помимо всего прочего необходима достаточно интенсивная седиментация, а также ежегодное возобновление морозобойных трещин в условиях крайне морозных малоснежных зим [Каплина, Кузнецова, 1975]; именно поэтому трудно допустить, что зимы в поздневисконсинское время были с очень сильными ветрами; едва ли бы в таких условиях могли выжить крупные млекопитающие.

Современную приуроченность многих степных реликтов (например, *Artemisia frigida*) к интенсивно прогреваемым сухим южным склонам с глубоким протаиванием мерзлоты (Ричи) можно объяснить конкурентными отношениями с современными зональными комплексами Севера (тундровыми, болотными, таежными) и резко неблагоприятными для степняков эдафическими условиями на междуречьях, но не обязательно их неспособностью существовать на участках с вечной мерзлотой (тем более сухой, а не льдистой). Поэтому далеко не все особенности современных экосистем степных южных склонов умеренно засушливых таежных районов можно экстраполировать на плакоры (при палеогеографических реконструкциях). В то же время наблюдения в индигирской лесостепи показывают, что степные фитоценозы равнинных местоположений по своему составу — обедненные дериваты степей южных склонов.

Очень интересны данные Ричи и Янга о том, что реликтовые популяции *Artemisia frigida* в таежных и тундровых районах Аляски, Юкона и низовий Маккензи приурочены к крутым (частично эродированным) южным склонам, сложенным алевритовыми (лессовидными) суглинками [Ritche, Swynar, 1979;

Young, 1979]. На Приморской низменности Якутии (низовья Индигирки и Колымы) в таких местоположениях обитает *A. dracunculus*, тогда как *A. frigida* сохранилась лишь в более южных (таежных, в бассейне Анадыря — стланиковом) районах на крутых каменистых, в той или иной мере эродированных склонах; на алевроитовых склонах она появляется лишь под Якутском (вместе с ковылем *Stipa krylovii*, Юрцев и др., 1975]. Однако в зонально-степных условиях (например, в степях Буриятии и в прериях Канады) поведение азиатских и североамериканских популяций данного вида сходно.

Таким образом, закономерности переживания степными видами голоценовой эпохи разрушения и вытеснения степных экосистем таежными и тундровыми на северо-востоке Азии и северо-западе Северной Америки были не вполне одинаковы. Отчасти это можно объяснить несходным набором основных конкурентов степных комплексов. Мэтьюз [Matthews, 1974b, 1976, 1979] обратил внимание на то, что основной эдификатор тайги Аляски — *Picea glauca* — обладает значительно меньшей устойчивостью к высокой континентальности климата и, в частности, к крайне морозным малоснежным зимам по сравнению с даурской лиственницей и особенно ее северо-восточной расой (*Larix cajanderi*). Одного этого было бы достаточно для обезлесения внутренних районов Аляски и Юкона при установлении климата, близкого к современному климату Якутии. Отсутствует на северо-западе Америки и эколого-ценотический аналог кедрового стланика. Существуют еще большие различия в рельефе, геологии, факторах циркуляции атмосферы и т. д. Поэтому неизбежно даже общеземные и общеберингийские изменения климата по-разному транскрибировались в растительном покрове Западной и Восточной Берингии. Однако признаки существенных провинциальных отличий между Западной и Восточной Берингией (Ричи, Юрцев) не исключают наличия самого тесного взаимодействия в прошлом между биотическими комплексами обеих территорий, изучение которого по-прежнему составляет один из главных предметов берингиологии.

- Агроклиматический справочник по Якутской АССР. Л., Гидрометеопедат, 1963. 146 с.
- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики Л., Наука, 1977. 188 с.
- Андреев В. Н., Перфильева В. И. Фрагменты степной растительности на северо-востоке Якутии. — В кн.: Биологические проблемы Севера. Якутск, 1975.
- Афонина О. М., Бредкина Л. И., Макарова И. И. Распределение лишайников и мхов в лесостепных ландшафтах в среднем течении р. Индигирки. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 66—82.
- Берман Д. И., Мордкович В. Г. Энтомологические особенности приполярных степей Якутии. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979, т. 84, № 1, с. 39—45.
- Берман Д. И., Винокуров Н. Н., Коротяев П. А. О берингийских связях фауны долгоносиков (*Curculionidae*), жукелиц (*Carabidae*) и клопов (*Heteroptera*). — В кн.: Тихоокеанский научный конгресс. Физическая и биологическая география. М., 1979.
- Бискэ С. Ф. Четвертичные отложения Крайнего Северо-Востока СССР. Новосибирск, Наука, 1978. 110 с.
- Бредкина Л. И., Макарова И. И. Пустынно-степные виды во флоре лишайников Якутии и Средней Азии. — В кн.: Тезисы VI конференции по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Душанбе, 1978, с. 280.
- Букс И. И. О некоторых новых местонахождениях фрагментов степной растительности в Якутском заполярье. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964, т. 69, № 2, с. 135—137.
- Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии. М., Наука, 1977. 172 с.
- Васьковский А. П. Спорово-пыльцевые спектры современных растительных сообществ Крайнего Северо-Востока СССР и их значение для восстановления четвертичной растительности. — Материалы по геол. и полезным ископаемым Сев.-Вост. СССР, 1957, № 11, с. 130—178.
- Величкин Э. М. *Smelowskia* C. A. Mey. (Cruciferae). Критический обзор и отношение к близким родам. — Бот. журн. 1979, т. 64, № 2, с. 153—171.
- Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М., Наука, 1973. 256 с.
- Волковинцев В. И. Степные криоаридные почвы. Новосибирск, Наука, 1978. 208 с.
- Воронцов Н. Н., Лягунова Е. А. Генетика и проблемы трансберингийских связей голарктических млекопитающих. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976, с. 337—353.
- Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск, Наука, 1972. 272 с.
- Галактионова Т. Ф., Соловьева А. П., Степанова Ф. Т. Сезонная динамика некоторых степных фитоценозов в долине Сартаг (бассейн Яны). — В кн.: Ботан. матер. по Якутии. Якутск, 1975, с. 61—67.

- герман Р. Е.** О растительности перигляциального типа в районе низовий р. Колымы в плейстоцене.— В кн.: Палинология плейстоцена и плиоцена. М., Наука, 1973, с. 100—115.
- герман Р. Е.** Растительность холодных эпох плейстоцена Колымской низменности в связи с проблемой ландшафтов Полярной Берингии.— В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976, с. 166—170.
- завская М. А.** Почвы мира. М., 1973. 427 с.
- игорьев А. А. Бudyko М. П.** О периодическом законе географической зональности.— Докл. АН СССР, 1956, т. 110, № 1, с. 129—132.
- авидович Т. Д., Иванов В. Ф.** Климат прибрежных районов Восточной Чукотки в позднем плейстоцене и голоцене.— В кн.: Геоэкологические условия формирования верхнеплейстоценовых и голоценовых отложений на Северо-Востоке СССР. Магадан, 1976, с. 22—33.
- анилов М. П.** Некоторые особенности флоры степняков и калыцефилов Колымского нагорья.— В кн.: Растительные ресурсы Сибири и их использование. Новосибирск, Наука, 1978, с. 35—46.
- аплина Т. Н., Кузнецова И. Л.** Геотемпературная и климатическая модель эпохи накопления осадков едомной свиты Приморской низменности Якутии.— В кн.: Проблемы региональной и общей палеогеографии лессовых и перигляциальных областей. М., 1975, с. 170—174.
- араваев М. Н.** Краткий анализ флоры степей Центральной Якутии.— Бот. журн., 1945, т. 30, № 2.
- араваев М. Н.** Палеогеографический анализ азиатско-американских степных связей.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1963, т. 68, № 3, с. 154.
- араваев М. Н. Agropyron karavaevii P. Smirn.** как еще один пример американо-азиатских степных связей.— Бот. журн., 1968, т. 53, № 10, с. 1457—1461.
- араваев М. Н.** О составе синузии напочвенных лишайников в реликтовых степных сообществах Якутии.— Бот. журн. 1976, т. 61, № 7, с. 956—961.
- араваев М. Н., Добрецова Л. В.** Краткий очерк растительности долины р. Неры в ее нижнем течении (бассейн верхней Индигирки).— Бот. журн., 1964, т. 49, № 11, с. 1544—1559.
- араваев М. Н., Скрябин С. З.** Растительный мир Якутии. Якутск, 1971. 127 с.
- атенин А. Е.** Условия произрастания американских видов тополя и каллины на юго-востоке Чукотского полуострова.— В кн.: Биологические проблемы Севера. VIII симпозиум. Анапиты, 1979, с. 33—34.
- атенин А. Е.** Американские виды *Populus balsamifera* L. (Salicaceae) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (Caprifoliaceae) на юго-востоке Чукотского полуострова.— Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 414—421.
- ац Н. Я., Кац С. В.** Плейстоценовые флоры р. Чукочей, впадающей в Колымский залив Восточно-Сибирского моря.— В кн.: Проблемы биогеоэкологии, геоботаники и ботанической географии. Л., Наука, 1973, с. 103—125.
- иселев С. В.** К изучению позднеплейстоценовых жесткокрылых Колымской низменности.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1974, № 5, с. 149.
- иселев С. В.** Позднекайнозойские жесткокрылые Колымской низменности и их палеогеографическое значение. Автореф. канд. дис. М., 1976. 22 с.
- ицицкий А. А.** Формирование горной териофауны Северо-Восточной Сибири.— Тр. МОИП, 1972, т. 48, с. 177—198.
- ицицкий А. А.** Арктоальпийская авифауна и ее происхождение.— Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 7, с. 1036—1051.
- ожевников Ю. П.** Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—1972 гг.— Бот. журн., 1973, т. 59, № 7, с. 965—980.
- ожевников Ю. П.** Флора и экологические условия района Телекайской
- чозениевой рощи (Центральная Чукотка).— Бот. журн., 1974, т. 59, № 4, с. 502—519.
- ожевников Ю. П.** Визит по Майну и Анадырю от Ваеги до Усть-Белой (Чукотский национальный округ).— Бот. журн., 1977, т. 62, № 4, с. 597—610.
- оцикая Л. Т., Разживин В. Ю.** Криоксерофитные сообщества запада Чукотского полуострова и их почвы. Рукопись, БИН АН СССР, 1979. 20 с.
- оливно П.** Растительность Берингийского моста суши и проблема рефугиумов: данные пыльцевого анализа осадков Берингова и Чукотского морей.— В кн.: Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое. Хабаровск, 1973, с. 85—88.
- оробков А. А.** Морфолого-анатомические особенности семянков полыней (*Artemisia* spp.) Северо-Востока СССР.— Бот. журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1302—1315.
- оробков А. А.** Полыни Северо-Востока СССР. Автореф. канд. дис. Л., 1974. 27 с.
- оробков А. А.** Род *Thellungiella* O. E. Schulz.— Арктическая флора СССР, вып. VII. Л., Наука, 1975, с. 52—53.
- оробков А. А.** Новые таксоны рода *Artemisia* L. (Asteraceae) с Северо-Востока СССР.— Бот. журн., 1979, т. 64, № 5, с. 669—670.
- оротков И. А.** Географические закономерности распределения лесов в Монгольской Народной Республике.— Бот. журн., 1976, т. 61, № 2, с. 145—153.
- рашенинников И. М.** Древнеангарские и древнеберингийские элементы рода *Artemisia* во флоре Советской Арктики.— Сов. бот., 1943, № 5, с. 3—22.
- лавренко Е. М.** Степи СССР.— В кн.: Растительность СССР. Т. II, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938, с. 1—265.
- лавренко Е. М.** Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история.— В кн.: Вопросы ботаники. Вып. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954, с. 157—173.
- лавренко Е. М.** Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей.— В кн.: Растительный покров СССР. Т. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956, с. 595—730.
- макарова И. И.** Характеристика конкретных лишайнофлор запада Чукотского полуострова.— Бот. журн., 1979а, т. 64, № 3, с. 351—361.
- макарова И. И.** Флора лишайников запада Чукотского полуострова. Автореф. канд. дис. Л., 1979б. 21 с.
- малышев Л. И.** Высокогорная флора Восточного Саяна. М.—Л., Наука, 1965. 368 с.
- малышев Л. И.** Определитель высокогорных растений Южной Сибири. Л., Наука, 1968. 283 с.
- 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. М., 1979, с. 224—225.
- муратова М. В.** История развития растительности и климата Юго-Восточной Чукотки в неоген-плейстоцене. М., Наука, 1973. 135 с.
- наумов Е. М.** Главные типы генетических почвенных профилей и особенности почвенного покрова таежной зоны крайнего Северо-Востока.— В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973, с. 48—55.
- наумов Е. М., Андреева А. А.** Почвы остепненных склонов Яно-Индигирского нагорья.— Почвоведение, 1963, № 3, с. 62—70.
- новейшие** отложения и палеогеография плейстоцена Чукотки. М., Наука, 1980. 295 с.
- определитель** высших растений Якутии. Новосибирск, Наука, 1974. 543 с.
- петров О. М.** Геологическая история Берингова пролива в позднем кай-

- нозов. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976, с. 28—32.
- Петровский В. В.** Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 3, с. 332—343.
- Петровский В. В.** Род *Pulsatilla* Mill. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. VI. Л., 1971, с. 170—175.
- Петровский В. В.** Список сосудистых растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 1, с. 113—126.
- Петровский В. В.** Географические связи флоры острова Врангеля (в связи с проблемой Берингийской суши). — Бот. журн., 1978, т. 58, № 5, с. 637—648.
- Пешкова Г. А.** Степная флора Байкальской Сибири. М., Наука, 1972. 207 с.
- Пивоварова Ж. Ф., Берман Д. И., Волковинцер В. И.** О флоре микродорослей степей Якутии. — В кн.: Ботанические исследования в Якутии. Якутск, 1975, с. 109—121.
- Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР.** Магадан, 1960. 426 с.
- Скворцов А. К.** Род *Festuca* L. — Арктическая флора СССР. Вып. II. Л., 1964, с. 208—223.
- Скрябин С. З.** Фрагменты тонконоговой степи в среднем течении р. Индигирки. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 7, с. 989—996.
- Скрябин С. З.** Степная растительность в среднем течении р. Индигирки. Автореф. канд. дис. Якутск, 1968. 23 с.
- Скрябин С. З., Коноровский А. К.** Растительность и почвы степей среднего течения Индигирки. — В кн.: Ботанические материалы по Якутии. Якутск, 1975, с. 38—47.
- Соколов И. А.** Основные почвенные географо-генетические понятия и термины. — Почвоведение, 1976, № 12, с. 3—15.
- Соколов И. А., Быстриков Г. М., Кулининая Е. В.** К характеристике ультраконтинентального холодного аридного почвообразования. — В кн. Специфика почвообразования в Сибири. Новосибирск, 1979, с. 9—13.
- Таргульян В. О.** Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М., 1971, Наука. 268 с.
- Таргульян В. О., Караваева Н. А.** Опыт почвенно-геохимического разделения полярных областей. — В кн.: Проблемы Севера. Вып. 4. М.—Л., Наука, 1964, с. 213—224.
- Толмачев А. И.** Флора центральной части Восточного Таймыра. 1. — Тр. Полярной комиссии, Л., 1932, вып. 8, с. 1—126.
- Толмачев А. И.** Род *Alyssum* L. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. VII. Л., 1975, с. 105—106.
- Томирдиаро С. В.** Арктическая лессово-ледовая равнина как американо-азиатский мост и ее термокарстовое разрушение в голоцене. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976, с. 78—88.
- Харкевич С. С., Буч Т. Г.** Сосудистые растения Северной Корякии. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 8, с. 1089—1102.
- Харкевич С. С., Буч Т. Г., Баркалов В. Ю. и др.** Флора и растительность острова Верхотурова в Беринговом море. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 6, с. 889—899.
- Харкевич С. С., Буч Т. Г., Баркалов В. Ю. и др.** Дополнения к флоре сосудистых растений острова Карагинский (Берингово море). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 5, с. 680—699.
- Хошкин Д. М.** История уровня моря в Берингии за последние 250 000 лет. — В кн.: Берингия в кайнозое, Владивосток, 1976, с. 9.—27.
- Хохряков А. П.** Реликтовые элементы флоры Колымского нагорья и прилегающей части Охотии в пределах Магаданской области. — Бот. журн., 1976а, т. 61, № 11, с. 1564—1577.
- Хохряков А. П.** Материалы к флоре южной части Магаданской области. — В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток, 1976б, с. 3—36.
- Хохряков А. П.** Дополнения и изменения к флоре южной части Магаданской области. — Бот. журн., 1978а, т. 63, № 3, с. 394—399.
- Хохряков А. П.** К флоре бассейна среднего течения реки Омолон. — В кн.: Флора и растительность Чукотки. Владивосток, 1978б, с. 53—75.
- Хохряков А. П., Шаткаукас А. В.** О степной флоре в бассейне верхней Колымы. — В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973, с. 136—140.
- Цвелев Н. Н.** Злаки. — В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 4. Л., Наука, 1968, с. 1—246.
- Цвелев Н. Н.** Злаки СССР. Л., Наука, 1976. 788 с.
- Цвелев Н. Н.** О происхождении и эволюции ковылей (*Stipa* L.) — В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., Наука, 1977, с. 139—155.
- Цвелев Н. Н.** Род *Plantago* L. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 8, ч. II. 1980.
- Цогт У.** Напочвенные лишайники Монгольской Народной Республики. Автореф. канд. дис. Л., 1976. 23 с.
- Черепанов С. К.** Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (т. I—XXX). Л., 1973. 668 с.
- Чернявский Ф. Б.** Анализ современных териокомплексов Чукотки и Арктической Аляски в связи с проблемой Берингии. — В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., Гидрометеиздат, 1970, с. 525—529.
- Чернявский Ф. Б.** Систематические взаимоотношения некоторых наземных млекопитающих Старого и Нового Света в связи с проблемой Берингии. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976, с. 383—390.
- Шаткаукас А. В.** Применение метода Чекановского на примере растительности сусуманских остепненных склонов. — В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973, с. 148—156.
- Шелудякова В. А.** Растительность бассейна реки Индигирки. — Сов. бот., 1938, № 4—5, с. 43—79.
- Шелудякова В. А.** Степная растительность Якутского Заполярья. — Тр. Инст. биол. Якутск. фил. АН СССР, 1957, вып. 3, с. 68—82.
- Шер А. В.** Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М., Наука, 1971. 310 с.
- Шер А. В.** Роль Берингийской суши в формировании фауны млекопитающих Голарктики в позднем кайнозое. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976, с. 227—241.
- Шер А. В., Гитерман Р. Е., Зажигин В. С., Киселев С. В.** Новые данные о позднекайнозойских отложениях Колымской низменности. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1977, № 5, с. 69—83.
- 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.
- Эндемичные высокогорные растения Северной Азии.** Новосибирск, 1974. 336 с.
- 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. Л., 1961а, с. 24—27.
- Юрцев Б. А.** К характеристике подзоны северотаежных лишайничников в западной части бассейна р. Яны. — Материалы по растительности Якутии. Л., 1961б, с. 222—252.
- Юрцев Б. А.** О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 3, с. 317—336.
- Юрцев Б. А.** Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия). — В кн.: Раститель-

ность СССР и зарубежных стран. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1964а, с. 3—80.

- Орцев Б. А.** Основные направления в эволюции остролодочников секции *Baicalia* — Бот. журн., 1964б, т. 49, № 5, с. 634—648.
- Орцев Б. А.** Америко-азиатские степные связи и вопрос о древнем континентальном элементе арктических и высокогорных флор Северо-Востока Сибири. — В кн.: Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. М.— Л., Наука, 1966, с. 60—68.
- Орцев Б. А.** Степные сообщества Чукотской тундры и вопрос о плейстоценовой «тундростепи». — В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. Хабаровск, 1968, с. 133—135.
- Орцев Б. А.** Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. — Бот. журн., 1973а, т. 58, № 7, с. 945—964.
- Орцев 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, 1973б, с. 5—10.
- Орцев Б. А.** Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь». — Бот. журн., 1974а, т. 59, № 4, с. 484—501.
- Орцев Б. А.** Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974б. 159 с.
- Орцев Б. А.** Род *Dicentra* Bernh. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 7. Л., Наука, 1975а, с. 32—35.
- Орцев Б. А.** Род *Arabisopsis* Heunh. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 7. Л., Наука, 1975б, с. 53—59.
- Орцев Б. А.** Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976а, с. 101—120.
- Орцев Б. А.** Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976б, с. 202—212.
- Орцев Б. А.** Новые данные по фитогеографии хребта Черского. — В кн.: Биологические проблемы Севера. VII симпозиум. Петрозаводск, 1976в, с. 267—269.
- Орцев Б. А.** Некоторые вопросы типологии степных сообществ Северо-Восточной Азии. — Бот. журн., 1978а, т. 63, № 11, с. 1566—1578.
- Орцев Б. А.** Два новых вида рода *Oxytropis* DC. из секции *Baicalia* Bunge с Чукотки. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978б, т. 83, № 6, с. 124.
- Орцев Б. А.** Фрагменты лесостепного ландшафта в среднем течении Индигирки. — В кн.: VIII симпозиум. Биологические проблемы Севера. Кировск, 1979, с. 67—69.
- Орцев Б. А.** Род *Phlox* L. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 8.
- Орцев Б. А., Коробков А. А.** Флористические находки на Южной Чукотке. (1977 г.). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 5, с. 609—622.
- Орцев Б. А., Андреев В. Н., Перфильева В. И., Савкина З. П.** Путеводитель ботанической экскурсии в Северо-Восточную Якутию. Л., 1975. 37 с. [Вариант на английском языке: Yurtsev V. A., Andreev V. N., Perfil'yeva V. I., Z. P. Savkina. Botanical excursion guide. North-Eastern Yakutia. 1975. 44p.]
- Орцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др.** Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщения 1, 2. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979, т. 84, вып. 5, с. 11—122; вып. 6, с. 74—83.
- Яровой М. И.** Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта. — Сов. бот., 1939, № 1, с. 21—40.
- Ager Th. A.** The Beringian «arctic-steppe». A view from the Yukon Delta, Alaska. [Paper]. N. Y., 1979. 27 p.
- Batten A. R., Murray D. F., Dawe J. C.** Threatened and endangered plants in selected areas of the BIM forty-mile planning unit, Alaska. Anchorage, 1979. 127 p.
- Beschel R. E.** Geobotanical studies on Axel Heiberg Island in 1962. — In: Axel Heiberg Island. Preliminary Report 1961—1962. McGill University, 1963, p. 199—215.
- Böcher T. W.** Climate, soil, and lakes in continental West Greenland in relation to plant life. — Medd. om Grønland, 1949, Bd 147, N 2, p. 1—64.
- Böcher T. W.** Oceanic and continental vegetation complexes in Southwest Greenland. — Medd. om Grønland., 1954, Bd 148, N 1, 336 p.
- Colinvaux P. A.** Vegetation of the Bering Land Bridge and the refugium problem: pollen evidence from sediments in the Bering and Chukchi Seas. — In: The Bering Land Bridge and its role for the history of Holarctic floras and faunas in the Late Cenozoic. Khabarovsk, 1973, p. 80—84.
- Gjaerevoll O.** Botanical investigations in Central Alaska, especially in the White Mountains. Pt. 1. — Det Kgl. Norske Videnskab. Selsk. Skrifter, 1958, N 5, p. 1—74.
- Guthrie R. D.** Paleocology of the large-mammal community in interior Alaska during the late Pleistocene. — Amer. Midland Naturalist, 1968, v. 79, p. 346—363.
- Guthrie R. D.** Mammals of the mammoth-steppe as paleoenvironmental indicators. [Paper]. N. Y., 1979. 31 p.
- Guthrie R. D., Matthews J. V.** The Cape Deceit fauna — Early Pleistocene mammalian assemblage from the Alaskan Arctic. — Quaternary Research, 1974, v. 1, N 4, p. 474—510.
- Harington C. R.** Faunal exchanges between Siberia and North America — evidence from Quaternary land mammal remains in Siberia, Alaska and Yukon Territory. — In: American Quaternary Association. Abstracts of the 5th biennial meeting. Edmonton, 1978, p. 56—77.
- Hitchcock A. S.** Manual of the grasses of the United States. Washington 1950. 1051 p.
- Holmen K.** The vascular plants of Peary Land, North Greenland. — Medd. om Grønland, 1957, Bd 124, N 9, p. 1—149.
- Hopkins D. M.** The Cenozoic history of Beringia. A synthesis. — In: Bering Land Bridge. Stanford, 1967, p. 451—484.
- Hopkins D. M.** The paleogeography and climatic history of Beringia during Late Cenozoic time. — Internord, 1972, N 12, p. 121—150.
- Hultén E.** The circumpolar plants, 1, Stockholm, 1964. 275 p.
- Hultén E.** Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, 1968. 1008 p.
- Leopold E. B., MacGinitie H. D.** Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains. — In: Floristics and paleofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam, Elsevier Publ. Co., 1972, p. 147—200.
- Looman J.** The distribution of some lichen communities in the Prairie Province and adjacent parts of the Great Plains. — Briologist, 1964а, v. 67, N 2, p. 209—223.
- Looman J.** Ecology of lichen bryophyte communities in Saskatchewan. — Ecology, 1964b, v. 45, N 3.
- Matthews J. V.** Fossil insects from the early Pleistocene Olyor suite (Chukochya River: Kolyman Lowland, USSR). — Geol. Surv. Can., 1974а, Paper 74—1, A, p. 207—211.
- Matthews J. V.** Quaternary environments at Cape Deceit (Seward Peninsula, Alaska): evolution of a tundra ecosystem. — Geol. Soc. of America Bull., 1974b, v. 85, p. 1353—1384.
- Matthews J. V.** Arctic-steppe — an extinct biome. — In: American Quaternary Ass. Abstracts of the 4th biennial meeting. Tempe, 1976, p. 73—77.
- Matthews J. V.** Beringia during the late Pleistocene: arctic-steppe or discontinuous herb-tundra? A review of the paleontological evidence. [Paper]. Ottawa, 1979. 41 p.
- Murray D. F.** Megaberingian floristic elements and the paleoecology of the

- ice-free corridor.— Amer. Quatern. Assoc., Abstracts of the 5th bienn. meet., Edmonton, 1978, p. 35—37.
- Murray D. F. The distribution and ecology of Siberian and Beringian plant species in Alaska and the Yukon.— In: XIY Pacific science congress. Committee C — Geography. Committee D — Pacific Island ecosystems (Abstracts of reports). M., 1979, p. 224—225.
- Porsild A. E. Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago. Ed. 2. Ottawa, 1964. 218 p.
- Porsild A. E., Cody W. J. Checklist of the vascular plants of Continental Northwest Territories of Canada. Ottawa, 1968. 102 p.
- Redmann R. E. Production and diversity in contemporary glasslands and savannas. [Paper]. New York, 1979. 53 p.
- Repenning Ch. A. Palearctic — Nearctic mammalian dispersal in the Late Cenozoic.— In: The Bering Land Bridge. Stanford, Stanford University Press, 1967, p. 288—311.
- Repenning Ch. A. Faunal exchanges between Siberia and North America.— In: American Quaternary Ass. Abstracts of the 5th biennial meeting. Edmonton, 1978, p. 40—55.
- Ritchie J. C. The modern and Late Quaternary vegetation of the Campbell — Dolomite uplands near Inuvik, N. W. T., Canada.— Ecological Monographs, 1977, v. 47, p. 401—423.
- Ritchie J. C. The paleoecology of the ice-free corridor.— In: American Quaternary Ass. Abstracts of the 5th biennial meeting. Edmonton, 1978, p. 24—30.
- Ritchie J. C. Towards a Late Quaternary paleoecology of the ice-free corridor.— In: Symposium «The ice-free corridor». Edmonton, University of Alberta Press, 1979.
- Ritchie J. C., Cwynar L. C. The Late Quaternary vegetation of the North Yukon. [Paper]. New York, 1979. 40 p.
- Rutter N. W. Geology of the ice-free corridor.— In: American Quaternary Ass. Abstracts of the 5th biennial meeting. Edmonton, 1978, p. 2—12.
- Schweger Ch. E. Late Pleistocene vegetation of Eastern Beringia: pollen analysis of dated alluvium. [Paper]. New York, 1979. 29 p.
- Schweger Ch., Habgood Th. The Late Pleistocene steppe — tundra.— A critique.— In Amer. Quatern. Ass. Abstracts of the 4th biennial meeting Tempe, 1976, p. 80—81.
- Sher A. V. Pleistocene mammals and stratigraphy of the far northern USSR and North America.— Internat. Geol. Rev., 1974, v. 16, p. 1—284.
- Tedrow J. C. F. Polar desert soils.— Soil Sci. Soc. of America Proc., 1966, v. 30, N 3, p. 381—387.
- Tedrow J. C. F. Soil investigations in Inglefield Land, Greenland.— Medd. om Grønland, 1970, Bd 188, N 3, p. 381—387.
- Young S. B. Annotated list of vascular plant species.— In: The environment of the Noatak River Basin, Alaska. Vermont, 1974, p. 364—459.
- Young S. Is steppe tundra alive and well in Alaska? — In: American Quaternary Ass. Abstracts of the 4th biennial meeting. Tempe, 1976, p. 84—88.
- Young S. B. Late Quaternary vegetation of unglaciated Alaska and the Bering Land Bridge. A tentative reconstruction. [Paper]. N. Y., 1979, 31 p.
- Yurtsev B. A. On the floristic relations between steppes and prairies.— Bot. Notis., 1963, v. 116, N 3.
- 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 Publ. Co., 1972, p. 19—54.
- Yurtsev B. A. The relicts of the xerophyte vegetation of Beringia in the Northeastern Asia.— Gloggnitz, 1979, 30 p.

1. ОПИСАНИЯ И СВОДНЫЙ СПИСОК СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ
ИНДИГИРСКОГО ЛЕСОСТЕПНОГО ЛАНДШАФТА

Описание 1. Полынно-келериево-осочково-горноколосниковая (*Artemisia pubescens*, *A. frigida*, *Koeleria cristata*, *Carex duriuscula*, *Orostachys spinosa*) лишайниковая горная степь.

Левобережье Индигирки в 4 км выше устья р. Иньяли, восток-юго-восточный склон высокой цокольной террасы, крутизна 35°, пологовыпуклый участок нижней трети склона, террасирован скотопроегонными тропами; поверхности террасок заросли *Koeleria cristata* и *Carex duriuscula*; кусты *Artemisia frigida* селятся вдоль бровки террасок и разрастаются вниз по склону терраски; нижняя (большая) часть террасок заросла *Orostachys spinosa*. 5% занимает незадернованная каштаново-окрашенная супесь, 5% — некрупные обломки песчаника, покрытые накипными лишайниками. Среди почвенных лишайников наиболее обилён *Parmelia vagans* (проективное покрытие 10%).

Размер площадки 10×10 м². Выше по склону — полынно-келериевая горная степь (обильны *Pulsatilla multifida*, *Poa botryoides*; *Artemisia frigida* отсутствует).

Описание 4. Песчанково (*Arenaria meyeri*)-разнотравно (*Artemisia pubescens*, *Potentilla arenosa*)-келериевая лишайниковая степь.

400 м к северо-западу от участка описания 1, наклоненная к юго-востоку поверхность высокой цокольной террасы, перекрытой древними песчано-галечниковыми отложениями; крупная степная поляна с усыхающими озерами; выпуклый покатый водораздел между неглубокими ложбинами с зарослями *Salix bebbiana* и *Betula extremiorientalis* (вдоль опушек их — менее сухая разнотравно-келериево-мятликовая степь: см. описание к10). Травостой низкорослый и несомкнутый, до трети площади покрыто лишайниками (преобладает *Parmelia vagans* — 15%). Размер площадки 10×10 м².

Описание 5. Осочковая (*Carex duriuscula*) приозерная степь.

Северо-восточный край той же степной поляны. Окраинная часть днища высохшего озера (в 100 м к западо-юго-западу от центра днища). Периодически выжигается населением с. Тебюлях. Весной участок хорошо увлажнен. В дату описания

(20/VI) выделялся свежезеленым травостоем *C. duriuscula*. Днище озерной котловины имеет крупнопolygonальный рельеф.

О п и с а н и е 8. Разнотравно (*Pulsatilla multifida*, *Potentilla nudicaulis*, *Artemisia pubescens*)-келериево-овсецовая (*Helictotrichon krylovii*) с бурачком (*Alyssum obovatum*) лишайниковая (*Parmelia vagans* 25%) степь.

Урочище Эбэ, I надпойменная левобережная терраса Индигирки в 1 км к юго-востоку от участка описания 1 и в 100 м от берега Индигирки. Сложена песчаным аллювием. Неглубокая депрессия поверхности террасы, наклоненная на 1—2° к северо-востоку. Выделяется довольно высоким травостоем (цветоносы овсеца до 50 см, розеточные листья до 15 см). По обгреблым старым основаниям побегов овсеца и келерии видно, что участок периодически выжигается. На соседних повышениях микрорельефа — овсецово-келериевая степь (наиболее широко распространенная на данной террасе). Размер площадки 10×10 м².

О п и с а н и е 9. Разнотравно (*Pulsatilla multifida*, *Eritrichium sericeum*, *Orostachys spinosa*)-келериевая с *Arenaria meyeri* и *Helictotrichon krylovii* лишайниковая (*Parmelia vagans*) степь.

Правобережье Индигирки и ее притока — р. Ыстан-Юрях близ устья последней (выше с. Тебюлях). Днище межгорной котловины, высокая (30—40 м) терраса, слабо наклоненная к югу (3—4°), сложенная щебневато-песчаным пролювием (древний конус выноса р. Ыстан-Юрях, расчлененный водотоками). Описываемый участок занимает выпуклый, более сухой, участок террасы (в понижениях — овсецовая степь). 26/VI 1976 — голубой аспект цветущего *Eritrichium sericeum* и белый — *Lichnis sibirica* ssp. *samojedorum*. Незадернованный коричневатый мелкозем — 5%.

О п и с а н и е 10. Осочково (*Carex obtusata*)-разнотравно (*Pulsatilla multifida*, *Galium verum*, *Aster alpinus*)-овсецовая лишайниково (*Cetraria nivalis*, *Parmelia vagans*)-моховая (*Rhytidium rugosum*) луговая степь.

Рядом с описанием 9; неглубокая, пологая депрессия поверхности террасы (возможно, образовалась при вытаивании ледяных жил в месте скрещения трещин реликтовой polygonальной сети). Увлажнение большее, чем на повышениях с келериевой степью. Высота травостоя до 50 см (цветоносы овсеца). Участок выделяется более зеленым тоном (листва *Carex obtusata*, *Arenaria meyeri*, наземный покров мха); участие лишайников увеличивается к повышенным краям депрессии. Дерновинки овсеца некрупные. Размер участка 6×8 м².

О п и с а н и е 11. Песчанково (*Arenaria meyeri*)-разнотравно (*Veronica incana*)-мятликово (*Poa botryoides*)-келериевая лишайниковая (*Parmelia vagans* 25%) степь.

0,5 км к востоку от участков описаний 9 и 10. Высокий выпуклый водораздел между двумя правыми притоками р. Ыстан-

Юрях, сложенный щебневато-песчаным пролювием. Экспозиция восточно-юго-восточная, склон 4—5°. Участок отличается от соседних (пониженных) доминированием келерии, обилием вероники, меньшим участием сон-травы, овсеца и мятлика. Оголенная почва занимает 10—15% площади.

О п и с а н и е 13. Песчанково-разнотравно (*Pulsatilla multifida*)-горноколосниково-осочково (*Carex duriuscula*)-келериевая лишайниковая (*Parmelia vagans*) степь.

Ниже участка описания 11, на пологом (3°) восточно-юго-восточном склоне высокой террасы в 8—9 м от ее края. Дренаж более сильный. На участке расположен крупный корневищный клон *Carex duriuscula*.

Травостой низкий, разреженный, 5% оголенной почвы. В почве много слабоокатанного щебня. Ниже по склону — более петрофитный вариант с доминированием горноколосника.

О п и с а н и е 15. Осочково (*Carex duriuscula*)-разнотравно (*Pulsatilla multifida*, *Artemisia pubescens*)-горноколосниково-келериевая лишайниковая (*Parmelia vagans*) горная степь.

Правобережье Индигирки против с. Тебюлях. Нижняя часть юго-восточного склона гранодиоритовой сопки, крутизна 30. Описываемый вариант занимает обширный участок склона (30—40 м в поперечнике). У подножья сменяется каменистой луговой степью. Незадернованная поверхность занимает 8—10% площади, в том числе 5% — щебень гранодиорита (из них 3% — с эпилитными лишайниками: *Parmelia taractica* и др.). Размер площадки 10×10 м².

О п и с а н и е 17. Горноколосниково-песчанково-разнотравно (*Pulsatilla multifida*, *Eritrichium sericeum*)-келериевая лишайниковая (*Parmelia vagans*) степь.

200 м к югу от участков описаний 9 и 10. Пологонаклоненная (2°) к востоку-юго-востоку поверхность II надпойменной террасы. Обширный, довольно однородный контур (изредка встречаются изолированные клоны *Carex duriuscula*). Участок выделяется сизым тоном низких дерновин келерии в сочетании с голубым — цветущего незабудочника и белым — плодоносящей сон-травы: на фоне сизой зелени келерии и песчанки. Незадернованная каштановоокрашенная почва — 15%.

Размер площадки 10×10 м².

О п и с а н и е 18. Полынно (*Artemisia pubescens*)-келериево-житняковая (*Agropyron cristatum*) редко- и крупнодерновинная горная степь.

Горное левобережье р. Ыстан-Юрях в 0,5 км от места ее впадения в Индигирку; крутой (20°) юго-западный склон 130 м цокольной террасы. Склон террасирован скотопроечными тропами, эродирован, сложен сугесью со сландевой дресвой.

Размер участка 2—4 м (поперек склона) \times 20 м (по склону). С запада ограничен неглубокой ложбиной стока, занятой выше

ритидиевым остепненным листовничником, ниже — разнотравно-житняково-овсецово-келериевой степью, с востока — сильное эродированным выпуклым участком, занятым группировкой *Lappula echinata*, *Artemisia pubescens*, *Alyssum obovatum* с редкими дерновинами житняка.

Незадернованная супесь со щебнем занимает на описываемом участке от 25 до 65% площади (в среднем 50%).

О п и с а н и е 19. Разнотравно (*Cerastium arvense*, *Pulsatilla multifida*)-мятликово-овсецовая (*Poa botryoides*, *Helictotrichon krylovii*) с келерией лишайниковая (*Parmelia vagans*, *Cetraria nivalis*) степь.

500 м к северо-западу от участков описаний 9 и 10. Краевая часть более высокой (IV) террасы с небольшим (2—3°) уклоном на восток — к неглубокому оврагу. Размер участка 30 м (поперек склона) × 10 м (по склону), ниже — овсецовая ритидиевая лугостепь по северо-восточному склону оврага. Один из самых сухих вариантов овсецовой степи. Состав травостоя на протяжении участка варьирует — местами доминирование переходит к мятлику; в нижней части контура увеличивается роль *Cetraria nivalis* в наземном покрове (в целом проективное покрытие *Parmelia vagans* 25%, *Cetraria nivalis* — 4—5%; до 3—4% площади участка покрыто темным налетом водорослей).

К р а т к о е о п и с а н и е к12. Разнотравно-осочковая (*Carex duriuscula*) мохово-лишайниковая степь.

Левобережье Индигирки выше устья р. Иньяли, в 700 м к западу от участка описания 1. Юго-западная часть степной поляны с усыхающими озерами, дренированная глубокими канавками по вытянувшимся жилам льда (остаточно-полигональный рельеф). Описываемый участок представляет поверхность крупного остаточного полигона поперечником до 20 м; имеется вторичная сеть ложбинок, очевидно, по трещинам усыхания. Проективное покрытие травостоя до 50%, из них живые части составляют 25—30%, остальное — ветошь; травостой диффузной структуры. Почвообразующая порода — супесь. В более глубоких канавках, ограничивающих описываемый участок, моховой с разнотравьем осочник *Carex lugens* с одиночными деревьями листовницы, кустами *Salix bebbiana* и *Betula extremorientalis* в местах скрещения нескольких канавок (растут на склонах канавок); в менее глубоких — луговая степь с *Carex obtusata*, овсецом и др.

К р а т к о е о п и с а н и е к19а. Песчанково (*Arenaria meyeri*)-разнотравно (*Pulsatilla multifida*, *Artemisia pubescens*)-осочковая (*C. duriuscula*) лишайниковая (*Parmelia vagans*) степь.

Урочище Эбэ, II надпойменная левобережная терраса Индигирки между участками описаний 1 и 8, в 150 м от подножья III (цокольной) террасы. Участок II террасы разделяет углуб-

ления древних русел Индигирки и дренирован ими; имеется сеть глубоких канавок по вытянувшимся с поверхности (до глубины свыше 1 м) жилам льда достаточно-полигональной сети. Описываемый вариант занимает блюдцевидную поверхность крупного полигона поперечником 15 м. Почти половину травостоя *C. duriuscula* составляет ее ветошь. Примесь полукустарничка *A. meyeri* и разнотравья увеличивается в центре полигона и на его выпуклой окраине, где травостой осочки особенно чахлый. В широких канавках между полигонами — разнотравно-овсецово-осочковая степь.

К р а т к о е о п и с а н и е к30. Бурачково (*Alyssum obovatum*)-разнотравно (*Orostachys spinosa*)-мятликово-келериево-житняковая (*Poa botryoides*, *Koeleria cristata*, *Agropyron cristatum*) горная степь.

Крутой (40°) западо-юго-западный склон 130-метровой цокольной террасы на левом берегу р. Ыстан-Юрях в 200 м к западу от участка описания 18, в средней части склона. Незадернованный субстрат (песок со сланцевым щебнем) — 10—15%. Мхов и лишайников очень мало. Участок террасирован скотопроечными тропами. С востока — широкая ложбина стока с лугостепной растительностью по склонам (см. к31) и вейниковым листовничником по днищу.

К р а т к о е о п и с а н и е к31. Мятликово-овсецово (*Poa botryoides*, *Helictotrichon krylovii*)-разнотравная (*Cerastium arvense*, *Artemisia tanacetifolia*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*) ритидиевая (60%) лугостепь.

В 15—20 м от участка краткого описания к30, склон западный, крутизной 40°, образует край ложбины стока с разнотравно-вейниковым (*Calamagrostis lapponica*) ритидиевым листовничником на днище. До 5% занимают эродированные щебневатомелкоземистые участки с горизонтальными слоевищами *Cladonia* spp. Травостой пышный, высотой до 45 см (овсец).

К р а т к о е о п и с а н и е к39а. Полынно (*Artemisia pubescens*)-келериево-осочковая (*Carex duriuscula*) лишайниковая степь.

Левобережье р. Ыстан-Юрях в 0,5 км от устья, I надпойменная (4—5 м) терраса вблизи конуса выноса бокового оврага (200 м к юго-востоку от участка описания 17). Описываемый контур находится в стороне от основных водотоков, выходящих из оврага; дренирован сетью неглубоких канавок по вытянувшимся ледяным жилам достаточно-полигональной сети; летнее иссушение здесь очень сильное. Вариант к39а приурочен к выпуклой части реликтового полигона; ограничен неглубокими канавками с более мезофитной келериево-осочково-астроголовой (*Astragalus inopinatus*) степью.

К р а т к о е о п и с а н и е к40б. Бескильницево (*Puccinellia hauptiana*)-осочковая (*Carex duriuscula*) солончаковая степь.

Днище корытообразного оврага (балки), прорезающего II левобережную надпойменную террасу р. Ыстан-Юрях в 0,5 км от устья. Площадка расположена в 60—70 м к северу от участка краткого описания к39а и в 150 м к восток-юго-востоку от описания 17. Контур имеет протяженность в несколько десятков метров вдоль днища, до 8—10 м — поперек. Почва покрыта корочкой солей. В пределах данного контура выбита площадка, углубленная на 10—15 см, где осоковый дерн сбит солончующими лошадьми, лижущими засоленный грунт (наблюдения О. М. Афоной). Здесь развита вторичная разнотравно-осочково-бескильничевая солончаковая луговина.

[к40а: *Puccinellia hauptiana* сор₃, покрытие 25—30%; *Carex duriuscula* сор₂₋₃, 5—10%; *Taraxacum dissectum* sol; *Potentilla anserina* — sol—gr; *Chenopodium prostratum* — sp (эродированные участки). На почве черноватый налет водорослей]. Кроме того, днище оврага пересечено руслом функционирующего весной и во время сильных ливней водотока, заросшим разнотравно-осочково-келериево-мятликовой лугостепью. Подножье южного склона балки занято лапчатково-попынно-осочковой (*Potentilla nudicaulis*, *P. arenosa*, *Artemisia pubescens*, *Carex duriuscula*) солончаковой степью, где до 0,5 площади покрыто белой корочкой солей; выше по склону — уступ, занятый келериево-разнотравной (*Pulsatilla multifida*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*) лугостепью с *Carex duriuscula* и *Helictotrichon krylovii*; верхняя — крутая — часть южного склона занята попынно (*Artemisia pubescens*)-келериевой степью с *Carex duriuscula* и местами эродирована. Подножье и нижняя часть северного склона балки покрыты разнотравно (*Artemisia tanacetifolia*, *Veronica incana*, *Eritrichium sericeum*, *Pulsatilla multifida*)-осочково (*C. duriuscula*)-келериево-мятликовой (*Poa botryoides*) лугостепью, сменяемой при подъеме на поверхность II террасы разнотравно-келериевой лишайниковой степью, сходной с описанием 17.

Краткое описание к10¹. Песчанково (*Arenaria meyeri*)-разнотравно (*Veronica incana*, *Leontopodium campestre*, *Aster alpinus*, *Potentilla arenosa*)-келериево-мятликовая (*Poa botryoides*) плаунково (*Selaginella sibirica*)-мохово (*Rhytidium rugosum*)-лишайниковая (*Parmelia vagans*) луговая степь у опушки ивово-березового кустарникового колка по ложбине стока.

Левобережье Индигирки в 4 км выше устья р. Иньяли; наклоненная к югу поверхность III высокой цокольной террасы; восточная часть крупной степной поляны с усыхающими озерами; западная окраина неглубокой ложбины стока, занятой вторичным кустарниковыми зарослями *Salix bebbiana* и *Betula*

¹ Ниже следуют описания для района устья р. Иньяли и с. Тебюлях в среднем течении р. Индигирки; если автор особо не оговорен, они сделаны Б. А. Юрцевым в июне и июле 1976 г.

extremiorientalis (на месте сгоревшего ритидиево-травяно-брусничного лиственничника) — см. ниже описание к11. [Небольшой (1°) уклон к юго-востоку. Западнее — на выпуклом участке плакора — граничит с контуром описания 4. Здесь увлажнение несколько лучше, о чем говорит значительное обилие *Poa botryoides*, *Carex pediformis*, *Leontopodium campestre*, *Selaginella sibirica*, мха *Rhytidium rugosum*. Общее проективное покрытие 100%: травостой — 50% (злаки 15%, осочки 4%, полкустарничек *Arenaria meyeri* 7—10%, разнотравье 10%), плаунка *Selaginella sibirica* 10%, лишайников 25—30% (*Parmelia vagans* 7%), мхов 15—20%. Травостой разрежен и куртинного сложения, лишайники, мхи и плаунок заполняют все проветы в нем.

Цветковые: с обилием сор₃-gr — *Carex pediformis* (3—4%); сор₂-gr — *Poa botryoides* (7—10%); сор₁-gr — *Arenaria meyeri* (7—10%), *Veronica incana* (3—4%), *Aster alpinus* (1—2%); *Potentilla arenosa*; сор-sp — *Koeleria cristata* (4%), *Leontopodium campestre* (1—2%), *Pulsatilla multifida*; сол-sp — *Helictotrichon krylovii*; сол-gr — *Eritrichium sericeum*, *Cerastium arvense*, *Artemisia pubescens*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Allium strictum*, *Galium verum*; gar — *Androsace septentrionalis*; un — *Castilleja rubra*.

Мхи²: *Rhytidium rugosum*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum*, *Tortula ruralis*, *Encalypta vulgaris*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Pterygoneurum subsessile*.

Лишайники³: *Dermatocarpon hepaticum*, *Diploschistes bryophilus*, *Psora asiae-centralis*, *Lecanora epibryon*, *Parmelia vagans*, *Cornicularia steppae*, *Cladonia cariosa*, *C. pyxidata*, *Caloplaca sinapisperma*, *Physconia muscigena*, *Rinodina nimbosa*.

Краткое описание к11. Парковый ивняк (*Salix bebbiana*) кустарноберезовый (*Betula extremiorientalis*) разнотравно-осочково (*Carex pediformis*)-брусничный ритидиевый.

Рядом с контуром к10. Занимает плоскую ложбину стока (уклон 2—3° к юго-западу). Образовался на месте сгоревшего лиственничника (одиночные деревья уцелели у восточной опушки — см. к11а).

Древостой *S. bebbiana* (многоствольный, суховершинный) имеет высоту 3—5 м и сомкнутость крон 0,15—0,4.

Подлесок *B. extremiorientalis* высотой 1,3—1,8 м, сомкнутость 0,5—0,6. Подстилка из листьев ивы и березы покрывает 20—30% площади. Общее покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов 100%. Выявляются два варианта: а) травяной, с преобладанием *Carex pediformis* (до 2/3 площади, приурочен к выпуклым участкам); б) ритидиевый, местами с куртина-

² Определения О. М. Афоной (как и в следующих описаниях).
³ Определения И. И. Макаровой (как и в следующих описаниях).

ми брусники (1/3, приурочен к затененным участкам — местам скопления кустарника). В целом проективное покрытие трав 60%, брусники 20—30%, мхов 40—50%.

Состав травяно-кустарничкового яруса: с обилием сор₃ — *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*; сор₁—гр — *C. pediformis*; сп—гр — *C. obtusata*, *Campanula langsdorffiana*, *Achillea asiatica*, *Pulsatilla multifida*; сол — *Cerastium arvense*, *C. maximum*, *Androsace septentrionalis*, *Pyrola incarnata*; rar — *Senecio campester*, *Astragalus tugarinovii*, *Coeloglossum viride*, *Aster alpinus*, *Potentilla jacutica*.

Мхи: *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*, *Bryum argenteum*, *Hypnum subimponens*, *Pylaisia polyantha*, *Eurhynchium pulchellum*, *Dicranum spadiceum*, *Ceratodon purpureum*, *Polytrichum juniperinum*, *Orthotrichum speciosum*.

Лишайники на почве и среди мхов: *Peltigera canina*, *P. aphosa*, *Cladonia pyxidata*, *Lecidea glomerulosa*, *L. symmicta*, *Buellia lauri-cassiae*, *Rinodina archaea*, *R. dispersella*, *Candelariella vitellina*; на стволиках ив и берез — *Parmelia sulcata*, *P. olivacea*, *Physcia aipolia*, *Ph. ascendens*, *Evernia esorediata*, *Xanthoria fallax*.

Краткое описание к11а. Разнотравно (*Cerastium arvense*, *Pulsatilla multifida*)-осочково (*Carex pediformis*)-овсецовая (*Helictotrichon krylovii*) ритидиевая микрогруппировка под кроной одиночного дерева *Larix cajanderi* в краевой (восточной) части ивово-березового травяно-ритидиевого колка (к11). К югу — за пределами опушки колка — луговая степь, сходная с к10 (см. выше).

Высота дерева 8—9 м, диаметр (на уровне груди) 23 см. Размер контура подкрановой микрогруппировки 3×4 м². Отсутствие кустарника под кроной лиственницы, возможно, объясняется корневой конкуренцией в условиях дефицита влаги. Опад хвои и коры угнетает развитие мхов.

Общее проективное покрытие травостоя 60% (снижается под центральной частью кроны до 40%; злаки — 20—25%, осоки — 40→10%, разнотравье — 20 → 10%); покрытие мхов изменяется от 40 в краевой части до 15—20%; участие лишайников незначительно.

Состав цветковых растений: с обилием сор₃ (до сп/гр) — *Carex pediformis*; сор/гр — *Helictotrichon krylovii* (10—12%), *Cerastium arvense*; сп — *Poa botryoides*, *Pulsatilla multifida*; сол — *Arenaria meyeri*, *Androsace septentrionalis*, *Cerastium maximum*, *Potentilla arenosa*; rar — *Artemisia tanacetifolia*, *Arabidopsis bursifolia*, *Sedum purpureum*, *Draba cinerea*; un — *Senecio campester* s. l.

Мхи: *Rhytidium rugosum*, *Climacium dendroides*, *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*, *Bryum argenteum*, *B. sp.*

Лишайники: *Parmelia vagans* — rar; в пристволенной части — *Hypogymnia* sp., *Peltigera canina*.

Краткое описание к13. Разнотравно-осоковая (*Carex lugens*, *C. obtusata*) моховая луговина с одиночными деревьями лиственницы и кустами *Salix bebbiana*, *Betula extremiorientalis* по широкой западине на месте скрещения вытаявших ледяных жил остаточной-полигональной сети.

Юго-восточная окраина степной поляны с усыхающими озерами на III высокой цокольной террасе левобережья Индигирки, близ участка краткого описания к12. Деревья *Larix cajanderi*, кусты ивы и березы отмечены на окраине участка, растут по склону канавок. Максимальная ширина канавки (на перекресте вытаявших ледяных жил) 3,5 м, минимальная — 1,5 м, глубина до 40—50 см. Общее проективное покрытие 100%, в том числе *Carex lugens* (не кочкарная форма, уклоняющаяся к *C. soczavaeana*) 70% (до 30—35% — ветошь), разнотравья 6—10%, мхов 40—60%, подстилка из листьев ив до 25%.

Состав травостоя: с обилием сор₃ — *C. lugens*; сп—сор — *C. obtusata* (с края), *Sanguisorba officinalis*; сп — *Achillea asiatica*, *Potentilla stipularis*, *Androsace septentrionalis*; сол — *Galium verum*; rar — *Poa* sp.

Мхи: *Polytrichum juniperinum*, *Rhytidium rugosum*, *Tortula ruralis*, *Bryum argenteum*, *B. aff. calophyllum*, *Drepanocladus aduncus*.

Лишайники: *Peltigera canina*, *P. malacea*, горизонтальные слоевища *Cladonia* sp., *Lecanora epibryon*, *Physconia muscigena*, *Xanthoria fallax*, *Rinodina turfacea*, *Candelariella* sp. На склонах канавки данное сообщество сменяется мезофитным вариантом осочковой степи *C. duriuscula* (с примесью *Senecio campester*, *Carex obtusata*, *Castilleja rubra*, *Sanguisorba officinalis*, *Galium verum*, *Sedum purpureum* и др.).

Краткое описание к21. Разнотравно (*Cerastium arvense*, *Galium verum*)-осочково (*Carex obtusata*)-овсецовая ритидиевая лугостепь.

Правобережье Индигирки близ устья р. Ыстан-Юрях; нижняя половина восточного склона (5—15°) неглубокого оврага, днище которого занято горелым травяно-кустарничковым лиственничником. [Подножье склона у опушки лиственничника покрыто оstepненным злаково-разнотравным ритидиевым лугом следующего состава (к21а): сор₂ — *Cerastium arvense*; сор₁ — *Galium verum*, *Oxytropis middendorffii* ssp.; сор — сп — *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Potentilla jacutica*; сп — *Helictotrichon krylovii*, *Carex obtusata*, *Polemonium boreale*, *Silene repens*, *Artemisia laciniata*, *Pulsatilla multifida*, *Cerastium maximum*; сол — *Poa botryoides*, *Androsace septentrionalis*; rar — *Alilium strictum*.

Состав травостоя в краевой части лиственничника (к22): сор₃ — *Equisetum arvense*; сор₂₋₃ — *Ranunculus affinis*; сор₂ — *Cerastium arvense*; сор₁ — *Ranunculus borealis*, *Potentilla stipularis*, *P. jacutica*, *Artemisia laciniata*; сор—сп — *Cerastium ma-*

ximum, *Erysimum hieracifolium*; sp — *Poa alpigena*, *P. sp.*, *Carex lugens*, *Stellaria ciliatosepala* var. *angustifolia*, *Sanguisorba officinalis*, *Myosotis asiatica*, *Galium verum*, *Pulsatilla multifida*, *Epilobium palustre*, *Anemone ochotensis*, *Androsace filiformis*, *Astragalus alpinus*; sol — *Bromus pumpehianus*, *Poa palustris*, *Saxifraga exilis*, *Ranunculus sceleratus*, *Chamaenerion angustifolium*, *Senecio campester* s. l., *Cnidium cnidiifolium*, *Stellaria crassifolia*, *Oxytropis deflexa*, *Draba subamplexicaulis*; rar — *Orthilia obtusata* (с края). Подлесок из кустов *Salix bebbiana*. Сомкнутость крон 0,3—0,4; 10—12% площади покрыто горелыми стволами и валежником. Общее проективное покрытие травостоя 85%, мхов (преобладают *Rhytidium rugosum*, *Tortula ruralis*, *Drepanocladus uncinatus*) 60%; подстилка 25—30%.

В центральной, наиболее увлажненной части днища оврага — вторичный ивняк *Salix bebbiana* (к23), в травостое господствуют *Carex lugens* и *Equisetum arvense*, появляется *Hierochloë odorata*; в остальном состав травостоя сходен с к22.

Приведенные списки намечают экологический ряд от выпуклых водораздельных участков с келериевой лишайниковой степью (описание 9) через овсецовую лишайниково-ритидиевую степь неглубоких понижений террасы (описание 10) к описанным здесь сообществам восточного склона и днища оврага (к21, к21а, к22, к23)]. Верхняя часть склона занята келериевой степью, сходной с описанием 9. Общее проективное покрытие описываемого варианта 100%, в том числе травостоя 70—80% (злаки 20—25%, осоки 15—20%, разнотравье 30%), мхового покрова с вкраплением лишайников 65—70% (*Rhytidium rugosum* — 60%).

Состав сосудистых растений: с обилием сор₃ — *Carex obtusata* (15—20%), *Cerastium arvense* (10%); сор₂₋₃ — *Helictotrichon krylovii*; сор — sp — *Galium verum* (5%); sp — *Potentilla arenosa*, *Pulsatilla multifida*, *Artemisia laciniata*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Oxytropis dorogostaiskyi*; sol — *Poa botryoides*, *Eritrichium sericeum*, *Veronica incana*, *Selaginella sibirica*, *Clausia aprica*, *Polemonium boreale* (ближе к нижнему краю), *Androsace septentrionalis*, *Senecio campester* s. l., *Silene repens*, *Cerastium maximum*, *Gentiana plebeja*; rar — *Draba cinerea*, *Arenaria meyeri* (у верхнего края).

Мхи: *Rhytidium rugosum*, *Tortula ruralis*, *Polytrichum juniperinum*.

Лишайники: *Peltigera canina*, *P. erumpens*, *Candelariella aurella*, *Stereocaulon alpinum*, *Cladonia* sp. (горизонтальные слоевища), *Rinodina terrestris*, *Cetraria nivalis* (sol), *Lecanora frustulosa* f. *muscolola*, *Parmelia borisorum*, *Endocarpon pusillum*, *Caloplaca saxifragarum*.

Краткое описание к25. Овсецово-мятликово (*Poa botryoides*)-разнотравная (*Cerastium arvense*, *Gentiana plebeja*, *Campanula langsdorffiana*, *Euphorbia discolor*) луговая степь.

Правобережье Индигирки против с. Тебулях. Междуречье правых нижних притоков р. Ыстан-Юрях — ручьев Диринь и Селивановский; нижняя треть южного склона низкой сопки, террасовидный уступ (3—4°) шириной 30 м. Красочный пестрый травостой; есть одиночные кусты *Salix bebbiana* и остатки нескольких горелых пней лиственницы (ранее уступ был занят травяным лиственничником). По сравнению с фоновой растительностью обширного сухого склона с чередованием келериевой и осочковой степи (местами с зоогенными группировками *Artemisia dracuncululus*) данный уступ находится в более благоприятных условиях увлажнения. Общее проективное покрытие 100%, в том числе травостоя 80—85% (злаки 20—25%, осоки 2—3%, разнотравье 55—65%), мхов 20%, лишайников 5%.

Состав травостоя: с обилием сор₃ — *Poa botryoides* (15—20%), *Gentiana plebeja* — сор₃ (5%); сор₁ — гр — *Cerastium arvense* (10%); сор — sp — *Carex obtusata*, *C. pediformis*, *Myosotis asiatica*, *Euphorbia discolor*, *Campanula langsdorffiana*; sp(—gr) — *Helictotrichon krylovii* (5%), *Astragalus inopinatus* s. l., *Potentilla arenosa*, *Gentiana barbata*, *Thalictrum foetidum*, *Galium verum*, *Polemonium boreale*, *Aster alpinus*; sol — sp — *Potentilla jacutica*, *Artemisia tanacetifolia*; sol — *Astragalus tugarinovii*, *Pedicularis amoena*, *Coeloglossum viride*, *Veronica incana*, *Leontopodium campestre*, *Cnidium cnidiifolium*, *Linum perenne* s. l., *Achillea asiatica*, *Androsace septentrionalis*, *Allium strictum*, *Clausia aprica*.

Мхи: *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*, *Rhytidium rugosum*, *Bryum argenteum*, *B. sp.*, *Ceratodon purpureus*.

Лишайники: *Parmelia vagans*, *Peltigera* sp., горизонтальные слоевища *Cladonia*.

Краткое описание к29а. Злаково (*Poa botryoides*, *Helictotrichon krylovii*)-разнотравная (*Aster alpinus*, *Cerastium arvense*) плауново-лишайниковая степная южная опушка горного лиственничника (после 16 ч. бывает в тени).

Верхняя часть того же южного склона (см. к25), крутизна 20°; выше склон положе (10°), покрыт ритидиевым лиственничником с разреженным травостоем (*Pulsatilla multifida*, *Aster alpinus*, *Euphorbia discolor*, *Saxifraga multiflora*, *Campanula langsdorffiana*, *Potentilla arenosa*, *Androsace septentrionalis*); ниже — разнотравно (*Saxifraga multiflora*)-полукустарничковая (*Dracoscephalum palmatum*) петрофитная степь (с *Artemisia tanacetifolia*, *Potentilla arenosa*, *Phlojodicarpus villosus*, *Galium verum*, *Cerastium arvense*, *C. maximum*, *Campanula langsdorffiana*, *Veronica incana*, *Pulsatilla multifida*); еще ниже — широкая полоса злаково (*Poa botryoides*, *Koeleria cristata*, *Helictotrichon krylovii*)-разнотравной (*Potentilla arenosa*, *Veronica incana*) лишайниковой степи.

На описываемом контуре остепненной опушки покрытие травостоя 45% (злаки 15%, разнотравье 25—30%), плаунка

Selaginella sibirica 10%, лишайников 15%, мхов 5%, хвощ 30%.

Сосудистые растения: с обилием сор₁₋₂ — *Poa botryoides*; сор₁—gr — *Selaginella sibirica*, *Aster alpinus*; сор—sp — *Helictotrichon krylovii*; sp — *Myosotis asiatica*, *Veronica incana*, *Potentilla arenosa*, *Cerastium arvense*, *Artemisia tanacetifolia*, *Saxifraga multiflora*; sol — *Galium verum*, *Androsace septentrionalis*, *Pulsatilla multifida*; gar — *Euphorbia discolor*.

Мхи: *Rhytidium rugosum*: на пятнах мелкозема — *Bryum* sp.

Лишайники: *Cetraria nivalis*, *Peltigera* sp., *Lecanora epibryon*, *Ochrolechia* sp.

Краткое описание к32. Разнотравно-злаковый (*Calamagrostis lapponica*) ритидиевый остепненный листовничник (*Larix cajanderi*) по днищу неглубокой ложбины крутого (40°) западно-северо-западного склона 130-метровой цокольной террасы на левом берегу р. Ыстан-Юрях в 0,4 км от устья.

Рядом, по западному склону ложбины — мятликово-овсецово-разнотравная ритидиевая лугостепь (к31). Сомкнутость крон 0,3, большинство стволов *Larix* сухие. Проективное покрытие травостоя варьирует от 30 до 90% (злаков 20—70%), покрытие мохового покрова — 50%.

Состав травостоя: с обилием сор₂ — *Calamagrostis lapponica* (15—60%); sp—gr — *Bromus pumpeianus* ssp. *Karavaevii*, *Poa stepposa*, *Pulsatilla multifida*, *Erysimum pallasii*, *Artemisia laciniata*, *Cerastium arvense*; sol — *Poa botryoides*, *Galium verum*, *Veronica incana*, *Saxifraga multiflora*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Campanula langsdorffiana*, *Eritrichium sericeum*, *Pedicularis amoena*, *Alyssum obovatum*, *Polemonium boreale*, *Oxytropis dorogostaiskyi*, *Cerastium maximum*; gar — *Senecio campester* s. l.

Мхи: *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*, *Myurella fallacea*, *Ceratodon purpureus*, *Tortula ruralis*, *T. mucronifolia*, *Drepanocladus uncinatus*, *Distichium capillaceum*, *Bryum argenteum*, *B. sp.*, *Hypnum* sp., *Pollia* sp., *Campyllum polygamum*, *Pylasia polyantha*, *Eurhynchium pulchellum*.

Лишайники: *Peltigera* spp. (начальные стадии развития).

Краткое описание к35⁴. Злаково (*Agropyron cristatum*, *Koeleria cristata*)-разнотравно (*Chamaerhodos grandiflora*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*)-горноколосниковая петрофитная степь.

Левобережье р. Ыстан-Юрях близ ее устья, плато невысокой вершинки (около 680 м над ур. м.) в верхней части лесостепного пояса (см. рис. 5). Элювий глинистых сланцев. Небольшой уклон к югу (5°). Незадернованный субстрат — 25-30%. Общее проективное покрытие травостоя 40—60%, лишайники в ос-

новном на крупных плитках щебня (*Parmelia taractica* и др.). Разнотравье — 35—55%, злаки — 10%.

Состав травостоя: с обилием сор₂ — *Chamaerhodos grandiflora* (5%); сор₁—gr — *Orostachys spinosa* (15—20%), *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum* (7—8%); *Potentilla arenosa*; sp — *Agropyron cristatum* (5%), *Koeleria cristata* (5%), *Alyssum obovatum*, *Oxytropis scheludjakoviae*; sol — *Artemisia pubescens*, *Aster alpinus*, *Pulsatilla multifida*, *Stellaria jaceutica*.

Мхи: *Tortula ruralis*.

Лишайники: *Rinodina nimbosa* var. *sphaerocarpa*, *Physconia muscigena*, *Caloplaca stillicidiorum*, *C. saxifragarum*, *Candelariella aurella*, *C. vitellina*, *Buellia punctata*, *Stereocaulon rivulorum*.

Краткое описание к36. Типчаково (*Festuca auriculata*)-разнотравная с плаунком (*Selaginella sibirica*) горная криофитно-микротермная (субальпийская) степь.

В 300 м восточнее и 60 м выше участка к35, южный склон сланцевого гребня горы (15°). Общее проективное покрытие травостоя 35—40%, в том числе злаков 5—7%.

Состав травостоя: с обилием сор₁—gr — *Festuca auriculata*; sp—gr — *Koeleria cristata*, *Poa botryoides*, *Orostachys spinosa*, *Chamaerhodos grandiflora*, *Alyssum obovatum*, *Selaginella sibirica*, *Potentilla arenosa*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*; sol — *Helictotrichon krylovii*, *Oxytropis scheludjakoviae*, *Aster alpinus*, *Artemisia pubescens*, *A. tanacetifolia*, *Silene repens*, *Eritrichium sericeum*.

Данные по составу мхов и лишайников отсутствуют.

Краткое описание к37а. Типчаково (*Festuca auriculata*)-овсецово-разнотравная (*Orostachys spinosa*, *Potentilla arenosa*, *Cerastium arvense*) с полукустарничками (*Alyssum obovatum*, *Dracosephalum palmatum*) плаунково-лишайниковая криофитно-микротермная (субальпийская) горная степь.

Продолжение того же горного гребня (см. к36) близ вершины свыше 750 м над ур. м., сложенной гранитоидом; южный склон к седловине, занятой остепненной кобрезиевой луговиной. Экспозиция склона юго-юго-восточная, крутизна 7—8°. Камни покрывают 10%. Общее проективное покрытие 96%, в том числе цветковых 65—70% (злаки 15%, осоки 30%, разнотравье 30%), плаунка *Selaginella sibirica* 10—15%, лишайников 10%.

Состав сосудистых растений: с обилием сор₂ — *Selaginella sibirica* (10—15%); сор₂ — *Carex obtusata* (15%); сор₁ — *Helictotrichon krylovii* (10%); сор — sp — *Festuca auriculata* (4%), *Carex pediformis* (15%); sp — *Alyssum obovatum*, *Orostachys spinosa*, *Potentilla arenosa*, *Artemisia tanacetifolia*, *Cerastium arvense*; sol — *Poa botryoides*, *Dracosephalus palmatum*, *Eritrichium sericeum*, *Euphorbia discolor*, *Aster alpinus*, *Pulsatilla multifida*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Clausia aprica*, *Phlojodicarpus villosus*, *Allium strictum*; gar — *Polygonum laxmannii*.

Данные по составу мхов и лишайников отсутствуют.

⁴ Описания к35—к37а—в Б. А. Юрцева и описание 1 А. А. Коробкова относятся к южному склону горного массива (см. рис. 5).

Описываемый контур занимает нижнюю половину склона (8—10 м по склону × 16 м поперек). Верхняя часть склона занята щебнисто-пятнистой криптофитно-микротермной степной группировкой (*Helictotrichon krylovii*, *Festuca auriculata*, *Arenaria formosa*, *Carex pediformis*, *Alyssum obovatum*, *Potentilla nivea* и др.).

Краткое описание к376. Разнотравно-куртинно-дриадовая (*Dryas punctata*) с плаунком *Selaginella sibirica* щебнистая тундростепь. Занимает мелкокаменистый гребень обособленной вершины-останца (менее 800 м над ур. м) выше контура предыдущего описания (к37а) и щебнисто-пятнистой степной группировки (см. выше). Северный склон останца скалистый, у подножья 6—8 м скал — россыпи глыб гранитоида [лиственничная кустарничково-травянистая мохово-лишайниковая редица с кустами *Pinus pumila*, *Ribes fragrans*; кустарнички — *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *Dryas punctata*; среди трав — *Hierochloë alpina*, *Festuca brachyphylla*; *Carex rigidoides*, *Luzula confusa*; *Polemonium boreale*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga multiflora*, *S. firma*, *S. nelsoniana*, *S. caespitosa*, *Anemone sibirica*, *Valeriana capitata*, *Stellaria ciliatosepala* var. *angustifolia*, *Papaver* sp. *Campanula langsdorffiana*, *Draba hirta*, *Dianthus repens*, *Phlojodicarpus villosus*, *Orthilia obtusata*; среди сосудистых споровых — петрофиты *Dryopteris fragrans*, *Cystopteris dickieana*, *Selaginella sanguinolenta*, *S. sibirica*]. Ширина гребня 3—4 м, длина 8—10 м; общее проективное покрытие растительности — 0,4, в том числе куртин *Dryas punctata* 0,25—0,3.

Состав сосудистых растений: с обилием сор₂—gr — *Dryas punctata*; sp — *Alyssum obovatum*, *Potentilla nivea*, *Phlojodicarpus villosus*, *Selaginella sibirica*; sol. — *Stellaria jacutica*, *Festuca auriculata*, *Orostachys spinosa*, *Saxifraga firma*, *Erysimum pallasii*; gar — *Arenaria formosa*, *Oxytropis adamsiana* s. l. (у северного края контура).

Данные по составу мхов и лишайников отсутствуют.

Краткое описание к37в. Разнотравно (*Oxytropis dorogostaiskyi*, *Draba parvisiliquosa*, *Campanula langsdorffiana*)-ивнячково (*Salix sphenophylla*)-злаково (*Festuca auriculata*)-осочково (*Carex obtusata*)-кобрезиевая (*Kobresia myosuroides*) остепненная тундровая луговина.

Плоская горная седловина, примыкающая к подножью южного склона останцовой вершинки (см. к37а, б). С востока примыкает листовичное подгольцовое редколесье травянисто-кустарничковое с *Betula exilis*, брусничкой, багульником на подножье пологих западного и северного склонов.

Общее проективное покрытие описываемого сообщества 100% (около половины площади занимают дерновинки *Kobresia myosuroides*, примерно четверть — куртины простратного кустарничка *Salix sphenophylla*).

Состав травяно-кустарничкового яруса: с обилием сор₃ — *Kobresia myosuroides*, *Oxytropis dorogostaiskyi*; сор₁—gr — *Carex obtusata*, *Draba parvisiliquosa*, *Campanula langsdorffiana*; сор-sp — gr — *Salix sphenophylla*, *Festuca auriculata*; sp — *Potentilla arenosa*, *Poa glauca*; sol — gr — *Arctous erythrocarpa*, *Oxytropis adamsiana* s. l., *Artemisia subarctica*, *Myosotis asiatica*, *Bupleurum americanum*, *Draba hirta*, *Bromus pumpellianus*, *Agrostis vinealis* ssp. *kudoii*, *Anemone sibirica*, *Potentilla stipularis*.

Данные о составе мхов и лишайников отсутствуют.

Описание 1 А. А. Коробкова (29/VI 1976). Разнотравно-типчаквая (*Festuca auriculata*) лишайниково-плаунковая (*Selaginella sibirica*) криптофитно-микротермная высокогорная степь.

Обширная седловина между вершинами около 1000 м над ур. м., пологий террасированный южный склон седловины, в 150—160 м выше участка краткого описания к37в Б. А. Юрцева более чем на 100 м выше верхней границы листовичных редколесий. Описываемый контур занимает обширную поверхность горной террасы и сменяется на крутом южном щебнистом склоне террасы разреженной петрофитностепной группировкой сходного состава, но с доминированием *Orostachys spinosa*.

Общее проективное покрытие растительности 90% (злаки 30%, разнотравье 5%, плаунок 40%, лишайники 15%).

Состав сосудистых растений: с обилием сор₂—gr — *Selaginella sibirica*; сор₁— *Festuca auriculata*; sp — *Orostachys spinosa*, *Cerastium arvense*; gar — *Artemisia pubescens*, *A. tanacetifolia*, *Senecio campester* s. l., *Aster alpinus*, *Androsace septentrionalis*, *Pulsatilla multifida*. Данные о составе мхов и лишайников отсутствуют.

Именно с этого участка взята поверхностная почвенная проба, в которой Т. Д. Давидович выявлен современный близкий аналог позднеплейстоценовых «тундростепных» спорово-пыльцевых спектров.

Краткое описание к41. Злаково (*Poa pratensis*)-разнотравно (*Ranunculus affinis*, *Potentilla stipularis*, *Epilobium palustre*)-осочковый (*Carex duriuscula*) остепненный луг.

Занимает днище суженного близ места выхода из пределов II надпойменной террасы оврага-балки ниже описания к40б и выше к39а (правобережье р. Ёстан-Юрях в 0,5 км от устья). Днище оврага здесь представляет временный водоток, функционирующий весной и после больших ливней. Южный склон оврага занят полынно-прострелово-келериевой степью (у подножья склона — переходная полоса злаково-разнотравной лугоstepи, где очень обильны *Artemisia laciniata*, *Galium verum*, *Potentilla jacutica*, *Linum perenne*, *Euphorbia discolor*, *Pulsatilla multifida*, *Poa botryoides*, *Koeleria cristata*, есть редкие кусты *Salix bebbiana*). На северном склоне оврага — разнотравно-келериевая степь, сходная с описанием 17 (подножье северного

склона занято прострелово-овсецово-осочковой лугостепью с *Carex obtusata*).

Проективное покрытие травостоя 100% (злаки 10%, осоки 50%, разнотравье 40%). Мхи образуют ничтожную примесь (участки с нарушенной дерниной). Лишайники отсутствуют.

Состав травостоя: с обилием сор₃ — *C. duriuscula* (50%), *Ranunculus affinis* (15%); сор₁ — gr — *Epilobium palustre* (5%) сор — sp — *Poa pratensis* (7—8%), *Potentilla stipularis* (3%); sp — *Poa botryoides*, *Ranunculus borealis*; sol — *Cerastium arvense*, *Achillea asiatica*, *Stellaria ciliatosepala*, *S. sp.*, *Potentilla jacutica*, *Chenopodium prostratum*, *Taraxacum dissectum*; rar — *Draba nemorosa*, ювенильные образцы *Salix schwerinii*, *S. bebbiana*.

Мхи: *Ceratodon purpureus*, *Bryum sp.*, *Drepanocladus aduncus*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Marschandia polymorpha*.

Краткое описание к47. Разнотравно-осочковая (*Carex obtusata*) ритидиевая лугостепная растительность северной опушки лиственничника, сохранившегося в привражном понижении высокой правобережной террасы р. Индигирки в 0,5 км ниже устья р. Ыстан-Юрях. Ширина контура 3—4 м (зона полуденной тени). Севернее сменяется вторичной разнотравно (*Astragalus inopinatus* s. l., *Veronica incana*, *Cerastium arvense*)-осочково (*Carex obtusata*)-мятликовой (*Poa botryoides*) ритидиевой лугостепью с кустами *Salix bebbiana* на месте сгоревшего лиственничника (см. рис. 2, 3). Сам лиственничник — 40-летний, густой, возобновившийся после пожара [до 60% площади покрывают хвойные опад и подстилка, 1/3 — моховой покров из *Rhytidium rugosum* с редким травостоем из *Poa stepposa*, *Pulsatilla multifida*, *Artemisia tanacetifolia*, *Potentilla arenosa*, *Cerastium arvense*, *Erysimum hieracifolium*, *Astragalus tugarinovii*, *Oxytropis middendorffii*, *O. dorogostaiskyi*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*].

Общее проективное покрытие нижних ярусов лугостепной опушки 100%: мохового покрова 90—95% (*Rhytidium rugosum*), травостоя 8—10%, лишайников 3—4% (*Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Peltigera canina*, *P. malacea*). Редкие кусты *Salix bebbiana*.

Состав травостоя: с обилием сор₂ — gr — *Carex obtusata*; sp — *Artemisia tanacetifolia*, *Galium verum*, *Pulsatilla multifida*; sol — sp — *Poa botryoides*; sol — *Oxytropis middendorffii* s. l., *O. dorogostaiskyi*, *Androsace septentrionalis*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Linum perenne*, *Cerastium arvense*, *Aster alpinus*, *Erysimum hieracifolium*, *Polemonium boreale*, *Helictotrichon krylovii*, *Arnica iljinii*; rar — *Astragalus inopinatus* s. l. (лиловоцветковая форма), *Draba cinerea*.

Краткое описание к48. Разнотравно (*Cerastium arvense*, *Polemonium boreale*, *Pulsatilla multifida*) осочково

(*Carex obtusata*)-мятликово (*Poa botryoides*)-овсецовое лишайниково-ритидиевое степное сообщество южной опушки лиственничника, сохранившегося в привражном понижении высокой правобережной террасы р. Индигирки ниже устья р. Ыстан-Юрях (60 м к юго-западу от участка к47). Размер участка 8×30 м² (вдоль опушки). Торчащие обгорелые пни *Larix cajanderi* говорят о пирогенном происхождении степной опушки. К югу от нее — на покатом водоразделе с Индигиркой — вторичная разнотравно-овсецово-келериевая степь с кустами *Salix bebbiana* (встречаются и на участке данного описания). Лес уцелел островами в верхней части пологого северного склона оврага; с южной стороны овсец и другие степные виды заходят под кроны краевых деревьев. Возобновление лиственницы у южной опушки практически отсутствует. Участок затеняется утром с востока, вечером — с запада, испытывает налет хвои; увлажнение здесь несколько лучше, чем на открытой вторичной степи выпуклой части высокой террасы. Молодые деревья в краевой части леса имеют высоту 13—14 м при диаметре стволов до 20—28 см и возрасте 40—50 лет. [Состав разреженного до 5% травостоя в центре лесного острова к49: с обилием sp — *Polemonium boreale*, *Artemisia tanacetifolia*, *Oxytropis middendorffii*; sol — *Androsace septentrionalis*, *O. dorogostaiskyi*, *Cerastium maximum*, *C. arvense*, *Potentilla arenosa*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Silene repens*, *Campanula langsdorffiana*; sol — rar — *Poa botryoides*, *P. stepposa*, *Senecio campester* s. l., *Pulsatilla multifida*, *Draba cinerea*, *Erysimum hieracifolium*, *Cnidium cnidifolium*. Моховой покров 50%, преобладает *Rhytidium rugosum*; лишайники, преимущественно из родов *Cladonia* и *Peltigera*, — 3—4%; хвойная подстилка — 30—40%, ветошь, опад — 15%; сомкнутость крон деревьев 0,65—0,7; в приопушечной полосе травостоя плотнее — до 30%, по составу ближе к описываемой растительности опушки].

Общее проективное покрытие нижних ярусов южной опушки 98%; сосудистых 55—60% (злаки 35—40%, осоки 7—8%, разнотравье 15—20%), мхов 40—45%, лишайников 25—30%.

Состав травостоя: с обилием сор₃ — *Helictotrichon krylovii* (25—30%), *Carex obtusata* (6—7%); сор₁₋₂ — *Cerastium arvense* (5—6%); сор₁ — *Potentilla arenosa*; сор — sp — gr — *Poa botryoides* (10%), *Veronica incana* (2—3%); sp — gr — *Pulsatilla multifida* (2—3%), *Polemonium boreale* (3—4%), *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Campanula langsdorffiana*, *Aster alpinus*, *Artemisia tanacetifolia*, *Silene repens*; sp — sol — *Draba cinerea*; sol — *Koeleria cristata*, *Carex pediformis*, *Galium verum*, *Androsace septentrionalis*, *Eritrichium sericeum*, *Lappula echinata*; rar — *Senecio campester* s. l., *Castilleja rubra*, *Arenaria meyeri*, *Allium strictum*, *Astragalus inopinatus* s. l. (лиловоцветковая форма).

Мхи: *Rhytidium rugosum*, *Tortula ruralis*, *Pylasia polyantha*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum*, *Bryum sp.*, *Bra-chythecium sp.*

Название вида	Келериевые эпигейно-лишайниковые степи						
	равнинные				горные		
	4	9	11	17	15	13	1

Биологические группы растений

Цветковые:	52	45	60	70	65	75	90
злаки	20	15	30	30	25	16	16
осоки	—	—	—	—	3	8	25
разногравье	22	30	20	40	35	47	46
полукустарнички	10	3	8	10	—	4	4
Мхи	5	5	+	+	+	5	+
Лишайники	35	60	50	40	40	30	25
Общее покрытие	90	95	90	90	93	95	95

I. Константные и характерные виды цветковых растений собственно степных сообществ (верхний показатель — обилие по Друбе, нижний — проективное покрытие (%)), приводится для видов с покрытием не менее

<i>Koeleria cristata</i>	cop ₁ 15	cop ₁ 10	cop ₃ 20	cop ₃ 30	cop ₁ 25	cop ₁ 15	cop ₁ 15
<i>Agropyron cristatum</i>							
<i>Carex duriuscula</i>					cop ₁ 2-3	cop ₃ 3	cop ₃ 25
<i>Allium strictum</i>			sol-rar			rar	sp
<i>Lychnis sibirica</i> ssp. <i>samojedorum</i>		sp	sol	rar	sol	sol	—
<i>Arenaria meyeri</i>	cop ₁ 10	cop ₁ 3	cop ₁ 7	cop ₁ 7-10		sp 4	sp 2
<i>Gypsophila sambukii</i> var. <i>Pulsatilla multifida</i>	sp	cop ₁ 8	sol	cop ₂ 8	cop ₁ 2-3	sp- cop ₁ 3-4	
<i>Arabis bursifolia</i>	sol						sol-cop
<i>Clausia aprica</i>							
<i>Alyssum obovatum</i>		sol	rar			rar	
<i>Orostachys spinosa</i>		cop ₃	rar	cop ₁ 5-7	cop ₃ 20	cop ₃ 25	cop ₃ 30
<i>Potentilla arenosa</i>	cop ₁ 10	sp			cop ₁ 5	sp	sp
<i>P. nudicaulis</i>					cop ₁	sp	sol
<i>Oxytropis scheludjakoviae</i>					sol		sol
<i>Astragalus vallicola</i>							
<i>Veronica incana</i>	sp	sp	cop ₂ 12	sol		sp	
<i>Lappula echinata</i>							

Келериево-житняково-горные степи на эродированных участках	Овсцовые степи				Твердовато-осочковые степи					
	равнинные		горная	равнинная	равнинные					
	к30	18	19	8	к31	10	к12	к19а	к40б	5

(проективное покрытие, %)

90	50	65	80	85	60	46	40	80	80	36
60	40	40	40	30	35	—	5	40	5	5
—	—	—	3	—	10	40	25	40	70	25
15	10	25	40	53	20	5	7	—	10	5
15	—	—	7	2	—	—	3	—	—	—
—	—	—	—	60	60	15	—	—	10	10
—	—	75	50	5	25	50	75	—	5	60
45	50	100	90	95	100	100	85	85	100	100

сообщества (верхний показатель — обилие по Друбе, нижний — проективное 1%, пустые ячейки означают отсутствие вида)

cop ₂ 20	cop ₁ 10	sp 5	cop- sp 12	sol 2-5	sol	rar	sol- sp	—	sp 3	cop/sp 5
cop ₃ 30	cop ₁ 30	sol	sol				cop ₃ 40	cop ₃ 25	cop ₃ 40	cop ₃ 70
sp- cop 4	sol	sp	cop ₁ 3	cop ₁ 6	sp- cop 2	sol	sol			
sp	sol		sol			sp	sp 3			sol
	sol			sp 2-4	cop ₁ 10	sol	cop ₃ 10	sol	sp	sol
								un		rar
cop ₃ 15	sol- sp	rar	sp 6	sol						
cop ₃ 7-9	sol			sol					sp	
sol		sol		sol	sp		sol		sol	sol
			sp 3-4			rar	sol		sol	sol
			sp 2				sol			
			sp			rar	sol		sol	sol
sol									sol	sol

	4	9	11	17	15	13	1
<i>Eritrichium sericeum</i>	sp		sol	sp	sp	sol	sol
<i>Artemisia frigida</i>							2
<i>A. pubescens</i>	cop ₁ 10	sp		sol	cop 5-7	rar 5	sp 7

II. Характерные виды луговых и менее

<i>Poa botryoides</i>		sol	cop ₂ 6	sol	sol	sol	sp 2
<i>Helictotrichon krylovii</i>	sp 1-2	sp	sp	rar		rar	
<i>Agropyron jacutorum</i>							
<i>Cerastium arvense</i>							
<i>Thalictrum foetidum</i>							
<i>Astragalus inopinatus</i> s. l.		rar	rar				
<i>Androsace septentrionalis</i>	rar	sol				rar	
<i>Galium verum</i>			sol				
<i>Artemisia gmelinii</i> ssp. <i>scheludjakoviae</i>							un
<i>A. tanacetifolia</i>		sol		sol		rar	
<i>Aster alpinus</i>	sol	sol				sol	
<i>Taraxacum dissectum</i>							
<i>Puccinellia hauptiana</i>							

III. Виды, заходящие в луговые степи из

<i>Carex obtusata</i>							
<i>Draba nemorosa</i>							
<i>Sanguisorba officinalis</i>							
<i>Potentilla anserina</i>							
<i>Oxytropis dorogostaiskyi</i>							
<i>Euphorbia discolor</i>							
<i>Polemonium boreale</i>							
<i>Artemisia laciniata</i>							
<i>Senecio campester</i> s. l.							
<i>Vicia macrantha</i>							
<i>Cerastium maximum</i>							
<i>Erigeron politus</i>							
<i>Gentiana barbata</i>							
<i>Bromus pumpellianus</i> ssp. <i>karawaevii</i>							
<i>Silene repens</i>							

	к30	18	19	8	к31	10	к12	к19a	к105	5	к39a
			sol			sp	rar				
	sp	sp 5		sp 3-4			rar	cop— sp 3-4	sol	sol— sp	sp 5

сухих разностей настоящих степей

	sp 10		cop ₂ 10	sp — sol	sp 7	sp— cop 5	rar	sol		sol	rar
			cop ₃ 25	cop ₃ 30	cop ₁ 20	cop ₃ 30	rar				
			sp 6-8	sol	sol 20	sp — cop 2				sol	
	sp				sol						rar
				sp 2							
			rar sol	sol	sp	cop ₁	sol sol			sol	
			sol	sol	cop ₁ 10	sol			sol		
						cop ₁ 3					
									sol cop ₃ 40	sol	

более мезоморфных сообществах

			sp		sol	cop ₁ 10					rar
							rar				
					rar	sp			sol		
	sol				sol sp	sol					
						sol		sol— sp			
						rar					
					sol sol						
											sol rar
					rar						
					sol						

	4	9	11	17	15	13	1
<i>C. saxifragarum</i>						+	
<i>Candelariella aurella</i>						+	
<i>Lecidea assimilata</i>							

III. Растущие на щебнисто-каменистых

<i>Parmelia borisorum</i>						+	+
<i>P. taractica</i>						+	+
<i>P. tinctoria</i>							

IV. Растущие на почве в

<i>Cetraria nivalis</i>			+				
<i>C. laevigata</i>							
<i>Cladonia pocillum</i>							
<i>C. pyxidata</i>							
<i>Cornicularia steppae</i>							
<i>Diplosehistes bryophilus</i>	+	+	+	+		+	+
<i>Lepraria aeruginosa</i>							
<i>Parmelia vagans</i>	15	25	20—25	20	+	+	10
<i>Peltigera canina</i>							
<i>P. erumpens</i>		+					
<i>P. lepidophora</i>						+	
<i>P. rufescens</i>							

V. Растущие на мхах и растительных

<i>Candelariella vitellina</i>							
<i>Caloplaca stillicidiorum</i>						+	
<i>Lecanora epibryon</i>			+				
<i>Ochrolechia upsaliensis</i>						+	+
<i>Physconia muscigena</i>							

VI. Не определенные

<i>Caloplaca</i> sp.	+						
<i>Collema</i> sp.					+		
<i>Cladonia</i> sp.							
<i>Diploschistes</i> sp.	+						
<i>Endocarpon</i> sp.							
<i>Lecidea</i> sp.			+				
<i>Leptogium</i> sp.							
<i>Peltigera</i> sp.							
<i>Physcia</i> sp.	+						
<i>Psora</i> sp.					+		
<i>Stereocaulon</i> sp.	+						
<i>Blastenia leucoraea</i>							

к30	18	19	8	к31	10	к12	к19a	к405	5	к39a

субстратах в стенах

--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

стенях и лиственничниках

			5		10					
				+	+					
				+	+					
				+	+					
+			25	25	+			20		20
				+	+					
				+	+					
				+	+					
										+

остатках в стенах и лиственничниках

				+	+		+			
					+					
+					+					

до вида

+								+		+
						+				
								+		

Лишайники: *Cetraria nivalis*, *Cornicularia steppae*, *Physconia muscigena*, *Lecanora epibryon*, *Caloplaca* sp., *Peltigera erumpens*, горизонтальные слоевища *Cladonia* sp.

2. ОПИСАНИЯ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНОЙ ЧУКОТКИ

О п и с а н и е 1 (1968). Овсецово (*Helictotrichon krylovii*) - осочковая (*Carex duriuscula*) гемикриофитно-микротермная горная степь.

Юго-западное побережье Чаунской губы, холмисто-увалистая равнина к юго-западу от горы Нейтлин, верховья р. Пинейвеем (в 20 км от берега губы), коренной правый берег — южный крутой склон с выходами андезита. Вдоль верхнего перегиба склона (край щебнистого плато) — куртинная дриадовая (*Dryas punctata*) остепненная тундра, прерванная зоогенными сухими луговинами у нор суслика и дриадово-кобрезиевыми (*Kobresia myosuroides*) сухими луговинами. На самом южном склоне чередуются петрофитностепные группировки с господством *Dracocephalum palmatum* и *Calamagrostis purpurascens* и участки разнотравно-типчаково-овсецовой степи (*Helictotrichon krylovii*, *Festuca lenensis*, *Carex pediformis*, *Phlojodicarpus villosus*, *Pulsatilla multifida*, *Thymus oxyodontus*, *Oxytropis schmorgunoviae*). Ниже по склону — заросли *Salix glauca*. Описываемый контур приурочен к наиболее нагреваемому участку с останцовыми выходами андезита. Глыбы его покрывают 0,25—0,3 площади участка; проективное покрытие овсеца 10%, осочки 30%. Размер участка 4×5 м².

Состав цветковых растений: с обилием сор₃ — gr — *Carex duriuscula*; сор₁₋₂ — *H. krylovii*, sp — *Phlojodicarpus villosus*, *Pulsatilla multifida*, *Potentilla arenosa*, *Draba parvisiliquosa*, *Thymus oxyodontus*; sol — sp — *Cerastium arvense*, *Artemisia kruhsiana*, *Dracocephalum palmatum*; sol — *Poa botryoides*, *Potentilla crebridens* s. l., *Calamagrostis purpurascens*. Данные о мхах и лишайниках отсутствуют.

О п и с а н и е 5 (1968). Разнотравно-типчаково (*Festuca lenensis*)-овсецовая гемикриофитно-микротермная степь.

В 150 м к востоку от участка описания 1. Средняя часть юго-западного склона крутизной 30—35°. Ниже — заросль *Betula extremiorientalis* и *Salix glauca*, выше — остепненная дриадово-голубично-арктоусовая тундра (с примесью *Helictotrichon krylovii* и *Festuca lenensis*) на более пологом участке склона. Почвообразующая порода — дресвянный делювий андезитового туфа. Проективное покрытие травостоя 75—80% (злаки 60%, разнотравье 10—12%, тимьян 3—4%), лишайников (*Cetraria nivalis*, *Peltigera* sp. и др.) 5%. Размер участка 6×20 м² (вытянут поперек склона).

Состав сосудистых растений: с обилием сор₂ — gr — *H. krylovii*; сор₁ — gr — *Festuca lenensis*; sp — *Thymus oxyodontus*, *Potentilla arenosa*, *Draba cinerea*, *Oxytropis schmorgunoviae*; sol — sp — *Carex pediformis*, *Pulsatilla multifida*; sol — *Carex obtusata*, *Selaginella sibirica*, *Eritrichium sericeum*, *Rumex graminifolius*, *Galium verum*, *Potentilla nivea*, *Ranunculus affinis*, *Phlojodicarpus villosus*, *Cerastium arvense*, *Minuartia verna*; rar — *Bromus pumpellianus*, *Papaver microcarpum* ssp. *czekanowskii*, *Dianthus repens*, *Hedysarum hedysaroides* s. l., *Androsace septentrionalis*, *Senecio integrifolius* s. l. Данные о составе мхов отсутствуют.

О п и с а н и е 20 (1968). Разнотравно-типчаково (*Festuca lenensis*)-осочковая (*Carex duriuscula*) гемикриофитно-микротермная степь.

Юго-западное побережье Чаунской губы к югу от горы Наглейнын (8 км от берега губы), коренной левый берег долины руч. Встречного, левого притока р. Наглойнговеем; выпуклый участок юго-юго-западного склона крутизной 30° (верхняя часть склона). Размер участка 8×8 м². Вокруг участка бордюры из низкой заросли шиповника *Rosa acicularis* с *Dryas punctata*, *Potentilla stipularis* и мхом *Rhytidium rugosum*, ниже — разреженная петрофитно-степная растительность (с *Carex obtusata*, *Pulsatilla multifida*, *Alyssum obovatum*, *Arenaria tschuktschorum*), переходящая в основании склона в остепненную пятнистую дриадовую тундру. В центре контура сухая зоогенная луговина у заброшенных нор суслика (*Bromus pumpellianus*, *Myosotis asiatica*, *Poa glauca*). Почвообразующая порода — глинистые сланцы; участок описания обогащен мелкоземом (возможно, благодаря рюющей деятельности сусликов). Общее проективное покрытие травостоя 60—90% (осочки 40—80%), лишайников (*Cetraria nivalis*, *Peltigera* sp. и др.) 5%, мхов <1%.

Состав травостоя: с обилием сор₃ — сор — *Carex duriuscula*; сор — sp — *Festuca lenensis*; sp — sol — *Draba parvisiliquosa*; sol — *Bromus pumpellianus*, *Potentilla arenosa*, *Draba cinerea*, *Pulsatilla multifida*, *Alyssum obovatum*, *Erysimum pallasii*, *Galium verum*, *Dracocephalum palmatum*, *Taraxacum* sp.; rar — *Androsace septentrionalis*.

На обширном (протяженностью около 0,5 км) южном склоне, как и во всей местности, *Carex duriuscula* встречается лишь на данном участке.

О п и с а н и е 19 (1968). Разнотравно-типчаково (*Festuca lenensis*)-осочковая (*Carex obtusata*) криофитно-микротермная степь.

Неподалеку от участка описания 20. Верхняя часть юго-западного склона (в его слегка вогнутой части). Общее проективное покрытие травостоя 50%, лишайников (*Cetraria nivalis*, *Thamnotia vermicularis*, корковые виды) 5—10%.

Состав травостоя: с обилием сор₁ — *Carex obtusata*, *Festuca lenensis*; sp — сор — *Poa botryoides* s. l.; sp — *Arenaria tschukts-*

chorum, *Pulsatilla multifida*; sol — *Minuartia arctica* (var.), *Oxytropis vassilsczenkoi* ssp. *substepposa*, *Draba cinerea*, *Potentilla arenosa*; rar — *Antennaria friesiana*, *Myosotis asiatica*; un — *Senecio intergifolius* s. l.

Описание 30 (1968). Разнотравно-осочковая (*Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. obtusata*) плауново (*Selaginella sibirica*)-лишайниковая (*Cetraria nivalis*, *Cornicularia divergens*, *Thamnotia vermicularis*, *Stereocaulon* sp., корковые виды) криофитно-микротермная степь.

В 100 м к западу от участка описания 20, экспозиция склона западно-юго-западная, крутизна 30° (слабовогнутый участок). Ниже — вороничная щепнистая тундра, выше — редкотравная криоксерофитная группировка, сменяемая у перегиба склона дриадовой тундрой. Общее проективное покрытие 70% (травостой 25%, плаунок 10%, лишайники 35%).

Состав сосудистых растений: с обилием сор₃ — *Selaginella sibirica*; сор₁₋₂ — *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*; sp — *Alyssum obovatum*; sol — sp — *Carex obtusata*; sol — *Festuca* agg. *lenensis*, *Pulsatilla multifida*, *Dianthus repens*, *Erysimum pallasii*, *Dracocephalum palmatum*, *Arenaria tschuktschorum*, *Saxifraga firma*, *S. nivalis*, *Stellaria ciliatosepala* var. *angustifolia*, *Minuartia arctica* s. l., *Oxytropis vassilsczenkoi* ssp. *substepposa*, *Myosotis asiatica*; rar — *Festuca brachyphylla*, *Dryas punctata*.

Описание 1 (1966). Разнотравно (*Pulsatilla multifida*, *Potentilla arenosa*)-осочково (*Carex supina* ssp. *spaniocarpa*)-типчакково-овсецовая (*Festuca lenensis*, *Helictotrichon krylovii*) гемикриофитно-микротермная степь.

Северо-Анюйский хребет в 30 км к северо-западу от города Билибино (непосредственно к северу от северной границы лиственничных редколесий), район южных отрогов Пырканайского горного массива, невысокая (50 м) гора-останец в широкой горной долине р. Энмываам на ее правом берегу ниже устья руч. Встречного (абсолютная отметка подножья горы 500 м; основной горный массив, сложенный толщей нижнетриасовых алевролитов, песчаников и сланцев, — на противоположном берегу реки, однако стениные сообщества на нем не обнаружены, имеются лишь отдельные петрофильностепные виды); верхняя треть юго-юго-восточного склона крутизной 35° (наверху уменьшается до 20°); ниже по склону — разреженная петрофитно-степная группировка, на узком гребне горы — овсецово-типчакково-осочковая (*Carex supina*, ssp. *spaniocarpa*) ритидиевая степь. Размер участка 20 м (по склону) × 15 м (поперек). Общее проективное покрытие травостоя 80% (злаки 65%, осочки 5–7%, разнотравье 8–10%), плауника 5%, лишайников (*Cetraria nivalis*, *Parmelia* sp.) 5%.

Состав сосудистых растений: с обилием сор₃ — *Helictotrichon krylovii* (45%); сор₁ — *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Pulsatilla multifida*; сор₁ — sp — *Festuca lenensis*, *Potentilla arenosa*;

sp — *Poa botryoides*, *Selaginella sibirica*, *Silene repens*, *Oxytropis ochotensis*; sol — *Carex duriuscula*, *Artemisia kruhsiana*, *Arenaria capillaris* s. l., *Oxytropis vassilsczenkoi* ssp. *substepposa*; sol — rar — *Draba cinerea*; rar — *Calamagrostis purpurascens*, *Potentilla anachoretica*, *Dracocephalum palmatum*; un — *Allium strictum*.

Описание 124 (1968). Разнотравно-тимьяново-типчакковая (*Festuca lenensis*) криофитно-микротермная песчаная степь.

О-в Бол. Раутан у восточного берега Чаунской губы в 6 км к северо-западу от Певекского полуострова, восточный берег острова севернее устья речки, юго-восточный склон 70-метровой песчаной террасы, крутизна 40°. Общее проективное покрытие травостоя 75% (злаки 60–65%, тимьян 5%, разнотравье 5–10%). У подножья покров *Salix nummularia*.

Состав травостоя: с обилием сор₃ — *Festuca lenensis* (50–55%); сор-sp — *Thymus oxyodontus*; sp — *Bromus irkutensis* s. l., *Koeleria asiatica*, *Galium verum*, *Cerastium arvense*; sol-sp — *Potentilla arenosa*, *Leymus villosissimus* (ветер.); sol — *Poa glauca*, *Astragalus alpinus*, *Pulsatilla multifida*, *Tanacetum bipinnatum*, *Androsace septentrionalis*, *Aster alpinus*, *Cerastium maximum*.

Описание 108. Разнотравно (*Oxytropis sverdrupii*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*)-полевицево (*Agrostis vinealis* ssp. *kudoii*)-осочковая (*Carex obtusata*) криофитно-микротермная песчаная степь.

О-в Айон в горловине Чаунской губы, северо-западный берег к югу от поселка, южный склон короткого оврага, врезанного в толщу высокой песчаной (древнеаллювиальной) террасы. Верхняя часть южного склона, крутизна 30°. Размер участка 2,5 × 5 м (вытянут поперек склона). Имеются разрывы дернины с выходами песка; склон несколько террасирован благодаря сползанию блоков дернины, что сильно не отражается на растительности; у края контура — зоогенная сухая луговина вблизи вор суслика (пышное разрастание *Cerastium maximum*, *Rumex graminifolius*). Общее проективное покрытие травостоя 95% (осочки 35+40–50% ветошь!, разнотравье 5+5%, злаки 10%).

Состав травостоя: с обилием сор₃ — *Carex obtusata*; сор₂ — *Oxytropis sverdrupii* (10%); сор₁-gr — *Agrostis vinealis* ssp. *kudoii*; sp-gr — *Poa glauca*, *Deschampsia borealis*, *Koeleria asiatica*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Artemisia borealis*, *Potentilla arenosa*; sol-sp — *Polemonium boreale*; sol — *Rumex graminifolius*, *Armeria arctica*, *Cerastium maximum*, *Minuartia arctica*; rar — *Salix nummularia*, *Minuartia rubella*.

3. ОПИСАНИЯ И СВОДНЫЙ СПИСОК
КРИОФИТНОСТЕПНЫХ И ТУНДРОСТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ
ПЕРЕШЕЙКА П-ОВА ЧУКОТСКОГО
В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ Р. АМГУЭМЫ¹

Перешеек п-ова Чукотского, котловина среднего течения Амгуэмы близ 184—187 км трассы Эгвекинот — Иультин (левобережье).

О п и с а н и е 8. Разнотравно (*Aster alpinus*, *Smelowskia jurtzevii*, *Androsace chamaejasme* s. l., *Potentilla* spp.)-типчаково-мятликовая (*Festuca* agg. *lenensis*, *Poa glauca*) [с *Carex rupestris*, *Dracocephalum palmatum*, *Selaginella sibirica*] эпигейно-лишайниковая микротермно-криофитная степь. Выпуклая прибрежная часть 50—60-метровой высокой песчано-галечниковой террасы над крутым южным склоном к озерной депрессии. Интенсивный дренаж, снос мелкозема (выступающая галька покрывает 30% площади, в том числе 25% с лишайниками). Участок открыт ветрам любых направлений, зимой периодически бывает лишен снегового покрова. Травостой очень низкий и разреженный; значительная часть просветов между цветковыми растениями занята живыми (5% площади участка) и особенно отмершими куртинками *Selaginella sibirica*, а также эпигейными, эпифитными и эпилитными лишайниками. Доминирующие виды лишайников (здесь и ниже — определения И. И. Макаровой): *Ochrolechia upsaliensis* (10%), *Pertusaria coriacea*, *Candelariella* sp., *Lecidea* sp., *Umbilicaria* sp., *Rhizocarpon* sp., *Caloplaca* sp., *Cornicularia divergens*, *Alectoria* sp., *Hypogymnia subobscura*, *Parmelia taractica*, *P. omphalodes*, *Cetraria nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Sphaerophorus globosus*, *Rinodina turfacea*, *Ramalina almqvistii* (эпилитные виды не собраны). Размер сообщества 10×5 м²; с южной стороны к нему примыкает участок описания 10 в верхней части южного склона, с северной и северо-западной — остепненная разнотравно-осочково-злаково-дриадовая лишайниковая тундра с плаунком (верхняя часть пологого склона от гребня, занятого описанным сообществом).

О п и с а н и е 10. Разнотравно-осочково (*Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. rupestris*)-типчаковая (*Festuca* agg. *lenensis*) [с *Dracocephalum palmatum*, *Selaginella sibirica*] эпигейнолишайниковая криофитно-микротермная степь. Верхняя часть крутого (30°) юго-западного склона, сложенного галечником с песком (выступающая галька — 10%, наполовину покрыта лишайниками). Наибольшие иссушение и инсоляция, зимой частичный снос снега; участок открыт ветрам южных румбов. Травостой несколько менее чахлый, чем на участке описания 8, просветы между травами заполнены плаунком (5% —

живые куртинки, 20% — отмершие), лишайниками, на отдельных эродированных микроучастках с выступающей галькой разрастается *Dracocephalum palmatum*.

Состав лишайников (на почве и отмерших растениях: *Pertusaria coriacea*, *Ochrolechia upsaliensis*, *Lecidea* sp., *Parmelia taractica*, *P. omphalodes*, *Hypogymnia subobscura*, *Cetraria nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria* sp., *Cetraria islandica*, *Physconia muscigena*, *Bryoria nitidula*, *Cornicularia odontella*, горизонтальные слоевища *Cladonia* sp. Размер описываемого варианта 10 (поперек склона) × 4 (по склону) м²; сверху примыкает описание 8 Е. Ю. Норкиной, ниже по склону — разнотравно-осочковая криофитная степь.

О п и с а н и е 12. Разнотравно-полукустарничково (*Dracocephalum palmatum*, *Thymus oxyodontus*)-злаково (*Festuca* agg. *lenensis*, *Poa botryoides*)-осочковая (*Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. obtusata*, *C. rupestris*) с плаунком лишайниковая криофитно-микротермная степь. Ниже описания 10 — небольшой уступ в средней части юго-западного склона крутизной 25°. Галечно-песчаный субстрат (20% занято выступающей галькой, на 3% покрытой лишайниками). Максимальный нагрев; участок защищен от ветров северных румбов; снежный покров не сдувается; периодический подток при таянии снега (весной) и дождях, дренаж очень сильный, протаивание мерзлоты глубокое. Участок выделяется более густым ярусом осочек, заметной родью стелющихся полукустарничков, мезоксерофильных мхов. Состав лишайников: *Candelariella* sp., *Physconia muscigena*, *Cetraria laevigata*, *C. nivalis*, *Cladonia arbuscula*, *C. pyxidata*, *C. sp.*, *Parmelia taractica*, *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*, *Peltigera* sp., *Stereocaulon alpinum* (эпилитные виды не собраны). Размер участка 6 м (поперек склона) × 1,5 м (вдоль). Ниже по склону — переход к воронично-овсяницево (*Festuca altaica*) сухой луговине.

О п и с а н и е 14. Разнотравно-злаково (*Festuca* agg. *lenensis*)-полукустарничково (*Thymus oxyodontus*, *Dracocephalum palmatum*)-осочковая (*Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. obtusata*) ритидиевая микротермная (с примесью криофитов) песчаная степь. Средняя часть юго-западного склона восточнее участка описания 12 — близ перехода к вороничной тундре широкой ложбины того же склона; крутизна 25°. Субстрат песчаный с галькой (5%). Участок защищен от северных ветров, увлажнение несколько лучше, чем в предыдущем сообществе. Периодическое растрескивание дернины и раздув песка способствуют разрастанию полукустарничков. Состав лишайников: *Ochrolechia upsaliensis*, *Candelariella* sp., *Lecidea* sp., *Physcia* sp., *Xanthoria* sp., *Cetraria nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon* sp., *Cladonia arbuscula*, *C. pyxidata*, *C. sp.*, *Peltigera* sp., *Physconia muscigena*, *Caloplaca jungermanniae*, *Buellia geophila*, *Rinodina turfacea*. Размер участка 6×5 м².

¹ Выполнила Е. Ю. Норкина в августе 1949 г.

Описание 15. Разнотравно (*Potentilla anachoretica*, *Smelowskia jurtzevii*)-типчакково (*F. agg. lenensis*)-осочково (*Carex rupestris*, *C. obtusata*)-овсецовая (*Helictotrichon krylovii*) с плаунком лишайниковая криофитно-микротермная степь. Угловой выступ крупного обособленного массива 50—60 м левобережной террасы р. Амгуэмы (близ 178 км трассы Эвбекинот — Иультин); крутой (30°) юго-восточный склон углового холма (останца террасы), обращенный к вложенной в контур 50—60 м террасы озерной котловине (последняя соответствует более низкому террасовому уровню, 20—30 м над урезом Амгуэмы); верхняя часть склона. Участок открыт ветрам, интенсивно иссушается, зимой периодически бывает обнажен от снега. Субстрат песчано-галечниковый (галька покрывает 30% площади, из них 25% покрыто лишайниками). Травостой разреженный (покрытие 35%), почти все просветы заняты лишайниками и куртинками *Selaginella sibirica* (живыми — 3%, отмершими — 10% площади участка, не считая заросших лишайниками).

Состав напочвенных и эпифитных лишайников: *Ochrolechia upsaliensis*, *Pertusaria coriacea*, *P. sp.*, *Candelariella sp.*, *Physconia muscigena*, *Lecidea sp.*, *Diploschistes sp.*, *Cetraria nivalis*, *C. islandica*, *Cornicularia divergens*, *C. cf. odontella*, *Alectoria sp.*, *Hypogymnia subobscura*, *Thamnolia vermicularis*, *T. sp.*, *Rinodina turfacea*, *R. nimbosa*, *Parmelia omphalodes*, *P. infumata*, *Buellia geophila*, *Pachyospora verrucosa*, *Lepraria neglecta*, *Pseudephebe pubescens*.

Размер участка 10 м (поперек склона) × 4 м (по склону). Вершинка холмика занята остепненной дриадовой тундрой, ниже по склону — овсяницево-вороничная (*Festuca altaica*, *Empetrum subholarcticum*) сухая луговинная тундра.

Описание 16. Разнотравно-осочковая (*Carex rupestris*, *C. obtusata*) корковолишайниковая микротермно-криофитная степь.

Ниже участка описания 15; неширокий (до 6 м) террасовидный уступ в средней части южного склона террасы, краевая часть уступа. Весной увлажняется тальми водами, но затем сильно пересыхает. Умеренное накопление снега в зимнее время. Дренаж интенсивный. Субстрат песчано-галечниковый. Участок издали выделяется благодаря густому соломисто-желтому низкому травостой осочек.

Состав лишайников: *Ochrolechia upsaliensis*, *O. sp.*, *Parmelia omphalodes*, *P. taractica*, *P. separata*, *Physconia muscigena*, *Rhizocarpon sp.*, *Lecanora epibryon*, *Pertusaria coriacea*, *P. sp.*, *Hypogymnia subobscura*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. sp.*, *Thamnolia vermicularis*, *Bryoria nitidula*, *Rinodina turfacea*.

Размер участка: 10 м (вдоль террасы) × 6 м (поперек). У подножья вышележащего склона замещается кустарничковой тундрой с господством *Arctous alpina*, на более узком про-

должении террасовидного уступа — остепненной дриадовой тундрой, на нижележащем крутом юго-восточном склоне — разнотравно-осочково-злаковой криофитной степью.

Описание 19. Плаунково-злаково (*Festuca agg. lenensis*, *Poa botryoides*)-разнотравно (*Potentilla arenosa*, *Aster alpinus*, *Artemisia arctisibirica*, *A. arctica*)-осочковая (*Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. rupestris*) криофитно-микротермная степь.

Левый борт древней долины р. Амгуэмы вблизи 180 км трассы Эвбекинот — Иультин, южный крутой (35°) склон вершины 320 м, нижняя треть склона, слабоогнутый участок, приуроченный к выходам более твердой породы (алевролитов), обтекаемым со всех сторон осыпями серых нижнетриасовых сланцев. Сообщество выделяется соломисто-желтым тоном травостоя (преобладают виды *Carex*), в которой вкраплены плосколежащие некрупные глыбы алевролита (30%, в т. ч. 25% покрыто лишайниками), и расположено в средней части задернованного контура. Участок защищен от ветров северных румбов. Умеренное накопление снега в зимнее время, быстрый сход его, подток талых вод весной. Дренаж очень хороший, иссушение усилено инсоляцией. Имеется обильный помет снежного барана.

Состав лишайников: *Parmelia separata*, *P. infumata*, *P. stygia*, *Lepraria neglecta*, *Sporastatia testudinea*, *Rinodina nimbosa*, *Lecanora intricata*, *Thamnolia vermicularis* (накипные эпилитные формы не собраны).

Размер участка: 6 × 6 м². Выше — курумник с куртинами ксеропетрофитов, по окраинам задернованного контура среди осыпей — остепненные дриадовые тундры.

Описание 20. Ивнячково (*Salix sphenophylla*)-разнотравно (*Hedysarum hedysaroides*, *Aster alpinus*)-кобрезиево (*Kobresia myosuroides*)-злаковая (*Poa glauca*, *Helictotrichon krylovii*) ритидиевая тундростепь.

Восточное продолжение южного склона горы 320 м (см. предыдущее описание), террасированная средняя часть склона (ниже широкой полосы осыпей сланцев и алевролитов), где на щебнистый делювий алевролита накладывается боковая морена с большой примесью гранитных глыб. Юго-восточный умеренно-крутой (25°) склон одной из горных террас. Периодическое увлажнение за счет подтока талых и дождевых вод сочетается с хорошим дренажем.

Состав лишайников: *Thamnolia vermicularis*, *Cladonia pyxidata*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. andrejevii*, *C. islandica*.

Размер участка: 5 м (по склону) × 4 м (поперек склона). С западной стороны заходит одна крупная куртина *Dryas punctata*. Выше, на уступе горной террасы, — щебнистая дриадовая тундра, в основании склона — кустарничковая тундра с *Empetrum*, *Arctous* и др.

Описание 22. Разнотравно (*Aster alpinus*, *Smelowskia*

jurtzevii, *Arenaria capillaris*, *Minuartia obtusiloba*)-злаково (*Helictotrichon krylovii*, *Poa glauca*, *Festuca* agg. *lenensis*)-дриадовая (*Dryas punctata*) лишайниковая тундростепь.

Каньоновидная долина руч. Врезанного (в 3 км от места его впадения в р. Амгуэму), выработанная в толще 40-метровой левобережной покатой террасы Амгуэмы близ юго-западного подножья горы 622 м (южного отрога Иульгинского горного массива). Верхняя часть крутого (30°) юго-западного склона правого борта каньона, сложенная крупным галечником с песком (выступающие камни покрывают до 30% площади). Травостой несомкнутый.

Состав лишайников: *Rinodina turfacea*, *Pertusaria coriacea*, *Ochrolechia upsaliensis*, *Lepraria neglecta*, горизонтальные слоевища *Cladonia* sp., *Cetraria nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Hypogymnia subobscura*, *Cornicularia divergens*, *Alectoria ochroleuca*, *Stereocaulon alpinum* (эпилитные виды не собраны).

Размер участка: 8 м (поперек склона) × 5 м (по склону). Ниже по склону — щебнистая голубично-дриадовая тундра.

Описание 24. Разнотравно (*Arenaria capillaris*, *Androsace chamaejasme* s. l.)-осочковая (*Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. rupestris*) мохово-лишайниковая криофитно-гемикриофитная степь.

Приустьевая часть каньона руч. Врезанного, правобережная низкая надпойменная песчано-галечниковая терраса. Выделяется соломисто-желтым тоном неплотного яруса осочки; 20% площади занято щебнем и галькой (в т. ч. 15% покрыто эпилитными лишайниками). Продувается только долинными ветрами; умеренное накопление снега зимой; хороший внутренний дренаж (краевая часть террасы).

Состав лишайников: *Physconia muscigena*, *Lecanora epibryon*, *Rinodina turfacea*, *Parmelia omphalodes*, *Caloplaca stillicidiorum*, *Stereocaulon alpinum*, *Cornicularia odontella*, *Reltigera rufescens*, *Hypogymnia subobscura*, *Cladonia pyxidata*, *C. sp.*, *Cetraria nivalis* (эпилитные виды не собраны).

Размер участка: 20 м (вдоль русла) × 7 м (поперек долины). Со стороны подножья южного склона сменяется луговинной осоково-дриадовой тундрой, со стороны русла — разреженной растительностью галечников.

Описание 25. Осочково (*Carex obtusata*)-разнотравная (*Potentilla anachoretica*, *P. arenosa*, *Androsace chamaejasme* s. l., *Arenaria capillaris*) эпилитнолишайниковая петрофитная микро-термно-криофитная степь. Крутой (25°) юго-восточный склон левого берега р. Амгуэмы в 0,5 км выше устья руч. Врезанного, средняя часть склона, сложена неполностью задернованным галечником. Интенсивные нагрев и иссушение, продувается южными и восточными ветрами; зимой снег частично сносится.

Состав лишайников: *Xanthoria elegans*, *Candelariella aurella*, *Physconia muscigena*, *Physcia caesia*, *Bryoria nitidula*, *Cornicularia odontella*, *Cetraria nivalis*.

Размер участка: 10 м (поперек склона) × 12 м² (вдоль). Ниже сменяется разнотравно-полукустарничковой петрофитностепной группировкой с доминированием *Artemisia kruhsiana* и *A. glomerata*. Выше — зоогенная остепненная луговина с *Potentilla anachoretica* (вокруг сусликовины) на вершинке холмообразного выступа склона.

Описание 27. Злаково (*Festuca lenensis*, *Poa glauca*)-осочково (*Carex rupestris*)-ивнячково (*Salix sphenophylla*)-кобрезиевая (*Kobresia myosuroides*) лишайниковая [с плауном и мхами] остепненная тундровая луговина.

Верхняя часть крутого (35°) юго-восточного склона 30—40 м террасы высокого левого берега р. Амгуэмы у места пересечения ее трассой Эгвекинот — Иульгин; вышоложенный участок, сменяемый выше по склону дриадовой тундрой, ниже — осочково-злаковой криофитной степью. Участок открыт ветрам, особенно южным и восточным, снег частично сносится; периодический подток талых и дождевых вод, дренаж хороший. Облик участка определяют соломисто-желтые дерновины кобрезии и куртины ивки.

Состав лишайников: *Pertusaria coriacea*, *Ochrolechia frigida*, *O. upsaliensis*, *Physconia muscigena*, *Parmelia omphalodes*, *Candelariella aurella*, *Caloplaca stillicidiorum*, *Lecanora castanea*, *Thamnolia vermicularis*, горизонтальные слоевища *Cladonia* sp., *Hypogymnia subobscura*, *Cetraria nivalis*, *C. islandica*, *Bryoria nitidula*.

Размер участка: 8 м (поперек склона) × 2 м (поперек).

4. ОПИСАНИЯ КРИОФИТНОСТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ О-ВА ВРАНГЕЛЯ

Описание 1 В. В. Петровского 18/VII 1979. Разнотравно-осочковое (*Carex duriuscula*) криофитностепное сообщество.

Западная часть о-ва Врангеля, нижнее течение р. Гусиной в 10 км от устья, горная долина, верхняя часть склона высокой (15—20 м) террасы, экспозиция юго-юго-восточная, крутизна 35°. Ниже по склону — разнотравная луговина, выше — на поверхности террасы — красочная осочково-разнотравная сухая луговина (без кустарничков), с доминированием *Oxytropis wrangelii*. Нанорельеф слабобугорковатый. Общее проективное покрытие 100% (злаки 10%, осоки 80%, разнотравье около 10%, мхи +, лишайники +). Размер участка сообщества: 2 × 5 м² (вытянут поперек склона).

Цветковые растения: с обилием сор₃ — *Carex duriuscula* (покрытие 80%); sp.: *Bromus pumpeilianus*; sol—sp.: *Thalictrum alpinum*; sol: *Poa pratensis* s. l., *Oxytropis wrangelii*, *Castilleja elegans*, *Potentilla arenosa*, *P. uniflora*, *Senecio integrifolius* s. l.,

Сводный список описаний крифитностенных и тундростенных сообществ в среднем течении р. Амгузмы

Название группы растений и видов	Сообщества											
	крифитностенные						тундростенные					
	равнотравно-осочково-злаковые		равнотравно-полукустарничково-осочково-злаковые		равнотравно-осочковые		осочково-разнотравные петрофитные		равнотравно-злаковые			злаково-осочково-лиственные
№ описаний	8	10	15	19	12	14	16	24	25	20	22	27
Цветковые 1	31	50	35	85	70	62	80	65	37	75	50	72
кустарнички	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	15	40
злаки	15	30	25	15	15	5	+	5	5	40	20	8
осоки	5	40	5	35	40	30	75	40	5	5	5	40
кобрезия	—	—	—	—	—	—	+	+	—	10	—	40
разнотравье	10	5	5	25	3	5	5	20	26	15	40	4
полукустарнички	1	5	—	1	12	22	—	+	2	—	+	—
Сосудистые споровые												
(плаунок) ²	5	5(+20)	3(+10)	12(+5)	5(+10)	2	1	1	1	—	3	2
Мхи	5	5	5	10	10	30	2	10	+	40	5	5
Лишайники	65	50	70	10	20	10	20	30	30	5	40	20
Общее покрытие	95	95	95	95	95	90	100	95	70	90	90	95
Цветковые												
<i>Agrostis vinealis</i> ssp. <i>kudoi</i>	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—
<i>Calamagrostis purpurascens</i>	—	—	sol	—	—	—	sol	—	—	—	—	—
<i>Hierochloë alpina</i>	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

<i>Helictotrichon krylovii</i> 3	—	—	cop ₃ 20	—	—	—	—	—	—	cop ₃ 15	cop ₂ 10	—
<i>Poa botryoides</i>	—	—	sol	—	cop ₁ 5	—	—	—	sol	—	—	—
<i>P. glauca</i>	cop ₁ 10	sp	—	—	—	—	sol	cop ₁ 5	—	—	—	—
<i>Festuca</i> agg. <i>lenensis</i> (incl. <i>F. articulata</i>)	cop ₁ ⁴ 5	cop ₃ ⁵ 30	cop ₁ ⁵ 5	cop ₂ ⁴ 10	cop ₂ ⁴ 10	cop ₁ ⁴ 5	sp ⁵	sol ⁴	sol ⁵	cop ₃ 20	cop ₁ 5	cop ₁ ⁶ 5
<i>F. altaica</i>	—	—	—	—	—	un	—	—	—	—	—	sol
<i>Bromus arcticus</i>	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—
<i>B. pimpellitanus</i>	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex rupestris</i>	cop ₁ 3	cop ₁ 2	cop ₂ 4	cop ₂ 5	cop ₃ 10	sol	cop ₃ 45	cop ₂ 5	—	—	cop ₂ 4	cop ₃ 10
<i>C. obtusata</i>	sol	cop ₁ 5	cop ₁ 2	cop ₃ 20	cop ₃ 10	cop ₃ 10	—	—	cop ₂ 5	—	—	—
<i>C. supina</i> ssp. <i>spaniocarpa</i>	—	cop ₁ 2	—	cop ₂ 10	cop ₃ 20	cop ₃ 20	—	cop ₃ 35	—	cop ₂ 10	sol	—
<i>Kobresia myosuroides</i>	—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—
<i>Luzula confusa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Salix sphenophylla</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rumex graminifolius</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Polygonum laszmarii</i>	—	sol	sol	sol	sol	sol	rar	sp 2	—	sp 1	sol	—
<i>P. ellipticum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Minuartia obtusiloba</i> s. l.	sol	—	sp	—	—	—	rar	—	—	—	—	sol

	8	10	15	19	12	14	16	24	25	20	23	27
<i>M. verna</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—
<i>Arenaria capillaris</i> s. l.	sol	—	sol	sp	—	—	sol	cop ₃ 10	cop ₁ 3	sp 1	sp 1	—
<i>Silene stenophylla</i>	rar	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. repens</i>	—	sp 1	sp	—	—	sol	sol	un	sol	sol	—	sol
<i>Gastrolychnis affinis</i>	—	—	—	—	—	—	—	un	—	—	rar	—
<i>Dianthus repens</i>	rar	un	rar	—	rar	—	rar	sol	—	—	sol	—
<i>Anemone sibirica</i>	—	—	—	—	—	—	rar	—	—	—	—	—
<i>Ranunculus affinis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	un	—	—
<i>Papaver microcarpum</i>	—	—	rar	rar	—	—	—	rar	—	—	—	—
<i>Smelowskia Jurtzevit</i>	sp 1	sol	sp	—	sp	—	rar	—	—	sol	sp 1	sol
<i>Erysimum pallasii</i>	—	—	rar	—	—	rar	rar	rar	rar	—	—	—
<i>Draba nivalis</i>	—	—	un	rar	—	—	rar	rar	rar	rar	—	—
<i>D. parvisiliquosa</i>	—	rar	—	rar	—	sol	—	—	rar	—	—	rar
<i>D. arctogena</i>	rar	—	—	—	—	—	rar	—	rar	—	—	rar
<i>Saxifraga funstonii</i>	—	sol	—	sp 1	—	sp 2	rar	—	sp 1	—	—	—
<i>S. nivalis</i>	—	rar	—	—	—	sol	—	—	—	—	sp	—
<i>S. cernua</i>	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Potentilla arenosa</i>	sp 1	sol	sol	cop ₁ 5	sol	sol	—	—	cop ₁ 3	sp 1	sp 1	sol
<i>P. crebridens</i> s. l.	sp 1	sol	sol	sol	sol	—	sp 1	sp 1	sp 1	sol	sp 1	—
<i>P. anachoretica</i>	—	—	sp 2	—	—	—	—	—	cop ₂ 10	—	—	—
<i>P. stipularis</i>	—	—	—	—	—	rar	—	rar	—	—	—	—
<i>P. uniflora</i> ssp. <i>uniflora</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. rubricaulis</i> s. l.	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—
<i>Dryas punctata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Astragalus tugarinovii</i>	—	—	sol	—	—	sol	rar	—	—	rar	—	rar
<i>A. alpinus</i> ssp. <i>alpinus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—
<i>A. pseudadsurgens</i>	sol	rar	—	—	sol	—	—	—	sp 1	—	—	—
<i>Oxytropis maydeliana</i>	—	—	—	rar	—	—	—	—	—	—	sol	—
<i>O. tschuktschorum</i>	—	—	rar	rar	—	—	—	rar	—	—	rar	—
<i>O. middendorffii</i> ssp. <i>ana-</i> <i>dyrensis</i>	—	—	—	sol	—	—	—	sp 1	sol	—	—	—
<i>O. leucantha</i> s. l.	sol	rar	rar	sol	—	sol	sol	—	—	sol	—	rar
<i>Hedysarum hedysaroides</i> s. l.	—	—	—	—	sol	—	sol	—	—	cop ₁ 5	—	—
<i>Chamaenerion latifolium</i>	—	—	—	—	—	—	rar	—	—	—	—	—
<i>Bupleurum americanum</i>	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cnidium cnidifolium</i>	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—
<i>Androsace ochotensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. septentrionalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

	8	10	15	19	12	14	16	24	25	20	22	27
<i>A. chamaejasme</i> ssp. <i>arctisibirica</i>	cop ₁ 1	—	rar	—	—	—	sp	cop ₁ 2	cop ₁ 3	—	—	—
<i>Eritrichium tschuktschorum</i>	sol	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	sol	—
<i>Thymus oxyodontus</i>	—	—	—	—	cop ₁ 5	cop ₂ 15	—	—	—	—	—	—
<i>Dracocephalum palmatum</i>	sp 1	cop ₁ 5	—	sp 1	cop ₁ 2	cop ₂ 8	—	—	cop ₁ 2	—	—	—
<i>Galium boreale</i>	—	—	—	—	—	rar	—	—	—	—	—	—
<i>Aster alpinus</i> s. l.	sp 2	sp	sp	cop ₁ 5	sp	sol	sp	sp 1	cop ₁ 2	cop ₁ 5	cop ₁ 2	sp 1
<i>Artemisia furcata</i>	sol	—	sol	rar	—	—	sp	sp 1	—	sp	rar	sp 1
<i>A. glomerata</i>	—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	rar
<i>A. arctisibirica</i>	—	—	—	cop ₁ 5	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. arctica</i> ssp. <i>ehrendorferi</i>	—	—	—	cop ₁ 5	—	rar	rar	—	—	—	—	—
<i>Senecio integrifolius</i> s. l.	—	—	—	rar	—	—	—	—	—	—	—	—

СОСУДИСТЫЕ
СПОРОВЫЕ*Selaginella sibirica* (живые части)

М х и ?

Brum sp.*B. argenteum**Encalypta rhabdocarpa* var. *pilifera**Polytrichum piliferum**Pogonatum urnigerum**Rhytidium rugosum**Rhacomitrium canescens**Stegonia latifolia**Tortula ruralis**Thuidium abietinum**Grimmia* sp.

	8	10	15	19	12	14	16	24	25	20	22	27
<i>Selaginella sibirica</i> (живые части)	cop ₂ 5	cop ₂ 5	cop ₂ 3	cop ₃ 12	cop ₂ 5	cop ₂ 2	cop ₁ 1	cop ₁ 1	cop ₁ 1	—	cop ₂ 3	cop ₂ 2
<i>Brum</i> sp.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—
<i>B. argenteum</i>	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	+	—
<i>Encalypta rhabdocarpa</i> var. <i>pilifera</i>	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Polytrichum piliferum</i>	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Pogonatum urnigerum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Rhytidium rugosum</i>	—	+	—	+	+	+	—	—	—	+	—	—
<i>Rhacomitrium canescens</i>	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—
<i>Stegonia latifolia</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tortula ruralis</i>	—	+	—	+	+	+	+	+	—	+	—	—
<i>Thuidium abietinum</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Grimmia</i> sp.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—

1 Для основных групп растений указаны проективное покрытие (%).

2 Для плауна *Selaginella sibirica* в скобках указано проективное покрытие отмерших куртинок (данные имеются лишь для части оп-саний).

3 Для видов с покрытием > 1% в числителе указано общее по Дуде, в знаменателе — проективное покрытие (%).

4 Собранные к описанию образцы по анатомии листа уклоняются к *Festuca arvensis* Drob. и отнесены Е. Б. Алексеевым к этому таксону.5 Собранные к описанию образцы определены как *F. arvensis*.6 Собранный к описанию 27 образец определен как *F. tenax* Drob. s. str. (подтверждено Е. Б. Алексеевым).

7 Определены О. М. Афониной.

Myosotis asiatica. *Artemisia richardsoniana* (*A. borealis* s. l.), *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxyria*, *Erigeron komarovii*, *Minuartia rubella*; rar: *Androsace septentrionalis*, *Cerastium beerianum*, *Artemisia furcata*, *Pedicularis verticillata*, *P. villosa*, *Saxifraga caespitosa*, *Campanula uniflora*, *Taraxacum phymatocarpum*, *Saxifraga nivalis*, *Rhodiola borealis* (*R. rosea* s. l.).

Мхи:² *Distichium capillaceum*, *Tortula ruralis*, *Timmia austriaca*, *Cirriphyllum cirrosum*, *Brachythecium* sp., *Eurhynchium pulchellum*, *Hypnum cupressiforme*, *Hypnum* sp., *Barbula icmadophila*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Ditrichum flexicaule*, *Bryum* sp.

Лишайники:³ *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Cladonia pyxidata*, *Physconia muscigena*.

О п и с а н и е 16 В. В. Петровского 9/VIII 1979. Злаково-разнотравно (*Oxytropis wrangelii*)-осочковое (*Carex obtusata*, *C. duriuscula*) криофитностепное сообщество с *Salix glauca* ssp. *callicarpaea*, мхами, лишайниками и с пятнами голого грунта.

Юго-западная часть о-ва Врангеля, равнинное побережье бухты Сомнительной в 3 км к западу от пос. Звездный; поверхность 4-метровой террасы в 10 м от перегиба склона к руч. Вьючному и в 80 м от берега моря. Равнина сложена щебневатосуглинистым пролювием. Нанорельеф бугорковато-трещиноватый, имеются щебневатосуглинистые голые пятна (до 15% площади участка). Размер участка около 20 м². Мерзлота в почве 9/VIII отмечена на глубине 67 см. Степные осочки покрывают 60% площади участка, из других цветковых заметную роль играют крупные куртины *Oxytropis wrangelii* и стелющейся расы *S. glauca*.

Цветковые: с обилием сор₃ — *Carex obtusata*; сор₂ — *C. duriuscula*; сор₁ — сп — *Oxytropis wrangelii*; сп: *Salix glauca*, *Festuca rubra*, *Alopecurus alpinus* ssp. *borealis*, *Poa alpigena*, *Papaver lapponicum* (форма), *Artemisia furcata*, *Pedicularis verticillata*, *Androsace chamaejasme* ssp. *arctisibirica*; сп — сол: *Saxifraga hirculus*; сол: *Festuca baffinensis*, *F. hyperborea*, *Trisetum wrangelense*, *Puccinellia angustata* (на голых пятнах), *Juncus biglimis*, *Artemisia richardsoniana*, *Myosotis asiatica*, *Saussurea tilesii*, *Gastrolychnis triflora*, *G. affinis*, *Saxifraga nivalis*, *S. platysepala*, *S. cernua*, *Draba macrocarpa*, *D. parvisiliquosa*, *Taraxacum lateritium*, *Pedicularis sudetica* ssp. *novatae — zemliae*, *Potentilla pulchella*, *P. uniflora*, *P. hyparctica*, *Cochlearia arctica*, *Cerastium beerianum*, *Parrya nudicaulis*, *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxyria*; rar: *Pedicularis langsдорфii*, *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, *Valeriana capitata*, *Campanula uniflora*, *Armeria arctica*.

Мхи: *Drepanocladus uncinatus*, *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*, *Distichium capillaceum*, *Eurhynchium pulchellum*, *Barbula icmadophila*, *Brachythecium turgidum*, *B. sp.*, *Pottia heimii* (ра-

лофит), *Encalypta rhabdocarpa*, *Desmatodon leucostomum*, *Bryum* sp., *Hypnum* sp.

Лишайники кустистые и трубчатые: *Thamnobryum conjugatum*, *Cetraria nivalis*, *C. islandica*, *Cornicularia divergens*, *Cladonia pyxidata*, *Dactylina arctica*; корковые и листоватые: *Physconia muscigena*, *Ochrolechia frigida*, *Rinodina turfacea*, *Hypogymnia subobscura*, *Caloplaca stillicidiorum*, *Lecanora epibryon*, *Pachyospora verrucosa*.

О п и с а н и е 8А Т. Г. Полозовой, 17/VIII 1979. Злаково (*Festuca auriculata*, *Poa glauca*, *Hierochloë alpina*)-разнотравно-осочковое (*Carex obtusata*, *C. rupestris*) криофитностепное сообщество.

Побережье бухты Сомнительной, окраинная низкая гора в 6 км к северо-северо-западу от пос. Ушаковский на правом берегу р. Сомнительной, близ места выхода ее на южную приморскую равнину. Средняя часть южного склона крутизной 20—25°. Задернованная полоса шириной 15 м на слабовогнутом участке склона в 1,5 м от края полосы. Сообщество граничит со сланцевыми осыпями, слабо задернованными, с узкими полосками растительности шириной 20—30 см, вытянутыми вниз по склону. Нанорельеф неясно-бугорковатый: террасовидные нечетко выраженные уступы чередуются с вытянутыми по склону ложбинками. Мерзлота в почве отмечена 17/VIII на глубине 73 см; слой почвы до глубины полуметра густо пронизан корнями. Сообщество выглядит широкой соломисто-желтой полосой на фоне серых сланцевых осыпей. Общее проективное покрытие 85%, в том числе злаки 20%, осоководные (преимущественно *C. obtusata* и *C. rupestris*) 30%, разнотравье 25%, зеленые мхи 5%, лишайники 5%. Надземная часть сообщества расчленена на 3 яруса: I (мохово-лишайниковый) — прерывистый, 1—2 см; II (осочковый: *C. obtusata*, *C. rupestris*) — 3—5 см; III (злаковый: *Poa glauca*, *Festuca lenensis*, *F. auriculata*, *Hierochloë alpina*) — 15—20 см.

Цветковые: встречена одна куртина *Salix glauca* ssp. *callicarpaea*; с обилием сор₁₋₂ — *Carex obtusata*; сп — сор₁ — *C. rupestris*; сп — *Festuca auriculata*, *Poa glauca*, *Hierochloë alpina*, *Luzula confusa*, *Oxytropis uschakovii*; сол — сп — *Potentilla crebri-dens* s. l.; сол — *Festuca lenensis*, *Poa* sp., *Trisetum spicatum*, *Koeleria asiatica*, *Carex podocarpa*, *Artemisia furcata*, *Potentilla vahliana* s. l., *P. hyparctica*, *Artemisia arctica* ssp. *ehrendorferi*, *Papaver pulvinatum*, *Saxifraga funstonii*, *S. nivalis*, *S. platysepala*, *Rhodiola borealis* (*Rh. rosea* s. l.), *Thalictrum alpinum*, *Androsace chamaejasme* ssp. *arctisibirica*, *Erigeron komarovii*, *Pedicularis verticillata*, *P. villosa*, *Polemonium boreale*, *Draba nivalis*, *Cerastium beerianum*, *Stellaria edwardsii*, *Minuartia rubella*, *Castilleja elegans*; rar: *Senecio integrifolius* s. l., *Cerastium maximum*, *Claytonia arctica*, *Myosotis asiatica*, *Erysimum pallasii*, *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxyria*.

² Мхи определены О. М. Афонинной.

³ Лишайники определены И. И. Макаровой.

Сосудистые споровые: *Selaginella sibirica* — sol.

Зеленые мхн: *Distichium capillaceum*, *Tortula ruralis*, *Aulacomnium turgidum*, *A. acuminatum*, *Bryum* sp., *Tortella tortuosa*, *Polytrichum juniperinum*, *Encalypta rhabdocarpa*, *Bryaerythrophyllum recurvirostre*, *Eurhynchium pulchellum*, *Ditrichum flexicaule*, *Barbula icmadophila*, (?) *Desmatodon systelis*.

Лишайники кустистые и трубчатые: *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Cornicularia divergens*, *Alectoria ochroleuca*, *Thamnolia vermicularis*, *Cladonia pyxidata*; листоватые и накипные: *Hypogymnia subobscura*, *Peltigera rufescens*, *P. leucophlebia*, *Parmelia omphalodes*, *Ochrolechia upsaliensis*, *Rinodina turfacea*, *Physconia muscigena*, *Caloplaca stillicidiorum*, *Collema undulata*.

5. КАРТЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ (1) И ВИДОВ РАСТЕНИЙ В МЕГАБЕРИНГИИ (2—21)

1. Стенные и тундростепные сообщества в Северо-Восточной Азии (не показаны местонахождения специфических петрофитных вариантов): *a* — основные очаги распространения экстразональной степной растительности в Центральной и Северо-Восточной Якутии; *b* — изолированные местонахождения микротермных и гемикриофитных степных сообществ; *c* — местонахождения тундростепных и криофитностепных сообществ; *d* — граница распространения лиственных редколесий; *e* — северная и восточная границы подзоны крупных слаников (*Pinus pumila* и др.).

Цифрами обозначены порядковые номера метеостанций для местонахождений степных и тундростепных сообществ (см. табл. 2), буквами — другие пункты.

2. *Artemisia kruhsiana* Bess.: ssp. *condensata* Korobkov (1), ssp. *multisecta* (Leonova) Korobkov (2), ssp. *kruhsiana* (3) и *A. alaskana* Rydb. (*A. tyrrellii* Rydb.) (4). [Hultén, 1968; Коробков, 1974, 1979].

3. *Pulsatilla multifida* (Pritzl) Juz. — *P. nuttaliana* (DC.) Bercht. et Presl. [Hultén, 1968; Петровский, 1971; Young, 1974].

4. Представители подсекции *Inaequiseptatae* Jurtz. рода *Oxytropis* DC.: 1 — *O. scheludjakoviae* Karav. et Jurtz.; 2 — *O. incana* Jurtz.; 3 — *O. schmorgunoviae* Jurtz.; 4 — *O. karavaevii* Jurtz.; 5 — *O. protopopovii* Kom., 6 — *O. sverdrupii* Lyngé; 7 — *O. wrangelii* Jurtz.; 8 — *O. splendens* Dougl.

5. *Carex hepburnii* Boott [Hultén, 1968; Харкевич, Буч, 1976].

6. *Erigeron compositus* Pursh [Porsild, 1964; Hultén, 1968].

7. *Carex obtusata* Liljeb. [Hultén, 1968; Юрцев, 1974а; Хохряков, 1976а].

8. *Carex supina* Willd.: ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. (1), ssp. *korshinskii* (Kom.) Hult. (2) [Юрцев, 1962, 1974а; Porsild, 1964; Hultén, 1964, 1968; Хохряков, 1978а, б].

9. *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz. (*A. americanum* Greene) [Hultén, 1968; Толмачев, 1975; Хохряков, 1976а, 1978а, б].

10. *Smelowskia jurtzevii* E. Velicz. (1), *S. porsildii* (Drury et Rollins) Jurtz. s. str. (2), *S. spathulatifolia* E. Velicz. [*S. calycina* ssp. *integrifolia* (Seem.) Hult.] (3), *S. media* (Drury et Rollins) E. Velicz. (4) [Hultén, 1968; Величкин, 1979].

11. *Phlox sibirica* L. (1) и *P. alaskensis* Jordal (2) [Hultén, 1968; Юрцев, 1980].

12. *Artemisia frigida* Willd. [Hultén, 1968; Коробков, 1974; Хохряков, 1978а, б; Юрцев, Коробков, 1979].

13. *Carex duriuscula* C. A. Mey. [Юрцев, 1962, 1974б; Hultén, 1968; Хохряков, 1978а, б; Юрцев, Коробков, 1979].

14. *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge ssp. *erecta* (L.), ssp. *nuttallii* (Torrey et Gray) Hult. (2) [Букс, 1964; Hultén, 1968; Хохряков, 1976а, 1978а, б; Юрцев, Коробков, 1979].

15. *Festuca lenensis* Drob. (1) и *F. saximontana* Rydb. (2) [Скворцов, 1964; Hultén, 1968; Цвелев, 1976; дополнена по данным Е. Б. Алексеева].

16. *Phlojodicarpus villosus* (Turcz.) Turcz. — представитель сибирско-монгольского рода (1) и *Pentstemon gormanii* Greene — представитель североамериканского рода (2) [Hultén, 1968; Эндемичные высокогорные растения Северной Азии, 1974].

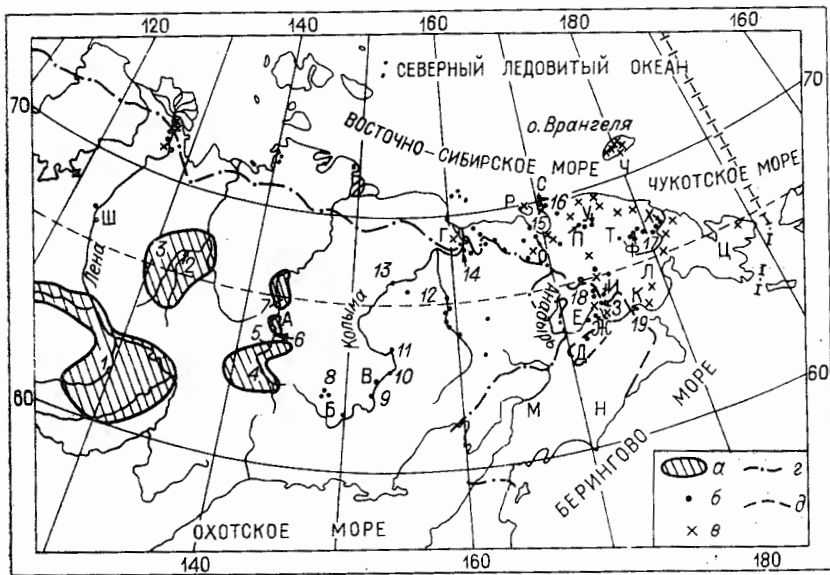
17. *Agropyron jacutorum* Nevski [Elytrigia strigosa (Boiss. et Bal.) Nevski ssp. *jacutorum* (Nevski) Tzvel.] (1) и *A. spicatum* (Pursh) Scribn. et Smith [E. strigosa ssp. *spicata* (Pursh)] (2) [Hultén, 1968; Цвелев, 1976].

18. *Agropyron karawaevii* P. Smirn. [Elytrigia villosa (Drob.) Tzvel.] (1) и *A. jakonense* Scribn. et Merr. [A. *dasystachyum* (Hook.) Scribn. s. l.] (2) [Каравая, 1968; Hultén, 1968].

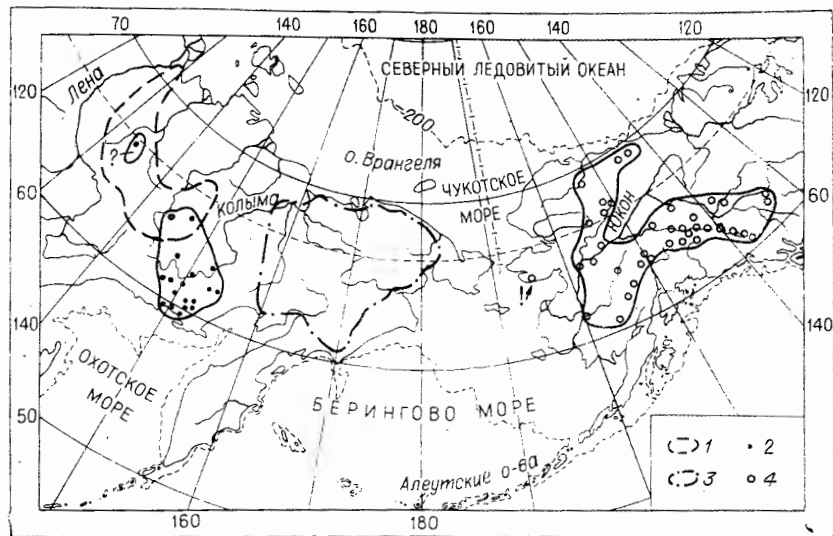
19. Континентальный галофильный вид *Thellungiella salsuginea* (Pall.) O. E. Schulz [Hultén, 1968; Коробков, 1975].

20. *Plantago canescens* Adams: 1 — ssp. *canescens*, 2 — ssp. *trautvetteri* Tzvel., 3 — ssp. *jurtzevii* Tzvel., 4 — ssp. *septata* (Morris) Tzvel., 5 — ssp. *richardsonii* (Decne.) Tzvel. [Hultén, 1968; Yurtsev, 1972; Юрцев, 1974б; Цвелев, 1980].

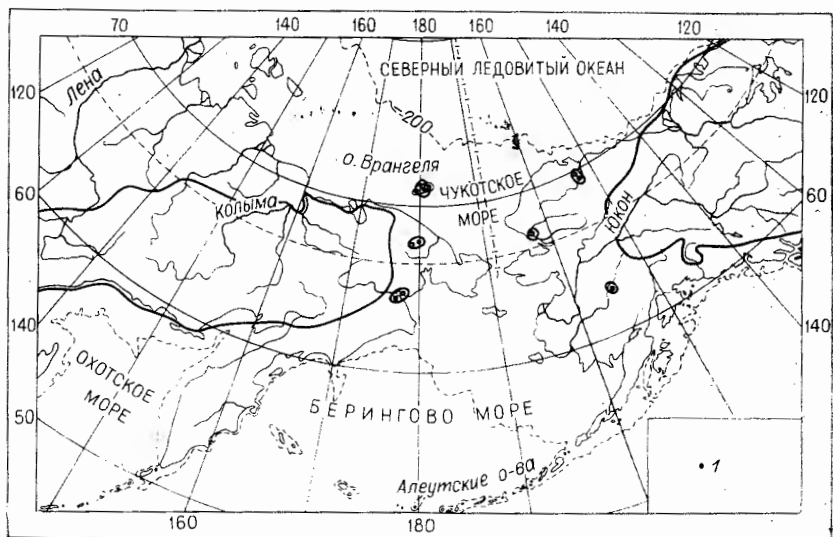
21. *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch. var. *bursifolia* (1), var. *beringensis* Jurtz. (2), *A. tschuktschorum* (Jurtz.) Jurtz. (3), *A. mollis* (Hook.) O. E. Schulz (4). Из них *A. bursifolia* и *A. mollis*, возможно, конспецифичны [Porsild, 1964; Hultén, 1968; Юрцев, 1975б].



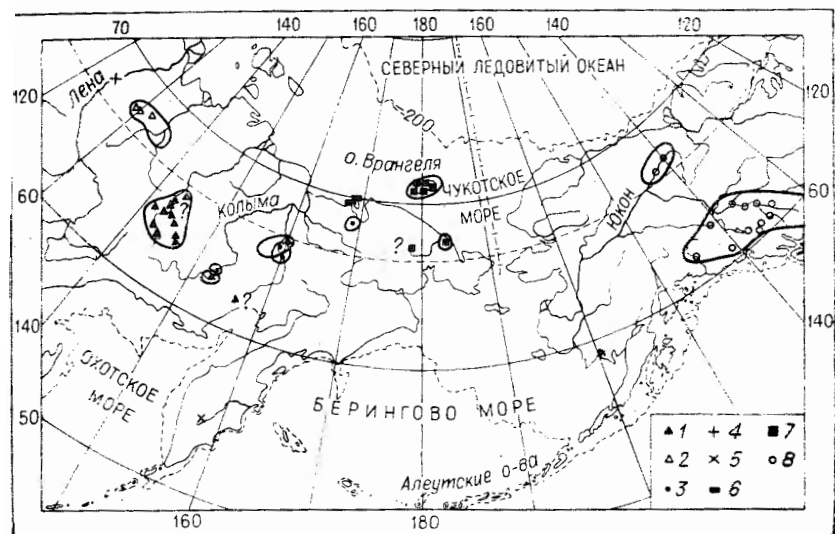
Карта 1



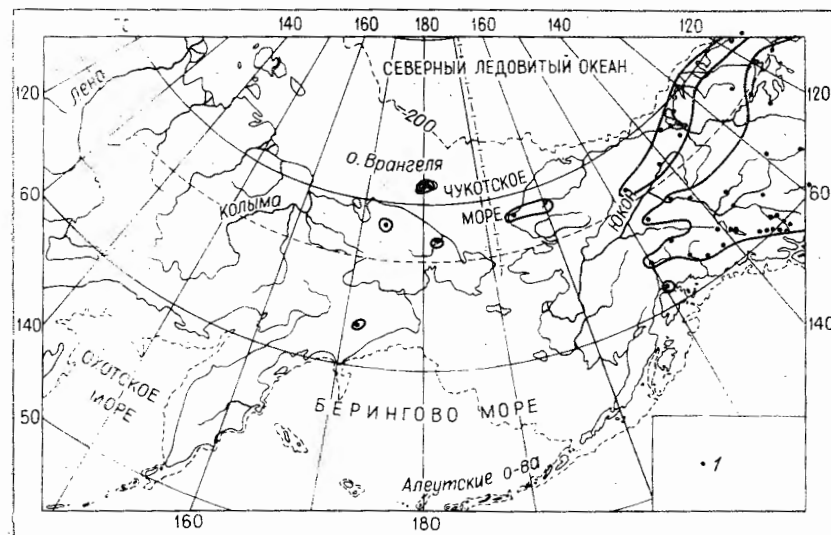
Карта 2



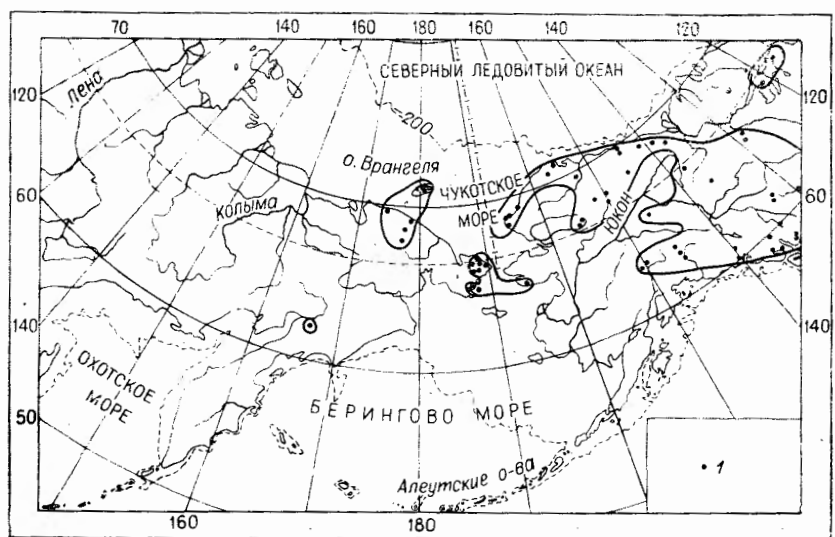
Карта 3



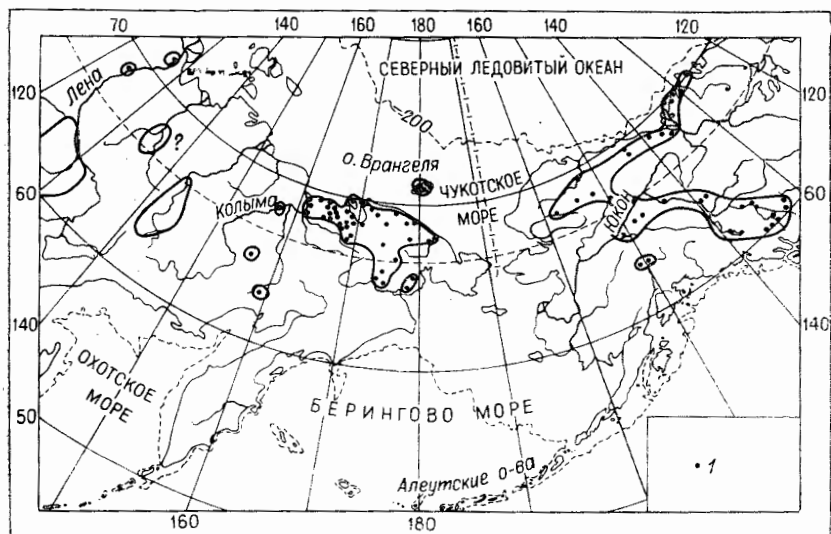
Карта 4



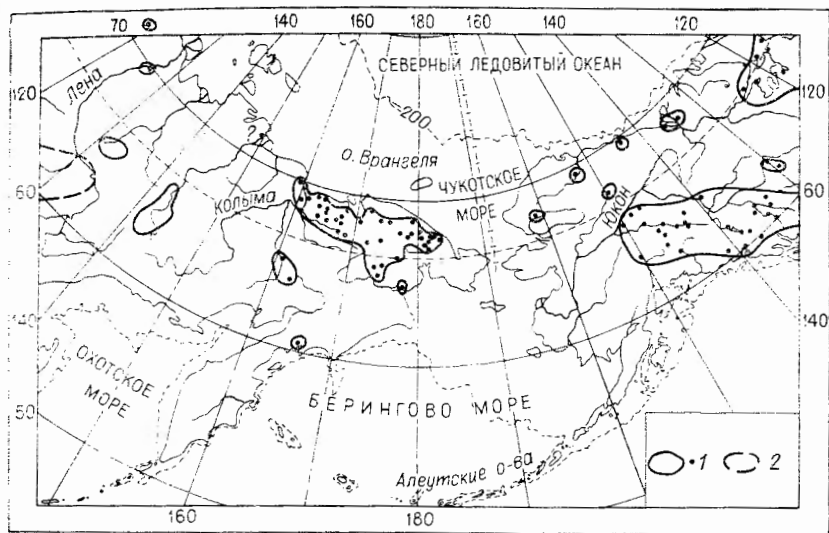
Карта 6



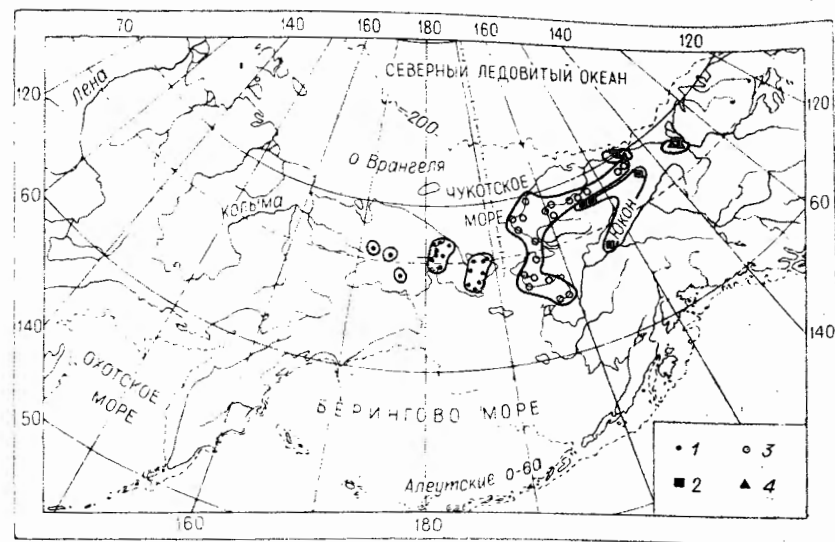
Карта 5



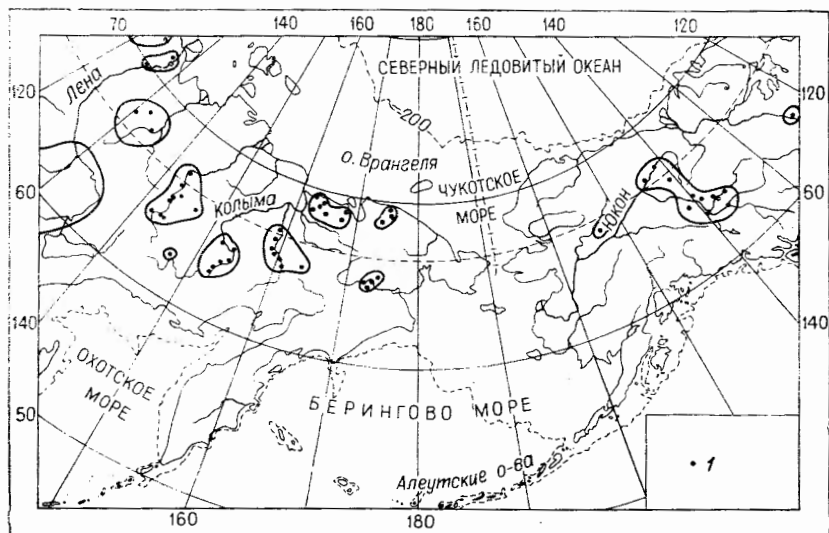
Карта 7



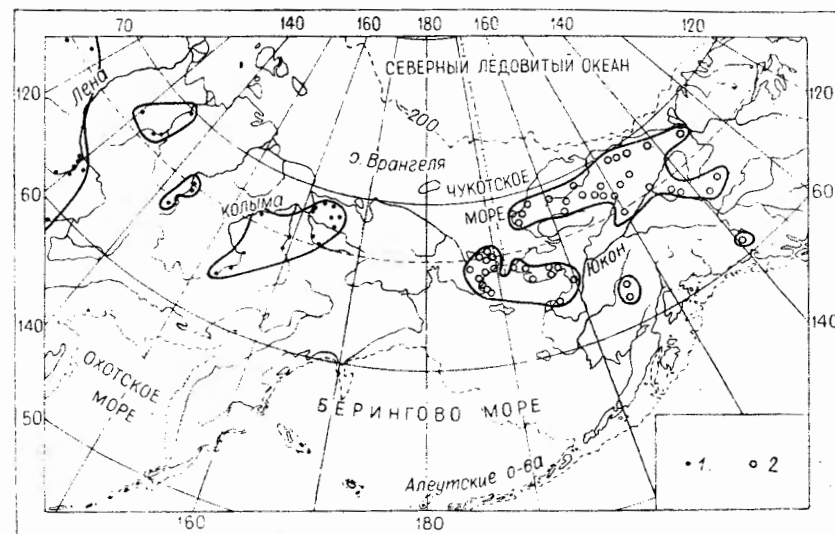
Карта 8



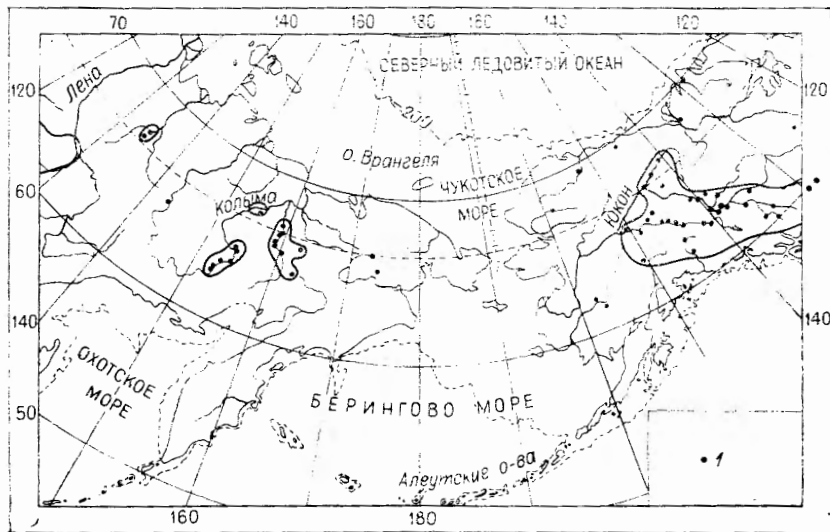
Карта 10



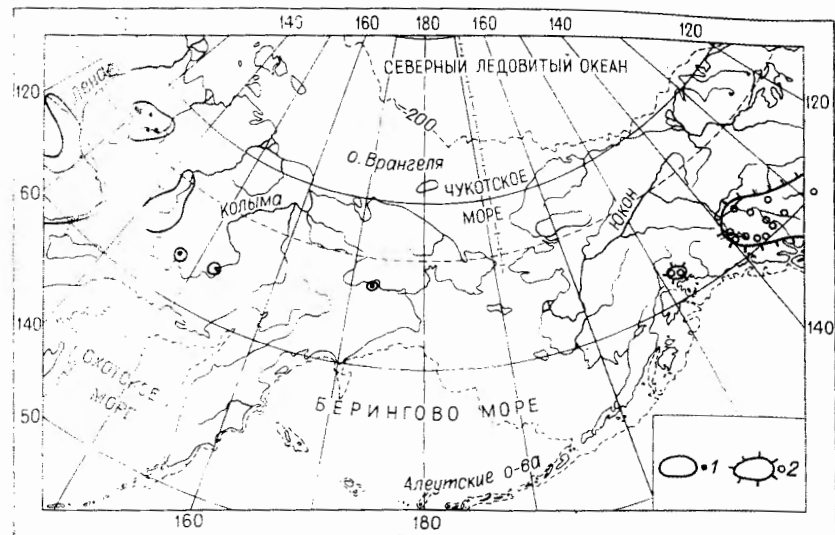
Карта 9



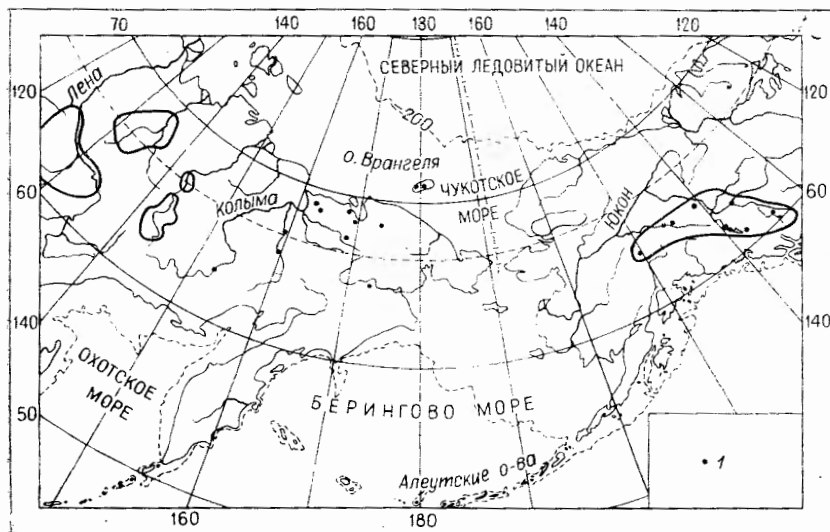
Карта 11



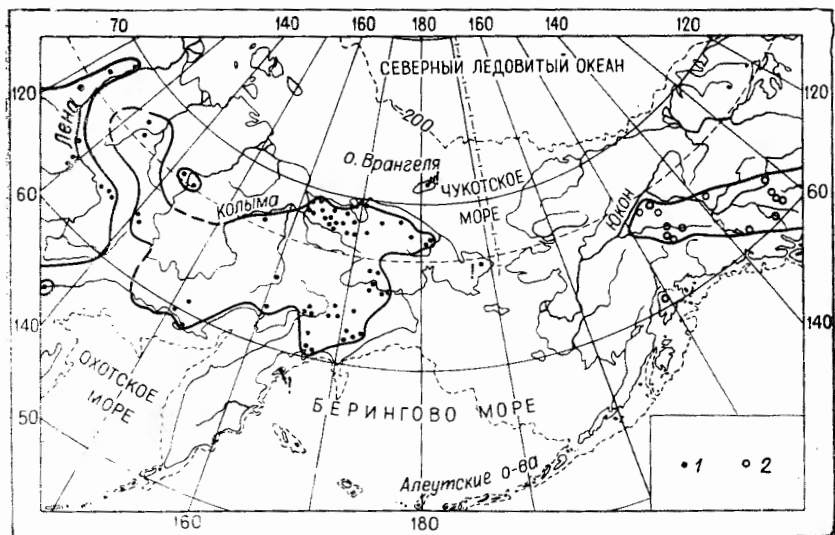
Карта 12



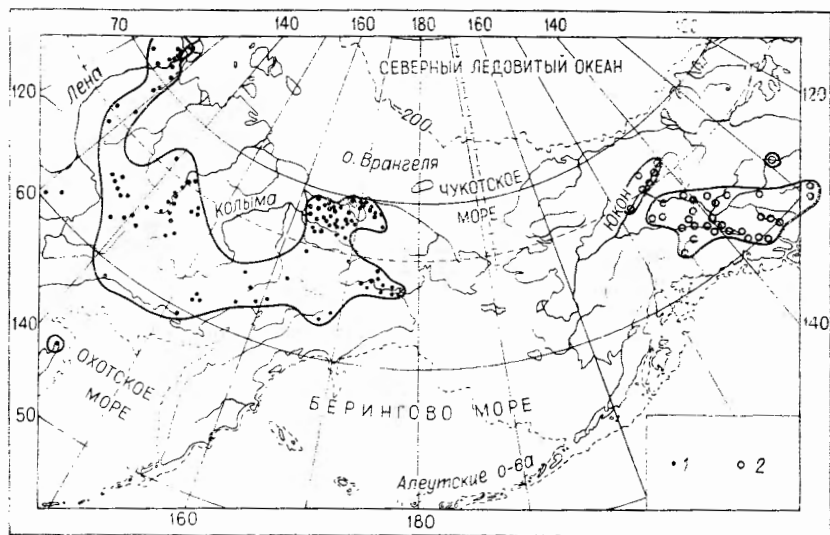
Карта 14



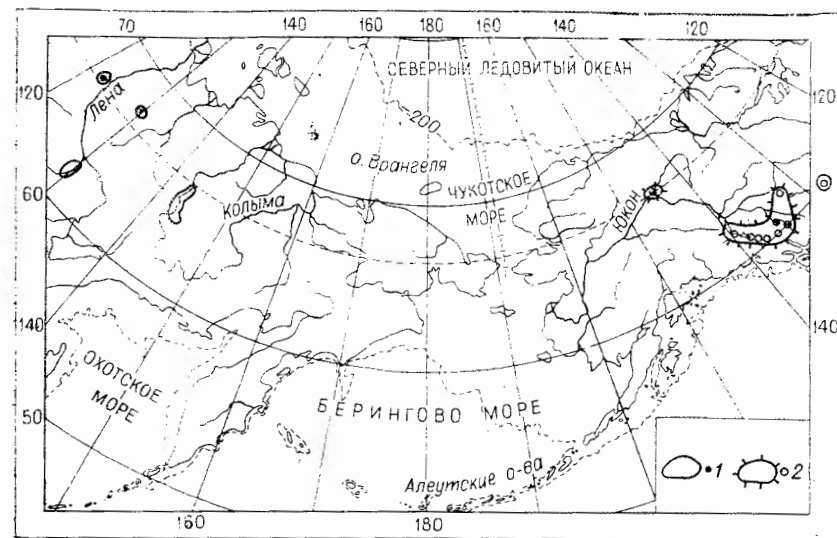
Карта 13



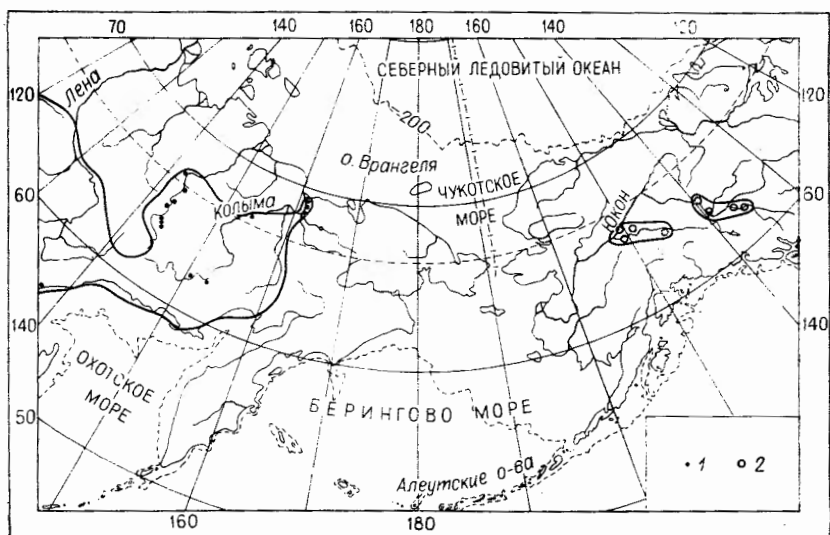
Карта 15



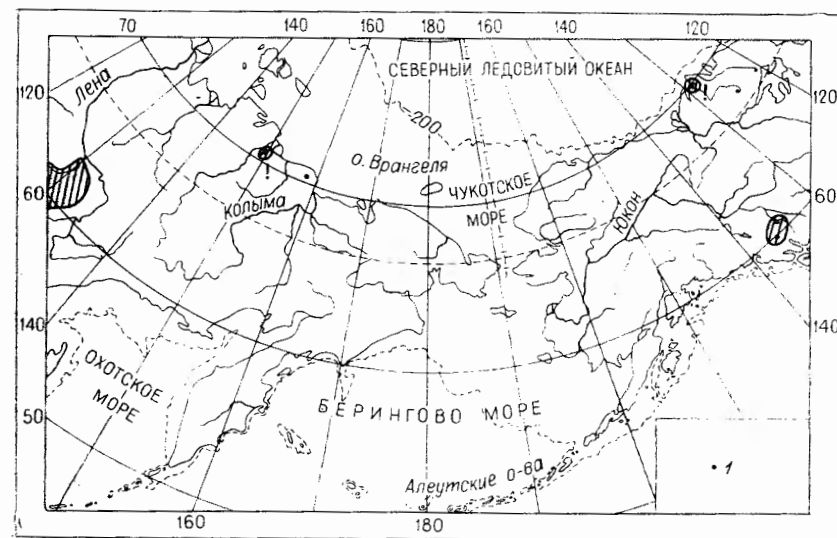
Карта 16



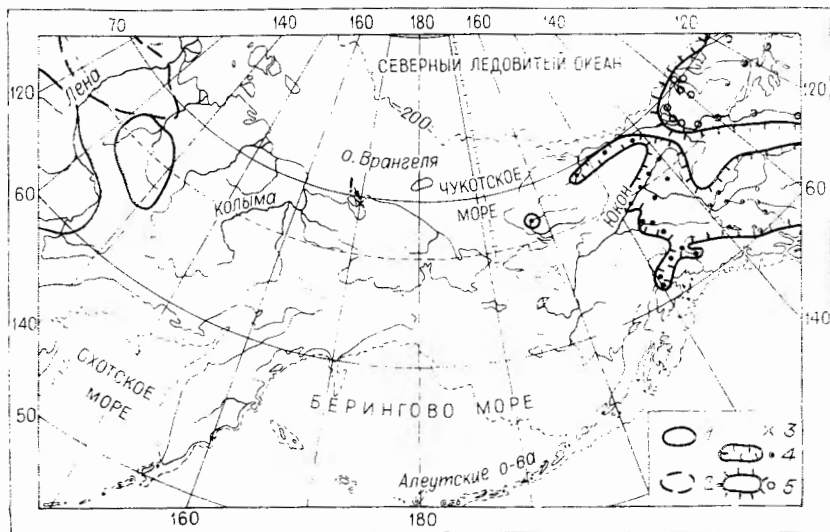
Карта 18



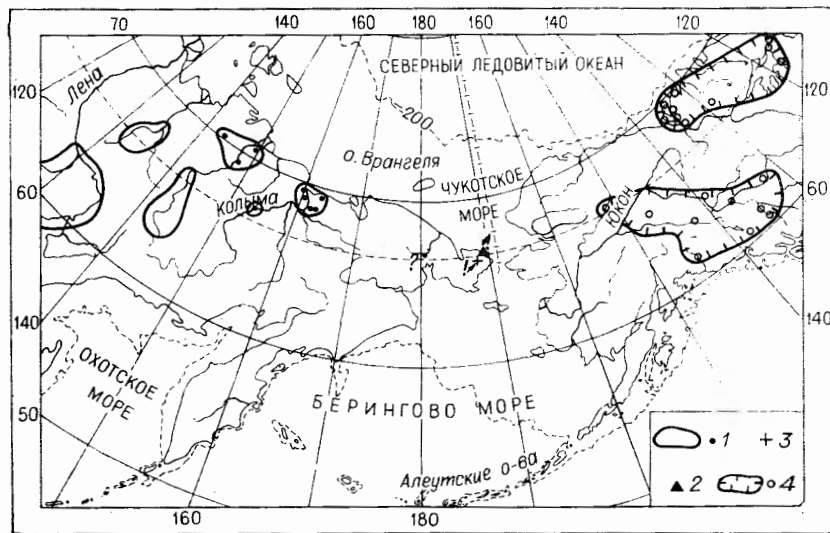
Карта 17



Карта 19



Карта 20



Карта 21

Предисловие	3
Введение	5
Степной тип растительности и его криофитные аналоги	7
Северо-Восточная Якутия	11
Ксерофитный комплекс Северо-Восточной Якутии	—
Янский и индигирский варианты ксерофитного комплекса	16
Степные урочища бассейнов Яны и Индигирки: место в ландшафте, окружение	18
Лесостепной ландшафт в среднем течении Индигирки	24
Бассейн Колымы (лесная часть)	36
Распространение степной растительности	—
Особенности состава колымского ксерофитного комплекса	37
Особенности видового состава криоксерофитов	38
Флористические отличия основных степных колоний	39
Бассейн Анадыря	40
Распространение и ландшафтные позиции степной растительности	—
Особенности анадырского ксерофитного комплекса	43
Чукотская тундра	44
Распространение и ландшафтные позиции степной растительности	—
Ксерофильные реликты на востоке Чукотского полуострова	56
Комплексы ксерофитов и криоксерофитов на о-ве Врангеля	57
Современные аналоги «тундростепных» спорово-пыльцевых спектров	61
Особенности структуры и распространения реликтовых степных комплексов в настоящем и прошлом	67
Сходство почвенно-растительных комплексов засушливых секторов разных термических поясов	—
Критические пороги гидротермических соотношений и конкурентная способность степных комплексов в таежной и тундровой зонах	71
Широтная дифференциация криоксеротических ландшафтов Западной Берингии	72
Долготная дифференциация криоксеротических ландшафтов Берингии	76
Широтная дифференциация ксерофитной растительности Восточной Берингии	79
О южноберингийском пути расселения криоксерофитов	81
Некоторые соображения о растительности Приморской низменности Якутии в криоаридные интервалы позднего плейстоцена	82

Судьба ксерофитных и криоксерофитных комплексов в голо-	
цене	83
Периодичность расселения ксерофитов через Берингию	86
Некоторые задачи дальнейших исследований	89
Дискуссионные вопросы палеогеографии Берингии	90
Литература	103
Приложения	111
1. Описания и сводный список степных сообществ Нидигир-	
ского лесостепного ландшафта	—
2. Описания степных сообществ Западной Чукотки	136
3. Описания и сводный список криофитностепных и тундро-	
степных сообществ перешейка п-ова Чукотского в среднем	
течении р. Амгуэмы	140
4. Описания криофитностепных сообществ о-ва Врангеля	145
5. Карты распространения растительных сообществ в Северо-	
Восточной Азии (1) и видов растений в Мегаберингии (2—	
21).	155

Борис Александрович Юрцев

**РЕЛИКТОВЫЕ
СТЕПНЫЕ КОМПЛЕКСЫ
СЕВЕРО-
ВОСТОЧНОЙ АЗИИ**

**{Проблемы реконструкции
криоксеротических ландшафтов Берингии}**

Ответственный редактор *Леонид Иванович Малышев*

Утверждено к печати
Центральным сибирским ботаническим садом СО АН СССР

Редактор издательства *Н. Ф. Промашкова*
Художественный редактор *В. И. Желнин*
Художник *А. Г. Иерх*
Технический редактор *А. В. Сурганова*
Корректоры *Н. Г. Доктева, В. А. Бирюкова*

ИБ № 10956

Сдано в набор 09.12.80. Подписано к печати 03.09.81. МП-12018. Формат 60 × 90^{1/16}. Бумага офсетная. Обыкновенная гарнитура. Высокая печать. Усл. печ. л. 10,5. Усл. кр.-отт. 10,8. Уч.-изд. л. 11,5. Тираж 1000 экз. Заказ 380. Цена 1 р. 70 к.

Издательство «Наука», Сибирское отделение. 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.

1 р. 70 и.



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ