

O. Годунова
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Д 1961

10

ВОПРОСЫ БОТАНИКИ

Выпуск 3

Ленинград
1960

А. И. ТОЛМАЧЕВ

О ПРОИСХОЖДЕНИИ АРКТИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ (Когда, где и как возникла арктическая флора?)

1. Арктическая флористическая область, как мы ее представляем себе теперь, является относительно молодым образованием. Палеогеновая «аркто-третичная» флора имела совершенно иной характер. В ее составе (в качестве элементов, занимавших подчиненное положение в растительном покрове) могли существовать предки некоторых групп растений, представленных в современной арктической флоре, но усмотреть более прямые связи между ней и современными арктическими видами невозможно. Отличия высокоширотных вариантов аркто-третичных флор от существовавших под более умеренными широтами не имели того резкого, принципиального характера, как отличия современной арктической флоры от других флор Голарктического царства.

2. Циркумполярное распространение флор аркто-третичного типа, как и результаты анализа вероятных условий их развития, говорят против допущения, что существование их в современной Арктике было обусловлено иным, чем современное, расположением северного полюса. Это, в значительной степени, предрешает отрицательное отношение к гипотезе Г. Стеффена о первоначальном развитии флоры арктического типа в неогене, в области, тяготеющей к современному Берингову морю, поскольку эта гипотеза исходит из постулированного теорией Кеппена — Вегенера расположения северного полюса в конце третичного периода именно в данной области. Независимо от того, насколько теория перемещения полюсов может быть обоснована геофизически (вопрос об этой возможности выходит за пределы компетенции биогеографа), для нас важно, что в этом своем приложении она находится в непримиримом противоречии с палеоботаническими, равно как и с биogeографическими фактами.

3. Ландшафты типа тундры (понимаемой широко — включая формации типа полярных пустынь) могли сформироваться как зональное явление, по-видимому, не раньше границы между плиоценом и плейстоценом (иными словами — между неогеном и антропогеном). К этому времени, или к началу плейстоцена, должно быть приурочено первоначальное становление флоры современного арктического типа, целиком образованной низкорослыми микро- и гекистотермами, в основной массе мезофитного типа.

4. Фиксируя это, мы не предрешаем вопроса о возрасте первичных элементов арктической флоры. Часть их несомненно сложилась до того времени, когда оформилось то их сочетание, которое мы рассматриваем как флору определенного типа. Момент становления флоры как комплекса не совпадает с моментами формирования отдельных ее элементов. Но именно им определяется «возраст» флоры как таковой.

5. Первичное ядро арктической флоры сформировалось автохтонно, из видов, игравших в исторически предшествовавших ей (поздне-третичных, пока не освещенных непосредственно палеоботаническими данными) флорах подчиненную роль. Общими их свойствами были: способность проходить все стадии развития при достаточно низких температурах; потребность в ограниченной продолжительности теплого времени года, в сочетании со способностью переживания длительного периода покоя; светолюбивость; положительное отношение к длительному, практически непрерывному освещению в период активной жизнедеятельности. В последующем развитии все эти свойства были закреплены и усилены. По своим связям с условиями конкретных местообитаний или с определенными типами биоценозов исконные элементы арктической флоры были неоднородны.

6. Автохтонное ядро арктической флоры (эоарктический элемент по терминологии Толмачева — 1932; некоторые позднейшие авторы понятие об «эварктах», как элементе флоры, применяли в более широком смысле) сформировалось прежде всего из растений двух, в некотором роде противоположных в экологическом отношении, но одинаково связанных своим происхождением с горными ландшафтами групп:

произраставших на открытых действию ветра, почти беснежных зимой горных вершинах и склонах, уже в конце третичного периода подвергшихся обезлесению — возможно, не столь вследствие большой высоты возвышенностей, сколь под влиянием бесснежия, а летом — охлаждающего действия ветров, дувших с океана (виды типа *Poa abbreviata*, *Draba subcapitata*, *D. macrocarpa*, *Luzula confusa* и др.);

произраставших на наиболее сильно заснеженных, зимой хорошо защищенных, но наименее поздно освобождающихся от снега и непрерывно охлаждаемых талыми водами местообитаниях (виды *Phippsia*, *Ranunculus pygmaeus*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga rivularis* и др.; сюда же тяготеют некоторые водные и земноводные виды — типа *Ranunculus hyperboreus*, *Pleurogogon Sabinii*).

7. К числу эоарктических форм, генетически связанных с горными ландшафтами, но промежуточных по их отношению к степени снежности местообитаний, относится также довольно значительная группа характерных растений Арктики (*Salix polaris*, *Pedicularis hirsuta*, *P. lanata* s. *ampl.*, *P. capitata*, *Sieversia glacialis*, *Draba oblongata*, *D. micropetala*, *D. pilosa*, *Potentilla emarginata*, *Ranunculus Sabinii*, *R. nivalis*, *Cassiope tetragona*, *C. hypnoides* и др.).

8. Некоторое количество эоарктических видов тяготеет к растениям каменистых склонов и скал, первоначально произраставшим возможно в лесном окружении, хотя и на безлесных участках (напр. *Draba* типа *D. cinerea* или *D. hirta* и нек. др.)

9. Наряду с горными растениями, в состав первичной арктической (эоарктической) флоры вошли некоторые компоненты сырых травянистых долинных формаций [*Poa arctica*, *Hierochloë pauciflora*, *Arctophila fulva*, *Dupontia Fisheri* s. l., некоторые осоки, часть карликовых ив (напр., *Salix reptans*), *Pedicularis sudetica* и др.].

Ограниченнное число видов эоарктической флоры было первично связано с прибрежными растительными группировками, развивавшимися в условиях умеренного засоления (*Puccinellia angustata*, *Carex ursina*, *Potentilla pulchella*, *Cochlearia groenlandica*; возможно, что сюда же следует отнести и *Dupontia*).

10. Особо стоит вопрос о возможности вхождения в состав эоарктической флоры некоторых элементов азиатского происхождения, генетически связанных с невысокогорными формациями степного или близкого

к степному типа. Характер распространения и отчасти степень расовой дифференциации части представителей этой категории склоняет к положительному решению поставленного вопроса (группа Papaver radicatum s. l., группа Astragalus australis — aboriginorum, Erysimum Pallasii и нек. др.).

11. Виды, которые можно без колебаний рассматривать как реликты доледниковой флоры Арктики, в составе современной арктической флоры немногочисленны и не характерны для нее.

12. Флора арктического типа первоначально сформировалась в высокиширотной части Арктической области, частично на пространствах, ныне погруженных ниже уровня океана. Ее развитие было подготовлено поздне-неогеновым охлаждением всего внетропического пространства и получило некоторое завершение в связи с ранними фазами четвертичного оледенения. Охватив обширные пространства в Арктике и Субарктике, оледенения лишь в малой степени затронули такие территории, как Канадский архипелаг, север Аляски, полярное побережье Восточной Сибири и тяготеющие к нему острова, входившие в течение плейстоцена в состав материковой суши. Эту область — от восточной окраины Таймыра до крайнего северо-запада Гренландии, включая часть теперешнего шельфа — служившую пристанищем флоры арктического типа с самых ранних этапов ее формирования непрерывно, и следует считать «колоныбелью арктической флоры». Связь между азиатской и американской частями этой области осуществлялась севернее того пространства, где соответствующие материки наиболее сближены друг с другом в настоящее время. Берингия в узком смысле слова (пространства, непосредственно тяготеющие к современному Берингову морю) в состав этой области не входила.

13. Ограниченность исходного материала, из которого сформировалось автохтонное ядро арктической флоры, способствовала широкому развитию миграций его компонентов в пределах Арктической области и значительной унификации состава флор отдельных ее частей. Она же явилась предпосылкой легкой натурализации в Арктике, а затем и расселения в ее пределах, аллохтонных (в частности, различных по своим географическим и генетическим связям альпигенных) элементов, по своей экологии соответствующих ее условиям. Вторжения этих элементов проходили разновременно и в различных частях Арктики, но характер отдельных «миграционных волн» отчасти повторял характер более ранних. Это в значительной степени усложняет картину распространения неаборигенных элементов арктической флоры и их местных производных и затрудняет анализ их истории.

14. Процессы унификации состава флор Арктики за счет миграций восточно-западного (либо западно-восточного) направления осуществляются и в настоящее время. Но им противостоит расовая дифференциация широко распространенных видов и непрекращающееся (хотя в послеледниковое время ограниченное по масштабам) обогащение арктической флоры новыми иммигрантами, действующее так же как дифференцирующий фактор, поскольку вторжение каждого вида совершается первоначально в каком-то отдельном секторе Арктики.

15. Важную роль в новейшей истории арктической флоры сыграли повторные колебания климата и обусловленные ими смещения к северу и к югу полярного предела лесов, то ограничивавшие область развития типичных арктических флор, то расширявшие ее и создававшие новые контакты между флорами Арктики и безлесных высокогорий и других ландшафтов умеренного пояса.