



Ю. П. КОЖЕВНИКОВ
ГЕОГРАФИЯ
РАСТИТЕЛЬНОСТИ
ЧУКОТКИ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Географическое общество

Ю. П. КОЖЕВНИКОВ

ГЕОГРАФИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЧУКОТКИ

Ответственный редактор

С. А. ДЫРЕНКОВ



Ленинград
„Наука”
Ленинградское отделение
1989

Кожевников Ю.П. География растительности Чукотки. — Л.: Наука, 1989. — 176 с.

В книге рассматриваются методические вопросы изучения растительного покрова, основанные на холоценотической концепции. Обсуждаются проблема вида и некоторые аспекты эволюции. Показаны элементы общности развития ландшафтных, геоботанических и биологических единиц, а также проявление фундаментальных свойств развития живого и неживого: волновых процессов, разрыва непрерывности, принципа неопределенности. Выделено 5 уровней геосистем, рациональных для изучения растительного покрова. Чукотка признана в геоботаническом отношении подпровинцией, во флористическом — округом Северопацифической провинции. Дана характеристика древесной, кустарниковой, кустарничковой, болотной, луговинно-нивальной, горной растительности. На основе принципа актуализма рассмотрены отдельные проблемы палеогеографии. Показано, что весьма популярное представление о плейстоценовых тундростепях является научно-художественным. Библиогр. 318 назв. Ил. 5. Табл. 1.

Ответственный редактор

проф. С.А. ДЫРЕНКОВ

Рецензенты: докт. биол. наук Б.Н. НОРИН,
докт. биол. наук, проф. В.И. ГРУЗОВ

Научное издание

Юрий Павлович Кожевников

ГЕОГРАФИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЧУКОТКИ

Утверждено к печати
Географическим обществом Академии наук СССР

Редактор издательства Е.А. Чекулаева. Художник В.Н. Васильев.
Технический редактор В.В. Шиханова. Корректор Г.А. Александрова
ИБ № 44088

Подписано к печати 06.09.89. М-34226. Формат 60х90 1/16. Бумага
офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.00. Усл. кр.-отт. 11.25.
Уч.-изд. л. 14.37. Тираж 600. Тип. зак. № 1385. Цена 2 р. 40 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство „Наука“. Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства „Наука“.
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

К-1805040900-617-396-89
055(02)-89

ISBN 5-02-026576-4

© Издательство „Наука“, 1989 г.

ВВЕДЕНИЕ

Современный растительный покров Чукотки очень своеобразен благодаря своей пестротности. В нем отражается сложное переплетение исторических и современных ландшафтно-экологических факторов. Детальное изучение и сопоставление растительности и флоры в связи с внутриландшафтной дифференциацией среды и по разным в климатическом отношении районам Чукотки дает новую информацию об экологических связях. Экологизированная характеристика растительного покрова может быть использована в прикладных областях (оленьеводстве, прогнозировании изменений ландшафтов при техногенном прессе на природу, интродукции, озеленении населенных пунктов и т.д.). Особое значение такая характеристика имеет для палеогеографии, как основа применения принципа актуализма. Необходимо отметить превратное истолкование ботанических данных во многих палеогеографических работах, что особенно резко проявилось в сценарии о тундростепях Берингии.

Чукотка входила составной частью в Берингию, и на ней сохранилось много свидетельств межконтинентального обмена растениями. Наиболее достоверное понимание условий этого обмена может быть достигнуто лишь при синтетическом подходе к истории растительного покрова, в чем главную роль играет современная ландшафтно-экологическая обусловленность растительности.

Немаловажное значение для качества результатов исследования имеет методологическая сторона дела. В настоящее время все явственнее проступает необходимость синтетической оценки природных явлений, т.е. холистический подход к ним. Такой подход, имеваемый холоценотической концепцией, уже давно осознан и широко применяется в экологии (Du Rietz, 1929; Rübel, 1935; Dansereau, 1957, 1966; Good, 1964; Топологические аспекты..., 1974; French, 1974, 1981; Wentworth, 1981; Reznicek, Svoboda, 1982, и др.).

Вместе с тем нельзя сказать, что холоценотическая концепция приняла заверченный облик и на ее основе разработаны общие методы исследования. Пока она больше имеет значение философии экологии, но и эта ее роль исключительно важна.

Холистический подход проявился не только в исследовании абиотической составляющей среды, но и в биологии, когда состыковались дарвинизм и классическая генетика, ранее развивавшиеся в противостоянии. Их синтез в 30-х годах породил синтетическую теорию эволюции. Сближение концепций, ранее находившихся в непримиримом противоречии, происходит и в других науках. В палеогеографии, например, сблизились концепция дрейфа и теория оледенения (Марков, 1986). Впереди намечаются перспективы сближения других областей знания о природе. В этом проявляется старый добрый взгляд на мир вещей и явлений, но на более высоком уровне познания.

1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИЧЕСКИЕ УСТАНОВКИ

В основу этой работы положен материал, собранный автором в 1970-1976 гг. и в 1987 г. в разных районах Чукотки (рис. 1). Основной задачей как при проведении полевых работ, так и при последующей обработке собранных данных являлось выяснение причинно-следственных отношений в растительном покрове. Поэтому собирались и обобщались различные наблюдения: о строении и истории рельефа, о дифференциации климата в зависимости от орографии, о связях растительности с элементами ландшафта, об индикации ландшафтов птицами, о современных ландшафтных процессах, о связи флоры и растительности на разных геосистемных уровнях и т.д.

Средняя протяженность маршрута была 10 км; при этом обследовались все типы местообитаний в полосе шириной приблизительно 1 км и делались выводы о целесообразности тех или иных последующих маршрутов. Обычно первые 3 маршрута составляли горно-долинный профиль, выбираемый на месте согласно особенностям рельефа. Такой профиль давал возможность зарегистрировать от 80 до 93 % всех выявленных в конечном итоге видов растений (при средней площади трансекты 12-15 км²) и составить представление о ландшафте в целом и основных местообитаниях района. Полученный в первые три дня таксономический спектр местной флоры уже не изменялся в ходе последующего пополнения списка, т.е. новые находки весьма равномерно распределялись по семействам даже в тех случаях, если посещалось местообитание нового типа и список увеличивался сразу на 10-12 видов. Первых трех дней было достаточно, чтобы выявить все эвритопные, а также гемиевритопные и часть стенотопных видов, нередко находимых в одном каком-то месте в малом количестве экземпляров.

1.1. Л а н д ш а ф т

В понимании ландшафта как природного географического комплекса до сих пор не существует единства взглядов. Согласно Ф.Н. Милькову (1970), имеются три точки зрения на географический ландшафт. Все они в той или иной мере справедливы, поскольку основаны на наблюдениях в природе. Различия в понимании географического ландшафта сводятся главным образом к пространственным ограничениям

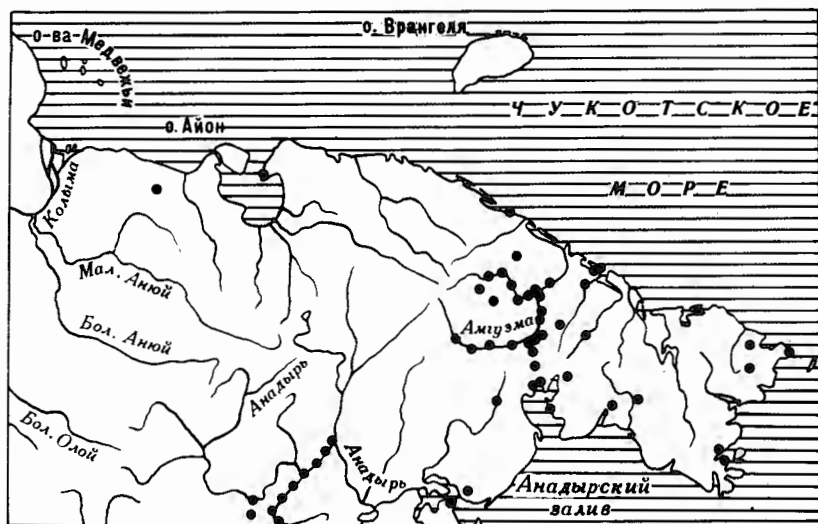


Рис. 1. Местонахождения пунктов, где проводились исследования,

и таксономическим оценкам. Следует отметить параллелизм затруднений в отыскании однозначных понятий, связанных пространственными ограничениями, в ландшафтоведении и фитогеографии.

Согласно В.Б. Сочаве (1947), ландшафт – это фрагмент географической оболочки в целом, получающий выражение лишь на значительных территориях. Он считал также, что растительность ландшафта представляет единицу геоботанического районирования рангом выше геоботанического района. Наконец, этот же автор предлагал считать геоботанический район территорией конкретной флоры (КФ), с чем был согласен и А.И. Толмачев (1970, 1974). В таком понимании территория КФ меньше географического ландшафта. Но, возможно, что точка зрения на геоботанический район как территорию КФ вообще излишня, поскольку означает, что геоботаническое районирование предваряет выявление КФ. Но на деле флористические исследования обычно предшествуют геоботаническим. К тому же в последние десятилетия было установлено, что флористическое и геоботаническое районирование могут не совпадать. По-видимому, это особенно характерно для мелкомасштабного районирования. При районировании советской Арктики Толмачевым (1956) подчеркивалось заведомое несоответствие геоботанического и флористического районирований. Вместе с тем понятие „ландшафт“ тесно связано с понятием КФ (Лукичева, Сабуров, 1969).

В современном ландшафтоведении понятию „ландшафт“ многие придают таксономическое значение, которое вложил в него Л.С. Берг (1945); последний ввел также понятие „физико-географическая фация“. Н.А. Солнцев (1949б) пишет, что географический ландшафт – это генетически однородная территория, на которой наблюдается закономерное и типическое повторение одних и тех же взаимосвязанных и взаимообусловленных сочетаний: геологического строения,

форм рельефа, поверхностных и подземных вод, микроклиматов, почв и почвенных разностей, фито- и зооценозов.

Пользуясь этим определением, географ может выделить конкретный ландшафт среди других ландшафтов и найти его границы на местности.

Взгляды Н.А. Солнцева (1949б) вырабатывались на основе исследования негорных территорий, и поэтому некоторые его суждения кажутся неосновательными для применения в горах. Это касается, в частности, фундаментальных признаков географического ландшафта – единого геологического строения и одинаковой истории развития ландшафта. Пестрота геологического строения на Чукотке затрудняет опознание единых и неединых территорий. Географический ландшафт, выделяемый по руководящим признакам – геоморфологии и растительному покрову, может включать области контакта геологических свит. „Одинаковая история развития ландшафта“ не вызвала бы возражений, если бы Солнцев не сделал пояснение, что невозможно рассматривать в рамках ландшафта два участка суши, из которых один покрывался ледником, а другой нет, или один испытывал морскую трансгрессию, а другой оставался вне ее. Это справедливо для Средне-Русской равнины, но не имеет никакого отношения к Чукотке, где водами трансгрессии заливались межгорные долины; по ним же текли ледники, однако ландшафт включает и горы, которые возвышались и над водами трансгрессии, и над языками льдов, а многие оставались свободными ото льдов в период последнего опеденения.

Таким образом, если принимать в качестве фундаментального признака ландшафта его литогенную компоненту, то на Чукотке мы имеем депо с весьма дробными выделами, которые нужно именовать „ландшафт“. Определенность и линейность границ географических ландшафтов в горных областях Чукотки весьма нечетки, хотя в своем типическом выражении разные ландшафты опознаются без труда, если не делать попыток их оконтурить. Поэтому мы придерживаемся точки зрения на ландшафт как на общее понятие, синоним географического комплекса различного таксономического ранга (Мильков, 1970). Д.Л. Арманд (1952) также подчеркивал, что ландшафт не имеет таксономического значения, поскольку не обладает собственными признаками. Следовательно, можно говорить о ландшафте, и подразумевая весь географический комплекс района, и различая в его пределах элементарные ландшафты.

Согласно Б.Б. Полюнову (1956), „элементарный ландшафт можно определить как участок, на протяжении которого сохраняется не только тип, но и разность почвы или повторение таких сочетаний почв, которые обуславливаются сочетаниями определенных предельных элементов ландшафта, ... изучение местности следует начинать с расчленения ее на элементарные ландшафты“ (с. 112). Совокупность элементарных ландшафтов составляет местный ландшафт, свойственный отдельным геоморфологическим элементам. Сочетание местных ландшафтов дает ландшафтные звенья, или узлы. Повторение узлов с равномерным распределением образует ландшафтную

сеть. Ландшафтная область – это сочетание не повторяющихся, но последовательно расположенных местных ландшафтов, объединяемых единством геоморфологического элемента и типов растительного сообщества (очевидно, в понятие „тип сообщества“ Полыновым не вкладывался строгий геоботанический смысл). Основные признаки как объединения, так и обособления ландшафтных единиц – геоморфологические и геоботанические свойства элементов земной поверхности.

Следует, однако, отметить, что почвы и растительность обязательно тесно связаны, так как растительность способна изменяться быстрее, чем почвы, и отношения этих изменений практически не изучены. Е.И. Бузлукова и др. (Алкучанский Говин, 1964, с. 43) отметили, что выделенные ими ассоциации не всегда соответствовали адекватным различиям почв. Поэтому авторы объединили ряд ассоциаций по признакам единства почвенного покрова.

Климатическая составляющая ландшафта является одной из важнейших, определяющей в значительной мере другие его компоненты, в том числе флору. Л. Дельтинг (Deltin, 1948a, 1948b) пришел к выводу, что наиболее богаты специфическими видами растений те районы, в которых наблюдаются экстремумы значений перестепенно важных климатических факторов. Наиболее обогащены специфическими видами те флоры, территория которых расположена на концах климатических градиентов, т.е. в районах, где совпадают экстремумы нескольких климатических факторов. Дельтинг полагает, что таксономические и фитогеографические исследования должны согласовываться с распределением экстремумов климатических факторов на исследуемой территории. Районы, где имеется хотя бы один экстремум, выделяются прежде всего как ландшафтные районы.

Развивая учение о геосистемах, В.Б. Сочава (1974) считает, что понятие „ландшафт“ начинает устаревать и его целесообразно заменить понятием „макрогеохора“. В пространственном выражении ландшафт, по мнению Сочавы, соответствует рангу округа. Он, однако, отмечает, что не существует единства мнений приравнивать ли ландшафт к округу или району. На изученной нами территории ландшафт в понимании Солнцева (1949б), Г.П. Миллера (1974) и других соответствует району, т.е. топогеохоре в терминах Сочавы.

В своей практике мы придерживались той точки зрения, что понятие „ландшафт“ может применяться к различным по площади и не слишком мелким выделам, не отрицая того, что существует территориально целостный „горный ландшафт“ в понимании Миллера (1974).

1.2. Тип местообитаний

Возможны два понимания местообитания растений. Первое – это конкретное место (буквально точка) произрастания растения. Второе – топографический контур, ограничивающий большую или меньшую площадь с однородным режимом среды. В сущности такое двойственное понимание тождественно определению местообитания

Дю Рие (Du Rietz, 1929), согласно которому местообитание – это жизненная среда любого растения или (его) сообщества.

Не существует стандартизированных представлений о размерах местообитаний. У различных авторов протяженность местообитания колеблется от какого-либо элемента микрорельефа до целых форм макрорельефа, например у Л.Н. Соболева (1950) или С. Янга (Young, 1971). Относительно взаимоотношений площади местообитания и особенностей его среды А.А. Крауклис (1974) пишет: „Чем меньше величины пространственных градиентов, тем более резки относительные контрасты между этими подразделениями природной среды. В области изучения топов мы имеем дело с наибольшими относительными контрастами смежных выделов“ (с. 54).

Хорошо известно, что в Арктике даже незначительные изменения рельефа могут вызывать весьма резкие изменения условий среды и соответственно растительного покрова. Это обстоятельство значительно затрудняет в ряде случаев выделение местообитаний по топографическому контуру. Представим пологий склон шлейфо-террасы с криогенными голыми пятнами суглинка и эуτροφной кустарничково-осоково-моховой растительностью, равномерно покрывающей поверхность шлейфо-террасы. Голые пятна (диаметром 0,3–1 м) заметно отличаются по микросреде от неспучившихся участков; на пятнах часто имеется несколько специфических и весьма постоянных видов. Есть все основания рассматривать пятно как особое местообитание, выделяя его из окружающего (фоновое) местообитание. Однако поскольку местообитание понималось нами как физико-географическая фация, то в подобных случаях нам представлялось более удобным рассматривать их как одно сложное местообитание; при этом малые участки типа голых пятен могут выделяться в качестве подфаций. Такой подход согласуется с представлениями С.А. Коляго и В.А. Фриша (Алкучанский Говин, 1964, с. 87), что характер микрокомплексности фаций является критерием для их пространственного ограничения.

В пределах контура почти любого местообитания наблюдаются различия в режиме среды, однако их, как правило, трудно оценить без специальных исследований. Именно поэтому мы стремились при выделении местообитания характеризовать его как участок, где его собственная вариабельность меньше, чем вариабельность среды за его пределами. При глазомерном выделении местообитаний, как участков с более или менее однородным режимом среды, не следует, на наш взгляд, стремиться к чересчур дробному различению объединяемых в тип местообитаний. Такой подход снижает погрешности в оценках режима среды разных контуров, в то время как нереальная точность может привести к ложным выводам.

Помимо того что выделение не слишком большого числа местообитаний делает „экологический спектр ландшафта“ легче обозримым, более широкая трактовка местообитаний имеет следующие основания и предпосылки: 1) с целью флористических сопоставлений местообитания следует характеризовать в терминах среды, включая в число ее факторов и растительность, особенно если биотическая со-

ставляющая среды превосходит по значимости абиотическую или обе они существуют в отношении, при котором раздельное их рассмотрение затруднено; 2) при дробном выделении местообитаний с необходимостью требуется критерии, основанные на количественных показателях физико-географической среды, тогда как укрупненные до разумного предела местообитания могут оцениваться глазомерно. Последнее весьма существенно при маршрутных исследованиях местности, и это должно расцениваться не как примитивный способ исследования, а как стадия для более углубленных исследований, основанных на глазомерных наблюдениях.

Типизация есть вообще логическая операция, сопровождаемая в значительной мере психологическим варьированием даваемых исследователями оценок тех или иных явлений или качеств, если не существует однозначных оценочных критериев (Василевич, 1971). Для оценки местообитаний таких критериев пока не существует. Причина не только сложность самого объекта, но и несовершенство методических приемов и установок. В сравнительной характеристике типов местообитаний имеются два аспекта: 1) оценка сходства местообитаний, объединяемых в один тип (или ряд, серию); при этом нужно учитывать, что „свойства отдельных компонентов заметно варьируют в пределах каждой фации“ (Крауклис, 1974, с. 32); 2) сравнение типов между собой. Типизация местообитаний может проводиться двумя путями: 1) обобщение (усреднение), заключающееся в выборке общих признаков и неучете отклонений; 2) обобщение с учетом всех отклонений отдельных факторов среды и их взаимодействия между собой. Мы исключали частные особенности, присущие конкретным местообитаниям серии, слагающей тип, и учитывали только общие и наиболее важные черты экологии местообитаний одной серии. Напротив, характеризуя каждую серию флористическую, мы учитывали все детали, т.е. составляли полный флористический список серии, включающий редкие, специфические для данной серии и обычные в районе виды. Выяснилось, что в каждом районе существует группа редких видов, встречающихся иногда лишь в одном месте. Но во всех случаях нахождения этих видов редко удается сделать достаточно обоснованный вывод о том, случайно или, напротив, строго закономерно произрастание единично представленного в районе вида в данном месте. В немалой степени сказанное распространяется и на обычные в районе виды.

Постоянно наблюдая за связью растений и среды их обитания, мы пришли к глубокому убеждению, что флористические наборы видов на сходных местообитаниях далеко не всегда служат надежными индикаторами условий среды, потому что в разных не слишком далеких друг от друга пунктах одни и те же виды нередко постоянно обитают в совершенно различных средах. Соответствующие выводы Л.Г. Раменского (1971) справедливы лишь для умеренных широт с их достаточно „устоявшейся“ растительностью. В Арктике, особенно в переходных полосах, представляющих климатические экотоны, индикаторная роль некоторых дифференциальных группировок часто неопределенна, и чтобы быть уверенным в действи-

тельной индикации какой-то среды группой растений, нужно иметь надежные данные о самой среде и о связанной с нею растительности.

При изучении арктических местообитаний необходимо также учитывать, что огромная роль в формировании наборов видов на одноклассных местообитаниях принадлежит случайности попадания диаспор на конкретные местообитания. Эта роль по справедливости была оценена Дю Рие (Du Rietz, 1929) и А.И. Толмачевым (1941), вслед за Пальмгреном, при внесении соответствующей поправки в представление о КФ: „Пальмгрен (1925) в своих рассуждениях о значении случая, как ботанико-географического фактора, безусловно прав, указывая, что каждой комбинации экологических условий, возможной в определенном районе, соответствует большее количество видов, чем могущее наблюдаться совместно в частном случае их проявления“ (Толмачев, 1941, с. 24). Приведенная цитата достаточно убедительно свидетельствует о том, что флористический набор типа местообитания представляет сумму видов конкретных местообитаний, относимых к данному типу. Объединяя группу сходных местообитаний в тип, следует отказаться от фитосоциологических критериев и использовать только экологические черты растительности. Остается добавить, что сознание исследователя при оценке местообитаний работает по тому же принципу, по которому растения поселяются на них, т.е. оценивая интегральный эффект среды, или холоценотически (Dansereau, 1957).

Если территория, в пределах которой выявляется исследуемый растительный покров, включает два или более типов географических ландшафтов, то в разных ландшафтах взаимоотношения фаций могут быть существенно отличными. Прежде всего будет иметь место различие микроклиматов на сходных фациях разных ландшафтов, поскольку микроклимат в немалой степени определяется положением фаций в целом географическом ландшафте. Изменения микроклиматов способны вызывать те или иные отличия в наборах видов сходных фаций. Примером такого рода могут служить подвижные (несущие ксерофитные группировки) склоны высоких террас в долину р. Маравая, которая выходит в долину р. Амгуэмы, пересекая комплекс высоких террас последней. В пределах долины Амгуэмы склоны в долину Маравая имеют иной микроклимат по сравнению с их продолжением в горной части этой же долины (р. Маравая), хотя и являются непрерывным образованием и могут быть приняты за ряд фаций одного типа. На самом деле горная часть долины р. Маравая представляет иной тип ландшафта по сравнению с ее приустьевой частью, которая приходится на значительно более крупную долину Амгуэмы. Этот пример показателен тем, что сравниваемые склоны всюду сложены одними и теми же рыхлыми четвертичными отложениями, т.е. здесь исключается влияние на видовой набор литологического компонента. Следовательно, изменения в наборах видов обусловлены микро- и мезоклиматическими условиями. Нужно отметить также, что в данном случае количественное различие в составе видов (на склонах в горной и негорной частях р. Маравая) невелико, но оно приходится на дифференциальные виды, более чувствительные к изменениям микроклимата.

Сказанное подразумевает, что критерий фациальной изученности, рекомендуемый А.И. Толмачевым (1931) для территориального ограничения КФ, применим лишь в пределах одного ландшафта. В случае если захватывается смежный ландшафт другого типа, следует вновь посетить возможно большее число разных фаций.

Нам не приходилось сталкиваться со сколь-либо значительными флористическими различиями сходных фаций разных смежных ландшафтов; обычно эти различия не превышают различий фаций одного ландшафта. Однако в последнем случае имеются все основания говорить о роли случая в попадании диаспор на фации одного типа, что нельзя преувеличивать при сопоставлении сходных фаций смежных ландшафтов. Поскольку высказанное касается преимущественно стеноотпных, редких и дифференциальных видов, то отсюда вытекает оценка второго критерия площади КФ – появление „новых“ видов при переходе на территорию смежной КФ. Совершенно естественно возникает вопрос: какое количество видов указывает на этот переход?

Специальные наблюдения привели к следующим выводам. 1. В смежных географических ландшафтах (или не слишком далеко расположенных друг от друга, при условии их геоморфологической непрерывности) имеются ряды (серии) фаций, которые включают отдельные сходные по режиму среды фации со сходной растительностью и набором видов. 2. Незначительно удаленные друг от друга территории КФ могут иметь фации, свойственные только одной из них. На этих фациях часто существуют специфические виды, которые не встречаются на территории той КФ, где эти фации отсутствуют. Сделать на это обстоятельство поправку при сравнении КФ можно, лишь учитывая фациальный спектр территории. 3. Изменения флористического состава в рядах сходных фаций соседних территорий обычно не превышают флористических различий ряда (серии) фаций территории одной КФ. Но, как было сказано выше, причины этих явлений различны. 4. Изменения флористического состава фракции стеноотпных видов могут наблюдаться в любом ряду фаций двух смежных местностей, но необязательно во всех фациальных рядах и без связи с изменениями в остальных рядах.

С.М. Разумовский (1969) считает, что основной причиной сгущения границ ареалов является жесткая детерминированность сукцессий. Однако это верно лишь для лесных зон с сильным биотическим давлением. В тундрах эта жесткость не наблюдается, хотя со сгущениями границ ареалов и приходится сталкиваться. В ряде случаев эти сгущения помогают определить флористический рубеж, но подобные случаи редки. 5. На разных концах трансекты порядка 100–200 км, направленной вдоль климатического градиента и непрерывной в геоморфологическом отношении (например, вдоль широкой долины реки), на сходных фациях развиты сходные флористические группировки, включающие, однако, несколько специфических видов, характерных только для одного конца трансекты (т.е. на каждом конце имеется своя группа специфических видов). В то же время между крайними КФ имеется существенное различие в наборе группировок и

общем списке флоры. Постепенность флористических изменений вдоль такой трансекты аналогична следующей шутке: муха – мура – тура – тара – кара – каре – кафе – кафр – каюр – каюк – крюк – крок – срок – сток – стон – слон. 6. Отличия краевых КФ трансекты часто определяют виды, имеющие малые дизъюнкции на большем или меньшем удалении от периферии своих ареалов. Подобные отличия следует оценивать иначе, нежели отличия в наборе видов, входящих один из пределов своего распространения на протяжении трансекты. Для выявления ядра (основы) КФ достаточно площади порядка 15 км² (по крайней мере для Чукотки). Что же касается стеноотпных спорадических видов, то прирост их числа идет непрерывно с наращиванием площади и без какой-либо очевидной закономерности, позволяющей определить контур территории КФ.

В определениях КФ и геона (Бешел, 1969) учитывалось только увеличение числа видов при расширении площади исследования и не учитывалось то обстоятельство, что при расширении площади многие виды, обнаруженные на малой площади, не повторяются.

КФ в нашем понимании – это флора территории, исследованной достаточно детально радиальными маршрутами, не имеющая определенной максимальной площади и представляющая своего рода отдельный флористический очаг (точку) на карте. В полевой практике флориста понятие КФ полезно тем, что требует детальности исследований, однако такие понятия, как „граница территории КФ“, лишены практического содержания, так как никогда не „нащупываются“, сколько бы не расширять территорию исследования. О „площади выявления“ (минимум – ареале) КФ можно говорить лишь в том случае, если стеноотпная фракция выявленной флоры не учитывается полностью. Правомочность такого утверждения вытекает не только из постоянного изменения этой фракции при расширении исследуемой площади, но также из того, что часть видов практически всегда остается невыявленной (видов, всегда являющихся стеноотпными). Фациальная структура флоры является ее региональной особенностью в не меньшей степени, чем систематический состав.

2. СРЕДА ОБИТАНИЯ И ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЕЕ СОСТАВЛЯЮЩИХ

2.1. Экологические факторы

Любой из меняющихся элементов среды, вызывающий у организмов приспособительные эколого-физиологические реакции, является экологическим фактором (Мончадский, 1962). Во взаимодействии „живой“ и „неживой“ природы имеет место неравнозначность взаимодействия факторов (Солнцев, 1960). Согласно этому автору, все факторы разбиваются на три группы: литогенные, гидро-климатические, биогенные. Некоторые географы отрицали соподчинение факторов. Другие отводили главную роль биогенным факторам (например, Л.С. Берг). Н.А. Солнцев (1960), оценивая характер взаимодействия между всеми компонентами географической среды, пришел к

выводу, что „роль отдельных компонентов по силе их взаимодействия друг на друга далеко не одинакова. Сравнивая попарно, убеждаемся, что один из них – „ведущий“, а другой – „ведомый“. В результате получается ряд по силе влияния: геологическое строение – литология – рельеф – климат – воды – почвы – растительность – животный мир. Часто влияние косвенное, например, рельеф воздействует на растительность не прямо, а посредством тепла и влаги.

Все многообразие факторов может быть сведено в две категории: изменяющиеся периодически и не имеющие закономерного хода изменения (Мончадский, 1962). В первой категории различаются первичные факторы (напряжение солнечной радиации, с которым связаны свет, температура), определяющие ареалы, и вторичные (влажность, осадки, внутривидовые отношения и т.д.), определяющие местную численность организмов.

Любой фактор изменяется в пространстве и времени, приобретая по отношению к организмам значение лимитирующего фактора. Со стороны организмов значения лимитирующего фактора определяются их толерантностью (Turrill, 1951; Dansereau, 1957, 1966; Good, 1964; Шмитхюзен, 1966). Лимитирующие факторы исследователи расценивают либо как элементарные (например, влагосодержание, количество тепла и т.д.), либо как комплексные (например, характер горных пород). Хорошо известно, что набор видов на известняках сильно отличается от набора видов на гранитах. Однако, как давно установлено, это различие обусловлено не столько химизмом пород, сколько тем, что они по-разному препломяют температурно-влажностные условия местности. Известняки нагреваются сильнее, чем граниты, соответственно на них происходит более интенсивное иссушение (Salisbury, 1920; Dansereau, 1957).

Характеризуя распределение растений в связи с экологическими факторами, чаще говорят о комплексных факторах, и методологически это правильное, чем констатация кажущейся связи с элементарным фактором (если это не изучалось специально „при прочих равных“). Редкие виды часто обнаруживаются на морских побережьях, хотя они не являются приморскими растениями (Griggs, 1940). Редкие виды обычны на известняках в разных регионах, а также на песках, на скалах и т.д. Редкость видов в каждом данном районе обусловлена историческими и экологическими причинами. При этом зачастую невозможно выявить основной экологический фактор, обуславливающий существование редких видов, поскольку любой элементарный фактор в действительности является комплексным. Например, температурный фактор включает различные средние температуры (дня, месяца, года и др.), экстремальные (положительные и отрицательные), суммы (положительных, выше +5° или +10 °C и т.д.).

С другой стороны, даже такой сложный комплекс факторов, как климат, нередко рассматривается в качестве элементарного фактора, выражаемого однозначным показателем, например индексом континентальности – океаничности. Известно, что распространение растений определяется прежде всего климатом и уже затем почвенными условиями, в том числе влажностью (Good, 1964). Многие ботаники-эколо-

ги согласны с тем, что условия увлажнения являются наиболее значимым режимом, определяющим растительность. Л.Г. Раменский (1971) писал, что „в понятии увлажнения как бы биологически подытоживается водный режим местности за весь вегетационный период“ (с. 132).

Экологическое значение фактора увлажнения в некоторых исследованиях приобретает географический смысл, поскольку речь идет о зональных категориях. А.А. Григорьев (1966), в частности, отметил, что характерной чертой ландшафтов климатических зон с избыточным увлажнением является отсутствие в них лесной растительности. Однако безлесие указанных зон связано не только с избытком влаги, но и с неблагоприятным для древесной растительности режимом увлажнения, обуславливающим недостаток газообразного кислорода в почве. Поэтому южная граница тундры перемещается в более высокие широты в областях с менее влажным климатом. М.И. Будыко (1971) отнес к зоне избыточно влажного климата с холодным летом, кроме тундры и лесотундры, и некоторые внутренние районы Северо-Востока Азии с их горными тундрами. Он указал, что типичные для этой зоны тундровые почвы содержат мало органического вещества и характеризуются низкой активностью биологических процессов. Годовое испарение здесь не превышает 30 %, в связи с чем наблюдаются высокие значения коэффициента стока.

Б.Н. Городков (1938) считал, что причина безлесия тундровой зоны заключается в неблагоприятном балансе между поступающей в корневую систему и испаряемой влагой именно в течение вегетационного периода, но не в зимнее время, когда испарение даже молодых побегов ничтожно. Другие исследователи, например В. Транквилини (Tranquillini, 1980), принимают за основной фактор, препятствующий существованию деревьев как севернее полярной, так и выше высотной границ леса, зимнее иссушение.

Фактор влажности в некоторой степени является саморегулирующим. Во внутриконтинентальных областях средние значения относительной влажности воздуха закономерно снижаются, что, с одной стороны, является следствием уменьшения сумм осадков, а с другой – причиной этого уменьшения (Григорьев, 1966). Полученная по методике Раменского характеристика каждой из ступеней увлажнения по обилию определенных видов остается очень сходной на больших пространствах страны и даже при переходе от зоны к зоне, хотя в последнем случае эти ступени изменяют свое расположение по элементам рельефа и пополняются новыми видами, а некоторые прежние выпадают (Соболев, 1960).

Типы растительности в своем распространении согласуются с зональными факторами климата, но эта связь до сих пор изучена недостаточно. Согласно Д.Л. Арманду (1950), между тундровыми типами растительности и изменениями радиации с широтой существует слабая связь. Однако в тайге эта связь еще слабее, а в степях и полупустынях она почти сходится на нет. Тем более примечательно, что связь отдельных формаций с радиацией оказалась значительной. При этом речь идет о формации, с давних пор рассмат-

риваемой ботанико-географами в качестве интразональной – сосняках. Арманд (1950) нашел, что корреляция сосновых песков с радиацией велика. Таким образом, ряд „интразональной“ растительности образует свой зональный спектр, который налагается на основной, выступая везде, где комплекс местных экологических условий дает ему преимущество. Автор сделал весьма интересный вывод: „Сосновые леса, которые относятся к интразональным, обнаруживают четкую зональность“ (с. 232). При сравнении, например, северных сосновых песков с борами средней полосы первые должны быть выделены в особый тип. Они достаточно различны и флористически, хотя именно в сосняках на севере обнаруживаются некоторые южные виды. Обусловлено это, конечно, не формационными свойствами растительности, а субстратом – песками, к которым обычно и приурочены сосняки.

2.2. Взаимодействие факторов среды

Все факторы макроклимата находятся во взаимодействии, и даже радиация не может быть названа повсеместным ведущим фактором. Во многих приморских районах радиация ослаблена влиянием туманов.

Радиация в неодинаковой степени влияет не только на геоботанические зоны, но и на различные типы растительности. Одни зависят от нее в большой степени, на чередование других она почти не оказывает влияния (Арманд, 1950). Согласно этому же автору, нет таких годовых сумм радиации, при которых происходит резкое качественное изменение растительности, а следовательно, и физико-географической среды. Следовательно, резкие изменения среды, существующие в ландшафтах, обусловлены тем, что одна и та же годовая сумма радиации расходуется неодинаково. В одних случаях значительная ее часть идет на испарение, в других – на нагрев, в третьих – на отражение, в четвертых – на метаболизм, и т. д. Однако в лесных зонах зависимость типа растительности от радиации наиболее резко выражена (Арманд, 1950).

Между радиацией и температурой существуют определенные отношения. Так, по А.А. Григорьеву (1966), средние значения сумм температур земной поверхности за период с температурой воздуха больше 10 °С превышают величины радиационного баланса, выраженные в килокалориях на 1 см² за год, приблизительно в 100 раз. Радиация связана и с испаряемостью. Испаряемость, рассчитанная комплексным методом, приблизительно пропорциональна величине радиационного баланса и в среднем соответствует его значению, деленному на скрытую теплоту парообразования (Григорьев, 1966).

Режим увлажнения, обуславливающий заболачивание, создает целый комплекс взаимосвязанных факторов, стабилизирующих местообитание. По Ю.Д. Цизерлингу (1938), характер растительности тех частей болотных массивов, которые заняты олиготрофносфагновыми ассоциациями, меньше связан с провинциальными и районными, а до некоторой степени и зональными (в отношении главным образом

состава флоры, так как распространение ряда видов вследствие огромной роли микроклимата этих частей болот меньше зависит от общеклиматических условий) различиями всего растительного покрова, чем растительность частей массивов (особенно окраинных), занятых другими ассоциациями.

Условия увлажнения связаны с кальцефилией растений, поскольку от количества осадков и их распределения во времени зависит промывной режим почвогрунтов. Около 7 % общего седиментационного материала в реках представляет кальций (Odum, 1959). По Р. Дансеро (Dansereau, 1957), кальцефилия наблюдается там, где количество осадков менее 625 мм в умеренных областях и менее 1125 мм в тропиках. Между циркулирующими в коре выветривания растворами и элементами твердой фазы неизбежно возникают взаимодействия, – писал Б.Б. Польшов (1956). Катионы поглощаются как минеральными, так и органическими комплексами и при этом способны вытеснять и замещать друг друга в этих комплексах в зависимости от энергии поглощения, т.е. вхождения в поглощающий комплекс. Наибольшей энергией обладает катион водорода, за которым по степени уменьшения энергии следуют Ca^{++} , Mg^{++} , K^{+} , Na^{+} . Катион кальция, таким образом, может вытеснить любой другой катион, за исключением водорода. Этим и объясняется, наряду с неустойчивостью к выветриванию первичных минералов, содержащих кальций, широкое распространение кальция как в неживой, так и живой природе. Однако Польшов (1956) отметил, что „области действия кислых растворов, т.е. с известной H^{+} , занимают в коре выветривания достаточно широкие пространства, и этим пространствам соответствуют системы поглощающего комплекса, в котором наряду с кальцием присутствует, а иногда даже преобладает поглощенный водород“ (с. 212).

Было установлено (Webb, 1979), что многие западноавстралийские растения не способны выжить в культуре в Восточной Австралии из-за недостатка в почве кальция. Искусственное внесение кальция способствовало их росту, а его избыток обуславливал карликовые формы. Кроме того, внесение кальция повышало морозоустойчивость растений. Обнаружено, что в клетках растений, обитающих на почвах с кальцием, образуются цистолиты. По количеству клеток с цистолитами можно определить содержание кальция в почве. Эти клетки и повышают морозоустойчивость растений, так как они сохраняются, тогда как клетки без цистолитов при морозе погибают. В Англии М. Пур (Poore, 1955) отметил, однако, что флора известняков не отличается существенно от флоры других пород.

Исследование экологических факторов в какой-то мере аналогично изучению минерального питания растений, которое можно рассматривать как один фактор или как множество факторов (каждый элемент – фактор). В любом случае неизбежно возникает проблема изучения взаимодействия элементов минерального питания между собой, поскольку это взаимодействие регулирует поступление каждого из них в ткань растения.

Поскольку каждый фактор связан с другими, некоторые исследования последних лет посвящены возможностям применения множественного регрессионного анализа для определения удельного веса отдельных факторов, влияющих на процессы жизнедеятельности растений. Была показана большая роль суммарной радиации на транспирацию (Кононов, 1981), что является в то же время показателем интенсивности обмена веществ. Автор отметил также, что прочие факторы связаны с условиями увлажнения, т.е. последние имеют второстепенное значение перед суммарной радиацией.

Таким образом, взаимоотношения факторов среды, как понимают их экологи, могут быть представлены в виде функций в количественном анализе (Major, 1951). Однако этот же автор указал, что комплексные сочетания факторов среды, а также последних и организмов в их сложных физиологических и морфологических взаимодействиях таковы, что они могут быть точно выражены в причинно-следственных отношениях. Экологические проблемы являются настолько сложными из-за взаимодействия факторов и ответов на них, что они могут быть неразрешимыми математически.

Взаимоотношения факторов среды обсуждались и в климатологии, поскольку отдельные факторы климата взаимодействуют друг с другом физически. Так, световой режим непосредственно связан с тепловым. Для оценки условий увлажнения нужно учитывать не только выпадающие осадки, но и возможность их испарения (Хромов, 1952). Водяные пары и углекислота поглощают длинноволновую радиацию (Geiger, 1957), следовательно, поток тепла, обусловленный именно этой радиацией, снижается.

К климатообразующим процессам относятся теплооборот, влагооборот и атмосферная циркуляция (Хромов, 1968). Однако при частом вторжении дальних воздушных масс основное значение приобретает атмосферная циркуляция, которая и определяет теплооборот и влагооборот или, во всяком случае, вносит существенные поправки в местный климат.

Оптимальные соотношения количеств тепла и атмосферных осадков как летом, так и зимой получаются, по Григорьеву (1966), с доминированием общей циркуляции атмосферы при циклонической деятельности и ограниченном содержании влаги в воздухе и при наличии только местных движений воздуха, вызванных местными радиационными условиями в том случае, если содержание влаги в воздухе достаточно велико.

Изменчивость средних месячных температур особенно велика в переходных областях между морским и континентальным климатом, где в одни годы могут преобладать морские воздушные массы, а в другие — континентальные (Хромов, 1968). В таких районах образуется особенно пестрая мозаика местообитаний и благодаря этому сосуществуют виды со взаимоисключающими в целом ареалами (Кожевников, 1973а, 1979и).

Биотические факторы, особенно конкуренция, способны сдвигать условия обитания многих видов. Как отметил Х. Элленберг (Ellenberg, 1974), „экологическое поведение“ растений обяза-

тельно тождественно их экологическим требованиям. Так, культивируемая *Luzula luzuloides* хорошо растет на почвах с pH 3.5–8.5. Вне конкуренции этот вид обладает наибольшей продуктивностью при pH 6.5, но в природе он встречается только при pH 3.5–5.5, так как многие виды подавляют его на почвах с меньшей кислотностью. Таким образом, *L. luzuloides* по своей приуроченности — показатель кислых почв, хотя не только не является ацидофильным видом, но предпочитает иные почвы.

Взаимодействие факторов среды и влияние этого взаимодействия на динамику растительного покрова показаны во многих работах (Pokorna, 1978; Peterson, Billings, 1978; Horton et al., 1979; Novo, 1979; Veblen, 1980; Backeus, 1980; Slack et al., 1980; Miles, Young, 1980; Tyler, 1981; Adam, 1981; Lieffers, Shay, 1982, и др.).

В тундровой зоне биотические взаимодействия, особенно конкуренция, ослаблены, а влияние абиотических факторов на все живое особенно велико как по отдельности, так и по характеру взаимодействий. При сопоставлении тундр и „полярных пустынь“ хорошо видно, что биотические отношения вторичны перед силой воздействия абиотических факторов. В „полярных пустынях“ очень мало специфических видов растений, т.е. их населяют виды, общие с тундрами. Но из тундр в „полярные пустыни“ многие виды, обитавшие там в периоды с более мягким климатом, теперь не распространяются не из-за ценотических отношений, которые в „полярных пустынях“ отсутствуют, а из-за суровости условий. Разрозненное распространение многих видов свидетельствует о том, что важную роль при этом играет нерегулярное ухудшение условий, главным образом резкое понижение температур, вызывающее „стригущий эффект“. Экстремальные значения факторов часто более важны, чем их средние значения (Good, 1964). Это, разумеется, касается не только температур, а любого метеорологического фактора, и не только в Арктике. Известно, что долгое время существовавшие на черноморском побережье субтропические виды могут погибнуть сразу при необычно холодной зиме.

2.3. Связь факторов среды с геоморфологией

Уже визуальные наблюдения свидетельствуют о том, что любой ландшафт имеет мозаичное строение. Элементы этой мозаики обозначают по-разному: физиотоп, экотоп, клеточка ландшафта (Tretter, 1974). Причины мозаичности разнообразны, а поскольку с приближением к поверхности земли максимальные температуры повышаются, а минимальные — понижаются (Хромов, 1952), то в зависимости от геоморфологии, характера растительности и ближайшего окружения температурный режим различных элементов мозаики имеет свои особенности. Фацию характеризует собственный микроклимат (Хромов, 1952).

Геоморфологическое строение местности во взаимодействии с климатом определяет структуру растительного покрова, в котором

имеются унаследованные, прогрессивные и равновесные элементы. С динамической точки зрения растительные сообщества могут быть классифицированы как пионерные, стабилизированные, субклимаксные или сериально климаксные, квазиклимаксные, климаксные и проклимаксные (Dansereau, 1957). Они обычно связаны с определенными геоморфологическими единицами. Для обозначения связи между растительностью и формами рельефа появился даже термин „фитогеоморфология“ (Mitchell, 1980). Фитогеоморфологические единицы четко выделяются при дистанционной съемке, например с самолетов или спутников Земли. Был выполнен ряд показательных исследований с использованием аэрофотоснимков (Dijkema, 1980; Britton, Podleyski, 1981, и др.). При наземном изучении ландшафтов фитогеоморфологические единицы выделяются издали своей однородностью, которая заметно утрачивается при их ближайшем изучении.

Между различными смежными фациями обычно возникают геохимические барьеры, являющиеся особым экологическим фактором, судя по тому, что некоторые растения приурочены именно к переходным полосам между фациями. Эти полосы иногда имеют ширину всего 1 м. На Таймыре нередко встречается *Empetrum nigrum* в полосе перехода приречных песков в торфянистую тундру. В других условиях этот вид в данной местности не обнаруживается. Примеры видов, приуроченных к пограничным фациальным условиям, имеются и в литературе, например *Frankenia laevis* (Brightmore, 1979) и *Carex arenaria* (Noble, 1982) в Англии.

Взаимодействие геоморфологического строения местности и климата представляет собой физико-географический процесс. Согласно А.А. Григорьеву (1966), „физико-географический процесс в пределах отдельного физико-географического района (ландшафта) существенно отличается от физико-географических процессов прочих (более высоких) территориальных градаций (категорий) характером своих двигательных сил внутреннего развития ...основной двигательной силой его внутреннего развития в отношении его местной (ландшафтной) специфики по большей части является сочетание гидро- и аэрогеоморфологического и фитогеографического звеньев“ (с. 46). Эти звенья состоят во взаимной зависимости в ландшафте, но первостепенное значение, по-видимому, имеет аэрогеоморфологическое звено. „Погода всегда и всюду определяется главным образом ветрами, дующими в данный момент“ (Хромов, 1968, с. 147). Если в данный ландшафт часто поступают воздушные массы издали, то они в значительной мере сглаживают собственное климатоформирующее влияние ландшафта и оказывают воздействие на характер растительного покрова, усиливая в нем признаки, адекватные характеру приходящих воздушных масс, т.е. континентальные массы усиливают континентальные черты растительного покрова (вместе с тем ослабляя его океанические черты), а океанические массы — наоборот. Если данный ландшафт укрыт и в нем преобладает собственная циркуляция воздушных масс над привносом их извне, то в

местном физико-географическом процессе усиливаются признаки континентальности. В этом феномене первостепенное значение имеет тепловой фактор. Однако большинство типов растительности, по Арманду (1950), растянута по шкале радиации, т.е. они эвритермны. Как указал Григорьев (1966), „интенсивность физико-географического процесса, с одной стороны, ограничена величиной его тепловой энергетической базы, а с другой — в очень большой степени зависит от ее сочетания с количеством влаги, участвующим в этом процессе“ (с. 47). Наибольшая интенсивность физико-географического процесса там, где количество осадков лишь немного превышает испарение, — отметил Григорьев (1966). Испарение же связано с температурой и с расходом влаги на различные процессы.

Условия геоморфологии, характер растительности и ближайшего окружения оказывают существенное влияние и на режим влажности. Поэтому каждый элемент мозаики ландшафта имеет свой температурно-влажностный режим, зависящий не только от условий рельефа, но и от положения зеркала грунтовых вод. В зависимости от последнего Б.Б. Польшов (1956) рекомендовал различать три типичных положения элементарных ландшафтов: 1) элювиальное, 2) супераквальное, 3) субаквальное.

Элювиальные элементарные ландшафты характеризуются залеганием на водоразделах, независимостью процесса почвообразования от грунтовых вод, отсутствием притока материала путем жидкого или твердого бокового стока, наличием расхода материала путем стока и просачивания, составом растительности, приспособленной к борьбе с просачиванием и выносом минеральных элементов, формированием в профиле почв иллювиальных горизонтов, а в течение длительных геологических периодов — остаточных форм древней коры выветривания. В супераквальных ландшафтах грунтовые воды залегают столь глубоко, что не оказывают влияния на растительность. При изменении водораздельных почв часто следует говорить не о превращении прежней почвы в современную, а о формировании новых почв на ином, более глубоком материале, — писал Польшов (1956). В субаквальных ландшафтах уровень грунтовых вод находится в сфере обитания растений.

Точка зрения Польшова увязывается с представлениями Раменского, который подразделял свои энтопии — типы местоположения — на пойменные и материковые (верховые и низинные, равнинные и склоновые, песчаные и глинистые, и т.д.).

Отношение к ландшафту как к безразмерной категории ставит вопрос о нижнем пределе участков, которые можно именовать ландшафтом. Поскольку климат является одной из составляющих ландшафта, то нижний его предел может быть определен именно климатически. С.П. Хромов (1952) указал, что о „климате кочки нельзя говорить, так как кочка недолговечна, а климат — это многолетний режим погоды, подчиненный годовому ходу“ (с. 234). Следовательно, ландшафтом может быть назван участок, занимающий по крайней мере несколько десятков квадратных метров, если не сотен.

В воззрениях Полянова особое внимание привлекает понятие о ландшафтной сети. Узлы этой сети представляют каркас (или скелет) географического ландшафта. Неузловые элементы ландшафта могут не образовывать закономерных сочетаний. Очевидно, с этим связано то, что в ландшафтоведении признаки делятся на систематические (общие) и несистематические (индивидуальные) (Перельман, 1960). Систематические признаки имеют неодинаковое значение: одни являются более важными, другие — менее. Значение систематических признаков в немалой степени определяется их пространственной повторяемостью, иначе говоря, степенью системности. Естественное, что один холм на равнине не является систематическим признаком данного ландшафта, но десять холмов уже означают, что каждый из них представляет собой систематический признак ландшафта. Холмы в данном примере выступают как узловые элементы ландшафта. По ним этот ландшафт отграничивается от соседних в качестве той или иной единицы районирования.

Процедура районирования имеет много общего с выделением местообитаний. Можно даже сказать, что выделение местообитаний — это своего рода микрорайонирование, поэтому вопросы, затрагивающие районирование в физической географии, касаются выделения как самих ландшафтов, так и отдельных пространственных единиц в них.

Ю.К. Ефремов (1960) писал о необходимости выявления ландшафтных единиц по комплексу признаков на любой стадии деления территорий и о проведении границ по локализации различий по представительным признакам. По мнению же Д.Л. Арманды (1952), совершенно невозможно построить логичное и объективное районирование, кладя в основу каждой таксономической ступени одновременно несколько классификационных признаков.

При флористическом анализе территорий, в том числе районировании, „комплекс признаков“ означает „комплекс видов“, т.е. каждый вид, отличающий одну территорию от другой, выступает как признак. С помощью маршрутных исследований на дальние расстояния легко убедиться, что при флористическом делении достаточно обширных территорий линейные рубежи отсутствуют, если не существует мощной топографической преграды.

По А.И. Перельману (1960), районирование — это выявление географических индивидов, характерных для какой-либо территории. К числу несистематических признаков относится, по Перельману, распространенность ландшафтов и занимаемая ими площадь. Можно заметить при этом, что в систематике наличие ареала считается одним из критериев вида, т.е. ареал является систематическим признаком вида.

Каждый ландшафт, обладая собственной спецификой среды, определяет совокупность видов, способных его населять, а также активность этих видов, создающую типы растительности и растительного покрова. Согласно Д.Л. Арманде (1950), тип растительности — это качественное понятие (хотя оно и складывается из множества количественных) относительных обилий видов, слагающих данный тип. Типы растительного покрова, выделяемые в геоботанике, — это особые

типы биологического круговорота воздушных мигрантов и химических реакций, протекающих в ландшафте. Поэтому геоботаническая классификация растительного покрова и геохимическая классификация ландшафтов могут совпадать в своих отдельных звеньях, так как по существу здесь классифицируются разные стороны весьма сходных объектов (Перельман, 1960).

3. ЗНАЧЕНИЕ ОБЪЕМА ТАКСОНОМИЧЕСКИХ КАТЕГОРИЙ ПРИ ИСТОРИКО-ФЛОРИСТИЧЕСКОМ АНАЛИЗЕ

Отсутствие четкого биологического обоснования таксономических категорий приводит к различному пониманию их объемов. Это накладывает значительный отпечаток на результаты любого анализа при флористических исследованиях. При детальном подходе к виду и к роду оценка эндемизма исследуемой территории неизбежно окажется завышенной по сравнению с иным подходом. Кроме того, может возникнуть представление о миграциях, которых никогда не было. Например, еще совсем недавно (Кожевников, 1976в) считалось, что *Dryas integrifolia* в Азии является представителем американского элемента флоры. Однако монографическое изучение рода *Dryas* привело нас к выводу, что *D. integrifolia* является только генетической формой *D. crenulata* и ее редкие азиатские местонахождения свидетельствуют лишь о гомозиготности первой расы, а не о бывшей миграции. Гомозигота выщепляется при скрещивании гетерозигот, и если экологические условия позволяют, она выживает. С этим связана географическая изменчивость, которая часто представляет различие частот тех или иных форм в местных популяциях (Эрлих, Холм, 1966). Если одна форма доминирует в какой-то части ареала, то в другой его части она может быть представлена лишь единичными образцами, а в предельном случае отсутствовать совсем. Считается, что характер колебаний численности растений в популяциях зависит от морфолого-физиологических и биоэкологических свойств вида, а не только от условий внешней среды (Современные проблемы ..., 1967). По существу, в таких случаях имеет место экологическая избирательность генотипов, поскольку их фенотипы не выдерживают давления среды. Механизм этой элиминации, по-видимому, всегда имеет физиологический характер, но прослеживается в природе благодаря какой-либо морфологической особенности, связанной с данной физиологической особенностью. Однако физиологические расы не всегда различаются морфологически, и наоборот. Как отметил Г. Вальтер (1974, с. 19), „морфологические свойства не обязательно идут в ногу с эколого-физиологическими“. А отбор поддерживает существование той или иной формы до тех пор, пока условия среды для нее оптимальны (Современные проблемы..., 1967).

Согласно установившимся традициям, в ботанической систематике до сих пор преобладает подробный подход к пониманию объема таксонов. Такому подходу не противоречит существование моно- и политипической концепций, так как обе они могут быть использованы

равнозначно, т.е. объем какого-либо таксона может быть принят одинаковым и с той, и с другой точки зрения. Но систематик, придерживающийся политипической концепции, выделит в рамках вида еще и подвиды. Обе концепции являются в сущности феноетическими, основывающимися на визуальном сходстве и различии индивидов, объединяемых в таксоны. Не существует никаких придержек, позволяющих судить о том, при каком соотношении сходства-различия следует разграничивать виды. Прежнее представление о том, что виды различаются морфологическим гнатуром по совокупности признаков, постепенно утратило свое значение по мере того, как виды стали различать по одному признаку, к тому же нестойкому. И хотя при описаниях видов часто указывают их отличия по комплексу признаков, на проверку оказывается, что комплекса такого не существует, поскольку он характеризует лишь какую-то небольшую часть растений, а у большей их части комплекс не выдержан.

Myosotis caespitosa K. Schultz отличаются от *M. palustris* (L.) L. по меньшим размерам цветков и несколько большей рассеченности чашечки (до 1/2, а не до 1/3 ее длины); указывают также на характер ветвления почти от основания побегов и туповатые листья (Флора Центральной Сибири, 1979). Однако во многих популяциях, особенно находящихся не в оптимальных условиях, в которых растения весьма мелкие, рассеченность чашечки в точности соответствует таковой у *M. palustris*, но цветки мелкие (не более 5 мм в диам.). Такие растения вовсе не ветвятся, как, впрочем, и многие рослые растения *M. palustris*; листья у них бывают и заостренными, и притупленными. Различных сочетаний признаков обоих видов, зависящих от развитости растений, обусловленной средой, очень много. Поэтому *M. caespitosa* в лучшем случае может рассцениваться как внутривидовая раса, а не вид.

Alnus hirsuta (Spach) Turcz. ex Rupr. отличается от *A. sibirica* (Spach) Turcz. ex Kom. только более или менее развитым опушением на нижней стороне листьев, которое у *A. sibirica* имеется лишь по жилкам. Указание, что у первого вида побеги и черешки войлочны мохнаты (Флора Центральной Сибири, 1979), неточно, так как таковые крайне редки. Большая часть материала из Якутии, относимого к *A. hirsuta*, с рыхлым опушением на нижней стороне листьев по всей пластинке, имеет такое же опушение и на побегах и черешках. Представление о том, что *A. sibirica* слабо обособлена морфологически от *A. hirsuta* (Флора Центральной Сибири, 1979), означает нерешительность авторов в объединении этих видов, что, на наш взгляд, наиболее целесообразно.

Северные виды кляквы обособлены морфологически нечетко. Многие популяции совмещают признаки *Oxycoccus palustris* и *O. microcarpus*. Так, растения, по характеру листьев относящиеся ко второму виду, нередко имеют густо опушенные цветоножки и венчики до 5 мм дл., а соотношение длины тычиночных нитей и пыльников с придатками близко к единице. Поэтому правильнее было бы рассматривать *O. microcarpus* как подвид *O. palustris*.

Генетически обусловленный полиморфизм не нашел должного понимания даже у систематиков-экспериментаторов. А. Лёве (Löve, 1954) в своем интересном обзоре исходил из предпосылки, что только цитогенетические данные, увязываемые с морфологической дифференциацией, являются основой для эволюционных обобщений. Однако цитогенетические данные ограничиваются числом и в лучшем случае морфологией хромосом, изменчивость которых представляет только один из возможных путей эволюции и, по-видимому, не основной, хотя именно в Арктике ему придают большое значение. Более общим процессом внутри- и межвидовой дифференциации является сегрегация генетических линий. Это означает, что какая-то определенная линия может мигрировать на территорию, куда не могут мигрировать другие линии. Поэтому дифференцировка популяций благоприятна для вида сама по себе (предпосылка для расширения ареала). С течением времени накапливающиеся мутации приводят изолированные популяции к дифференциации на новые виды. О том, что внутривидовые генетически обусловленные формы могут быть дифференцированы географически, свидетельствуют данные многих авторов, полученные на материале из разных природных областей. Делая обзор рода *Dryas*, С.В. Юзепчук (1929) писал, что отчетливое представление о формах секции *Eudryas* возможно лишь тогда, когда мы распределим их в полном согласии с предположенным Веттштейном „географическо-морфологическим методом“, чтобы ареалы оказались замещающими. Результатом такого подхода было выделение Юзепчуком (1929, 1941) ряда видов *Dryas*, которые при дальнейшем их изучении оказались только подвидами или разновидностями (Hultén, 1959; Кожевников, 1984-1985а). Однако дробительный подход по отношению к этому роду сохранился.

В „Арктической флоре СССР“ (1984) сказано, что „сохранение видового ранга за эколого-географическими расами *Dryas* облегчает их таксономическую группировку по родству, необходимую для выявления дифференциации и расселения представителей разных эволюционных линий“ (с. 253). В принципе с таким подходом можно бы и согласиться, если бы „эколого-географические расы“ *Dryas* были действительно выражены. Но тут же читаем, что „один и тот же вид в разных природных районах ведет себя по-разному“ (с. 252), „в разных областях они (расы *D. agg. octopetala*) нередко изменяют свою экологическую приуроченность, сохраняя „морфологическую определенность“ (с. 253), указано и на „достаточно широкий генный обмен между всеми совместно произрастающими расами типовой секции“ (с. 253), т.е. расы эти симпатричны, и соответственно „подвидами ... считаются лишь те расы, что имеют замещающие ареалы и при несомненном теснейшем родстве обычно связаны полосой переходных популяций“ (с. 253). В то же время расы – виды представлены в „чистом“ виде на характерных для вида экотопах, а на переходных выражена интрогрессия. Понятно, что все это чистейшая спекуляция, так как автор ничем не подтверждает интрогрессию и характерность экотопов вида „в чистом виде“. Гораздо естественнее считать, что на переходных экотопах существ-

вуют не интрогрессанты, а представители „чистой“ расы, модифицированные условиями обитания. Об этом свидетельствуют естественные пересадки дриад в природе, например, вымыв растения рекой и перенос его на новое место, где оно вновь укореняется и при дальнейшем росте модифицируется (в результате две морфологические „расы“ оказываются на одном корне). В соответствии с этим автор подчеркнул „лабильность проявления расовых признаков... как одной из возможных причин их заходящей изменчивости“ (с. 255). Отсюда „гибриды между исходными и наиболее продвинутыми формами одного эволюционного ряда нелегко отличить от срединных звеньев того же ряда“ (с. 255). К сожалению, автор не поделился опытом, как же все-таки их различить, но надежду на будущее экспериментальное исследование гибридизации следует, безусловно, питать.

Подобные обработки не достигают своей цели – дать возможность неискушенным ботаникам определить свои сборы. Таксономисты охотнее „позволяют“ виду варьировать по морфологическим признакам в одном небольшом районе, когда этот вид населяет разные местообитания, чем когда он населяет сходные местообитания, разделенные тысячами километров (Hustich, 1962). Это происходит в большинстве случаев, если систематики игнорируют эволюционный подход к изучаемой группе, т.е. стремятся обойтись формальным разделением видов по их большому или меньшему внешнему различию. Однако, как уже отмечалось, какие-то различия существуют и у подвидов, и у разновидностей, и у особей. К эволюционному подходу в систематике призывали многие ботаники, однако подход этот до сих пор не упрочился. Он, разумеется, не способен сам по себе решать проблемы систематики, но открывает новые перспективы на пути их решения.

Существует закон Жордана, согласно которому ближайшие родственные виды не обнаруживаются в одной и той же области (Turkhill, 1951). Более конкретизировано правило Гаузе, гласящее, что родственные организмы не обитают рядом. Этому правилу соответствуют представления Э. Андерсона (Anderson, 1948), согласно которым даже гибриды способны нормально существовать лишь в условиях обитания, являющихся промежуточными по сравнению с таковыми родительских форм. Так, хотя в окрестностях Телекайской рощи березнячок из *Betula platyphylla* ssp. *minutifolia* контактирует с зарослями *B. nana* ssp. *exilis*, гибридов в зоне контакта не обнаружено. Но в некотором удалении от березняка гибриды образуют заросль высотой до 1,5 м. Они совмещают цвет коры древесной березы и форму листьев *B. nana* ssp. *exilis*, являясь промежуточными по высоте.

Концепция Жордана при последовательном ее проведении ведет к тенденции излишне дробного рассмотрения видов, получившей название „жорданизм“. Она не раз была подвергнута критике, хотя в ней нетрудно усмотреть и положительную сторону – выявление всех имеющихся форм в рамках вида. С эволюционной точки зрения жорданизм вынужден признавать только аллопатрическое видообразование. Последнее в большей мере, чем симпатрическое, характеризует

древние территории с весьма однотипной средой и сильной межвидовой конкуренцией, например в тропических песках. Б. Бёрт (Burt, 1970) отметил, что в девственной тропической растительности не формируются экотипы растений из-за сильной конкуренции, которая вынуждает каждый вид довольствоваться только теми условиями обитания, к которым он лучше всего адаптирован. В этой связи вспомним, что еще Э. Регель писал в 1860 г.: „В природе, не измененной влиянием человека, замечается некоторая зависимость одних органических начал от других, вследствие которой сама природа противодействует преобладанию одной породы над другою“ (с. 88). С ослаблением биотического давления полиморфизм популяций увеличивается и это создает потенциальную возможность симпатрического видообразования. В некоторых группах живых организмов (например, среди птиц) случаи симпатрического видообразования неизвестны (Hale, 1970).

По словам А.Л. Тахтаджяна (1972), процесс дифференциации играет тем более важную роль, чем выше структурный уровень системы. Это, разумеется, так, но, с другой стороны, структурный уровень системы – это уже ее дифференциация в процессе развития. Другими словами, возможности дифференциации первичны по отношению к структурному уровню системы, но при ее развитии эти качества все более тесно смыкаются и обуславливают друг друга. Применительно к популяции возможности дифференциации заключены в генофонде. Они могут быть реализованы или не реализованы в зависимости от качества среды обитания.

Для Арктики с ее молодой флорой характерны оба пространственных типа видообразования (симпатрическое и аллопатрическое). При этом оба они интенсивно происходят в наше время и происходили в прошлом. Концепция Жордана в применении к арктической флоре может быть использована лишь с большими ограничениями, но ее важное значение заключается в усилении внимания к статусу родственных форм, растущих в одном районе, свободном гибридизирующих и дающих плодовитое потомство. К таким видам на Чукотке относятся *Pyrola grandiflora* и *P. incarnata*, *Saxifraga nivalis* и *S. tenuis*, *Rhodiola rosea* и *R. atropurpurea*, *Draaba hirta* и *D. juvenilis*, *D. nivalis* и *D. camtschatica*, *Potentilla uniflora*, *P. vahlana* и *P. villosa* и мн. др. Отсутствие или слабое ценобитическое давление в растительности Арктики позволяет существовать различным формам одного вида. Однако уже в лесотундре и северной тайге большинство видов варьирует мало.

Среда обитания в Арктике, в том числе на Чукотке, характеризуется резкими градиентами и, безусловно, является значительным фактором в эволюции видов. Хорошим примером являются пары видов, один из которых галофит, а другой – обитатель „пресных“ грунтов, соответственно: *Cerastium fischerianum* – *C. beerin-gianum*, *Stellaria humifusa* – *S. crassifolia*, *Leymus villosissimus* – *L. ajanensis*, *Potentilla fragiformis* – *P. gelida* ssp. *hyparctica*, *Saxifraga rivularis* –

S. hyperborea и др. Среди перечисленных галофитов имеются такие, которые ограничены в своем распространении прибережными районами и относительно которых мы можем говорить о симпатрическом образовании. Но в этом перечне есть также виды с большим ареалом, которые могли сформироваться аллопатрически. Естественно, что столь специфическая группа растений, как галофиты, способна мигрировать только по засоленным субстратам, т.е. в Арктике — вдоль морских побережий. Это — один из наиболее ярких примеров миграций растений по определенным экологическим каналам. Но некоторые пары, видимо, только экотипы.

Во временном аспекте также существуют два типа видообразования: постепенное (*gradual speciation*) и резкое (*abrupt speciation*) (Löve, 1954). Систематики, имеющие дело с первым типом, довольно часто не согласны между собой относительно ранга какой-то региональной популяции. Обоснованное решение вопроса возможно только при осознании того факта, что в данном случае мы имеем дело с постепенным видообразованием. Спорные случаи возникают обычно именно тогда, когда процесс видообразования еще не закончен. Систематик, придерживающийся дробного подхода к видам, тем не менее склонен „авансом“ оценивать недостаточно обособленные популяции как самостоятельные виды. Любую популяцию характеризует амплитуда различий какого-либо диагностического признака (Современные проблемы ..., 1967). Изоляция популяций приводит к изменениям в наследственном аппарате, что сопровождается морфологическими и физиологическими изменениями. Однако и при изоляции происходят постепенные, а не резкие изменения, имеющие результатом постепенное видообразование (Löve, 1954). Для него характерно то, что при скрещивании изолятов с членами других популяций нередко образуются стерильные или полустерильные гибриды. Еще один из первых эволюционистов Уоллес писал: „Начало существования каждого вида совпадало как по пространству, так и по времени с жизнью существовавшего близкого вида“ (Комаров, 1940). При этом исходный вид мог успешно продолжать свое существование.

Два выдающихся ботаника нашего столетия, изучавшие растения севера, Э. Хультен и М. Фернальд, несмотря на множество аналогичных суждений относительно таксономических рангов, отличались своим видением. Как показало дальнейшее цитотаксономическое изучение таксонов, Хультен более остро, чем Фернальд, отличал подвиды, но последний лучше различал слабо обособленные морфологические виды (Löve, 1954). По мнению А. Лёве, Хультен был чувствительнее к постепенному видообразованию, а Фернальд — к резкому в цитотаксономическом отношении (когда популяции, нечетко различимые морфологически, имеют четкие цитологические отличия, например разное число хромосом). Нужно, однако, признать, что разные числа хромосом при слабой морфологической обособленности растений могут служить критерием вида только в том случае, если доказано, что они не способны скрещиваться.

Лёве приводит пример с *Phyllitis scolopendrium*, восточно-американские представители которого были выделены Фернальдом как *var. americana* по морфологическим отличиям. Лёве перечисляет эти отличия, которые сводятся к количественным признакам, и добавляет, что в отличие от европейской популяции с $2n = 72$ американские растения имеют $2n = 144$. Несмотря на удвоенное число хромосом, степень морфологических отличий американской популяции от европейской не позволяет согласиться с Лёве, что эту популяцию нужно оценивать как особый вид. Однако оценка Фернальда также неадекватна. В данном случае мы имеем классический подвид, если судить по морфологии, географии и экологии. Эти популяции можно было бы принимать за виды в том случае, если бы было показано, что европейские и американские растения *P. scolopendrium* репродуктивно изолированы. То же самое касается и других видов, рассматриваемых Лёве. Самое странное в его рассуждениях то, что говоря о двух путях, ведущих к нескрещиваемости растений, он опирается фактически только на разные числа хромосом, а результаты собственно скрещивания в его исследовании отсутствуют. Однако растения с разным (особенно кратным) числом хромосом способны успешно скрещиваться, и установление разного числа хромосом оставляет вопрос о ранге популяции открытым.

Иногда даже индивидуальная изменчивость оценивается таксономически. Как отметил С. Янг (Young, 1969), исследуя флору о-ва Св. Лаврентия, кажущаяся морфологическая прерывистость таксонов обычно является результатом недостаточного коллекционирования. Так, *Rubus arcticus* на острове размножается главным образом вегетативно и отдельные ее колонии могут быть расценены как индивиды. Тем не менее морфологическая изменчивость в рамках одной колонии такова, что в ней могут быть выделены три подвида, если пользоваться ключом для определения их, составленным Э. Хультеном (Hultén, 1968).

Дробное отношение к категории „вид“ привело многих систематиков к отрицанию реальности вида как уровня организации биологической иерархии. Получила популярность точка зрения, что „вид“ представляет собой условную единицу классификации организмов. Кроме того, дробный подход к видам породил и дробный подход к родам. Ранг многих прежних подродов и секций повышен до родового, хотя знаний об этих под родах и секциях не стало больше. Например, род *Silene* в СССР в настоящее время разбит на 5 родов, совершенно не соответствующих категории „род“, так как все они не имеют четкого гнатуся с „ближайше родственными родами“. В этом определенно проявляется тенденция к дроблению, которая не опирается на изучение большого материала по гербариям и в полевых условиях. Оправдательных аргументов при повышении ранга таксонов, как правило, не приводится. Так, еще в 1833 г. Э. Фенцль выделил из рода *Arenaria* род *Eremogone*, но при обработке *Caryophyllaceae* для „*Flora Rossica*“ он сам же отказался от этого деления. Однако позднейшие систематики сочли возможным восстановить род *Eremogone*, разумеется, не ревизуя весь род

Arenaria, и в настоящее время он признан ботаниками – не специалистами по роду *Arenaria*. Однако род *Eremogone* не отделен от рода *Arenaria* гнатуром и может расцениваться только в ранге подрода или секции. Целый ряд видов (например, *A. przewalskii* Maxim., *A. kansuensis* Maxim. и др.) занимает промежуточное положение между *Arenaria* и *Eremogone*.

Под *Oberna* был выделен из рода *Silene* еще Адансоном в 1764 г. Однако ни один ботаник позднее этот род не признавал. И лишь недавно С.С. Иконников (1978) возродил его. При этом автор не показал, почему в свете новых данных род следует признавать, насколько четко он действительно обособлен от рода *Silene*. Такая аргументация совершенно необходима, чтобы показать, что прежние знатоки рода *Silene* и родственных ему родов ошибались. Но, как это принято в подавляющем большинстве случаев, возведение прежнего таксона в более высокий ранг не сопровождается какими-либо доводами и, что самое скверное, новая точка зрения некритически подхватывается и используется в периферийных работах. Подобные достижения систематики являются мнимыми, так как дезориентируют исследователей относительно рамок изменчивости родов и видов и их родственных отношений.

Ситуация, которая коротко изложена выше и которая, безусловно, заслуживает большего внимания, чем мы можем уделить ей в этой работе, сложилась вследствие искусственного отрыва систематики от смежных наук – генетики и современного дарвинизма. Связь этих наук с систематикой уже рассматривалась нами (Кожеников, 1981а, 1984–1985а, 1987) и здесь не имеет смысла повторять все сначала. Однако некоторые положения, вытекающие из синтеза генетики, современного дарвинизма и систематики, необходимо вкратце осветить, поскольку, руководствуясь ими, мы выражаем здесь новое отношение к целому ряду таксонов, так или иначе характеризующих флору Чукотки.

Данные менделевской и популяционной генетики (Айала, 1981, 1984) служат надежным базисом для суждения о том, что вид представляет собой полиморфное образование. Поэтому стремление видеть обособленный вид в совокупности максимально сходных экземпляров небиологично. Суждение о морфологической границе вида может быть обосновано только путем изучения изменчивости и степени корреляции признаков. Во всех случаях более оправдан стратегически широкий подход к виду, чем дробительный. При этом вид следует понимать как систему подчиненных (внутривидовых) морфологических единиц, отражающих комбинативность генотипов. Целесообразно различать две внутривидовых категории: подвид и разновидность. Подвид – это региональное выражение вида, а разновидность – локальное его выражение (Du Rietz, 1930). Подвиды могут различаться в меньшей степени и по менее четким признакам, чем вариации или даже формы одного вида (Davis, Heywood, 1963; Burt, 1970). Подвид более не рассматривается, в отличие от вариации, как зарождающийся вид, так как и то и другое может им быть равновероятно.

По мнению некоторых зоологов, подвид не является эволюционной единицей (Hale, 1970). Но другие зоологи придерживаются противоположной точки зрения (Шварц, 1980), которая более обоснована. Различия категорий „подвид” и „разновидность” обусловлены не морфологически, поскольку обе они могут иметь равнозначную морфологическую специфику (в действительности определить, какие различия более существенны, довольно трудно). На наш взгляд, подвид отличается от разновидности ценопопуляционно, т.е. за разновидность признается такая раса, представители которой не образуют чистых ценопопуляций, а всегда сосуществуют с представителями номинальной расы. Наоборот, подвидом признается раса, которая способна формировать чистые ценопопуляции, хотя ее совместное произрастание с номинальной расой также не исключается. Соответственно подвиды могут иметь в разной степени отличное распространение по сравнению с номинальной расой, но они могут и не отличаться по ареалам. Экотипы (Turesson, 1930 и др.) в таксономическом отношении, по-видимому, чаще являются подвидами, чем разновидностями. У зоологов, однако, экологическая раса во многих случаях эквивалентна экотипу ботаников (Hale, 1970), но они не приравнивают ее к подвиду.

Биологически как разновидности, так и подвиды растений могут представлять собой аллеломорфы, прошедшие естественный отбор, стабилизовавшиеся мутанты, полиплоиды или самовоспроизводящиеся гибриды. Различить их морфологически, вероятно, можно далеко не всегда, но для придания соответствующей выборке ранга подвида этого и не требуется. Достаточно установить, что выборка эта отличается по одному признаку, который, к тому же, довольно часто является нестойким или имеет геоклимальную изменчивость (последняя часто касается количественного выражения органов, т.е. в каком-то географическом направлении размеры органов постепенно меняются). Весьма характерно, что геоклиальная изменчивость согласуется с климальной встречаемостью, т.е. такой, когда вид, обычный в одних районах (с преобладанием одного климата), выклинивается, т.е. встречается все реже и, наконец, исчезает в районах с преобладанием черт другого климата.

Сущность аллеломорфа заключается в том, что какой-то признак растения определяется наличием определенного аллеля в генотипе. Каждый ген, как известно, представляет по крайней мере два аллеля, которые расходятся во время мейоза в разные геномы. Один из этих аллелей часто доминирует над другим, причем доминирование может быть полным или неполным. При слиянии геномов (оплодотворение), когда восстанавливается диплоидный набор хромосом, в комплементарной паре аллелей возможны три сочетания по доминированию: 1) оба аллеля доминантные, 2) один аллель доминантный, другой – рецессивный, 3) оба аллеля рецессивные. Один аллель определяет один признак фенотипа (с учетом плейоморфного влияния всего генотипа как фона), а комплементарный ему аллель определяет иной признак того же свойства. Например, один аллель определяет целый край листа, а другой – зубчатый, или один ал-

лель определяет железистое опушение чашечки, а другой – простое опушение. Самое возникновение диплоидной генетической системы связано с возможностью накопления резерва наследственной изменчивости за счет рецессивов (Современные проблемы..., 1967). В случае полного доминирования одного из аллелей в фенотипах будут проявляться два адекватных признака без переходов между ними. Например, край листа будет либо цельным, либо зубчатым, но не будет наполовину цельным, наполовину зубчатым. Если доминирование неполное, то между двумя крайними выражениями признаков будут иметь место различные переходы.

Считается, что „в разной генотипической среде проявление и степень выраженности признака существенно меняются“ (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Это связывают с влиянием генов-модификаторов независимо от влияния среды обитания. Полевые наблюдения показывают, однако, что многие аллелоформы проявляют избирательность при заселении новых местообитаний: одна форма населяет одни условия, а другая – иные. Экологическая избирательность нередко получает географическое воплощение, т.е. распространение разных форм может существенно различаться. По мнению Е.Н. Синской (1948, с. 264), „процесс образования мелких форм есть процесс суживания жизненной амплитуды во всех отношениях, процесс суживания даже самой возможности дальнейших приспособлений.“ Однако для вида в целом это оказывается выгодным.

Формы *Draba nemorosa* L. с опушенными и голыми плодами трактовали то как отдельные виды, то как подвиды, то как разновидности. Формы эти заметно отличаются по экологии и географии, но имеются районы (Кавказ, восток Средней Азии), где они произрастают совместно. И.Т. Васильченко (1953), изучивший вопрос о таксономическом ранге этих форм, отметил, что наличие или отсутствие опушения на стручочках *D. nemorosa* является наследственным, а не модификационным, но поскольку это единственный признак различия, то формы эти нужно оценить как разновидности. Он отметил: „Можно предположить, что в данном случае мы наблюдаем изменения растительных организмов более глубокие, нежели это обычно принимается для разновидностей“ (с. 59). Действительно, их целесообразнее принимать за подвиды. В генетическом же отношении формы *D. nemorosa*, очевидно, представляют хороший пример эколого-географической дифференциации аллеломорф. Судя по тому, что нет указаний на переходные формы, доминирование в данном случае полное.

Изучая *Cystopteris fragilis* s.l. в Гренландии, К. Ларсен (Larsen, 1952) установил наличие двух различающихся по спорам типов: 1) с бородавчатой скульптурой (*C. dickieana*-type), 2) с шиповатой скульптурой (*C. fragilis*-type). Их распространение в Гренландии различно. Растения с бородавчатыми спорами встречаются в высокоширотных районах, где отсутствуют растения с шиповатыми спорами, и не встречаются на самом юге Гренландии, где распространена форма с шиповатыми спорами. Однако на большей части и западного и восточного побережий обе

формы встречаются совместно, и, как указывает Ларсен, в этой зоне перекрытия ареалов обнаружены предполагаемые гибриды, т.е. растения, споры которых имеют и шипики, и бородавки. Подобные же отношения между *C. dickieana* и *C. fragilis* существуют на севере Азии и Европы, где обе эти формы встречаются совместно на одних местообитаниях и где также обычны промежуточные по характеру скульптуры оболочки спор растения. Последние довольно обычны также в горах Средней Азии (Грубов, 1960; Рябова, 1962). Однако, по мнению В.И. Грубова, это служит свидетельством того, что *C. dickieana* не является самостоятельным видом, а, по мнению Л.С. Рябовой, как раз наоборот – наличие промежуточных форм свидетельствует о самостоятельности этих видов и о гибридизации между ними.

На наш взгляд, дело тут в том, что формы, у которых на спорах имеются и шипики, и бородавки, представляют гетерозиготы по характеру скульптуры спор, а формы с каким-то одним типом скульптуры являются гомозиготами. Если в данном случае имеет место дизруптивный отбор, т.е. гетерозиготы менее жизнеспособны, чем гомозиготы, они тем не менее постоянно образуются в зоне контакта гомозигот. Однако это явление возникает в результате скрещивания, а не гибридизации, если в рамки последней не включать скрещивание, т.е. не считать, что каждый ребенок является гибридом своих родителей. Впрочем, скрещивание разных экотипов одного вида уже называют гибридизацией (Clausen et al., 1940). В таксономическом отношении формы *C. fragilis* s.l. соответствуют подвидам.

Т. Бёхер (Böcher, 1963), правильно оценивая ранг северной и южной популяций *C. fragilis* в западной Гренландии, считал, что южный популяционный подвид с узкими листьями представляет результат интрогрессии с *ssp. dickieana*. Однако это вовсе необязательно. Северные популяции *C. fragilis* s. str. включают более мелкие растения из-за несоответствующего данной расе климата. В Средней Азии установлено, что вариабельность листовой пластинки, как и других вегетативных органов, у обеих рас одинакова (Грубов, 1960; Рябова, 1962). По данным последнего автора, у экземпляров со спорами промежуточного типа наблюдается большой процент недоразвитых пустых и сморщенных спор (свидетельство гибридизации). Однако в других районах этого нет. Возможно, при дизруптивном отборе происходит нарушение формирования гетерозигот.

Среди некоторых осок, например группы *Carex brunnescens*, *C. canescens*, *C. lapponica*, *C. bonanzenensis* и др., по всей вероятности, существуют аллеломорфы, описанные как виды. Показательно, что среди этих и родственных им, а также и неродственных, но габитуально сходных видов существуют разнообразные гибриды у хорошо различающихся видов, например *C. canescens* и *C. magellanica* (Toivonen, 1981). Иногда эти гибриды обладают гетерозисом.

У *Asplenium platyneuron*, распространенного в юго-восточной части Сев. Америки, была выделена разновидность *var.*

incisum, которая отличается от типовой сильно надрезанными пластинками вайи, однако имеет к ней плавный переход, так что некоторые растения носят промежуточный характер. Эта разновидность встречается редко, но по крайней мере одно из 8 растений в популяции имеет такие вайи. Из 204 изученных экземпляров 27 принадлежали *var. incisum*, 165 – типовой разновидности и 12 были более или менее промежуточными (Wagner, Jonson, 1981). Среди отличительных признаков *var. incisum* называют также увеличение числа жилок 4-го и более высоких порядков, увеличение числа концевых жилок на каждой боковой жилке, наличие нескольких сорусов на лопасти на жилках высшего порядка, переход ветвления боковых жилок от дихотомического к симподиальному и перекрытие лопастей вайи. Таким образом, налицо комплекс признаков, однако весь этот комплекс обусловлен одним фактором – увеличением пластинок вайи. В природе *var. incisum* составляет в локальных популяциях *A. platyneuron* от 0 до 20 % (Wagner, Jonson, 1981). Кроме *var. incisum*, названные авторы характеризуют еще четыре разновидности данного вида и приходят к выводу, что ни одна из них не заслуживает таксономического обозначения даже в ранге разновидности. Весьма характерно, что все разновидности, за исключением *var. hortonae*, имеют плавные переходы к номинальной разновидности. Поэтому *var. hortonae*, по их мнению, контролируется генетически, другие могут быть или модификациями, или генетическими формами, а две разновидности, в том числе живородящая *var. proliferum*, являются модификациями. Авторы пришли к заключению, что *A. platyneuron* представляет динамичный и вариабельный вид, а признание его разновидностей было лишь историческим этапом в установлении его потенций.

Статья В. Вагнера и Д. Джонсона, на которую мы ссылаемся, является примером того, как в традиционной систематике могут быть использованы представления популяционной генетики, а также того, что основной задачей таксономии является изучение изменчивости, с тем чтобы определить рамки таксонов. Вместе с тем с авторами трудно согласиться в том, что все выделенные ранее разновидности не следует признавать. Если бы совокупности растений, объединяемые в эти разновидности, считали особыми видами, тогда авторы были бы правы, оспаривая эту точку зрения. Но они правы в том, что модификанты не могут быть оценены как разновидности. Генетическим же линиям (формам) целесообразно придавать ранг разновидностей, чтобы легче было установить соотношение распространения их и номинальной расы, а также внутрипопуляционные отношения. Однако отличить модификации от аллеломорф можно только при полевых исследованиях, когда в поле зрения попадает внутри- и межпопуляционная изменчивость, или при эксперименте. „Сама природа двойного требования: внутреннего баланса и соответствия условиям, очевидно, наиболее важная причина кажущейся бесконечности в природе“, – писали Дж. Клаузен и др. (Clausen et al., 1940). Считается, что модификации соответствуют условиям обитания. Это – частные, зависимые от генотипа направления онтогенеза, которые в

разных условиях среды дают разные фенотипы, поскольку уже в онтогенезе происходят глубокие изменения свойств клеточных элементов при константном генотипе (Современные проблемы..., 1967). Модификации обеспечивают организмам переживание при резком изменении условий среды. Они обусловлены нормой реакции, которая наследственна. Однако при адаптивной модификации в новых условиях накапливаются „генокопии“, и в конце концов модификация замещается наследственным изменением.

Существование двух типов внутривидовой дифференциации, обусловленной средой и наследственностью, было показано экспериментально (Clausen et al., 1940). Авторы подчеркнули, что каждый вид составлен из рас некоторого высшего порядка и далее – популяционных и локальных вариантов. Широко распространенные виды имеют больше рас. Но число экотипов или монотипических экотипов, на которые разбиты ценовиды географической провинции, относительно невелико. Довольно обычны случаи, когда „виды“, отличающиеся одним и нестойким признаком от „ближайших родственных видов“, не отличаются ни экологией, ни географией или занимают часть ареала „ближайшего родственного вида“, не отличаясь экологически. В качестве примера можно назвать *Filipendula denudata*, отличающую систематиками от *F. ulmaria* только по отсутствию опушения на нижней стороне листьев. Систематикам, составляющим „Флоры“ и „Определители“ и неизменно признающим *F. denudata*, не мешало бы полагать по зарослям *F. ulmaria* и убедиться, что в них имеются формы не только с голыми снизу листьями, но и в разной степени опушенными. Поскольку форма с голыми снизу листьями встречается значительно реже войлочной опушенной, то правомерно расценивать ее как рецессивную гомозиготу; наличие же переходных по опушенности форм, которые численно всегда преобладают над гололистной, свидетельствует о том, что доминирование аллеля, определяющего опушенность, неполное и экспрессивное. В северной Норвегии в популяциях *F. ulmaria* весьма обычна раса *ssp. nivea* (Blazkova, 1981), представляющая также только аллеломорфу, которой придан правильный таксономический ранг.

Изучение вариабельности у представителей различных родов показало, что во многих случаях различие видов сводится именно к одному признаку или к немногим признакам, связанным высокой корреляцией, так что при изменении основного признака связанные с ним признаки также изменяются. Корреляция большинства признаков у высших растений очень слабая и хорошо проявляется только в их количественном выражении. Так, если цветки становятся меньше нормы по каким-либо причинам, то и все их части становятся меньше. Однако изменение размеров органов обычно не связано с изменением размеров других органов или с дополнительными преобразованиями их. Так, *Arenaria formosa* и *A. capillaris* обычно различают по размерам чашелистиков и по железистому опушению на них у первого вида. Однако выяснилось, что размеры чашелистиков не коррелируют с наличием на них опушения, т.е.

железки могут быть как на мелких, так и на крупных чашелистиках. В районах Южной Сибири растения с крупными и мелкими чашелистиками с железистым опушением или без него растут рядом. Следовательно, несмотря на, казалось бы, существенное внешнее различие концевых вариантов ряда изменчивости этих растений, они не могут быть оцениваемы как разные виды. Монограф рода *Arenaria* Ф. Вильямс (Williams, 1897) так и оценил их, придав группе *formosa* ранг разновидности. Однако все более поздние систематики признавали существование этих двух видов, указывая в ключах для определения не связанные между собой признаки. Пользуясь такими ключами, многие растения определить невозможно, поскольку они могут отвечать одному признаку тезы и другому – антитезы.

Изучение рамок изменчивости видов нередко приводит к тому, что прежние виды оцениваются лишь на правах подвидов. Фактически это означает, что вместо, скажем, двух видов, принимаемых ранее, становится один. За последнее десятилетие эта участь постигла многие виды *Carex*. При монографических обработках число видов, принимавшихся ранее, как правило, резко сокращается (например, в роде *Saussurea* с 1300 до 350; Липшиц, 1979), потому что монограф имеет возможность взвесить изменчивость признаков в разных эволюционных линиях рода и определить, имеют ли они таксономическое значение. Хотя монографы обычно не характеризуют изменчивость признаков специально, в сознании у них складывается, с одной стороны, картина дифференциации рода, а с другой – картина изменчивости и значимости признаков, которая отражает эту дифференциацию. Систематик, исследующий только небольшую часть рода (при региональных обработках), таких представлений не получает, и это отражается на его выводах, поскольку в поле его зрения находится лишь часть материала, отражающая не полный эволюционный процесс, а только одну его линию или две, но без „точки расхождения“ этих линий. Именно поэтому исследование рода *Arenaria* в Сибири приводит к выводу о целесообразности выделения из него рода *Eremogone*. „Точка расхождения“ этих родов находится южнее и оказывается за пределами поля зрения при обработке сибирского материала. Однако при обработке всего азиатского материала становится ясно, что род *Eremogone* представляет только часть рода *Arenaria* и не является обособившимся родом. Категория „подрод“ в чисто таксономическом отношении более соответствует серии видов, относимых к *Eremogone*. Здесь важно отметить историко-филогенетическую сторону рода *Arenaria*. Судя по современным ареалам песчанок, морфологическое расхождение подродов *Arenaria* и *Eremogone* началось в Центральной Азии. В Сибирь распространились уже такие виды, которые можно отнести к тому или иному другому подроду. Поэтому совокупность сибирских видов и делится „без остатка“ на две группы, которым присваивается ранг самостоятельных родов.

Результаты таксономических монографических обработок многих старых авторов часто кажутся более убедительными, чем позднейшие обработки, имеющие региональный характер. В особенности это касается рамок родов. Число истинных родов не менее существенно при анализе флоры, чем число подлинных видов, поскольку используется при получении родовых коэффициентов. Естественно, что результаты будут различны, если мы будем признавать роды *Batrachium*, *Ranunculus*, *Beckwithia* и *Oxygraphis* вместо одного рода *Ranunculus* или *Comarum*, *Pantaphylloides* (*Dasiophora*) и *Potentilla* вместо одного рода *Potentilla*, следуя Э. Хультену (Hultén, 1968). Вместо 7 названных родов мы получим 2. Семейство *Caryophyllaceae* в отношении неоправданного деления на роды постигло настоящее бедствие в результате усилий С.С. Иконникова (1976, 1979, 1984 и др.).

Задачей систематиков, на наш взгляд, является прежде всего изучение variability признаков и их корреляции и географии. При этом систематик должен обладать некоторыми элементарными знаниями генетики, чтобы представлять, за счет чего возникает полиморфизм. Было предложено выделить особую науку фенетику, чтобы подчеркнуть необходимость внесения в систематику идей и принципов популяционной генетики. Фенетика, по мнению Н.В. Тимофеева-Ресовского и др. (1973), с одной стороны, является частью генетики, а с другой – представляет экстраполяцию генетических подходов и методов на виды, генетически не изученные. Предметом фенетики является внутривидовая изменчивость, доводимая в конечном счете до элементарных признаков – фенотипов, а целью – точная инвентаризация изменчивости признаков и свойств в популяциях на больших совокупностях особей (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Они ввели понятие фенофона, обозначающего „все многообразие элементарных признаков – фенотипов в пределах какой-либо совокупности особей“ (с. 165). Фенофонд аналогичен генотипу (аллелопонду). По-видимому, в обособлении этой науки нет необходимости, поскольку все, что ей предписано, принадлежит систематике, которая, таким образом, должна учитывать представления смежных наук, значительно продвинувшихся в своем развитии за текущее столетие, чего нельзя сказать о самой систематике.

Хотя по своей сущности систематика – морфологическая наука, она в конечном счете несомненно выигрывает, если морфологические характеристики исследуют на фоне палеогеографических событий, связывая их с эволюцией группы близкородственных таксонов, поскольку ряды нисходящих потомков – основное понятие эволюционной систематики (Комаров, 1940). Эволюция хорошо увязывается и с популяционной генетикой. Так, хорошо известно, что элементарным эволюционным сырьем являются мутации, которые, как правило, находятся в рецессиве, но часто получают возможность проявиться в фенотипе на периферии ареала, где условия обитания данного вида близки к предельным. М.С. Навашин выяснил, что при продолжительном хранении семян процент мутационной изменчивости повышается. Семена многих растений всходят отдельными фракциями в течение

нескольких вегетационных периодов, и продолжительность времени, протекающего от момента их созревания до момента прорастания, может быть фактором мутационной изменчивости (Комаров, 1940). Очевидно, этот процесс происходит и в природе, так как семена обладают различной всхожестью.

В.Л. Комаров (1940) писал, что форма — это индивид или группа индивидов с какой-либо особенностью, настолько тесно связанной с переменной внешних условий, что из ее семян можно только в том случае получить тождественные растения, если посеять их в тождественные условия. Однако теперь известно, что из семян одного растения образуется целый верер потомков.

Рецессивность большинства мутаций определяется, с одной стороны, молекулярно-клеточными механизмами, с другой — определенными генами-модификаторами, т.е. фоном генотипа (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Гены-модификаторы, или супрессоры, подавляют действие мутированного гена. Существует предположение, что с течением времени аллели, имеющие какое-либо преимущество, становятся доминантными, поскольку они дают больше потомков. „Очевидная редкость явления неполного доминирования также свидетельствует в пользу того, что в эволюции чаще развивалось полное доминирование” (Пианка, 1981, с. 16).

С позиций первого предположения становится ясно, что рецессивные аллели могут при происходящих изменениях среды получить преимущество перед доминантными аллелями и тогда в процессе отбора их роли поменяются. В связи с этим можно отметить, что неполное доминирование аллелей у арктических растений, по-видимому, не представляет „очевидную редкость”, а, наоборот, очень широко распространено. Это может быть обусловлено именно экологически, поскольку в Арктике среда обитания имеет резкие градиенты и чем богаче генофонд популяций, тем для них выгоднее. По-видимому, совсем иначе обстоит дело в лесных зонах.

Изменение топографии оказывает влияние на эволюцию двояко: либо изолируя популяции, либо трансформируя климат (Benson, 1962). И в том, и в другом случае происходят какие-то популяционные процессы, способные дать эволюционный эффект. Если изолирована малая популяция, то в ней происходит случайное увеличение частоты каких-либо фенотипов в результате дрейфа генов. Считается, что популяция не должна быть слишком малой, поскольку по закону марковских цепей варьирующие совокупности малой численности имеют высокую вероятность сварьировать до нуля, на чем их существование прекращается (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). В природе, однако, очень обычны случаи, когда обнаруживается всего одно-два растения и на большом пространстве вокруг данный вид достоверно отсутствует. Означает ли это исчезновение вида в данной местности, сказать трудно, но в ряде случаев, по-видимому, происходит именно так, поскольку с этим согласуются общее распространение и экология вида, а также климатические условия. В других случаях, очевидно, имеет место только изменение численности. Колебания численности особей популяции — это

выражение определенного соотношения между размножением, элиминацией и плотностью популяции, выработанное естественным отбором (Современные проблемы..., 1967).

Изменение климата одновременно с изоляцией популяций приводит к элиминации отдельных аллеломорф. Поэтому неверно думать, что причина индивидуальной изменчивости и причина переживания никогда не совпадают (Современные проблемы..., 1967). У нас есть основания считать, что в некоторых случаях сохраняется только гомозигота. По-видимому, диагностический признак, по которому выделяется таксон, не является адаптационным, но скоррелирован с физиологией таким образом, что носители этого признака выдерживают условия, которые не выдерживают растения с несколько иной физиологией. Таковой нам представляется история *Larix gmelinii ssp. cajanderi*, обособившейся на северо-востоке Азии в сартанское время. То, что этот таксон обособился как гомозигота, а не мутант, давший в конце концов самостоятельную расу, доказывает наличие этого подвида в пределах ареала типовой расы, где он встречается редко, как и подобает гомозиготе. Однако, естественно, придавать расе-аллеломорфе ранг вида не следует, поскольку генофонд у обеих рас один. Известно, что даже „идентичные генотипы могут давать чрезвычайно разные фенотипы” (Пианка, 1981, с. 21). Эволюционного эффекта в таких случаях нет, а есть только географическая дифференциация генетических форм.

Плотность популяций дает разные эффекты. На ней сказываются плодовитость, интенсивность размножения и условия существования. Для расширения ареала оптимум плотности один, а для продолжительности жизни особи — другой. При повышении плотности популяции возрастает элиминация и понижается интенсивность размножения (Современные проблемы..., 1967). По-видимому, это касается прежде всего определенных аллеломорф. При изменении климата часто меняется биология растений. Например, из перекрестноопыляемых они могут стать самоопыляемыми. Считается, например, что автогамия у грушанок облигатна и высокоэффективна. Они не посещаются насекомыми, несмотря на энтомофильную конституцию (Пономарев, Верещагина, 1973). При самоопылении, а также при инбридинге гомозиготизация идет по всем локусам (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Достигается она уже через 10 поколений, но если бы она достигалась и за 100 поколений, то 1000 лет оказалось бы вполне достаточно, чтобы популяция стала генетически абсолютно однородной и ее фенотипическая изменчивость была бы целиком обязана непосредственному влиянию среды.

Нет никакого сомнения, что в Арктике популяции многих растений гомозиготны если не по всем, то по большинству локусов в результате автогамии. И очень вероятно, что наибольшим процветанием там пользуются те виды, которые обладают значительной модификационной изменчивостью, т.е., имея почти тождественные генотипы, они способны населять разные условия. Среда в Арктике резко меняется уже на небольших расстояниях, поэтому изменчивость, будь то генетическая, будь то модификационная, является

фактором поддержания популяций. О том, что многие популяции го-
мозиготны, свидетельствует абсолютное сходство фенотипов состав-
ляющих их растений, а также то, что в таких случаях популяции
довольно часто ограничены строго определенными условиями оби-
тания. В других случаях популяции этих же видов могут быть
сравнительно полиморфными и населять различные экотопы. Иные
популяции составлены растениями чрезвычайно сходными, но зани-
мающими несколько местообитаний.

Подход к традиционной систематике с позиций популяционной
генетики универсален и более биологичен. Однако его использова-
ние требует особого видения, способности уловить в частностях
проявление скрытой от непосредственного созерцания передачи на-
следственности и ее реализации в природных популяциях. Это ви-
дение способно приблизить систематику к теоретической биологии,
создание которой – дело будущего (Тимофеев-Ресовский, 1981).

4. НЕКОТОРЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ЭВОЛЮЦИИ

Обсуждение понятия „вид“ неизбежно затрагивает проблемы
эволюции, поскольку виды являются ее результатом на данный гео-
логический момент. В последнее время в понимании эволюции на-
метились новые тенденции. Одна из них – сближение ранее противо-
борствовавших концепций, школ. В таком процессе находятся, на-
пример, концепция номогенеза (эволюция на основе закономернос-
тей) и концепция стохастической эволюции.

Развитая более полувека назад Л.С. Бергом (1922, цит. по:
1977) концепция номогенеза, согласно которой эволюция имеет
детерминистский характер, основывалась на представлении о нич-
тожной вероятности образования сложных приспособительных струк-
тур в результате мутаций и естественного отбора. Хотя концепция
номогенеза никогда не пользовалась всеобщим признанием, ее раз-
деляли некоторые видные биологи (Ю.А. Филипченко, А.А. Любищев
и др.). В.А. Кордюм (1982) подсчитал, что возникновение нового
признака, кодируемого, например, пятью белками с пятью мутаци-
ями в каждом, возможно с вероятностью 10^{-275} . „При такой ве-
роятности требуемой мутации за все время существования жизни
во вселенной не смог бы появиться ни один сложный признак“, –
заклучил автор (с. 24). Поэтому он считает, что возникновение
сложных адаптационных структур происходит в результате встраи-
вания в нити определенного типа ДНК целых блоков чужеродной
ДНК. Возможно, с этим связан известный генетикам факт избыточ-
ности ДНК, т.е. большая или меньшая ее часть остается недейтель-
ной на протяжении всей жизни организма. Однако избыточность
ДНК возникает и в результате дубликации генов. По словам М. Ки-
муры (1985), „создается впечатление, что в геноме существуют
дублицированные копии для каждого гена“ (с. 351). В таком слу-
чае количество ДНК должно быть удвоенным.

На ряде примеров Кордюм (1982) показал способы внедрения
чужеродной ДНК в существующие геномы и различные последствия

этого внедрения. Реализация чужеродной ДНК в фенотипах может
происходить очень быстро, и соответственно представление об
эволюции, как чрезвычайно медленном процессе, признается неаб-
солютным. Таким образом, хотя Кордюм исходит из тех же пред-
посылок, что и Берг (недостаточность времени для формирования
сложных адаптационных структур путем случайных мутаций и отбо-
ра), его выводы прямо противоположны концепции номогенеза.
Внедрение фрагментов чужеродной ДНК не является закономернос-
тью определенного хода эволюции любой данной группы организмов.
Скорее наоборот, оно свидетельствует о стохастическом характере
эволюции, т.е. в этом отношении ход мысли Кордюма согласуется
с представлением сторонников синтетической теории эволюции
(СТЭ). Это, конечно, вовсе не означает, что эволюция какой-либо
группы родственных организмов может происходить в любом направ-
лении. Множественные генетические корреляции, благодаря кото-
рым и существуют группы родственных организмов, определяют лишь
некоторый сектор стохастических преобразований в данный отрезок
времени. В большом числе поколений этот сектор может сущест-
венно смещаться, и это смещение носит вероятностный характер,
будь его причиной мутации или внедрение фрагментов чужеродной
ДНК. Ограниченность направлений эволюции получила название ка-
нализированной эволюции (Пианка, 1981), которое весьма неудачно,
так как наводит на мысль о направленности изменений, тогда как
речь идет только об ограничении направлений изменчивости.

Концепция ортогенеза, которую разделяют некоторые современ-
ные авторы (например, Красилов, 1984, 1986), в сущности близ-
ка понятию „канализованная эволюция“, так как смысл обоих заклю-
чается в признании того, что изменение формы (признаков) проис-
ходит лишь в определенных рамках. Генетика объясняет это коадап-
тированностью генотипа, т.е. тесным взаимодействием элементов
аппарата наследственности. Для сторонников ортогенеза коадаптиро-
ванность генотипа – более важная особенность развития по сравне-
нию с адаптацией организмов к среде. Адаптация является вторич-
ной по отношению к ортогенезу (Croizat, 1962, p. 710) – про-
цессу эволюции, ведущему к определенному типу организации неза-
висимо от среды. Л. Круаза считает, что естественный отбор не
является фактором эволюции, т.е. дарвиновская формула „выжива-
ние наиболее приспособленных“ не соответствует биологической
стратегии природы. Наряду с наиболее продвинутыми в эволюцион-
ном отношении организмами сохраняются и их менее преуспевшие
исходные формы. Канализованность эволюции способна направлять
прогресс не по самому лучшему пути. Названный автор проанализи-
ровал большой материал, для того чтобы показать несостоятельность
эволюционной теории. Во многом с ним можно согласиться, однако
его доводы при отрицании дарвинизма скорее предвзяты, чем убе-
дительны. Его формула „биологическая эволюция – это простран-
ство, время и форма“ представляет скорее обобщение дарвинизма,
а не противопоставление ему. Многословное, замысловатое изложе-
ние понятий ненаправленной ортоселекции и авторского ортогенеза

(направленного развития) отражает не столько суть дела, сколько игру слов, а критика Дарвина больше походит на коровью жвачку, которая уже побывала в желудке и снова пережевывается. Неудивительно, что в работе Р. Фишера (Fisher, 1930) он увидел исключительно антидарвиновское содержание, хотя эта работа, как известно, послужила синтезу дарвинизма с популяционной генетикой, приведшему к созданию теории синтетической эволюции.

Скорость увеличения пригодности любого организма в любое время соответствует его генетической вариации пригодности в данное время — основная теорема естественного отбора, по Р. Фишеру. Приведя ее в своем *opus magnus*, Круаза (Croizat, 1962) увязывает ее с собственными построениями: формообразование в пространстве и во времени скоррелировано с „генетическими силами“ (с. 738). Столь абстрактная формулировка вполне приемлема как обобщение, но она выдает и то, что Круаза не уловил в работе Фишера связи менделизма и дарвинизма.

Процесс формообразования, согласно Круаза (Croizat, 1962), происходит при раздроблении ареалов исходных популяций в результате изменения условий (при тектонических движениях, при образовании или исчезновении морей и т.п.), в ходе чего на изолированной территории сохраняются лишь определенные модификации, впоследствии дающие начало новым таксонам. Однако и в этом случае сохранение „определенных модификаций“ в изменившихся условиях и их дальнейшая трансформация происходят в результате действия естественного отбора, т.е. фактически отбора средой. Это должно быть понятно из того, что вместо нескольких форм остается одна (берем такой случай, потому что в принципе может не остаться ни одной формы или остаться несколько).

Для эволюционистов, проводящих исследования в лабораториях, кажется естественным, что эволюция организмов происходит вне зависимости от среды. Именно они поддерживают и развивают соответствующие концепции. Так, В.А. Кордюм (1982) пишет, что „фантастическое разнообразие форм жизни“ существует при „несоизмеримо меньшем разнообразии условий обитания“ (с. 145). Однако к изменчивости среды также применим эпитет „фантастическая“, поскольку в каждой точке земной поверхности многочисленные факторы среды образуют собственную композицию, и в конечном счете складывается неподдающееся учету разнообразие комбинаций этих факторов. При классификации сред исследователи сталкиваются с необходимостью огромных обобщений, что и создает иллюзию сравнительно малого количества вариаций среды. В действительности разнообразие среды, вероятно, выше разнообразия организмов. Об этом можно судить по наблюдениям в ландшафтах, составленных неконтрастными формами. Даже в них количество вариаций среды бесконечно велико, но число видов растений, птиц, животных и, по-видимому, других организмов значительно ниже, чем в ландшафтах с контрастными формами, в которых и разнообразие вариаций среды существенно увеличено. О том, что оно связано с разнообразием органических форм, свидетельствуют результаты антропоген-

ных изменений ландшафтов, которые всегда направлены в сторону обеднения среды за счет ее нивелирования, а это, как известно, неизбежно приводит к снижению разнообразия органических форм. Количественные соотношения вариаций среды и органических форм практически не исследованы до сих пор, но качественная их связь вряд ли вызывает сомнение у специалистов, непосредственно имеющих дело с природой. При антропогенных изменениях ландшафтов прежде всего разрушаются ценозы, а уж затем исчезают виды. При этом прослеживается зависимость данного процесса от конкретных условий обитания. Соответственно противоположный процесс — заселение территории — происходит в обратном направлении и столь же тесно связан со средой. Для вселения любого вида в данный район необходимы подходящие условия.

О влиянии генотипической среды на эволюцию свидетельствует тот факт, что различные виды одного рода в некоторых регионах демонстрируют одну и ту же тенденцию. Так, в роде *Stellaria* вдоль западного горного обрамления Центр. Азии прослежена олигомеризация цветка и плода (переход от 5- к 4-мерному плану строения) (Кожевников, 1983). Из гор Алашана на востоке Центр. Азии недавно описан новый вид — *S. bistylata* W. Zh. Di et Y. Ren, родственный *S. dichotoma* L. (Ren, Di, 1985). По нашему мнению, этот вид не является достаточно обособленным от *S. dichotoma*, так как практически все его признаки варьируют так же как у последнего. Однако для него указаны 2 столбика (редко 3) и коробочка, вскрывающаяся 4 зубчиками (редко 6). Как следует из описания, признаки эти непостоянны, тем не менее они свидетельствуют о той же эволюционной направленности, что и на западе Центр. Азии — олигомеризации частей цветка и плода, их переходе к 4-мерному плану строения, который еще не завершился.

Осознание многоканальности развития природных систем должно было породить принцип классификации, представляющей ветвление нескольких ординаций. В действительности же принцип классификации появился в науке как средство уменьшения природного многообразия в сознании исследователей за счет обобщения свойств объектов. Этот смысл статического значения классификации ввел еще Аристотель, и он продолжает существование поныне наряду с динамическим содержанием, введенным Ламарком.

Структуры растительного покрова и ландшафтно-экологические структуры (ЛЭС) изучают методами классификации, основанными на некоторых постулатах, определяющих объемы структурных подразделений и масштаб их соотношений. Эти объемы не имеют определений, вытекающих из взаимодействий в природе, а основаны феноменологически. Модельные структуры могут быть дискретными и непрерывными в зависимости от масштаба или способа их представления. Аналогичная ситуация существует в таксономии, в которой нет операбельных определений вида, поэтому взаимоотношения популяций трактуются неоднозначно.

Огромный банк данных, накопленный за столетия систематиками и геоботаниками, наряду с отсутствием четкой систематизации

этих данных, отражает существование в живой природе закономерностей, известных в физике. Это следует и из употребления общих понятий, таких как объем, масса, энергия, скорость, координаты и т.д., и из общеизвестного факта практического отсутствия тождественных растений и их сообществ, и из феноменологических данных по изучению растительного покрова, подтверждающих наличие дискретности и непрерывности на популяционном и ценоотическом уровнях.

М. Пур (Poore, 1955) считал, что прерывистость сообществ существует лишь в умах ботаников, так как с нею легче работать логически, и противопоставлял своему взгляду школу Браун-Бланке, последователи которой поддерживают представление о четкости своих ассоциаций только спорным рассечением материала описаний. Он был прав прежде всего в том, что в познании природы человек использует готовые логические категории. Прямые наблюдения показывают, что дискретность проявляется топологически (в сопряженных элементах растительного покрова), если элементы ЛЭС стыкуются резкими градиентами. В случае плавного сочетания элементов ЛЭС (плавный рельеф) наблюдаются непрерывные переходы элементов растительного покрова. В типологических построениях (ординация, классификация) с достаточно детализированными вводными элементами (например, пробные площади) часто выявляется только непрерывность. Ороклиматические условия, таким образом, выступают в качестве нарушителей непрерывности.

В развитии конкретных элементов растительного покрова на любых участках также прослеживается непрерывность, хотя разделенные некоторым промежутком времени стадии могут относиться к разным типам растительности. Например, горная тундра с ничтожным покрытием растительности, в том числе редкими кустарничками, в ходе автогенеза превращается в кустарничковую тундру. Поскольку речь идет о разных типах растительности, различаемых в пространстве, то в принципе должна существовать и временная граница, по обе стороны от которой растительность данного участка относится к разным типам. Однако сомнение в реальности такой границы вполне очевидно. Подобное автогенетическое развитие растительности аналогично онтогенетическому развитию организмов, в котором нет границ, а есть переходные стадии, непрерывно соединяющие соседние фазы развития.

Аналогия между конкретной растительностью и организмом не является глубокой вследствие различной координации частей этих систем. Входящие в сообщество виды не могут считаться аналогами частей растения, поскольку развитие сообщества не запрограммировано изнутри, а определяется преимущественно внешними условиями (экологическими и историческими — возможностями попадания диаспор отсутствовавших прежде видов). Число видов в сообществе, особенно акцессорных, может широко варьировать, тогда как системы органов в организме практически постоянны. К ним не может быть добавлено ничего нового. Вместе с тем число органов способно сильно варьировать (количество листьев, цветков

и др.). Перестройка сообщества приведет к формированию нового сообщества, тогда как подобная перестройка организма невозможна. Эволюция сообществ не детерминирована, и в случае каких-либо внешних воздействий сообщество может трансформироваться по нескольким путям, как и вообще территориальные единицы ЛЭС (Кожевников, 1980б). Трансформация происходит непрерывно, но ее последующие этапы могут быть рассматриваемы как потомки предыдущих этапов (предков), хотя в данном случае определять „предков“ по „потомкам“ еще не научились и, может быть, это невозможно в принципе.

Более тесная аналогия существует между таксономическими единицами ландшафтной экологии, фитоценологии и систематики. Особенно это относится к низшим основным таксонам: фации, ассоциации и виду. Существуют одни и те же проблемы вокруг этих таксонов.

Связь сообществ и выделов фаций, образующих морфологические ряды, объединяемых в ассоциации и фации, обеспечивается видами — совокупностями организмов, объединенных общей наследственностью. Виды, как организменные структуры, демонстрирующие дискретный способ существования жизни, объединяются потоком генетической информации, создающей непрерывную изменчивость этих структур, направляемую условиями среды. Консервативная изменчивость в ценопопуляциях, необходимая для динамического равновесия в условиях непрерывно изменяющейся среды, поддерживается процессом менделирования. Дополнительная изменчивость, необходимая для эволюционного процесса, возникает в результате мутаций, а также введением чужеродного генетического материала из ценосистемы, включающей данную ценопопуляцию (Кордюм, 1982), что, однако, строго не доказано в отношении неродственных таксонов. Дискретность ЛЭС создает барьеры для потоков генетической информации и обуславливает существование разобщенных ценопопуляций, слагающих ценоотические структуры. Таким образом, полиморфизм популяций, обеспечивающий существование таксонов во времени, реализуется в пространстве (динамика ареалов).

Существует огромное количество примеров нечеткой обособленности принятых систематиками видов. При этом имеются случаи, когда нечеткость прослеживается по всему ареалу (точнее, ареалам), например *Betula pubescens* — *B. pendula* (*B. verrucosa*), или когда существует переходная полоса, за пределами которой виды не имеют признаков родственных видов. Переходная полоса может существовать вдоль всего контакта ареалов родственных видов или только в некоторых климатических условиях. Выше было показано, что переходные полосы являются чаще не областью схождения (гибридизации) видов, а областью расхождения подвидов-гомозигот (Кожевников, 1981а, 1987). Различное отношение к рангу „вида“ объясняется его формально логическим обоснованием одними систематиками и биологическим обоснованием другими. Различие этих подходов сравнимо с различием классической и релятивистской физики. Однако если законы классической физики действуют в масштабах

непосредственного восприятия человека, то формально логический подход к категории „вид“ искажает взаимоотношения организмов в природе, в результате чего систематика утрачивает смысл, поскольку многие локальные популяции в природе не могут быть отнесены к какому-то определенному виду, так как составлены растениями с сочетаниями признаков, приписываемых разным видам. И это тогда, когда совершенно ясно, что полиморфизм популяции отражает ее генетическую структуру (что может быть проверено методами популяционной генетики), а не гибридность.

Благодаря развитию синтетической теории эволюции (СТЭ) стало возможным понимание особенностей временного и пространственного существования видов. СТЭ еще не достигла завершенности. Лучшие последние сводки по СТЭ (Меттлер, Грегг, 1972; Майр, 1974; Грант, 1980, 1984; Солбриг, Солбриг, 1982) содержат немало спорных положений. Тем не менее ключевые моменты СТЭ легко проверяются наблюдениями в природе. Особенно это касается законов Менделя, на которых стоит популяционная генетика, являющаяся важнейшей составляющей СТЭ наряду с классическим дарвинизмом. Однако существуют механизмы передачи нехромосомной наследственности, не подчиняющиеся законам Менделя (Джинкс, 1966; Шмальгаузен, 1968). В сводках по СТЭ об этой наследственности обычно не упоминается. Нехромосомная наследственность является наследием симбиогенетических преобразований клеток в далеком прошлом, обусловивших дивергенцию современных царств организмов (Маргеллис, 1983). По мнению В.А. Кордюма (1982), явление симбиогенеза происходило не только на заре жизни, оно имеет место и в настоящее время, поэтому автор делает вывод о его значительной роли в эволюции. Однако кроме лишайников достоверных примеров современного симбиогенеза неизвестно.

СТЭ с неизбежностью будет развиваться вглубь и вширь, так как ее фундамент, заложенный в последние десятилетия, способен выдерживать громадное здание с многочисленными надстройками. СТЭ все теснее стыкуется с фундаментальными науками, обнаруживая более общие, чем только биологические, аналогии и закономерности. Еще Фишер, исследуя влияние случайной выборки гамет на уменьшение генетической изменчивости вида, получил уравнение такого же облика, как уравнение теплопроводности, а Левонтин придавал большое значение аналогии между теорией целостной хромосомы и законом термодинамики: $PV = nRT$ (Кимура, 1985).

Было отмечено, что в эволюции популяций также существуют аналогии с физическими явлениями, например, темп эволюции и ее конечный результат описываются уравнением, сходным с уравнением Ван-дер-Ваальса. В изменении структуры популяций происходят переходы, подобные фазовым (Волькенштейн, 1984). Аналогии с физической по-новому освещают некоторые неразрешенные вопросы, например отношения между макро- и микроэволюцией. С точки зрения физика (Волькенштейн, 1984, с. 56), микро- и макроэволюция представляют собой качественно различные явления, так как „накопление малых изменений еще не означает фазового перехода“, а „дивергенция

подобна фазовому переходу“. Автор отметил, что „в этом смысле и видообразование отлично от микроэволюционного накопления малых изменений“. При таком подходе получается, что микроэволюция заключается только в образовании и накоплении малых изменений в рамках вида, т.е. фактически это – увеличение полиморфизма, и результатом этого процесса является появление новых форм, свободно скрещивающихся с исходными и между собой, численность которых способна варьировать в зависимости от условий среды обитания.

Понятие о фазовых переходах выходит за рамки физики и приобретает универсальное значение в рамках особой отрасли знания – системологии, к которой на правах составляющей относится и филогенетическая систематика. Эта участь уже постигла принцип Ле Шателье, провозглашенный впервые в химии. Теперь в него вкладывается универсальный смысл. Механизмы рекомбинаций в популяциях в изменяющихся условиях действуют по принципу Ле Шателье, так же как и перестройка факторов среды при нарушении стабильности элементов ЛЭС, и перестройка сообществ. Принцип Ле Шателье называют даже „законом адаптации“ (Тахтаджян, 1972), подчеркивая его значение в стабилизации систем различного порядка и ранга.

Фундаментальные законы природы проявляются на всех ее уровнях и объектах, но пугающая сложность биологических объектов обычно затмевает в сознании исследователей проявление фундаментальных законов на последних. Циклические явления в природе установлены очень давно. Уже смена дня и ночи в непрерывной повторяемости наглядно свидетельствует о цикличности среды обитания, или, другими словами, о волновых свойствах среды. Волновые процессы в природе отражаются изменениями факторов среды, записываемыми самописцами, годовыми кольцами деревьев, ленточными отложениями в озерах и т.д. Естественно полагать, что все живое, приспособившись в процессе эволюции к среде, также обладает волновыми свойствами, тем более что корпускулярно-волновой дуализм материи теперь уже стал прописной истиной.

Корпускулярные и волновые свойства материи воспринимаются соответственно как дискретность и непрерывность. Оба эти явления хорошо знакомы систематикам, поскольку они лежат в основе распознавания таксонов. Все споры в отношении реальности таксонов сводятся в конечном счете к оценке изменчивости признаков: дискретна она или непрерывна. При этом одни исследователи усматривают проявление дискретности, другие – непрерывности на одной и той же выборке, но ни та, ни другая сторона не могут привести исчерпывающие аргументы. Все существующие концепции вида, обзор которых, за исключением новейшей концепции В.А. Кордюма (1982), дал Э. Майр (1974), оказались односторонними, включая и биологическую концепцию, наиболее обоснованную именно биологически. Отсутствие определения вида некоторые исследователи начали воспринимать как необходимость. В науке немало случаев, когда широко используемое представление не имеет определения с помощью привычных конечных параметров. Это, однако, не озна-

чает, что такое определение в принципе невозможно, если явление, нуждающееся в семантическом определении, существует в природе и охарактеризовано с разных сторон, но не в целом.

Кордюм (1982) выдвинул информационную концепцию эволюции (ИКЭ), согласно которой главным фактором эволюции является проникновение в генетический аппарат организма чужеродной ДНК. Экзогенный генетический материал, согласно этому автору, поступает, вероятнее всего, из ближайшего окружения, поэтому элементарной эволюирующей единицей выступает не популяция, а ценоз. Это и есть стержень ИКЭ. Согласно этой концепции, Кордюм дает определение вида: „Вид – это совокупность организмов, содержащих генотипы с экспрессируемым в онтогенезе функционально аналогичным генетическим материалом, обеспечивающим однотипный ответ (в идентичных условиях) каждого представителя на условия окружающей среды (в диапазоне естественной физиологической изменчивости), способных воспринимать, по крайней мере в определенные периоды, каждого индивидуума совокупности как своего“ (с. 185). Автор подчеркивает всеобщность этого определения, т.е. оно распространяется на организмы, размножающиеся неполовым путем, которые всегда оказываются „бельмом на глазу“ при формулировках вида, исходя из результатов скрещиваемости.

Данное определение нельзя назвать безупречным, а тем более операбельным, поскольку „однотипный ответ“ на изменения условий среды может быть у заведомо разных видов. Например, если над ценозом выросло крупное дерево, то травянистые растения разных видов под сенью этого дерева увеличивают листовую поверхность, изменяют консистенцию листа, сроки цветения и плодоношения и т.д. Одним словом, морфофункциональные показатели разных видов изменяются однотипно. В некоторых случаях это влечет за собой таксономическую неопределенность, например у лютиков: *Ranunculus auricomus* и *R. cassubicus*, которые хорошо различаются в характерных для них местообитаниях, но в промежуточных местообитаниях наблюдается и промежуточная форма, которая была даже выделена как особый вид – *R. fallax* Wim. et Grab. По мнению М.А. Розановой (1926), исследовавшей отношения между этими лютиками, *R. fallax* – это *R. cassubicus* var. *pseudoauricomus*. Но по краям локальных популяций *R. auricomus*, где изменяются условия обитания, нередко встречаются растения, которые можно было бы аналогично назвать *R. auricomus* var. *pseudocassubicus*.

Подобные отношения морф, возможно, связаны с количеством ДНК, которое, как указывает Кордюм, может колебаться в зависимости от биологических и экологических показателей на десятки процентов. При этом речь идет не о полиплоидии, а, очевидно, о „молчащей“ экзогенной ДНК, которая не оказывает влияния на фенотип, но, по-видимому, имеет значение для функционирующих генов и блоков генов, т.е. „молчащая“ ДНК играет роль генов-модификаторов. Однако Кордюм пишет: „Что же касается статуса вида по генотипу, то его следует характеризовать не через всю наследст-

венную информацию, а лишь через реализуемую в онтогенезе“ (с. 181). Это поправка к определению вида оправдывает признание в качестве особых видов генетических линий, выщепляющихся при менделировании признаков, т.е. указывает путь крайнего дробления видов в духе Лотси, который давно уже признан, по крайней мере теоретически, несостоятельным.

Неудачно в определении вида Кордюма и понятие „идентичные условия“, поскольку существование таковых в природе еще не подтверждено. Следовало бы говорить о максимально сходных условиях, которые, однако, имеют некоторые экологические различия, иногда достаточные, чтобы производить отбор определенных аллеломорф.

По убеждению создателя теории нейтральных мутаций М. Кимуры (1985, с. 141), „в становлении репродуктивной изоляции должны участвовать мутантные аллели разных локусов, безвредные (точнее нейтральные) по отдельности, но вредные в сочетании друг с другом“. Кордюм считает, что „к нескрещиваемости может привести и внесение качественно различных массивов экзогенного генетического материала, даже молчащего“ (с. 179), т.е. не влияющего на фенотип, так как нарушается конъюгация хромосом.

Биологическая сущность „вида“ выражает стратегию эволюции в плане увеличения органического многообразия за счет абиотических процессов, а в конечном счете – энтропии (почему это происходит – никто не знает). Определений вида сделано уже достаточно, чтобы прийти к выводу о несводимости полного его определения исключительно к биологическим параметрам, употребляемым в настоящее время. Доказательство волновой природы изменчивости, возможно, выявит новые перспективы в определении вида.

Из опыта таксономической морфологии и биометрии известно, что большинство признаков варьирует и имеет то или иное распределение частот в прямоугольных координатах. В случае гауссовского распределения можно утверждать, что признак стабилизирован. Следует, однако, учитывать, что статистические показатели по выборке из разных частей ареала если и говорят о волновом характере изменчивости, то в суммарном виде. В элементарном виде волновая изменчивость выявляется при последовательном анализе локальных популяций, в каждой из которых по любому признаку наблюдается частотная волна изменчивости. Эти волны распространяются в пространстве и во времени, постепенно затухая. Пределы распространения разных „признаковых волн“, как правило, не совпадают, обеспечивая плавность переходов к иным волновым сочетаниям частот значений признаков вкупе с новыми признаками. Но фенотип является только своего рода экраном, на котором через призму отбора преломляется генотип. Следовательно, отбор, определяющий волновую изменчивость частот фенотипов, обусловил за долгую историю существования организменной жизни таковую же изменчивость частот носителей генетической информации, хотя фенотипическая эволюция, как показал Кимура (1985), несводима к генотипической (молекулярной). Фактически это установил еще Г. Мендель (1923), заострив, однако, все внимание на корпускулярной природе передатчиков наследственности,

как того требовал дух времени с господством представления о спитой наследственности.

Жестких границ не существует не только между видами, но и между родами, а также между ассоциациями в геоботанике. Осознание волновой природы изменчивости не только объясняет размытость границ видов и ассоциаций, представляющих своего рода сгущения в непрерывном ряду изменчивости, но утверждает эту ситуацию как закон. Соответственно, чем больше изучена изменчивость совокупно с реалиями обмена информацией, тем труднее обосновать границы таксонов, которые в разной среде (в разных ЛЭС) оказываются различными. Изменчивость, представляющая взаимодействие генетических и экологических факторов, в разных ЛЭС имеет различные координаты. Определение скорости изменчивости исключает точное определение координат, и наоборот, что соответствует принципу неопределенности В. Гейзенберга. Неопределенность нередко проявляется в объективной неопределимости растений, что влечет за собой разночтения. Некоторые популяции на равных могут быть отнесены к двум видам.

Решающая роль в существовании в любом данном месте определенных аллеломорф принадлежит, естественно, отбору, давление которого, однако, может быть очень различным в разных частях ареала вида и на разных местообитаниях. Это различие обуславливает существование дискретного полиморфизма видов, т.е. экологической и географической дифференциации внутривидовых подразделений, среди которых имеются различные по приспособленности. Кордюм справедливо отметил, что нейтральные признаки (т.е. неприспособительные, но и не вредные) в сущности следует расценивать как вредные, так как на них затрачивается материал и энергия. Следовательно, отбор неэффективен, допуская существование признаков, нецелесообразных для приспособительной организации организмов. В систематике растений такие признаки обычно принимаются за диагностические. Во многих случаях, если не всегда, они унаследованы от исходных таксонов и сохраняются благодаря корреляции с приспособительными признаками. Они представляют визуальную основу гомологических рядов, позволяющих обнаруживать параллельные циклы видов или роды, т.е. служат важным подспорьем в филогенетической систематике.

В соответствии с классическими представлениями отбор обладает абсолютной селективной значимостью, т.е. любой недостаточно приспособительный признак должен быть быстро элиминирован. Однако в природе часто наблюдается совместное существование организмов с различными признаками одного свойства. Например, голые и опушенные плоды, наличие и отсутствие железистого опушения, разная окраска цветков и другие признаки нередко свойственны растениям одной ценопопуляции, т.е. отбор в данном случае допускает сосуществование разных признаков одного свойства, хотя в других ценопопуляциях родственных растений отбирается какой-либо один признак. Отбор происходит путем давления на организм интегральной совокупности факторов внешней среды. Давление определяется через силу и в принципе может быть выражено количественно, имея

конечные параметры. Поэтому следует согласиться с Кордюмом в том, что отбор обладает пороговым эффектом. Уточняя свойства отбора, Кордюм отмечает также его инерционность, зависимость от уровня массовости появления и степени исключительности признака и обладание однозначно приспособительной направленностью независимо от природы изменчивости. Однако все это касается не собственно отбора, а результатов его воздействия. Приспособительная направленность ценопопуляций является противодействием отбору. По гипотезе Черной Королевы Ван-Вилена сущность отбора состоит в том, чтобы поспевать за постоянными изменениями среды (Левонтин, 1981). Такое понимание в равной мере касается и времени, и пространства.

Принципиально иной аспект эволюции в организменном мире связан с человеком, который в значительной степени отдалается от природы. Он создает свою собственную искусственную среду. Психозволюционная адаптация и усложнение искусственной среды приводят к преодолению естественного отбора и создают ситуацию перенаселения. Появляется тенденция к деградации психозволюционного процесса и к дестабилизации адаптивного социального поведения. Усложнение искусственной среды метапопуляций приводит к перенаселению и загрязнению естественной среды обитания (Erben, 1980). Быстрое изменение среды обитания деятельностью человека в соответствии с гипотезой Черной Королевы увеличивает скорость отбора, в результате чего исчезают многие виды организмов, образовавшиеся в далеком прошлом, и появляются новые, в основном микроорганизмы, в том числе патогенные для человека, имеющие значение компенсационного фактора.

Вспышки численности организмов известны давно, и С.С. Четвериков (1905, цит. по: 1983) не случайно назвал их волнами жизни. Примеров таких вспышек можно привести очень много. Они весьма наглядно отражают экстремумы волновых процессов в природе. Изменение численности организмов — лишь одно из проявлений этих процессов. Осознание волновой природы изменчивости видов организмов, их биоценозов и биогеоценозов, а также фаций и других пространственных категорий не только делает понятным размытость их границ, но и утверждает эту ситуацию в качестве закона, который в общем виде можно сформулировать так: в природе происходит постоянный процесс разрыва непрерывности, который породил многообразие явлений.

Разрыв абиотической непрерывности начал происходить еще в начальные периоды существования Земли, когда в однородной оболочке появились неоднородности. В дальнейшем разрыв непрерывности положил начало организменной жизни, когда из однородного белкового „бульона“ постепенно выделялись отдельные. Таким образом, организменная жизнь на Земле является выражением более общего процесса — разрыва непрерывности. Суть этого процесса состоит, по-видимому, в усложнении движения как способа существования материи.

В экологическом смысле разрыв непрерывности означает, что какое-либо множество, образующее непрерывный ряд по изменению

важного параметра, разделено в пространстве и во времени другими множествами на части, между которыми устанавливается различная степень взаимодействия, постепенно затухающая. Изолированные части большого множества проходят адаптацию к своему окружению. В процессе моделирования первоначальный ряд может быть восстановлен, что, однако, не означает реальное существование такого ряда в прошлом (это лишь не исключается). Например, по фактору увлажнения может быть построен ряд, аналоги которого обнаруживаются на местности. В то же время одному значению влажности соответствуют разные значения других факторов, образующих собственные ряды. Методы эколого-фитоценологических рядов или главных компонентов представляют собой именно такой способ отображения ситуации в природе, при котором разрозненные в пространстве значения факторов организуются в одной плоскости, образуя пересечения, совпадающие с существованием определенных растительности и популяций.

Двумерная ординация факторов является лишь очень упрощенным представлением их взаимодействия для удобства восприятия. В принципе могут быть построены ряды по любому измеримому фактору среды. Множество этих рядов образует многие пересечения в трехмерном пространстве. При этом модель включает взаимосоискаженные ряды значений, так как не учитывает взаимовлияние факторов. Такая модель представляет выпрямление искривленного пространства и к тому же является мнимой, поскольку не учитывает фактор времени. Пересечение множества рядов мыслится в одной точке. Введение в модель фактора времени соответствует природной ситуации, так как согласуется с пересечением факторных рядов в бесконечном множестве точек. При этом выясняется, что не все сочетания значений факторов возможны. Это и дает разрыв непрерывности, который обеспечивается литологически, орографически, климатически, геоботанически.

Разрыв непрерывности в биологии и географии служит основанием для таксономических построений. Как было отмечено Э.Г. Матисом (1982, 1986), географии в целом присуще бесконечное накопление эмпирических фактов, которые или вовсе не обобщаются, или подвергаются таким частным обобщениям, какие мало что дают науке и практике. „Районирование утрачивает ... присущее ему качество быть рабочим инструментом в изучении пространственных образований и превращается в конечную задачу, в самоцель“ (Смирнов, 1971, с. 42). Там же А.М. Смирнов пишет: „В силу недостаточной продуманности исходных пространственных представлений ... попытки построения таксономических систем обречены на неудачу. Но это отнюдь не обескураживает авторов. На смену одной системе появляется множество новых таксономических систем“, а следовательно, и схем районирования, и других видов картирования. То же самое можно сказать применительно к биологическим объектам. Многие природные популяции на основе собранных из них нескольких экземпляров растений рассматриваются то как виды, то как подвиды или разновидности, а то и как модификации. Затем они снова оказываются в представлении

отдельных ботаников видами. Одним словом, идет работа по переливанию из пустого в порожнее, хотя полевой материал, в частности по Чукотке, накоплен огромный. Пишутся статьи, претендующие на обобщение этого материала (Юрцев, 1977, 1982, 1987а, 1987б), а фактически с ним не связанные. «Положение рискует стать особенно критическим, — отмечает А.А. Крауклис (1979, с. 40), — поскольку разрыв между теоретическими „амбициями“, с одной стороны, и количеством и качеством эмпирического материала — с другой, усиливается».

В открытых ландшафтах Чукотки разрыв непрерывности превосходно прослеживается визуально благодаря пятнистому облику растительного покрова. Хорошо заметны и ландшафтные связи растительности, а также различная представленность ее категорий. Таким образом, простой обзор местности с хорошей точки подсказывает идею о геосистемном подходе к характеристике растительности.

5. РОЛЬ ПОВЕРХНОСТНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

Естественная среда обитания включает абиотическую и биотическую компоненты, взаимоотношения которых характеризуют уровень развития экосистем любого ранга, связанных с земной поверхностью. Абиотическая компонента содержит ряд элементов биогенного происхождения (кислород воздуха, некоторые илы, торф и др.). Преобладание абиотической компоненты над биотической имеет место в безлесных регионах на пространствах с сильно разомкнутым напочвенным покровом растительности: в Арктике, в высокогорьях, в полупустынных и пустынных районах Средней Азии и Казахстана, т.е. в регионах как с фоном вечной мерзлоты, так и без такого фона. На этих пространствах в формировании режима среды обитания особенно хорошо прослеживается громадная роль поверхностных отложений (ПО). При усилении биотической компоненты (например, образовании дернины) роль абиотической компоненты, связанной с ПО, остается все же значительной. В ряде работ приведены количественные показатели элементов климата, свидетельствующие о различиях в зависимости от свойств земной поверхности, разделяющей комплементарные друг другу эдафотоп и климатоп. Такие данные содержатся в работах „Алкучанский Говий“ (1964), А.Р. Константинова и Л.И. Сакали (1967), „Топология ...“ (1970), М.И. Бudyко (1971, 1974, 1984), П. Корбета (Corbet, 1972), Ю.П. Коженикова (1979и, 1981д). Однако до сих пор остаются справедливыми слова А. Миддендорфа (1867, с. 112): „Мы еще никак не можем сказать на основании добытых метеорологических данных, что в растительном мире должно произойти такое-то или такое-то изменение, разве только в общих чертах. Ни одна наука доселе не исполнила своих обещаний так мало, как метеорология в этом отношении“. В этом повинны не только сама метеорология, сеть станций которой — самая редкая в северных странах, но и решающие экологические проблемы учреждения. До сих пор не разработаны методики и аппаратура, позволяющие количественно оценивать взаимо-

влияние факторов среды. Давно сформулированы задачи нового направления ландшафтоведения — физики ландшафтов, „насушной задачей которой является видоизменение для малых территорий формулы индекса сухости и разработка методов его определения“ (Арманд, 1967). Все проблемы физики ландшафтов, изучающей „как биогеоценозы, так и любые их системы“ (Арманд, 1967), являются по существу базисом современной экологии.

ПО дифференцируют местный климат (климат урочища) на систему микроклиматов. Кроме того, каждый тип ПО обладает специфическим сочетанием геохимических режимов, механических свойств грунтов, влагооборота и теплообеспечения. Урочища, составляющие ландшафт, включают типологические серии участков со сходными режимом среды и растительностью (фации). Эти серии, как правило, приходится на один тип ПО, что свидетельствует об их определяющей среде обитания рои. Генезис ПО не влияет на современные экологические процессы на них. Так, сходная среда существует на древних морских и озерных, гляциальных и флювиогляциальных ПО. Факторы среды образуют интегральную совокупность, взаимодействуя между собой в соответствии с принципом Ле Шателье. Интегральная совокупность факторов среды, формирующаяся при существенном влиянии ПО, была определена как ландшафтный экофон (ЛЭ) соответствующих ПО (Кожевников, 1974а, 1978б, 1979и). Связь среды и ПО позволяет использовать последние в качестве маркеров следующих ЛЭ: пролювиально-аллювиального (ПАЛЭ), скального (СЛЭ), коллювиально-делювиального (КДЛЭ), коллювиально-элювиального (КЭЛЭ), песчаного (ПЛЭ), гумусного (ГЛЭ), торфяного (ТЛЭ), озерного (ОЛЭ), нивального (НЛЭ), приморско-галечникового (ПГЛЭ), лайдового (ЛЛЭ). Степень развития каждого ЛЭ является ландшафтным признаком. Так, ПГЛЭ и ЛЛЭ существуют в Арктике только в приморских районах; развитость НЛЭ связана со степенью океаничности климата, от которой зависит количество снежников, продуцирующих нивальный наилот (субстрат НЛЭ).

ЛЭ является понятием и общим, и частным, т.е. относящимся к совокупности участков с однотипными ПО и к каждому отдельно-му участку. Однако отдельные участки можно конкретизировать как экофон местообитания (ЭМ) (Кожевников, 1978).

Понятие ЛЭ, как множество родственных ЭМ, хорошо увязывается с разработанной Е. Андерсоном (Anderson, 1948) концепцией „гибридизации местообитаний“. В основе этой концепции лежит явление интрогрессивной гибридации. Два вида, различные по требованиям и местообитанию, произведут первое гибридное поколение (F_1), которое будет приспособлено к промежуточным условиям обитания по сравнению с родительскими формами. Второе поколение (F_2) состоит из особей, каждая из которых требует своего особого местообитания для оптимального развития (Anderson, 1948). Эти „особые“ местообитания характеризуются различными комбинациями одних и тех же факторов среды. С учетом только статистических характеристик местообитаний, взяв 10 альтернативных признаков, мы получим совокупность 30240

местообитаний (число сочетаний из 10 по 15), необходимых для всей совокупности интрогрессантов. Поскольку в природе такие условия, по-видимому, не существуют, то Андерсон полагал, что это и является основной причиной слабой представленности явления интрогрессивной гибридации в сравнении с теоретически ожидаемой. Справедливость этой точки зрения доказывается массовым проявлением интрогрессии на антропогенных местообитаниях, ассортимент которых на небольшой территории иногда больше, чем на такой же территории девственного ландшафта.

С нашей точки зрения, именно ЛЭ является той ареной, где происходит рассредоточение интрогрессантов, образовавшихся в результате бэк-красса (F_2) и требующих по своей генетической конструкции некоторого диапазона различий местообитаний. Можно предположить, что явление интрогрессивной гибридации широко распространено в Арктике. Сделать это предположение позволяет существование множества пар или групп очень близких видов или подвидов. Интрогрессанты обычно столь похожи на одного из предков, что сделать заключение о том, что это интрогрессант, а не просто отклонение от типа (более обычное в природе, чем соответствие типу), можно только с помощью специальных методик или обладая виртуозным знанием внутривидовой изменчивости. М.Г. Попов (1963) считал, что возникшие в результате гибридации новообразования поглощаются родительскими формами, если они не обладают физиологической способностью не скрещиваться с последними.

Концепция Андерсона о „гибридации местообитаний“ не является прерогативой явления интрогрессии. Вполне обычное внутривидовое перекрестное скрещивание разных локальных популяций, обитающих в несколько различных условиях, возможно, способствует образованию форм с несходной комбинацией генов, что позволяет этим формам расширять в данной местности свой экологический ареал. Б.М. Козо-Полянский (1947, с. 88) писал, что „перекрестное опыление только тогда полноценно, когда опыляющее и опыляемое растения развились в нетождественных условиях“. В интереснейшей очерке, посвященном анэкологии верных темнохвойной тайге видов, А.Н. Пономарев и В.А. Верещагина (1973) высказывают неверное предположение об ослаблении процессов видообразования в Арктике (как следствии господства самоопыления растений).

ЛЭ является той ареной, на которой происходит формирование биоморф. В основании Чукотского полуострова это хорошо прослеживается на примерах *Betula nana* ssp. *exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens* и других видов, которые на одних местообитаниях имеют ортотропную форму роста, на других — плагиотропную. В переходных районах, например Средне-Амгуэмскрм, эти местообитания относятся к различным ЛЭ по характеру субстрата. Таким образом, прав В.Н. Голубев (1972, с. 344), когда пишет, что „система морфофизиологических особенностей растений, контролируемых в онтогенезе экологическим режимом среды местообитания, и определяет их жизненную форму“. Но то, что мы наблюдаем теперь, имело исторический путь развития. „Дви-

жушей силой развития жизненных форм является изменение условий существования, т.е. абиотической и биотической среды" (Серебряков, 1955, с. 172). Можно предположить, что изменения условий среды в прошлом, вызвавшие тенденцию к изменению жизненной формы какого-либо вида или видов, не могли превышать некоторый весьма невысокий предел, поскольку в противном случае это приводило либо к исчезновению вида на значительной территории (примеров чему достаточно много), либо к его изменению до самостоятельной биологической единицы. Соотношение этих двух случаев при анализе флор переходных полос может служить указанием на скорость происходивших изменений среды с поправкой на возможность недавних иммиграций.

Развитие жизненных форм осуществлялось параллельно динамике ареала в связи с изменением климата, но то, что мы видим сегодня (с учетом биогеографической характеристики вида: его жизненной формы, его возможностей распространения, палеогеографических событий на территории его ареала, его соотношения с конвергентными жизненными формами других видов, так же как и филогенетических соотношений в пределах рода, к которому относится каждый данный вид), является указанием на то, в какой среде происходило это развитие.

Анализируя территорию конкретной флоры по составляющим ее элементарным ландшафтам (Полынов, 1956), которые характеризуются определенным спектром жизненных форм, мы можем представить, что жизненные формы формировались именно в пределах какого-либо одного ЛЭ, в котором, при всех изменениях общего климата, происходили не скачкообразные изменения среды отдельных участков поверхности, а только как бы переливание из одного близкого состояния в другое. Иммиграции жизненных форм также осуществлялись канализованно, по определенным ЛЭ. Можно вывести заключение, памятуя о том, что растения привязаны всю жизнь к одному месту, о непрерывности экофона вида в течение его существования как экологической единицы, постоянно взаимодействующей с его генофондом. Это взаимодействие, опирающееся на устойчивость генофонда, определяет все стороны существования вида: его адаптацию (экотипический и биотипический отбор), связанную с толерантностью, динамикой ареала, конкурентоспособностью, и, наконец, трансформацию вида в другие виды или даже роды. *Pentaphylloides* и *Comarum* близкородственны роду *Potentilla*, от которого в первую очередь отличаются жизненной формой, но с этим отличием связаны и другие систематические признаки, в совокупности позволяющие различать эти три рода, как это принято по крайней мере частью систематиков и флористов.

Родовой коэффициент Жаккара несет информацию о разнообразии условий обитания в данном районе: чем больше видов приходится на род, тем разнообразнее местообитания (Goodall, 1952).

Исследование современных региональных спектров жизненных форм способствует реконструкции климатических условий прошлых эпох (Hansen, 1956).

Передвижение видов в ходе климатических перемен связано в значительной степени с их биологическими чертами, именно с их способностью к расселению. Дю Рие (Du Rietz, 1929) наметил следующие группы факторов расселения растений: I. Характер местообитания в начале рассматриваемого периода (т.е. в тот момент истории, когда какой-либо вид имеет возможность попасть в условия этого местообитания). II. Первичная возможность распространения вида на данный участок или поблизости от него. III. Обилие диаспор (семян и т.д.) каждого вида в рассматриваемый период. Это обилие контролируется следующими группами факторов: 1) факторы группы II (условия распространения, как продукт истории всех других групп факторов); 2) биология осеменения каждого вида; 3) имеющиеся агенты распространения (животные, ветер, текущие воды и т.д.); 4) случайность попадания диаспор на какой-либо участок. IV. Конкурирующая способность каждого вида на осваиваемом местообитании и способность каждого вида трансформировать среду обитания. Факторы конкуренции являются результатом следующих групп факторов: 1) абсолютная экологическая амплитуда каждого вида; 2) относительная жизненность каждого вида в разных частях его экологического ареала; 3) жизненная форма каждого вида. V. Животные, человек и паразиты растений, влияющие на конкуренцию видов растений. VI. Период времени после начала поселения вида на местообитании.

Дю Рие считал, что в большинстве случаев все группы факторов очень вариабельны и определить причинные связи изучаемой растительности можно, лишь исследуя каждую из перечисленных групп факторов.

Таким образом, миграция, как географический процесс, в значительной мере обусловлена экологией местообитаний (ЭМ). Каждый ЛЭ обладает дискретными и непрерывными свойствами, представляя, с одной стороны, систему разобренных участков, с другой — степени сходства этих участков образуют непрерывное множество, являющееся цельной функциональной единицей земной поверхности. Цельность ЛЭ подтверждается тем, что гетерогенность одного участка какого-либо ЛЭ может отвечать гомогенности двух и более других его участков. Чем большую площадь занимает любой ЛЭ, тем более он гетерогенен, т.е. тем больше различающихся выделов его слагают. Любой ЛЭ включает выделы, являющиеся переходными к другим ЛЭ. Переходные фрагменты характерны как для фоновых ЛЭ данного ландшафта, так и для слабо представленных. В некоторых ландшафтах отдельные ЛЭ практически отсутствуют, не имеются выделы, переходные к ним от других ЛЭ. Например, в субконтинентальных ландшафтах Чукотки, Таймыра и северной Якутии обычно отсутствует НЛЭ, но среди имеющихся там ЛЭ наблюдаются как бы оттенки НЛЭ.

Отнесение участков к какому-либо ЛЭ производилось преимущественно по абиотическим признакам. Что касается растительности, то учитывались лишь ее экологические свойства (отношение к влаге, теплу, химическому составу пород и т.д.) на основе имеющихся

представлений. Но экологические свойства растительности использовались только для того, чтобы обратить внимание на характер абиотических свойств экотопа. При таком подходе выяснилось, что: 1) флористические списки различных участков ЛЭ соотносятся как принадлежащие одной ассоциации, т.е. их различие – сходство аналогично таковым при сугубо геоботаническом подходе, например в работах Л.Н. Тюпиной (1936) и В.Н. Васильева (1956); 2) сходные флористические списки могут относиться к разным ассоциациям, выделяемым по доминантам; 3) сходные флористические списки могут быть получены в разных ЛЭ.

Гетерогенность ЛЭ обусловлена различным окружением отдельных выделов и разными этапами их эволюции, в частности степенью развития растительного покрова, т.е. изменением соотношения биотической и абиотической компонентов среды. Каждый ЛЭ распространен на определяющих его ПО в пределах физико-географического округа или даже подпровинции, континуально переходя в изоморфные ЛЭ соседних округов или подпровинций, т.е. отличающиеся значениями интегрального комплекса факторов. Распространение пограничных выделов разных ЛЭ обычно не совпадает, поэтому любые физико-географические границы оказываются размытыми.

Каждый ЛЭ является показателем наиболее крупной экосистемы топологического порядка, обладающей большей или меньшей инвариантностью и соответственно консерватизмом в ходе эволюции ландшафта. Вместе с тем любой ЛЭ достаточно независим от других ЛЭ.

Все ЛЭ выступают как прерывистые каналы миграции представителей биоты. Благодаря инвариантности они обеспечивают также преемственность биоты предыдущих периодов развития среды и стимулируют эволюцию органических форм. ЛЭ представляют пространственные отношения экосистем более низкого ранга в довольно незначительный исторически интервал времени. Общее русло эволюции ЛЭ (как и фаций) аналогично световому табло: фрагменты любого ЛЭ, развиваясь, переходят в другой ЛЭ, а фрагменты первого формируются заново на месте какого-либо иного ЛЭ.

Для флоры основания Чукотского полуострова (Кожевников, 1979з) было подсчитано соотношение встречаемости трех типов: 1) географической (как вид представлен во всей совокупности изученных КФ: широко – во всех или почти всех КФ, спорадически в 3-8 КФ; редко – в 1-3 КФ); 2) топологической (как вид распределен по ЛЭ); 3) фитосоциальной по объему локальных популяций – топодемов (какова массовость и ценообразующая роль видов); топодем – это локальная популяция одного местообитания, а экодем – популяция типа местообитания. Показатели двух последних типов встречаемости являются значительно обобщенными. Распределение показано в таблице, где нижняя клетка представляет ключ объема топодемов со следующими обозначениями: а) большей частью крупные топодемы (обычные ценозообразователи), б) способные образовывать крупные топодемы, но не всегда (редкие ценозообразователи), в) средние топодемы (не являющиеся ценозообразователями), г) одиночные особи.

Топозэкологическая встречаемость (число ЛЭ)	Географическая встречаемость			
	широко	спорадически	редко	всего
Один	1 2 – 10	– 5 2 26	– 8 10 55	} 119
Два-три	2 4 – 43	1 6 1 103	– 1 2 19	
Более трех	22 25 – 69	– 7 – 50	– 1 – 3	} 177
В с е г о	178	201	99	478
		а б г в		

Таблица наглядно показывает, что 1) во всей флоре преобладают спорадические и редкие виды (более 60%), что, очевидно, связано со сложной историей территории и разнообразием современных физико-географических условий, на фоне которых доля широко распространенных видов кажется даже выше ожидаемой; 2) почти поровну распределяются виды, обитающие в нескольких ЛЭ и только в двух-трех типах, однако 25% составляют виды, встречающиеся лишь в одном ЛЭ; в последней группе 60% редких видов, среди которых есть местные ценозообразователи; 3) обычных ценозообразователей – 22, а редких – 61; таким образом, 15% всей флоры являются ценозообразователями; 4) только 16 видов обнаруживались в количестве единичных экземпляров на всей территории; 5) наибольшее число приходится на спорадические виды, встречающиеся в 2-3 ЛЭ, причем очень часто – это КДЛЭ и КЭЛЭ, в которых равновероятно поселяются многие спорадические горные виды; 6) в любой категории географической и топоэкологической встречаемости ведущее место принадлежит видам, не являющимся ценозообразователями, но и не растущим одиночно; 7) положительная связь географической и топоэкологической встречаемости прослеживается по диагонали от левого нижнего угла в таблице (по группам с наибольшим числом видов): широко распространенные виды имеют широкую экологическую амплитуду (группа из 116 видов), спорадические виды экологически менее активны (группа из 111 видов), редкие виды в большинстве имеют малую экологическую амплитуду (группа из 73 видов).

К группе спорадических относится большинство видов, распространенных либо в континентальных, либо, напротив, океанических районах, имея в переходной полосе свой предел распространения на Чукотке. Часть подобных видов имеет встречаемость „редко“, но с этой же встречаемостью есть немало видов, местонахождение которых оторвано от основного ареала, а некоторые, находясь в глубине своего ареала, редки по неясным причинам.

Соотношения, видимые из данных таблицы, являются также основой для суждения, что при флористическом делении обширных территорий может быть использован весь состав флоры или только ее часть.

Аналитическое сопоставление ЛЭ в разных районах Чукотки привело к следующим выводам (Кожевников, 1979а). 1. Виды, составляющие какой-либо один из основных географических элементов флоры, т.е. представляющие ее „лицо“, распределяются по большинству или всем ЛЭ района. 2. Виды бедно представленного элемента флоры распределяются по немногим ЛЭ. При этом по особенностям их поведения определяется современная тенденция изменения всей местной флоры на фоне предшествовавших исторических изменений. 3. Чем больше видов составляет географический элемент, тем больше в нем редких видов. 4. Редкие в районе виды распределяются по большинству или всем ЛЭ, т.е. в каждом комплексе факторов, связанном с определенным субстратом, имеются специфические для этого района редкие виды. Виды со сходными в целом ареалами, находящиеся в исследуемом районе близ границ ареалов, как правило, являются редкими и характеризуются дисперсностью распределения в местном ландшафте. 5. По большинству ЛЭ в каждом районе размещены виды родов, хорошо представленных в местной флоре. 6. Аналогично географическим элементам распределяются биоморфы (в широком понимании), т.е. наиболее многочисленные в районе биоморфы встречаются во всех ЛЭ, а слабо представленные – в немногих ЛЭ. Если распределение географических элементов является основой для исторических интерпретаций, то распределение биоморф биологически демонстрирует роль современной ландшафтно-климатической обстановки района. В каждом ЛЭ имеется большинство биоморф из всего наличия их в ландшафте, и в то же время каждая из нередких биоморф встречается во всей совокупности ЛЭ района. 7. По совокупности ЛЭ района распределяется в данный момент вегетационного периода каждая из фенофаз растений.

Можно добавить также, что по совокупности ЛЭ любого района диспергированы градации жизненности повсеместных видов и градации размеров их топодемов. Эту же закономерность можно отметить для многих экоморф, например по фактору почвенного увлажнения. В каждом ЛЭ мы находим специфические ксерофиты и мезофиты, что, естественно, не относится к гигрофитам и гидрофитам. Это очень существенное свойство размещения экоморф, так как ксероморфные признаки растений обычно обусловлены генетически и практически не зависят от окружающей среды (Вальтер, 1974). Подобное же распределение по совокупности ЛЭ характеризует многие другие биологические и экологические признаки видов местной флоры.

Общий вывод из всего сказанного тот, что каждый признак, объединяющий ряд видов в группу, имеет тенденцию к растеканию по комплексам условий обитания каждого местного ландшафта. Сделанный вывод неплохо соответствует гипотетическому „принципу равных возможностей“ Р. Мак-Артура (1968), от которого зависит каким-то не совсем понятным образом число видов на разных место-

обитаниях. Мак-Артур (1968) пишет, что „после прекращения передвижений (миграций. – Ю.К.) система в целом должна обладать каким-то трудно измеримым свойством, распределенным в ней равномерно“ (с. 426). Как уже подчеркивалось выше, конкретные показатели распределения видов в ландшафтах характеризуются неравномерностью. Пока трудно сделать достаточно обоснованный вывод, какому закону подчинено распределение признаков флоры по ландшафтам.

По совокупности ЛЭ распределяются также гнездовые стаии птиц. Таким образом, многие (или все) качества, по крайней мере в растительном мире, имеют явную тенденцию к растеканию по совокупности ЛЭ. В каждом ЛЭ соответственно представлены различные комбинации видов, не являющихся обычными в данном районе, и различные качества видов, составляющих местную флору. Таким образом, в связи видов со средой обитания проявляется аналогия с принципом Паули в физике, согласно которому все электроны в атоме различаются между собой хотя бы одним квантовым числом.

При сравнении двух различных в природном отношении районов Чукотки было установлено, что биоморфы и экоморфы, т.е. именно экологические показатели растительного покрова, играют весьма сходную (различие в десятых долях процента) роль в этих районах, несмотря на большое различие в объемах сравниваемых флор (Кожевников, 1985). Вывод, который следует сделать: экологические показатели местной флоры не зависят от природных условий, т.е. существует неизвестный науке механизм распределения видов по районам, так чтобы выдерживались определенные экологические соотношения. В этом механизме ЛЭ выполняют функцию распределителей нагрузки экологических свойств видов, в совокупности обеспечивая соответствие разных районов. Подчеркнем, что данный вывод относится к экологическим свойствам флоры, т.е. набору видов, тогда как растительность (набор сообществ и группировок видов) находится в тесной ландшафтной зависимости. Такая дифференциация свойств двух составляющих растительного покрова (флоры и растительности), по-видимому, связана с наличием двух сред, определяющих существование растений в любых условиях: внутренней, генотипической и внешней, физической. Этот аспект жизни растительного покрова представляет тему будущих исследований.

6. ГЕОСИСТЕМНЫЙ ПОДХОД

Геосистема – это экосистема, связанная с земной поверхностью. Само понятие соответственно является безразмерным, что способствует необходимости формализации рангов геосистем в зависимости от целей и объектов исследования. Прогресс в понимании природных процессов изменения среды невозможен без установления рациональных способов формализации результатов исследований (Church, Mark, 1980). В.Б. Сочава (1978) разработал двурядную систему подразделения геосистем, состоящую из относительно гомогенных и гетерогенных единиц и трех порядков размерности: пла-

нетарного, регионального и тополического. Последние порядки он разграничивал на уровне геомов в ряду гомогенных единиц и макрогеохор (ландшафтов в традиционном понимании) в ряду гетерогенных подразделений.

Основываясь на предпосылках Сочавы, мы сочли возможным упростить его классификацию. Результаты полевых исследований, точнее, попытка их обобщения привели нас к выводу, что в исследовании растительного покрова с учетом его динамики целесообразно оперировать геосистемами 5 рангов: 1) зонально-подзонального и высотного-поясного (условия среды определяют широтное и высотное положение территории, а в конечном итоге – солнечная радиация); 2) орографического (условия среды, определяемые солнечной радиацией, трансформируются крупными единицами рельефа, например горным хребтом, краем или широкой межгорной впадиной); 3) геоморфологического (условия среды формируются под влиянием геоморфологического элемента: речной долины, озерной впадины, отдельной горы, холма и т.д.); 4) субстратного, или ЛЭ (Кожевников, 1974а, 1978б, 1979 и др.) (условия среды слагаются при значительном воздействии субстрата: песка, щебня, торфа и т.д.) и 5) элементарного – биогеоценоза (условия среды корректируются однородной растительностью, а при ее невыраженности – местоположением и субстратом). Эти ранги являются естественными образованиями, в большинстве случаев легко идентифицируемыми в природе и входящими друг в друга по принципу русских матрешек.

В субстратных, геоморфологических и орографических геосистемах нередко наблюдаются взаимоотношения растительности, сходные с зональными или высотного-поясными, т.е. существует географическое и эколого-тополическое подобие, или изоморфизм распределения растительности. Верхние и полярные пределы древесной растительности во всем мире выглядят одинаково, независимо от климата и образующих их видов деревьев. В любых ландшафтах проявляется поясность растительности. При этом при движении к северу древесный ярус исчезает и его место в ландшафте занимает кустарниковый, а еще далее к северу исчезает кустарниковый ярус, замещаясь типично тундровым. Еще в 1939 г. А.И. Толмачев писал, что зональные изменения растительности, т.е. происходящие на больших пространствах, аналогичны смене сообществ в пределах одного ландшафта. География здесь как бы фокусируется в экологию. Вместе с тем взаимодействие факторов физико-географической среды и растительности имеет и зональные отличия. Так, в тундрах мощность снежного покрова оказывается прямодействующим сильным фактором, определяющим черты растительности. В лесной зоне, напротив, растительность оказывается фактором перераспределения снега. Что же касается конкретных видов, то их специфическое топографическое распределение (микрораспространение) является параллельной функцией их географического распространения (макрораспределения), так как оба определяются той же самой экологической амплитудой и в конечном счете физиологическими требованиями (Boyko, 1947; Dansereau, 1966).

Географический и эколого-тополический изоморфизм существует вследствие включения геосистем низкого ранга в геосистемы крупного ранга. В обобщенном виде эта ситуация может быть представлена как наложение волновых процессов с различными длиной и амплитудой волны и вместе с тем с разрывом непрерывности, особенно бросающимся в глаза на низких уровнях геосистем. В пределах каждого ранга геосистем существует некоторое разнообразие конкретных геосистем, которые могут быть объединены в группы или классы. Разнообразие тем выше, чем ниже ранг геосистемы, поэтому наиболее многообразны биогеоценозы. Каждый ранг обладает спецификой обмена веществом и энергией, животного и растительного населения. Хотя иерархия рангов представляет собой природное явление, наблюдается отсутствие жесткой субординации, заключающееся в том, что однотипные геосистемы низших рангов часто включены в различные геосистемы высшего ранга. Нередко это происходит благодаря геосистеме среднего ранга (орографической или геоморфологической). Например, по долинам рек, протекающих через несколько зон и подзон, биогеоценозы и субстратные геосистемы одной зоны распространены и в соседней зоне, которой они несвойственны. В смежных зонах, вдающихся друг в друга языками различных форм и размеров, существуют и островные геосистемы соседней зоны, как бы отшнуровавшиеся от нее. Они обычно имеют ранг субстратных, т.е. представляют комплекс генетически связанных, хотя и различных в структурном отношении биогеоценозов. Как правило, они располагаются в особых орографических геосистемах. Например, островные леса и сопровождающие их заросли бореальных кустарников в тундровой зоне находятся во впадинах вследствие особенностей теплового режима. При нагревании воздуха в долинах он поднимается по склонам вверх (анабатический ветер) и в результате прогревается воздух над всей долиной (Оке, 1982). На одной и той же высоте воздух в долине намного теплее, чем над соседней равниной.

Нередки и одиночные островные биогеоценозы, обнаруживаемые в пределах характерной для них геоморфологической геосистемы в соседней зоне, но в окружении иных биогеоценозов, характеризующих данную зону. Например, типичные тундры покрывают мысы, вдающиеся в крупные озера на плато Путорана в лесном поясе.

Таким образом, различие регионального и тополического порядков размерности геосистем оказывается в значительной мере сглаженным. Наличие полуостровных и островных геосистем различного ранга, их структурные и функциональные особенности позволяют выделить ряд проблем, связанных с динамикой среды и растительного покрова на разных взаимосвязанных уровнях: от биогеоценозов до зон.

В развитии природных систем четко проявляется закономерность, состоящая в том, что взаимодействие составляющих их элементов спонтанно направлено на достижение состояния динамического равновесия, когда такие выходные показатели, как баланс массы, энергии и морфологическое выражение системы, остаются близ осн

постоянных значений (Поздняков, 1982). Отсюда автор выводит основное требование к изучению природных систем: определение баланса массы или энергии. Этот баланс связан с характером геосистемы и в первом приближении определяется ее фитомассой. Две межгорных котловины, из которых одна вмещает большое озеро, а другая — массив леса, могут не различаться по балансу энергии, но в первом случае энергия расходуется в значительной степени на абиотический процесс (таяние льда на озере, испарение с его поверхности), а во втором — на увеличение фитомассы. Даже качественные характеристики фитомассы в разных геосистемах дают основание сравнивать однотипные геосистемы одного ранга и проследить структуру геосистем более высокого ранга по растительности геосистем более низкого ранга, а также соотносить результаты с наблюдениями за абиотическими процессами, отражающими характер физико-географической среды (нивания — Солнцев, 1949а, солифлюкция и т.п.).

Увеличение фитомассы ведет к перестройке субстратных геосистем с первичным доминированием абиотической составляющей, хотя такие геосистемы существуют в течение тысячелетий. Региональной особенностью субстратных геосистем с преобладанием биотической составляющей среды являются их размеры. В лесотундре такие геосистемы имеют большую площадь, благодаря которой они более стабильны. В тундровой зоне, особенно северные подзоны кустарниковых тундр, наблюдается значительная дробность субстратных геосистем с существенной ролью биотической составляющей.

Развитие дернины, скрывающей материнский субстрат, сильно нивелирует условия среды даже в различных геоморфологических геосистемах и на различных субстратах, в таежной зоне даже на льду. Огромные ледяные поля, имеющие облик караванов возвышенностей, покрывает дернина мощностью 40–50 см, на которой существует лиственный лес, такой же как на равнине (но не приречный). Таким образом, в условиях тайги субстратная биогенная геосистема (каковой может быть гумусная и торфяная) способна полностью скрадывать значение геоморфологических геосистем, причем не только выпуклых, но и вогнутых (зарастание озер). В лесотундровой зоне этот процесс наблюдается лишь в некоторых случаях, а в тундровой зоне он не происходит.

Геосистемный подход к исследованию растительного покрова позволяет более достоверно судить о динамике отдельных элементов растительности и о динамике популяций видов, что в сочетании определяет современную направленность изменений растительного покрова.

Некоторые авторы приложили немало усилий, стараясь доказать, что миграций растений и животных в прошлом практически не происходило. Согласно этой точке зрения, некогда обширные ареалы изменялись при вымирании соответствующих таксонов или их трансформации в иные таксоны, когда изменялись условия существования. В наше время, когда факт миграций установлен непоколебимо, поскольку многие из них документированы, казалось бы, не имеет

смысла отрицание миграций в прошлом, но тем не менее эта точка зрения продолжает существовать, а иногда ее даже воинственно отстаивают, например Л. Круаза (Croizat, 1962). Между тем уже элементарное заселение растениями или животными соседних местообитаний, на которых их прежде не было, свидетельствует о реальности миграции, поскольку каждое путешествие начинается с первых шагов. Наличие у семян растений приспособлений для дальнего переноса невозможно истолковать иначе как для заселения новых территорий, т.е. для миграций. Наконец, возникает вопрос: как могли изначально образоваться огромные ареалы видов без миграций из центров их происхождения?

Долгое время в фитогеографии пользовалась популярностью концепция единства среды и организма, согласно которой растения способны существовать лишь в определенной среде обитания. Они как бы прилажены к ней. Поэтому, скажем, степные виды одним своим присутствием указывают на степные условия, тундровые — на тундровые условия, и т.д. Однако между живыми существами и средой нет и не может быть полной прилаженности — писал еще Б.А. Келлер (1938). И действительно, простые наблюдения убеждают в том, что любой вид способен существовать в разных средах. Если мы находим лесной вид в тундровом сообществе, то нет смысла утверждать, что его присутствие свидетельствует о лесных условиях в данном месте. Тем не менее нахождение степных видов в тундровой зоне до сих пор расценивается как свидетельство степных условий.

7. ОГРАНИЧЕНИЕ ЧУКОТКИ И ЕЕ РАНГ В ПОДРАЗДЕЛЕНИИ АРКТИКИ

Границы, разделяющие геосистемы самого крупного ранга — зонально-подзонального и высотно-поясного, часто хорошо прослеживаются издали. Например, с расстояния 10–20 км верхняя граница леса в горах воспринимается как линия. Такое же впечатление складывается о полярной границе леса с высоты нескольких километров или на аэрофотоснимках. Приближение к этой границе делает ее более или менее расплывчатой. Выясняется, что она образована сочетанием геосистем низких рангов, входящих в противоположащие геосистемы высокого ранга, а также геосистемами, имеющими переходный характер, т.е. могущими на равных быть отнесенными к любой из противоположащих геосистем, в чем проявляется принцип неопределенности. Сказанное весьма характерно для южной границы Чукотки, которая принимается ботанико-географами как северная граница лесотундровой зоны или подзоны крупных стлаников. Эта граница не может быть проведена точно, так как представляет собой широкую полосу, в которой сочетаются тундровые, лесотундровые и северотаежные участки растительного покрова. Она не имеет определенности даже с большой высоты, поскольку островки леса встречаются в заведомо тундровой зоне, а низкорослая северотаежная растительность, в том числе кустарниковая, уже с небольшого

расстояния неотличима от аналогичной тундровой растительности. Поэтому южная граница Чукотки условно проводится по северной границе распространения зарослей кедрового стланика (*Pinus rupestris*). К этому склоняет то соображение, что формация кедрового стланика является бореальной и там, где она истощается, хорошо представлены тундровые формации.

То же самое справедливо для других секторов Арктики, где полярная граница леса образована лиственницей (*Larix gmelinii* — Восточная и Средняя Сибирь, *L. sibirica* — Западная Сибирь) или елью (*Picea obovata* — северо-восток Европы).

Еще более условна западная граница Чукотки. В последние десятилетия ее проводили в низовьях Колымы севернее распространения деревьев. С таким пониманием было увязано представление о Берингии, за западную границу которой также принимали низовья Колымы. Ряд видов транспаифических растений действительно распространены на запад до низовьев этой легендарной реки. Однако они не образуют сколь-либо заметно сгущения границ ареалов. Вместе с тем имеется ряд видов, распространившихся с запада к востоку до Колымы. Они также не образуют заметных сгущений границ ареалов. Соотношение западных и восточных видов в низовьях Колымы не превышает таковое в районе Чаунская гора — Анадырское плоскогорье или в основании Чукотского полуострова (долина р. Амгуэмы, хр. Искатень). Другими словами, флористического обоснования западная граница Чукотки в низовьях Колымы не имеет. С ботанико-географической точки зрения эта граница также не оправдана, поскольку даже в более западных районах, например в низовьях Индигирки, растительный покров имеет те же особенности строения, что и на южной Чукотке (Кожевников, 1979а).

Физико-географы давно отграничили Чукотку с запада Чаунской губой. Чукотка восточнее Чаунской губы наделена рангом ландшафтной области (так же как лесные территории рек Анадыря и Пенжины и Корякское нагорье). Все три области отнесены к Северо-При тихоокеанской стране, тектоническое развитие которой продолжается до сих пор (Гвоздецкий, Михайлов, 1970). Авторы считают, что климат этой страны имеет характер морского и отчасти муссонообразного. Территорию, расположенную к западу от Чаунской губы, авторы относят к северо-восточной Сибири. Ранее западная граница Чукотки также проводилась от Чаунской губы, оставляя к востоку верхнюю часть р. Анадырь (Михайлов, 1956).

С ботанико-географической точки зрения ограничение Чукотки с запада Чаунской губой наиболее целесообразно. Однако верхняя часть р. Анадырь должна относиться к Восточной Сибири, а граница Чукотки проводится от Чаунской губы через район оз. Эльгыгитын и далее на юг вдоль подножия хр. Пекульней. Разумеется, эта граница также условная, но она по крайней мере имеет ботанико-географическое обоснование. Восточнее этой границы лиственничные леса находятся далеко на юге от тундровой зоны, тогда как западнее ее они почти примыкают к этой зоне. Объясняется

это не только современными различиями физико-географических условий, но и историей ландшафтов.

В нижней половине бассейна Анадыря в течение последних 3 тыс. лет, когда во всем северном полушарии произошло похолодание, леса интенсивно отступали и лесотундра образовалась на месте северной тайги. Отступление лесов фиксируется по растительности нижних ярусов лиственничников и пространственно связанных с ними бореальных биогеоценозов. Уже в верховьях р. Анадырь столь интенсивного отступления лиственничников в прошлом не происходило. Возможно, что, наоборот, лиственница продвигалась к северу совсем недавно (в течение нашего столетия) и селилась в тундрах, как это прослежено нами на Западном Таймыре (Кожевников, 1985). Последнее столетие было теплым, особенно в первой половине XX в. К 20–30-м годам нашего века температура воздуха в Арктике возросла на 2–4 °C и усилилась циклоническая деятельность (Котляков, 1966). Потепление в XX в., согласно автору, наложено на потепление, длящееся уже около 300 лет. Общие потепления климата на севере оказывают более заметное влияние на растительный покров в континентальных районах, чем в океанических, где влияние моря стабилизирует климат.

Большой континентальности климата в прошлом способствовала удаленность к северу береговой линии Чукотского моря. Имеются сведения, что в период последнего осушения шельфа Колыма поворачивала на нем на восток и текла в этом направлении вдоль современной береговой линии до района Чаунской губы, близ которой сворачивала на север, образуя дельту (Вейнбергс, 1978). Таким образом, и условная западная граница Берингии может быть проведена через Чаунскую губу. Биллингская коса восточнее этой губы является эрозионным останком древней равнины и размывается не более 1500 лет (Тараканов и др., 1981).

Относительно фитогеографического ранга Чукотки единства мнений также не существует. Э. Хультен (Hultén, 1973) считал, что Чукотка и арктическая Аляска не могут быть рассматриваемы как разные провинции. Однако именно в качестве провинции Чукотка фигурировала во многих отечественных работах (Юрцев, 1974; Юрцев и др., 1978; Кожевников, 1978а, и др.).

При оценке ранга Чукотки необходима согласованность с рангами подразделений всего Голарктиса. В работах последних лет Арктику наделяют рангом провинции циркумбореальной флористической области (Тахтаджян, 1978; Cronquist, 1982) или самостоятельной области (Юрцев и др., 1978). Разница обусловлена тем, что при подразделении всей Земли флористическое своеобразие Арктики оказывается незначительным в сравнении с другими территориями. Исследователям Арктики это своеобразие представляется большим вследствие зональных флористических изменений. Флористические области принято выделять при существовании родового эндемизма. Однако для Арктики невозможно назвать ни одного бесспорного эндемичного рода. Даже на видовом уровне эндемизм Арктики значительно ниже, чем обычно представляют, принимая

за виды внутривидовые категории. Так, в сводке А. и Д. Лёве (Löve, Löve, 1975) для Арктики приведено 1889 видов и подвидов, из которых 24% являются эндемиками, т.е. 453 вида. Эти цифры можно назвать фантастическими, в них не верит ни один исследователь Арктики. Авторы считают особыми видами отдельные хромосомные расы, а некоторые виды они выделили даже в особые роды. Ярким примером является выделение ими в особый род *Sedum quadrifidum* — вида, едва выходящего в Арктику и имеющего генетические корни в горном обрамлении Центр. Азии (Кожевников, 1988в).

Оценка эндемизма любой территории связана с отношением к категории „вид“. По нашим подсчетам, на Чукотке имеется 7 эндемичных видов, а не 25, как представляют другие авторы (Юрцев и др., 1978). Но если бы их было действительно 25, то все равно это не идет ни в какое сравнение с уровнем эндемизма Центр. Азии, которая рассматривается как подобласть Голарктиса (Грубов, 1959, 1971; Тахтаджян, 1978).

Каждый сектор Арктики тесно связан флористически со смежной территорией бореальной зоны. Поэтому некоторые авторы (например, Цвелев, 1976) принимают арктические сектора за подразделения бореальной зоны. Однако связь арктических секторов между собой сильнее, чем с бореальными смежными территориями. Более 200 видов имеют циркумполярное или почти циркумполярное распространение (Young, 1971). Эти виды в любой арктической Кф составляют значительную ее часть (иногда половину или даже больше). Поэтому мы считаем, что наиболее целесообразный флористический ранг Арктики — подобласть, а в геоботаническом отношении — область.

Флористическую Арктическую подобласть составляют две провинции — Североатлантическая и Северопацифическая. Границы между ними (разумеется, условные) находятся посередине Таймыра и в восточной части Канадского Арктического архипелага с продолжением на материке. Эти границы формировались исторически со времени существования трансокеанических мостов суши и соответствующих миграций по ним во время последнего оледенения. Мосты суши и прилегающие к ним части континентов образовывали гигантские дуги миграционных путей: Альпы — Северная Атлантика — северо-восток Америки и северо-восток Азии — Берингия — северо-запад Америки (Кожевников, 1979д). Современные границы арктических провинций являются зонами палеогеографического раздела основных миграционных магистралей.

Оставляя в стороне вопрос о подразделении арктических провинций, отметим лишь, что на фоне тех высших пространственных категорий, о которых сказано, Чукотка и арктическая Аляска могут быть выделены лишь в ранге подпровинции. Соответственно сами по себе эти территории, разделенные Беринговым проливом, имеют ранг округов. Их характеризуют следующие флористические соотношения: число видов, общих для Чукотки и арктической Аляски — 504, специфичных для Чукотки — 211, специфичных для арктической Аляски — 137 (Кожевников, 1985). Среди специфических видов

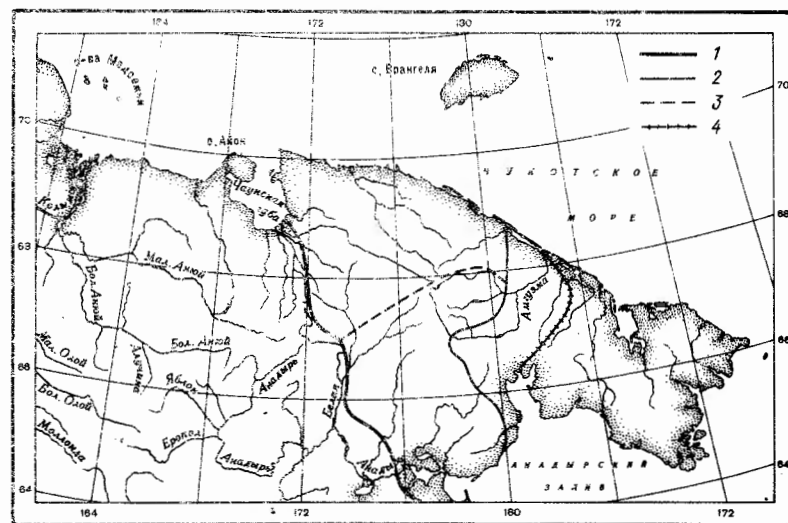


Рис. 2. Основные границы Чукотки.

1 — сухопутная граница; 2 — геоботаническая граница между Континентальным и Океаническим округами; 3 — граница между Северным и Южным геоботаническими районами Континентального округа; 4 — флористическая граница между Континентальным и Океаническим районами.

и там, и здесь очень много едва заходящих на данную территорию. Немало и таких, которые на Чукотке распространены только в материковой ее части, а на полуостров не заходят. На Аляске имеются виды, специфичные для северной ее части и для западной. Различие собственно приберингийских районов составляет около 100 видов, т.е. значительно более скромная цифра. Подобное различие имеют районы на Полярном Урале, отстоящие один от другого вдоль долины р. Собь на 12 км (Кожевников, 1985).

В геоботаническом отношении Чукотка является подпровинцией Чукотско-Аляскинской провинции (Андреев, Александрова, 1981). Неравнозначные флористический и геоботанический ранги Чукотки — явление совершенно естественное, поскольку растительность изменяется быстрее, чем флора. Следовательно, и ее ранг в ходе исторических изменений опережает флористический ранг. В пространственном отношении сдвиг геоботанической границы происходит интенсивнее, чем флористической. Поэтому геоботаническая граница между Континентальным и Океаническим округами Чукотки проводится западнее по отношению к границе между соответствующими флористическими районами (рис. 2).

8. ЭЛЕМЕНТЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

8.1. Древесная растительность

Чукотка расположена в тундровой зоне (рис. 3), для которой древесная растительность не характерна. Однако на юге тундровой зоны нередки островные леса. Еще А. Миддендорф (1867, с. 557) писал: „Совокупное действие множества мелких обстоятельств, а в особенности более или менее полная защита от ветров, дующих с северной половины, решают там вопрос о жизни, хилости и смерти дерева, тем более что климат дальнего севера вообще уже присудил к гибели всякую древесную растительность и, следовательно, все зависит там от особой защиты, которую дерево может получить вследствие разных второстепенных условий”.

На Чукотке островные леса имеются в Континентальном округе, в Южном его районе. Леса или роши образуют лиственные породы: *Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens*, *Betula platyphylla*. Древесную форму роста приобретают также ивы: *Salix udensis*, *S. schwerinii*, *S. alaxensis*, *S. bogdanensis*, *S. pulchra*. Для лиственницы степень континентальности на Чукотке оказывается недостаточной, но западнее лиственница встречается в районах, где преобладают тундры (например, в бассейне Малого Анюя, в верховьях Анадыря). Поэтому некоторые авторы считают, что *Larix gmelinii* ssp. *cajan-deri* входит в состав чукотской флоры. В действительности лиственница включена в эту флору только потому, что граница между тундровыми и лесными районами бассейна Колымы, а также Анадырского края условная. Она практически не изучена в геосистемном отношении, поэтому неясно, к чему относятся безлесные пространства близ форпостов лиственницы. В средней части бассейна Анадыря подобные пространства не входят в тундровую зону, хотя древесная растительность там едва выражена. Однако кустарниковая, болотная, луговая и другая растительность является бореальной, распространяющейся на север дальше, чем таежная.

Северные форпосты древесной растительности на Аляске также представляют лиственные породы (Macoun, Holm, 1921), но они отодвинуты от форпостов хвойной растительности значительно меньше, чем на Чукотке. Древесные породы Чукотки имеют дальневосточное происхождение и распространение. Только береза является континентальным видом, но и она широко распространена в приазиатских регионах. Чозения заходит на Чукотку дальше тополя. Лесообразующая роль этих пород зависит от степени континентальности. В бассейне Колымы тополь образует приречные леса, а чозения встречается изредка, единичными деревьями. То же самое мы наблюдали на р. Майн (притоке Анадыря) в подзоне северной тайги. Однако уже в окрестностях пос. Марково на Анадыре леса образованы чозенией, а тополь встречается единично или в виде колков. Представление о том, что чозения сменяет тополь в ходе сукцессии (Васильев, 1956), оказалось ошибочным (Кожевников, 19776).

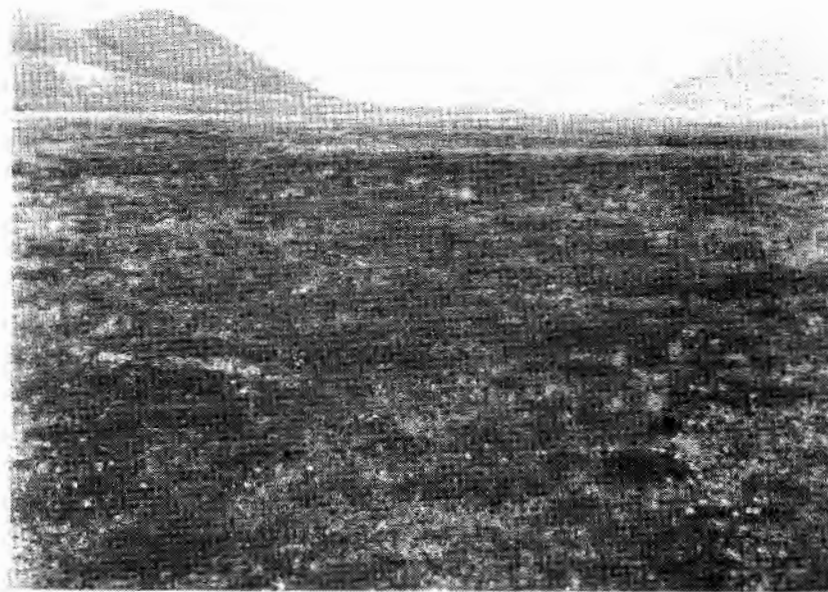


Рис. 3. Характерный облик растительности на рыхлых отложениях, выстилающих днища межгорных впадин. Вариант тундры переходного типа от горной к типичной.

Существование древесной растительности определяется многими факторами в их совокупности: режимом поемности, положением основных ветровых струй, окружающим рельефом и т.д. Уже в лесотундровой зоне, особенно в северной ее полосе, древесная растительность сосредоточена вдоль рек, причем ее нет в приустьевых районах, где паводок обладает особой разрушительной силой. Вся типичная ситуация существует в устье р. Белой, где огромные площади заняты перемытыми паводком галечниками, на которых растения очень редки. На надпойменных террасах полосой около 50 м ширины вдоль края тянутся густые заросли из ольховника, *Salix udensis*, *S. schwerinii*, *S. pulchra* var. *anadyrensis* с отдельными кустами кедрового стланика. Дальше от реки эти заросли сменяются ерниковой тундрой с обилием голубики. Эта тундра является характерной южнотундровой формацией, а в кустарниковых зарослях доминируют бореальные виды ив, представляющие в более северных районах редкость. Эдификаторы чукотских ивняков (*S. alaxensis*, *S. krylovii*) в лесотундровых ивняках совсем не представлены.

Чем дальше от устья (вдоль р. Белой), тем крупнее становятся кустарники и появляются значительные вкрапления кедрового стланика, а также одиночные древесные березы. В нескольких километрах от устья вверх по реке начинают встречаться низкие

лески из *S. udensis* с древовидным ольховником. Немного выше появляются чозени, сначала рассеянные, затем образующие лески высотой до 20 м. Наиболее крупные деревья растут вдоль края пересыхающих протоков, тогда как посередине между протоками чозени довольно низкорослые. Редины чозени очень сухие и нередко с несплошным тонким лишайниковым покровом. В них обитают *Pulsatilla dahurica*, *Artemisia kruhsiana*, *Chamaerion angustifolium*, *Erigeron acris*, *Poa glauca*, *Castilleja elegans*, *Aster alpinus*, *A. sibiricus*, *Tanacetum vulgare* ssp. *boreale*, *Ptarmica alpina*. Облик напочвенного покрова весьма ксероморфный. На участках сомкнутых чозеников имеется слабо выраженный 2-й ярус из *Salix udensis* и довольно мощный подлесок из *Ribes triste* и *Rosa acicularis*. В травостое много *Lactuca sibirica*. По окраине чозеников обильны злаки: *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Agrostis clavata*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena*, *Elymus confusus*. В редирах обычны разновозрастные, чаще в виде кустиков, подрост чозени. Одиночные тополя встречаются лишь там, где чозения сильно разрежена.

С небольшой высоты (порядка 200 м) хорошо видно, что в зоне лесотундры, а также вдоль северной окраины таежной зоны древесная растительность протягивается вдоль рек и ширина ее полосы зависит от ширины речной системы, включая все ее протоки. Если речка небольшая, ее русло слабо врезано и дренаж ее террас незначителен. Вдоль такой речки тянутся обычно только кустарниковые заросли. Более крупные речки с хорошо врезанной долиной сопровождаются и более широкой дренируемой полосой. Дренаж обеспечивает также системой параллельных основному руслу водотоков. На таких речках существуют куртины или рожи чозений. На крупных реках дренируемая полоса наиболее широкая, и в ее пределах размещаются различные в структурном и флористическом отношении наиболее мощные в регионе леса. Так, в среднем течении р. Анадырь дренируемая многочисленными протоками полоса достигает ширины несколько километров. В ней и размещены леса, что хорошо видно сверху (с самолета или вертолета). Кустарниковая и прочая растительность также является бореальной, но сверху это не может быть установлено, так как по внешнему облику она не отличается от южнотундровой. Заметим, что в этом феномене проявляются и пространственный волновой процесс в природе (волны представлены в буквальном смысле постепенным нарастанием и сгущением древесной растительности, сменяемыми разрежением и уменьшением ее роста), и разрыв непрерывности (отдельности древесной растительности), и принцип неопределенности, проявляющийся в односторонности кустарниковой и прочей растительности вокруг лесов и севернее, где лесов уже нет и, следовательно, ландшафтно-климатические условия иные.

Топольные леса еще встречаются в подзоне северной тайги близ ее границы с лесотундрой. Они есть, например, вдоль р. Марковки в Марковской депрессии. Однако в зоне лесотундры такие леса за-

мещены небольшими группами деревьев типа колков. Топольные колки встречаются еще западнее Амгуэмо-Куветского массива по р. Юрумкувеем (Сочава, 1929, 1930), но восточнее тополя уже нет. В более южных районах тополь указан в предгорьях юго-восточного макросклона хр. Пекульней (Юрцев, Секретарева, 1983). Вероятно, это — также только колки или одиночные деревья. На р. Танюрер авторы показали лишь чозениевые рожи. Наиболее крупная и восточная в Южном районе Континентального округа чозениевая роща находится на р. Тиэквеем (Юрцев, Секретарева, 1983). По свидетельству авторов, она занимает открытое местоположение и протягивается вдоль реки до 10 км, имея в поперечнике 1,5–2 км. Роща находится в крупном расширении поймы, выработанном мощными паводками.

Чозения встречается и восточнее этой рощи — на р. Канчалан. Указание на то, что А.А. Кишинский не видел ее на этой реке (Юрцев, Секретарева, 1983), неверное. Согласно А.А. Кишинскому и др. (1983), на р. Канчалан, ниже устья Тиэквеем, русло распадается на множество протоков и рукавов, „появляется широкая кустарниковая пойма с древовидными густыми ивняками и ольховниками высотой до 4–5 м на галечных и песчаных островах, с куртинами невысоких чозений“ (с. 7). В долину спадают высокие крутые склоны возвышенных частей рельефа. Таким образом, несмотря на равнинный рельеф Нижнеанадырской низменности, древесная растительность на пределах ее восточного распространения находится в укрытых местоположениях (геоморфологических геосистемах). Это обеспечивает ее максимальным для данного ландшафта количеством тепла (в соответствии с законом Воейкова) и хорошим снежным укрытием в зимнее время.

В более северных районах чозениевые рожи приурочены к широким закрытым межгорным впадинам (орографические геосистемы), в которых формируется местный физико-географический процесс резкого континентального типа. Самый северо-восточный в Азии форпост леса — Телекайская чозениевая роща, расположенная в центре Амгуэмо-Куветского массива (67°45' с.ш.) (Васьковский, 1958; Кожевников, 1973б, 1974а, 1974б). Почти на этой же широте расположен островной лес Море-Ю на северо-востоке Европы (Толмачев, Токаревских, 1968), а также островные леса в низовьях р. Макензи в Канаде. Но в континентальных районах Сибири островные леса выступают к северу до 72° с.ш. — Тит-Ары в низовьях Лены (Тихомиров, Штепа, 1956) и до 72°30' с.ш. — Ары-Мас на Таймыре (Ары-Мас, 1978).

Днище межгорной котловины с Телекайской рощей находится на высоте 400 м над ур.м. На такой же высоте расположен перевал через хр. Искатень в основании Чукотского полуострова, на котором не растут даже кустарники, а снег стаивает лишь ко второй половине июля. Перевал является сквозным, поэтому на нем не формируется собственный физико-географический процесс, т.е. условия среды создают посторонние воздушные массы. Наоборот, котловина с Телекайской рощей почти со всех сторон закрыта и к тому же

имеет протяженный макросклон, обращенный на юг, являющийся тепловым рефлектором. Поэтому в котловине формируется местный антициклон, благодаря чему сумма температур здесь несколько выше, чем за ее пределами. Район Телекайской роши расположен на территории с более суровой зимой, чем далее к востоку, где деревья уже не встречаются (Прикладной климатологический справочник ..., 1960). Однако еще А. Миддендорф (1867) считал, что наиболее неблагоприятные условия для существования деревьев складываются в летнее время, а не зимой.

Чозении на Телекае вдвое ниже по сравнению с деревьями этого вида близ пос. Марково. Этот форпост существует благодаря орографической геосистеме – крупной котловине, со всех сторон укрытой горами, многие из которых превышают 1000 м, а с севера котловину закрывает гора Дальняя (1843 м). Кроме того что роша находится в условиях специфической орографической геосистемы, определяющим ее существование фактором является и геоморфологическая геосистема – широкая пойма со множеством временных и постоянных проток, разделенных низкой расчлененной надпойменной террасой. За пределами этой поймы нет ни одной чозении. Пойма врезана в толщу ледниковых отложений (донная морена). Валунно-галечниковый субстрат способствует глубокому просачиванию воды, что снижает уровень мерзлоты. Роша протягивается вдоль реки менее чем на 2 км. Ее максимальная ширина 700–800 м. Близ реки имеются участки со значительной сомкнутостью крон деревьев, но большая часть роши представлена редколесьем и рединой. В половодье вся пойма заливается водой, но с террасы вода быстро уходит. Тем не менее даже хорошо гумусированные почвы на участках с наиболее сомкнутым древостоем испытывают влияние текучих вод и относятся к аллювиальному ряду, т.е. к ПАЛЭ.

Растительность ПАЛЭ сложна по структуре и видовому составу. Ивняки, являющиеся важной ее составной, имеют повышенное количество эдификаторов: *Salix alaxensis*, *S. krylovii*, *S. saxatilis*, *S. boganidensis*, *S. hastata*. К ивнякам часто примешивается *Alnus fruticosa*, реже *Ribes triste*. Среди ив немало древовидных и полудревовидных форм, а *Salix udensis* представляет собой весьма крупное дерево. Разнообразны варианты низкорослой аллювиальной растительности, включающей галечниковое разнотравье, куртинные кустарничковые тундры на сухих низких террасах. К числу дифференциальных видов ПАЛЭ относятся *Chosenia arbutifolia*, *Pulsatilla dahurica*, *Helictotrichon dahuricum*, *Corallorhiza trifida*, *Artemisia kruhsiana*, *Oxytropis middendorffii*, *Astragalus schelichovii*; только в роше: *Poa urssulensis*, являющийся доминантом травяного яруса в ее сомкнутых участках, *Stellaria calycantha* ssp. *pilosella*, *Erigeron acris*, *Salix udensis* (последние два вида представлены одиночно). Здесь же спорадически встречаются виды, характерные для горных щебнистых тундр и степоидов: *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Dian-*

thus repens, *Draba cinerea*, *Festuca auriculata*, *Erysimum pallasii*, *Potentilla arenosa*, *P. nivea*, *Selaginella sibirica*, *Poa glauca*. Имеется ряд видов, общих с ПАЛЭ других районов, однако более примечательно, что некоторые обычные для ПАЛЭ других районов виды здесь отсутствуют (*Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Merckia physodes*, *Artemisia tilesii*, *Polemonium acutiflorum*, *Anemone richardsonii* и др.). Приведем выборочные примеры видового состава разных участков роши.

Один из участков с наиболее сомкнутым древостоем на низкой незаливаемой террасе (контур 70x100 м²) имеет покрытие травяного яруса 100 % фон создает *Poa urssulensis* (soc.); вкраплены: *Erysimum pallasii*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Ribes triste*, *Artemisia kruhsiana*, *Oxytropis middendorffii*, *Rosa acicularis*.

Злаково-моховая луговина в просвете роши близ берега реки с покрытием 100 % (включая мхи); в ней отмечены *Astragalus alpinus*, *A. schelichovii*, *Arnica iljinii*, *Artemisia kruhsiana*, *Draba cinerea*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Festuca altaica*, *Chamaerion latifolium*, *Helictotrichon dahuricum*, *Oxytropis middendorffii*; *Pyrola rotundifolia* s. str. et ssp. *incarnata*, *Poa urssulensis*, *Ribes triste*, *Rosa acicularis*, *Taraxacum ceratophorum*.

Открытый участок с редкими кустами чозении; сухо; каменисто-лишайниковая тундра с редкими большими (1,5–2,5 м) куртинами шикши, кое-где пятна зеленых мхов и *Salix saxatilis*, скопления *Festuca altaica*; облик серый, пустошный; площадь этой группировки, характерной и для других участков редины роши, более чем 100x50 м²; в ней отмечены *Chosenia arbutifolia*, *Salix krylovii*, *S. saxatilis*, *S. alaxensis*, *Artemisia kruhsiana*, *A. glomerata*, *Astragalus alpinus*, *Calamagrostis purpurascens*, *Draba cinerea*, *Dianthus repens*, *Festuca altaica*, *F. brachyphylla*, *Empetrum nigrum*, *Erysimum pallasii*, *Hierochloa alpina*, *Helictotrichon dahuricum*, *Melandrium affine*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Oxytropis middendorffii*, *Poa glauca*, *Pulsatilla dahurica*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *Selaginella sibirica*, *Pyrola rotundifolia* ssp. *incarnata*, *Potentilla arenosa*.

Нижний конец роши; редины; участок незаливаемого песчаного галечника; разнотравье с покрытием 30–40 %, на влажных местечках – злаковые луговинки с покрытием 50–80 %; на нем растут *Bromopsis pumpelliana*, *Oxytropis middendorffii*, *O. mertensiana*, *Artemisia kruhsiana*, *A. borealis*, *Leymus ajanensis*, *Chamaerion latifolium*, *Calamagrostis holmii*, *Astragalus schelichovii*, *Erysimum pallasii*, *Poa malacantha*, *P. glauca*, *Hierochloa alpina*, *Papaver minutiflorum*, *Festuca brachyphylla*.

Чозения растет не только у реки, но встречается и вдоль ручьев в удалении от реки. Однако здесь она имеет облик мелких кустов. На валунном галечнике ручья Горного вместе с такими кустами отмечены *Salix alaxensis*, *S. krylovii*, *Artemisia kruhsiana*, *A. arctica*, *Astragalus schelichovii*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Stellaria fischeriana*, *Chamaerion latifolium*, *Festuca altaica*, *F. brachyphylla*, *Arctagrostis arundinacea*, *Poa glauca*, *P. malacantha*, *Trisetum spicatum* ssp. *molle*, *Leymus ajanensis*, *Polygonum tripterocarpum*, *Empetrum nigrum*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *Dracocephalum palmatum*, *Potentilla arenosa*, *P. uniflora*, *Papaver radiculatum* s.l., *Spiraea stevenii*.

Отдельные низкие деревья чозении встречаются вдоль Телекайской долины с рошей на расстоянии около 20-25 км. Однако на р. Чанталъвергы чозения нигде не обнаружена, но вдоль этой реки нет и соответствующих орографических геосистем. Нельзя исключить, что такие геосистемы имеются вдоль боковых притоков Чанталъвергы в пределах Амгуэмо-Куветского массива, т.е. чозения, вероятно, встречается и восточнее Телекайской роши по порядку 30-40 км.

Об экологическом значении орографических геосистем свидетельствует сопоставление котловины с Телекайской рошей и верховий Амгуэмы (Вульвыедем). В районе котловины с рошей основная ветровая струя проходит вдоль Правого Телекай, т.е. по самому краю котловины, где сливаются Правый и Левый Телекай. Когда здесь дует сильный ветер, на Левом Телекае он совсем не ощущается, несмотря на то что расстояние от ветровой струи до роши всего около 1 км. Следовательно, в зимнее время роша накапливает мощную толщу снега. По-видимому, в связи с его таянием и размывом субстрата образовалась сеть проток и временных водотоков, что является фактором самоподдержания роши, так как увеличивает площади обнаженного субстрата, необходимого для возобновления чозении.

В верховьях Амгуэмы вся долина является ветровой трубой, и только чуть ниже устья р. Луковой под южным склоном крупного кряжа ветровые струи отклоняются к правому борту долины под влиянием тепловых струй, отражаемых южным склоном в солнечную погоду. Река здесь также отклоняется к правому борту долины, а вдоль левого тянется огромная галечниково-валунная терраса. Она покрыта крупными ивняками с ольхой, но дерево чозении здесь всего одно. В 1976 г. оно было трехствольным, 8 м выс. Эта чозения встречена на единственном участке вдоль всей реки, где можно было бы ожидать рошу. В других благоприятных в смысле ландшафтного окружения местах образуются наледи. Сопоставление ботанико-географических показателей верхней половины р. Амгуэмы и р. Чанталъвергы вкуче с геоморфологическими данными привело

нас к выводу, что в верховьях Амгуэмы за последние 2 тыс. лет климат изменился в сторону океаничности. Это произошло в результате поднятия Амгуэмо-Куветского массива, на этапе которого в верховьях Амгуэмы открылся свободный доступ океанических масс воздуха. Кроме того, поднятие привело к образованию гигантских наледей.

Изменение климата обусловило выпадение континентальных элементов растительности, от которых остались лишь „крохи“, в том числе одно дерево чозении и одно дерево *Salix schwerinii* среди ольховника на конусе выноса (Кожевников, 1985). На галечниках здесь нет тех континентальных видов, которые обычны в Телекайской роше. Этих видов нет также в Тнэквеемской роше, согласно списку Б.А. Юрцева и Н.А. Секретаревой (1983), за исключением *Artemisia kruhsiana*. Но в последней роше имеются виды, которых нет в Телекайской роше. Это *Salix lanata* ssp. *richardsonii*, *Rubus arcticus*, *Deschampsia cespitosa*, *Trisetum spicatum*, *Poa pratensis*, *Festuca rubra*, *Roenneria borealis*, *R. macroura*, *Luzula beringensis*, *Equisetum arvense*, *E. pratense*, *Cerastium beerlingianum*, *Minuartia verna*, *Moehringia lateriflora*, *Wilhelmsia (Merckia) physodes*, *Anemone richardsonii*, *Papaver anjuicum*, *Arabis umbrosa*, *Parnassia kotzebuei*, *Astragalus frigidus*, *Trientalis europaea*, *Polemonium acutiflorum*, *Pedicularis villosa*, *Galium boreale*, *Aster sibiricus*, *Artemisia tilesii* и др. Некоторые из отсутствующих в Телекайской роше видов встречаются в ее окрестностях, но для целого ряда видов этот район представляет „дырку“ в ареале.

Виды, обнаруженные в Тнэквеемской роше, но отсутствующие в Телекайской, являются весьма банальными для чукотской флоры, в то время как континентальные виды Телекайской роши представляют реликтовый комплекс. В обеих рошах имеется только 31 общий вид, т.е. 69 видов Телекайской роши отсутствуют в Тнэквеемской и 46 видов последней отсутствуют в первой. Такое соотношение видового состава свидетельствует о том, что формирование чозениевых рош на Чукотке не связано с формированием остального набора видов. Впрочем, это характерно не только для Чукотки. В Анадырском крае в чозениевых рошах существует совсем другой набор видов, а на юге Магаданской обл. — снова иной. Другими словами, чозения не имеет константных спутников. Образую рошу, чозения воздействует на растительность галечников почти как абиотический фактор, создавая затенение, закрепляя субстрат; лишь листовый опад, способствующий формированию почвы (если этот опад не уносится паводком), делает биологический вклад в геосистему.

Наименьшая континентальность климата, при которой существует чозения, достигается на р. Канчалан, причем в условиях геоморфологической геосистемы. Телекайская роша находится в 225 км севернее, причем геоморфологической геосистемы для нее оказывается недостаточно. Значение межгорной котловины с Телекайской

рошей как орографической геосистемы подчеркивается не только существованием чозениевой роши, но и наличием еще одной эдификаторной древесной породы – березы (*Betula platyphylla* ssp. *minutifolia*), занимающей другие местообитания – нижние части южных склонов гор. В нижней части южного склона горы, обращенного в котловину, береза образует небольшую рошицу типа колка с деревьями до 4 м выс. Рошица имеет характерный облик купола, т.е. посередине находятся наиболее высокие деревья, ближе к краям высота их постепенно уменьшается, а по самому краю растут кустарниковые березы этого же вида. На склоне имеются обширные заросли ерника (*Betula nana* ssp. *exilis*), но гибриды его с древесной березой обнаружены лишь в одном месте. Они имеют облик кустов до 1.5 м выс. Наиболее мощные стволы белые, а листья промежуточные между формами листа обоих видов. Эти гибриды почти не отличаются от кустарниковой березы *B. divaricata*, что, на наш взгляд, доказывает гибридогенную природу последнего вида. Произрастание гибридов, образующих небольшую заросль в отдалении от березового колка, согласуется с концепцией Э. Андерсона (Anderson, 1948, 1949) о том, что гибридам требуются несколько отличные от родительских формы условия обитания. Но в случае с гибридами берез это наблюдается не во всех регионах. В Якутии нам встречались гибриды кустарниковой и древесной берез рядом с последней.

Одиночные березки или в группах по несколько штук встречаются и в других местах на этом же склоне, а также вдоль Правого Телекая, где деревца растут не только на склонах гор, но и в выемках моренной толщи, образующей шлейфы гор, на почти обнаженном валунно-галечниковом субстрате. Одиночные березки, так же как и одиночные чозении, группируются близ соответствующих рошиц, находящихся в наиболее благоприятных для данного вида условиях. Березовая рошица своим присутствием отмечает геоморфологическую геосистему южного склона горы, на котором имеются и другие фитогеографические достопримечательности континентального склада (степоиды, куртины *Juniperus sibirica*), т.е. эта геосистема включает комплекс континентальной растительности, вживленный в комплекс тундровой растительности. Аналогичные образования имеются на р. Майн в пределах северотаежной подзоны близ ее северного предела (Кожевников, 19776, 19816). Но там березы больше, степоиды более развитые, а тундровая растительность почти не выражена. Подобные сочетания растительности на юге приуральской Сибири И.М. Крашенинников (1939) рассматривал как аналог плейстоценового реликтового комплекса. На Чукотке сочетания степеподобной растительности и березняков являются наследием голоценового климатического оптимума. В северотаежных районах Анадырского края береза образует древостой в условиях умеренного увлажнения на надпойменных террасах и напочвенная растительность в березняках представлена мезофильным разнотравьем. На Чукотке береза обитает в более сухих местах, т.е. изменяет свою экологию, что, по-видимому, связано с компен-

саторным эффектом: в Анадырском крае тепла хватает и на испарение, и на рост березы, тогда как на Чукотке все возможное тепло должно идти на рост березы. Если же оно расходуется на испарение, то для существования березы оказывается недостаточным.

В систематическом отношении *Betula platyphylla* обособлена от *B. pendula* весьма проблематично. В свою очередь *B. pendula* далеко не всегда можно уверенно отличить от *B. pubescens* (принцип неопределенности). Прежние систематики различали лишь подвиды: ssp. *verrucosa* Regel, ssp. *pubescens* Regel, ssp. *tortuosa* и другие в рамках *Betula alba* L. (например, Herder, 1892). В пределах подвидов выделяли по несколько разновидностей.

В относительно океанических районах Евразии древесная береза распространяется к северу дальше других деревьев. На севере европейского Приуралья форпост древесной растительности, находящийся близ ст. Хановой, включает древесную березу и ель (*Picea obovata*). При этом деревья *Betula pubescens* всего на несколько сотен метров выдвинуты к северу по сравнению с елями. Но древесная береза в облике куста найдена нами близ Воркуты на южном склоне широкой долины с ручьем. Имеются сведения, что древесная береза встречалась даже на Новой Земле. Э. Регель считал ее промежуточной между *B. alba* и *B. ermani*. Она была собрана в 1826 г. Тюлэ и хранится в Париже в Гербарии Декандоля (Миддендорф, 1867).

На Полярном Урале *B. pubescens* во многих местах образует верхнюю границу леса. На западе Путораны этот вид также формирует леса в верхней части пояса, но все же *Larix gmelinii* поднимается на большую высоту (до 900 м). В северной части плато древесная береза выклинивается согласно снижению гор и ухудшению климата. Она лишь на 20–25 км распространена к северу дальше ели и едва заходит в зону лесотундры, тогда как лиственница идет на север еще 200 км. В центре плато Путорана древесная береза уже отсутствует.

В среднем течении Колымы *Betula platyphylla* – один из лесообразователей, а в нижней части этой реки, даже в зоне тайги (район пос. Черского), ее нет. В районе Магадана этот вид обычен на высоких крутых приморских склонах, соседствуя с луго-степеподобными группировками. В бассейне Пенжины она образует леса на горных склонах и ошибочно была принята там Н.Е. Кабановым (1974) за каменную березу. Г.Ф. Стариков (1958) называл ее пойменным деревом, но в поймах *B. platyphylla* не обитает.

Как и *B. pubescens*, при приближении к северному пределу распространения *B. platyphylla* мельчает. Подобно чозении, береза на Телекае вдвое и втрое мельче, чем близ пос. Марково. Из котловины с Телекайской рошей береза распространяется и далее на восток. Нам приходилось видеть гербарий древесной березы из района среднего течения р. Чанталъвеергын. Она встречена нами даже на Амгуэме немного южнее района труб, близ моста, но

уже в облике куста. В таком же виде береза обнаружена в верховьях Амгуэмы (Вульвыеем) близ оз. Эрвынай. Здесь береза растет вместе с ерником, образуя единую заросль до 0,5 м выс. на коренных породах на южном шлейфе горы. Место это очень хорошо прогревается. Несмотря на тесный контакт двух березок, гибриды их не обнаружены.

Район оз. Эрвынай по флоре является переходным от континентальной Чукотки к океанической, и древесная береза в виде куста, да еще в одном только месте, является лишним тому подтверждением. Вдоль небольшой речки над зарослями ивняков здесь возвышаются на 4-5 м отдельные деревца *Salix boganidensis*. Хотя их довольно много, они рассеяны на значительной площади, не образуя сомкнутых насаждений. Древесные ивы встречаются и во многих других районах, примыкающих на западе к Чукотскому полуострову. Иногда их очень мало. Например, близ оз. Экитыки встречено лишь одно дерево *S. alaxensis* 4 м выс. и несколько форм роста *S. bogadensis*, промежуточных между древесной и кустарниковой. Район этого озера имеет резко континентальный климат, но большое количество тепла используется на абиотический процесс — стаивание льда на озере площадью 20х2 км². Аналогичный процесс происходит в верховьях р. Амгуэмы (Вульвыеем) немного ниже устья р. Луковой, где тепло расходуется на стаивание гигантской (около 5 км дл.) наледи, перегораживающей пойму несколько сотен метров шириной. Это — дополнительный фактор снижения континентальности климата в данном районе. Поэтому здесь найдено единственное дерево чозении и одно дерево *Salix schwerinii*. Наледь возникла сравнительно недавно в связи с поднятием местности, повлекшим изменение гидрологического режима. Поэтому есть основания думать, что еще 2 тыс. лет назад здесь существовала крупная чозениевая роша и много древовидных ив.

Существует отчетливая параллель в случае с ивами на европейском северо-востоке и азиатском северо-востоке. В первом регионе распространены древесные ивы: *S. dasyclados* и *S. viminalis*, во втором — *S. udensis* и *S. schwerinii*. В обеих этих парах виды обособлены друг от друга нечетко, так как обычные деревья, совмещающие признаки обоих видов пары, некоторые вообще не поддаются точному определению. По характеру опушения органов обе пары видов представляют аналоги, и обе они являются лесообразователями. Однако на северо-востоке Европы ивовые леса из *S. dasyclados* — *S. viminalis* проникают вдоль рек в подзону кустарниковых тундр, тогда как на азиатском северо-востоке леса из *S. udensis* — *S. schwerinii* не выходят к северу из зоны лесотундры, хотя одиночные их экземпляры на Чукотке встречаются.

Если древесные формы на Чукотке представлены единичными ивами до 4 м выс., то это указывает на относительную континентальность местного климата и на большую вероятность встретить в данном районе другие признаки континентального растительного покрова. В океанических районах в наиболее благоприятных геосисте-

мах — поймах — наблюдаются ивы (*S. alaxensis*) с отдельными стволиками до 2 м выс. Такие деревца заметно возвышаются над средним уровнем ивняка. Они весьма обычны даже в глубине Чукотского полуострова, например на р. Уттаеюм в 40 км от побережья Северного Ледовитого океана.

В биологии древесных форм на севере много неизвестного. Приводились данные о несовместности семян с деревьями на полярном пределье. Однако известно, что семена, не всхожие в одном году, могут быть всхожими в другом. Об этом свидетельствует, в частности, молодняк, встречающийся близ северных пределов древесной растительности. Имеются старые и до сих пор не проверенные сведения об изменениях семян одного вида в разных условиях. Еще А. Миддендорф (1867) соглашался с представлением Шюбелера о том, что «семя растений, перенесенных далее на север, в течение первых двух или трех лет после посева увеличивается в величине и весе, а потом, будучи опять пересажено на прежнее место, столь же явно уменьшается; притом различие в этом отношении было тем сильнее, чем больше было различие в широтах между выбранными для опыта местностями» (с. 748). Наконец, совсем не изучены механизмы переноса семян в северных районах.

8.2. Кустарниковая растительность

Кустарники на Чукотке представлены очень широко, особенно в Континентальном округе, где они распространены на обширных площадях. Территории, на которых кустарники занимают 20-30 % площади нижних гипсометрических уровней, можно относить к подзоне кустарниковых (южных) тундр (Аврамчик, 1937). На этих территориях обычно массово представлен ольховник (*Alnus fruticosa*). В районах, примыкающих к лесотундре, на Чукотку заходит кедровый стланик, не образующий здесь мощных зарослей. Еще А. Миддендорф (1867, с. 346) писал, что «на левом берегу Анадыря граница кустарного кедра лежит под 65° с.ш.» Приблизительно на такой же широте или даже севернее кедровый стланик распространен вдоль р. Белой (притока Анадыря).

Как уже говорилось, мощные заросли кедрового стланика являются ботанико-географическим репером южной границы Чукотки, свидетельствуя об ее условности, так как изменение густоты и протяженности этих зарослей происходит очень постепенно.

Полученные при изучении захоронения киргизского мамонтика данные (Шило и др., 1983) свидетельствуют о том, что при похолоданиях во время каргинского межледникового кедровый стланик сокращался, а при потеплениях активизировался. При этом необходимо учитывать, что речь идет о межледниковых похолоданиях, т.е. сходных с современным похолоданием (малым ледниковым веком), при котором *Pinus pumila* в Анадырском крае и на Чукотке лидирует на севере и в горах перед другими хвойными. Имеются данные о том, что на севере Пенжинской губы даже в голоцене в периоды похолоданий количество пыльцы кедрового стланика снижается и сходит на нет (Стефанович и др., 1986). Сопоставление

с палеогеографическими данными, казалось бы, свидетельствует о том, что несмотря на активность кедрового стланика в Анадырском крае, его современное положение в ландшафтах находится в стадии деградации. Однако не исключено, что у кедрового стланика выработались физиологические расы, лучше адаптированные к суровым условиям (поскольку все становление этого вида шло в данном направлении).

Формацию кедрового стланика многие авторы относят к лесному типу растительности, некоторые считают кустарниковым. В сущности, правы и те, и другие, так как эту формацию можно расценивать и как лесную, и как кустарниковую. Она является примером неопределенности, переходным вариантом растительности, который в северной тайге могут составлять древесные и полудревесные формы роста (на нижних гипсометрических уровнях) и кустарниковые. Таким образом, в случае с кедровым стлаником существует тройная неопределенность: по форме роста, геоботаническая и ботанико-географическая.

Последний тип неопределенности характеризует и *Alnus fruticosa* как репер северной границы подзоны кустарниковых тундр. Эта граница проводится по пределам распространения крупных массивов ольховника не только на Чукотке, но и на Таймыре (Чернов, Матвеева, 1979; Южные тундры..., 1986). И там, и здесь она условна, так как размеры отдельных массивов и их частота изменяются в северном и восточном направлениях постепенно. Существует значительное региональное различие местоположения массивов ольховника. На западном Таймыре они расположены на увалах на торфяной дернине, а на Чукотке — в нижней части склонов гор. В резко континентальных районах Чукотки массивы ольховника обычны на шлейфах гор с мощной торфяной дерниной, отдельные его кусты и куртины встречаются на болотах и вдоль рек по краям надпойменных террас. Такое поведение ольховника расценивается как континентальный признак растительного покрова Чукотки, по которому проводится условная граница между кустарниковыми и типичными тундрами.

В резко континентальных районах широкое развитие мохового покрова в нижних частях гор сочетается с распространенностью заболоченных участков, несмотря на общегористый характер местности. Основу растительности ТЛЭ составляют ивняки, ольшатники, кустарниковые заросли ерника и багульника, кустарничково-осоково-моховые тундры и болота. В переходной полосе в хорошо укрытых с севера горами местах заметно, что ольховник агрессивнее ив. Так, в верховьях Амгуэмы, чуть ниже устья р. Луковой, на конусах выноса ивняки вытесняются массивами ольховника в среднем 3 м выс. Массивы ольховника распространены и на низких террасах в местах слияния рек. В этом районе заметно тяготение ольховника к аллювиям и пролювиям, хотя он ими и не ограничивается. По боковым долинам (по отношению к главной долине Вульвыеем — верховья Амгуэмы) ольховник скоро выклинивается, поскольку днище долины повышается, но парковые ивняки из *Salix alaxensis* идут несколько далее.

Восточнее границы геоботанических округов массивы ольховника в основном приурочены к щебнистым или слабоотторфованным нижним частям склонов гор, к тому же они разрежены и образованы низкими кустами. На шлейфах гор с сырыми, иногда закоряженными тундрами встречаются лишь отдельные чахлые кусты. Экспозиция склонов с ольховником может быть различной, но кусты располагаются на тех склонах, которые обращены в широкое межгорное пространство, в котором могут быть река, большое озеро или даже морская бухта, как например Эгвекинотская. Однако восточнее границы кустарниковых тундр имеются районы с крупными массивами ольховника, представляющими острова в подзоне типичных тундр. Такие острова связаны с общей ландшафтной обстановкой и являются индикаторами крупных геосистем с относительно континентальным режимом среды. В районе оз. Эрвынайгыттын существует широкая межгорная долина с одним бортом, обращенным на юг. Такая экспозиция обеспечивает долину дополнительным теплом, и несмотря на наличие озера площадью около 4 км², в ней существует относительно континентальный режим на данном отрезке. В нижней части склонов здесь хорошо выражен пояс субарктической растительности с мощным моховым ковром, с зарослями ерника и массивами ольховника. Последний произрастает и на шлейфах, и на болотах, хотя самые крупные его массивы находятся в нижней части склонов гор. Именно в них найдены континентальные виды *Oxycoccus microcarpus* и *Pinguicula villosa*.

Долина постепенно изменяет свое направление и, кроме того, неподалеку от оз. Эрвынайгыттын сливается с долиной р. Ирвенея. Вместо цельного южного макросклона долина последней реки создает ветровую трубу. Как только долина претерпевает легкий изгиб, субарктический пояс растительности исчезает. Ольховник остается в виде разрозненных массивов в нижних частях склонов гор. Они имеются вдоль всей долины вплоть до ее выхода на амгуэмскую равнину. Долина имеет на этом отрезке направление север-юг, и массивы ольховника соответственно расположены на западных и восточных склонах. В боковых долинах массивы существуют на южных склонах, но только близ выхода этих долин в долину р. Ирвенея. На склонах гор в последнюю долину ольховники поднимаются до 100 м. В ширину массивы достигают 300 м. Обычно они приурочены к неглубоким выемкам на склонах или находятся между выступами склона, протягивающимися сверху вниз.

В верхней части заросли парковые с сухой кустарничковой тундрой с обилием разнотравья между кустами и торчащими из дернины камнями. Среди ольховника до 2 м выс. имеются кусты *Salix lanata* ssp. *richardsonii* и *S. glauca*. Набор видов массивов включает *Dryas octopetala*, *Arctostaphylos alpina*, *Empetrum nigrum*, *Cassiope tetragona*, *Salix tschuktschorum*, *Arnica frigida*, *Artemisia furcata*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Carex rupestris*, *C. podocarpa*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Valeriana capitata*, *Papaver radiculatum*, *Polygonum vi-*

viparum, *Festuca altaica*, *Stellaria ciliatosepala*, *Minuartia arctica*, *Luzula tundricola*, *Pedicularis capitata*, *Rhododendron lapponicum* ssp. *parvifolium*, *Vaccinium uliginosum*, *Poa glauca*, *P. arctica*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Chamaerion latifolium*, *Kobresia myosuroides*, *Draba nivalis*. В нижней части массивы обычны столь густые, что через них трудно пробиться. К тому же моховая дернина здесь более мощная и влажная, на ней довольно высокие заросли ерника, багульника и голубики, а там, где эти заросли разрываются, появляются виды, отсутствовавшие в верхней части массива: *Saussurea tilesii*, *Nardosmia glacialis*, *Pedicularis amoena*, *Carex scirpoidea*, *Astragalus umbellatus*, *Arctostaphylos rubra*, *Senecio frigidus*, *Arctagrostis arundinacea*, *Dryas octopetala* ssp. *viscida*. В пределах массивов выделяется множество биогеоценозов, объединяемых контуром ольховника, который в свою очередь входит в субстратную геосистему ПЛЭ.

Целая серия ольховниковых островных массивов существует на Амгуэме в районе труб (приблизительно в 40–50 км от устья). Особенно крупный остров находится между 1-й и 2-й трубой на длинном низком выступе – останце террасы на южном склоне. Ольховник образует здесь заросль в виде пояса, причем кусты растут на различном субстрате: на песке, сухой и влажной гумусированной дернине, в болоте на торфяной дернине. Ниже по реке отдельные массивы ольховника имеются на крутых склонах. Последний из них находится на склоне высокой террасы под горой уже на выходе реки на равнину, тянущуюся до побережья Чукотского моря. Заметно, что местоположение последнего (самого северного) массива ольховника зимой хорошо укрыто снегом, а летом окутывается прогретым в долине воздухом.

Наиболее крупный массив ольховника в этом районе приурочен к юго-западному склону горы на выходе межгорной долины с ручьем Шумным в долину Амгуэмы. Межгорная долина представляет орографическую геосистему, а ее частью (геоморфологической геосистемой) является собственно долина ручья. У подножия склона в эту долину расположен парковый ивняк высотой 0,7–1,5 м из *Salix lanata*, *S. krylovii*, *S. alaxensis* с отдельными кустами ольховника, заливаемый в паводок. В нем растут *Artemisia tilesii*, *Oxyria digyna*, *Festuca altaica*, *Parnassia kotzebuei*, *Chamaerion latifolium*, *Merckia physodes*, *Trisetum spicatum*, *Leymus ajanensis*, *Aconitum delphinifolium*, *Anemone richardsonii*, *Poa malacantha*, *Allium schoenoprasum*, *Ranunculus nivalis*, *Polemonium acutiflorum*, *Saxifraga nelsoniana*, *Nardosmia frigida*. Субстрат здесь мелкозернистый с редкими камнями, средней увлажненности.

Подножие склона занято густым ивняком из *Salix krylovii* с кустами ольховника. В нем отмечены *Spiraea stevenii*,

Rubus arcticus, *Carex podocarpa*, *Equisetum arvense*, *Gentiana glauca*, *Calamagrostis purpureum* ssp. *langsdorffii*, *Viola epipsila* ssp. *repens*, *Linnaea borealis*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Vaccinium uliginosum*, *Betula nana* ssp. *exilis*, а из прежнего перечня – оксирия, аконит, овсяница. Выше ивняк быстро сменяется парковым ольшатником с обильной березкой и крупной голубикой, а также с *Salix lanata* ssp. *richardsonii*, *Ledum palustre*, *Polygonum tripterocarpum*, ерник образует сомкнутый густой покров до 30 см выс. Близ останцов кусты ольховника достигают 2,5 м выс., поодаль – до 1,5 м. На прогалинах между куртинами ерник низкий, стелющийся, но сомкнутый. В него вкраплены *Hieracium alpinum*, *Carex scirpoidea*, *Arctostaphylos alpina*, *Pedicularis capitata*, *Draba hirta*, *Valeriana capitata*, *Veratrum oxysepalum*, *Equisetum pratense*, *Cassiope tetragona*, *Salix glauca*, *S. reticulata*. Под кустами ольховника растут *Ribes triste*, *Pyrola rotundifolia* ssp. *incarnata*. На взлобках появились *Dryas octopetala*, *Cardamine digitata*, *Saussurea tilesii*, *Papaver* sp., *Thalictrum alpinum*, *Carex rupestris*, *C. bigelowii* ssp. *lugens*, *C. vaginata*, *Arctagrostis arundinacea*, *Saxifraga hirculus*. Почвенный слой имеет мощность до 20 см. С увеличением высоты возрастает роль арктоальпийцев, что связано прежде всего с меньшей рослостью ерника, голубики, багульника, в целом создающих субарктический напочвенный покров между куртинами ольховника. Однако выше 40 м над дном долины такой покров снова преобладает и арктоальпийцы практически исчезают, но появляется *Salix tschuktschorum*. Ольховник высотой до 2 м поднимается до 60 м над дном долины. Субарктический напочвенный покров с *S. krylovii* протягивается еще на 15 м вверх.

Приведенный профиль характеризует лишь участок склона горы, переходящего через нерезкий прилавок в склон долины ручья. Весь склон является геоморфологической геосистемой, в нижней части органически переходящей в такую же геосистему долины ручья. Нижняя ее часть представляет субстратную (гумусную) геосистему с весьма мощной дерниной, на которой существует серия субарктических биогеоценозов. Эта субстратная геосистема выглядит как пояс очень развитой по сравнению с окружением растительности. Однако это не настоящий пояс, а именно геосистемный. На высоте, где он хорошо выражен, но близ перегиба склона на другую экспозицию, причем юго-восточную (благоприятную в соляном отношении, но неблагоприятную из-за ветров с северной равнины), существует резкий переход этой геосистемы в каменистую (КДЛЭ). На экотоне имеются островки багульника, единичные кусты *Salix lanata*. Затем уже на голом каменистом субстрате склона 60° набор видов совершенно иной: *Dryopteris fragrans*, *Saxifraga punctata*, *S. bronchialis* ssp. *funstonii*, *Artemisia arctica*, *A. kruhsiana*, *A. glomerata*, *Spiraea*

stevenii, *Dracocephalum palmatum*, *Hierochloe alpina*, *Sedum roseum*, *Aster alpinus*, *Woodsia ilvensis*, *Polygonum laxmannii*.

Хотя ольховник можно рассматривать как индикаторный вид субарктической субстратной геосистемы, для которой характерно наличие мощной дернины, он образует массивы и на тощих почвах, сплошь пронизанных камнями, если тепловые условия местоположения это допускают. В таких случаях под ольховником встречаются горные виды (*Arnica frigida*, *Pachypleurum alpinum*, *Cnidium cnidiifolium* и др.), сильно разрастающиеся вследствие затенения. Под ольховником весьма обычна *Ribes triste*, отсутствующая в других местах.

За пределами Континентального округа в островах ольховника не встречается паразит этого вида *Boschniakia rossica*. Но *Lycopodium annotinum* ssp. *pungens* по совместной встречаемости с ольховником явно тяготеет к нему. В некоторых местах переходной полосы ольховник исчез, по-видимому, недавно, но названный плаун сохранился как более мелкое растение. К числу таких мест относятся южные склоны распадков близ Эгвекинота.

Некоторые массивы ольховника вдоль долины р. Амгуэмы находятся в подавленном состоянии. Они сильно разрежены, кусты в них мелкие. В других местах массивы состоят из крупных кустарников. На 162-м км трассы Эгвекинот-Иультин существует крупный парковый сфагновый ольшатник на западном склоне (40°) горы. В нем отмечены *Betula nana* ssp. *exilis*, *Polygonum tripterocarpum*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Diapensia obovata*, *Cassiope tetragona*, *Lycopodium annotinum* ssp. *pungens*, *Eriophorum polystachyon*, *Carex vaginata*, *C. bigelowii* ssp. *lugens*, *Salix lanata* ssp. *richardsonii*, *S. pulchra*, *Hierochloe alpina*, *Empetrum nigrum*, *Spiraea stevenii*, *Arctagrostis arundinacea*.

Восточнее этого района начинается собственно Чукотский полуостров, на котором ольховник встречается лишь на востоке. Крайне угнетенная его популяция имеется близ южной оконечности оз. Коолень. Разреженные массивы ольховника, иногда единичные кусты распространены в районе бухты Пенкигней. Ольховники на востоке Чукотского полуострова находятся ближе к аляскинским, чем к ольховникам долины Амгуэмы. Это обстоятельство, наряду с тем, что на востоке Чукотского полуострова были найдены американские древесные *Populus balsamifera* и *Viburnum edulis* (Катенин, 1980), могло бы быть истолковано в пользу американского происхождения восточнчукотских массивов ольховника, т.е. его миграции через Берингию. Однако Берингия затонула не позднее 10 тыс. лет назад. По имеющимся данным, даже на юге центральной Аляски после 10 тыс. лет ольхи было мало, но около 8,3 тыс. лет она начинает доминировать. Однако позднее ольха исчезает и восстанавливается осоковая тундра с участками горной тсуги и ситхинской ели (Heusser, 1983). Таким образом, нет особых ос-

нований считать, что восточнчукотская популяция ольховника происходит из Аляски. Скорее всего она имеет азиатское происхождение, поскольку известно, что во время климатического оптимума до Берингова пролива распространялись даже березовые редколесья (Hopkins, 1972). К северу от Пенжинской губы древесная береза датирована возрастом 8960±50 лет. Сходные даты имеют низы торфяников, в которых обильна пыльца ольховника (Стефанович и др., 1986). Авторы считают, что древесная береза росла здесь и ранее 10 000 лет назад.

В поверхностных слоях, отлагавшихся во время голоценового оптимума, близ мыса Дежнева была найдена даже пыльца ели (Тюлина, 1936). Однако во время голоценового оптимума на западе Берингии ель указывается предположительно (Гитерман, 1985). По-видимому, это указание основано на том, что в разрезе Дуванного яра на Индигирке в слоях, отлагавшихся 6300±60 лет назад, встречено пыльцевое зерно ели (Гитерман, 1985). В более восточных районах пыльца ели указывалась многими авторами. На р. Майн ель (*Picea ajanensis*) находили даже в живом состоянии, хотя и в виде очень мелких образцов (Сочава, 1933; Васильев, 1956). Едва ли можно предполагать, что ель была завезена туда человеком, но еще меньше оснований приписывать ее занос птицами. Поэтому мы выдвинули гипотезу (Кожевников, 19776), что ель пережила последнее оледенение на р. Майн (подобно тому как другой ее вид пережил это оледенение в глубине Аляски). Во время голоценового оптимума она вышла из убежища и расселилась по Чукотке. Наступившее затем похолодание уничтожило ее. Эта версия объясняет наличие пыльцы ели в голоценовых слоях Чукотки исходя из того, что пыльца эта не способна к дальнему переносу и современный ареал *P. ajanensis* находится приблизительно в 1500 км к югу от Анадырского края.

Находки на востоке Чукотки бальзамического тополя и калины представляются весьма загадочными. Единственным пока объяснением может быть предположение об их миграции с Аляски на последнем этапе существования Берингии, что увязывается с другими фактами. Например, наличием на о-ве Св. Лаврентия *Conioselinum chinense*, распространявшегося с Аляски на запад, но не успевшего достичь Чукотки (Young, 1971), и находкой на том же острове *Gentiana auriculata*, мигрировавшей через Берингию на восток, но не успевшей достичь Аляски. Таким образом, восточнчукотская популяция ольховника могла быть исходной для заселения Аляски, а не наоборот. Точную картину должны дать стратиграфические исследования.

В переходных от резко континентальных к океаническим районам встречаются огромные массивы ольховника. По протяженным южным склонам гор или складок ольховник поднимается вверх до 100 м или немного выше и замещается ивняком из *Salix lanata*. На нижних террасах здесь обычны кусты *Alnus fruticosa* ssp. *kamtschatica*, отличающиеся увеличенными размерами всех частей, особенно листьев. Этот подвид обычен и на южной

Чукотке, но в условиях приморского климата. Близ горы Дионисия в 25–30 км от г. Анадырь, в долинке ручья в предгорье была найдена группировка *Alnus fruticosa* ssp. *kamtschatica* – *Aruncus kamtschaticus*. Ольховник в ней выше 2 м, но его высота соответствует глубине долинки и постепенно уменьшается в связи с выходом долинки за пределы шлейфа на равнину и соответствующим уменьшением ее глубины. В числе кустарников в ней отмечены также *Salix krylovii*, *S. pulchra* var. *anadyrensis*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Rhododendron aureum*, *Ribes triste*, *Spiraea stevenii*; среди прочих видов – *Rubus arcticus*, *Trientalis europaea*, *Cnidium ajanense*, *Saussurea nuda*, *Sedum roseum*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena*, *Cerastium mutabile* var. *alpicola*, *Merckia physodes*, *Oxyria digyna*, *Aconitum delphinifolium*, *Carex podocarpa*, *Viola epipsila* ssp. *repens*, *Anemone richardsonii*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Draba hirta*, *Polygonum tripterocarpum*, *Polemonium acutiflorum*, *Saussurea nuda*, *Galium boreale*. Эта группировка является реликтовой. Ее аналоги существуют в подзоне северной тайги на р. Майн и южнее.

Кряж Дионисий представляет орографическую геосистему среди приморской равнины. На его склонах, обращенных на север, ольховника почти нет и даже ивняков очень мало. Но на южных склонах имеются крупные частые массивы ольховника в основном без примеси ив, нередко сомкнутые и превышающие 2 м, с низкокустарниковыми зарослями (до 30 см выс.) ерника, голубики, *Rhododendron aureum*. Они занимают большие площади в нижней половине склонов. В крупных массивах и здесь встречается *Aruncus kamtschaticus*. Имеются также разреженные, куртинные и низкие ольховники с кустарничковым наземным покровом или на щебне, или на хорошо гумусированных мощных почвах (более 20 см) с богатым набором видов, включающим *Lycopodium annotinum* ssp. *pungens*, *Phyllocladus coerulea*, *Anemone sibirica*, *Pedicularis langsдорffii*, *P. labradorica*, *Linnaea borealis*, *Salix chamissonis*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Claytonia acutifolia*, *Saxifraga nelsoniana* и др.

На щебнистом субстрате ольховник образует крупные куртины до 0,5 м выс. Между ними растут *Dicentra peregrina*, *Silene stenophylla*, *Polygonum laxmannii*, *Phlojodicarpus villosus*, *Cnidium ajanense*, *Festuca auriculata*, *Rhododendron kamtschaticum*, *Potentilla nivea* и другие горные виды. На одинокой горе Михаила ольховник также образует массивы. Но он отсутствует на заболоченной равнине, окружающей кряж Дионисия и гору Михаила.

Севернее Анадырского лимана ольховник нередко густо покрывает низкие увалы, являющиеся геоморфологической экосистемой. Однако на высоких увалах или грядах он растет только на их склонах, ассоциируясь с ортотропными ерниками.

Наследием голоценового оптимума на Чукотке являются и ивняки. По местоположению они разделяются на две категории: пойменные (долинные) и склоновые. Наибольшее развитие ивняки имеют в Южном районе Континентального округа, где они поднимаются на склоны гор до 200 м и обычны вне долин рек и ручьев на нижних гипсометрических уровнях. В Океаническом округе ивняки приурочены преимущественно к долинам и только иногда встречаются на шлейфах гор над нивальными нишами, образуя над ними козырек. По всей Чукотке ивняки массово обнаруживаются в гористых местностях, а на низменностях как на севере, так и на юге (за исключением южной Чукотки) они развиты очень слабо и только в глубоких впадинах. Даже на южной Чукотке массивы ивняков расположены в долинах, так что издали ландшафт кажется лишенным кустарниковой растительности.

В Континентальном округе вдоль рек и ручьев в условиях ПАЛЭ существуют высокие ивняки из *Salix krylovii*, *S. alaxensis*, *S. saxatilis*, *S. boganidensis*, *S. hastata* со значительной примесью *Alnus fruticosa* и *Ribes triste*, под пологом которых обычны *Anemone richardsonii*, *Linnaea borealis*, *Moehringia lateriflora*, *Thalictrum alpinum* и др. Иногда встречается древесная форма *Salix alaxensis* (до 4 м выс.); ольховник достигает такой же высоты. Галечниковое специфическое разнотравье весьма бедное по видовому составу. Его составляют *Aster sibiricus*, *Merckia physodes*, *Minuartia biflora*, *Polemonium acutiflorum*, *Erigeron humilis*, *Allium schoenoprasum* и др.

В Средне-Амгуэмском районе ПАЛЭ заметно подвержен влиянию северных ветров, о чем можно судить по положению ивняков, всегда располагающихся в укрытых с севера местах. Хотя район этот в целом является типично переходным в климатическом отношении, его ПАЛЭ в западной части не отличается от ПАЛЭ восточной части.

Ивняки составляют *S. alaxensis* и *S. krylovii*; изредка к ним значительно примешиваются *S. lanata* ssp. *richardsonii*, *S. hastata*; другие ивы вкраплены единично (*S. saxatilis*, *S. pulchra*, *S. boganidensis*). Выше 1,5 м ивняков нет; сплошной лентой вдоль русла ивняки не тянутся, а имеют характер отдельных массивов; обычно они травяные; их постоянными спутниками являются *Cardamine hyperborea*, *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Parnassia kotzebuei*, *Trisetum spicatum*, *Carex podocarpa*, *Artemisia tilesii*, *A. arctica*, *Polemonium acutiflorum*, *Merckia physodes* и другие мезофиты. Эти же виды составляют основу многоликих галечниковых лугов. Во многих случаях парковые ивняки на приречных галечниках, наипках или песках являются весьма старыми, но субстрат под ними регулярно обновляется во время паводков и мало отличается по экологическим показателям от открытых мест. Однако кусты задерживают диаспоры растений, переносимых водой, и поэтому набор видов в ивняках обычно богаче, чем на открытых пойменных субстратах.

Развитие прирусловых ивняков повторяет закономерность развития древесной растительности на северо-востоке Азии, только в другом масштабе. Ширина полосы прирусловых ивняков тем больше, чем шире дренируемая рекой территория, т.е. чем больше у нее проток и рукавов. Поскольку большинство рек Чукотки, текущих по широким межгорным впадинам, имеют протоки и рукава, то их сопровождают ивняки с очень сложным напочвенным покровом, представляющим комплексы биогеоценозов, связанных с расчлененностью приречной территории.

Иногда пойма с одной стороны реки занимает немного более 500 м, и на этом пространстве выделяется 35 различных биогеоценозов по выбранному профилю. Четкой последовательности в смене биогеоценозов не наблюдается, и, избрав несколько профилей, мы получаем различную чередуемость биогеоценозов, так как изменяется очередность и протяженность топографических выделов. Низкие ивняки говорят о весьма неблагоприятном местном климате. Вместе с тем среди сопутствующих видов в переходной полосе имеются континентальные, отсутствующие на Чукотском полуострове, где в межгорных долинах широко распространены ивняки до 2 м выс. Получается, что в одних случаях континентальность климата недостаточна для крупных ивняков, но допускает существование низкорослых дифференциальных видов. В других случаях континентальность достаточна для роста крупных ивняков, но континентальных видов в них нет. Парадокс заключается в том, что для высоких ивняков важна не только летняя континентальность местного климата, но и зимнее укрытие снегом. В местах, где не накапливаются мощные снеговые толщи, ивняки низкие, так как побеги, торчащие из-под снега, подвергаются корразии и отмирают. Поэтому высота ивняков на равнинных территориях обычно равна глубине долин. В предгорных районах хорошо прослеживается связь между развитостью ивняков и их укрытием. Долинки мелких рек и ручьев, выходящих из гор на равнину, представляют собой геоморфологические геосистемы, режим среды в которых неодинаков на всем протяжении, что заметно по развитости ивняков. Их высота увеличивается близ выхода долинки из гор. Здесь же встречаются виды, отсутствующие на других отрезках долинки. В истоках Канчалана (бассейн р. Южный Тадлеоан) в глубокой хорошо укрытой долинке небольшой речки имеется травяной ивняк (2 м выс.) (покрытие 100%, но в местах сплошной сомкнутости кустов травяной покров разрежен) из *Salix alaxensis*; в нем отмечены *S. lanata* ssp. *richardsonii*, *Trollius membranostylis*, *Anemone richardsonii*, *Aconitum delphinifolium* ssp. *anadyrense*, *Carex tripartita*, *C. podocarpa*, *Cerastium mutabile* var. *jenisejense*, *Galium boreale*, *Rubus arcticus*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Viola epipsila* ssp. *repens*, *Saxifraga nelsoniana*, *Polemonium acutiflorum*, *Moehringia lateriflora*, *Poa pratensis*, *Chamaerion latifolium*, *Oxyria digyna*, *Cardamine hyperborea*.

Ивняки вдоль небольших рек обычно флористически богаче ивняков вдоль крупных рек, паводок на которых мешает поселению растений. Характерно, что в некоторых районах, например в Экитыкско-Амгуэмском, реки выносят из резко континентальных районов множество диаспор, но несмотря на большую эффективность этого способа расселения в сравнении с другими, ПАЛЭ данного района имеет меньше дифференциальных видов, чем другие ЛЭ. Все же в соответствующих прибрежных условиях обнаруживаются такие виды, как *Equisetum pratense*, *Elymus confusus*, *Astragalus inopinatus* и др., найденные в районе ручья Шумного и ниже по Амгуэме. В этом районе основным субстратом ПАЛЭ являются пески с галькой. Большей частью пески не закреплены, поодаль от уреза воды они нередко залуговелые с парковыми ивняками, реже наблюдаются сухие замоховелые участки с редкими кустами ив.

В бассейне одной реки флористические различия ивняков часто очень существенны. В бассейнах разных рек наборы видов в пойменных ивняках еще более непостоянны; обычны случайные виды, т.е. такие, семена которых занесены сюда рекой и они смогли здесь развиваться.

В истоках Канчалана при слиянии Южного Тадлеоана и Яргины-ваам на галечнике с обилием песка в парковом ивняке с очень разреженным травяным покровом отмечены *Salix alaxensis*, *S. krylovii*, *S. hastata*, *S. boganidensis*, *Bromopsis pumpelliana*, *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Leymus ajanensis*, *Poa pratensis*, *P. malacantha*, *Chamaerion latifolium*, *Aster sibiricus*, *Stellaria fischerana*, *S. longipes* s.l., *Crepis nana*, *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Artemisia arctica*, *A. glomerata*, *A. borealis*, *Trisetum spicatum*, *Rumex graminifolius*, *Melandrium affine*, *Pedicularis sudetica* ssp. *interioroides*, *Pentaphylloides fruticosa*.

В пойменных ивняках иногда встречаются реликтовые бореальные виды: *Hierochloa odorata* ssp. *arctica*, *Parnassia palustris*, *Sanguisorba officinalis* и др. Однако таких видов в ивняках меньше, чем в других условиях обитания. Чаше они встречаются на востоке Чукотского полуострова, находящегося южнее Полярного круга. В пойменных ивняках в районе бухты Пенкигней отмечались названные бореалы, а также *Chrysosplenium alternifolium* ssp. *tetrandrum*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex membranacea*, *C. bicolor*, *Salix reticulata*, *S. polaris*, *Arctagrostis latifolia*, *Equisetum arvense*, *Anemone parviflora*, *Chamaerion latifolium*, *Polygonum viviparum*, *Aster sibiricus*, *Juncus castaneus*, *Allium schoenoprasum* и др.

Разнообразны во флористическом отношении и склоновые ивняки. Их образуют другие по сравнению с пойменными виды: *Salix glauca* - на сухих участках, *S. pulchra* - на влажных, *S. lanata* ssp. *richardsonii* - на умеренно влажных. К склоновым можно отнести также ивняки на шлейфах гор и на уступах над нивальными нишами.

В Континентальном округе по шлейфам гор обычны заболоченные осоковые ивняки вдоль мелких ручейков. Часто они составлены *S. lanata* ssp. *richardsonii* с примесью *S. boganidensis*, имеющей иногда облик многоствольного деревца до 4 м выс. Ивняки поднимаются на склоны гор выше ольховников, но не намного. На щебнистых субстратах они почти не встречаются. Под ивняками всегда хорошо выражен почвенный слой, т.е. они находятся в условиях ГЛЭ, в значительной мере его обогащая.

Набор видов в ивняках может быть очень различным. Он зависит больше от набора видов геоморфологической геосистемы, чем от условий, создаваемых ивняком. На левом берегу Амгуэмы у моста, на Ю-склоне (25–30°) в ложбину на склоне высокой надпойменной террасы описан разреженный низкий (50 см) ивняк из *S. glauca* с *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Arctostaphylos rubra*, *Aster alpinus*, *A. sibiricus*, *Androsace bungeana*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Allium schoenoprasum*, *Antennaria dioiciformis*, *Armeria maritima*, *Artemisia glomerata*, *A. kruhsiana*, *Astragalus alpinus*, *A. inopinatus*, *Cnidium cniidifolium*, *Cerastium mutabile* var. *alpicola*, *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *F. brachyphylla*, *Kobresia myosuroides*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Minuartia verna*, *M. macrocarpa*, *Luzula multiflora*, *Gentiana propinqua*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *S. nivalis*, *Sedum roseum*, *Polygonum laxmannii*, *Potentilla uniflora*, *P. emarginata*, *Silene repens*, *Thymus sibiricus*, *Pyrola rotundifolia*, *Pedicularis capitata*, *P. lapponica*, *Poa glauca*, *P. arctica*, *Smelowskia calycina* ssp. *integrifolia*, *Papaver microcarpum*, *Bromopsis pumpelliana*, *Senecio tundricola*, *Rumex graminifolius*, *Orthilia secunda* ssp. *obtusata*.

В этом перечне есть виды из соседних степоидов (смеловския, тимьян и др.) и типичные мезофиты, азиатские на пределе восточного распространения (астргал неожиданный) и американские на западном пределе (смеловския, горечавка).

В горных районах ивняки проникают дальше к северу, чем в равнинных, но и в них массивы становятся реже и мельче. Южнее перевала на Иультин ивняков очень мало, а склоновых и вовсе нет. Севернее этого перевала ивняки обнаруживаются лишь в очень укрытых долинах. В районе Чаунской губы крупные ивняки встречаются вдоль рек с врезанными долинками всего в нескольких километрах от побережья (в районе Апапельхино). Но в Ванкаремской низменности ивняков очень мало и они не превышают 1 м выс. даже в наиболее укрытых местах.

В Континентальном округе к кустарниковой растительности относятся ортотропные ерники, достигающие высоты 0,5 м. Ерники играют огромную роль в составе флоры. Они занимают все благоприятные местообитания, в значительной мере обедняя флору. В районе Телекайской роши и оз. Экитыки выявлено только 220–230 видов, тогда как в КФ Океанического района их число достигает 360.

С приближением с запада к границе Океанического округа роль ерников в сложении покрова уменьшается, т.е. их массивы становятся меньше по площади, реже по встречаемости, а главное ерник из ортотропного все чаще становится плагиотропным, т.е. стелющимся. В переходной полосе на хорошо прогреваемых местообитаниях ортотропные ерники встречаются в виде островков, в которых имеются такой же формы роста багульник и голубика. Однако по большей части здесь распространены плагиотропные ерники и стелющиеся или низкорослые формы багульника и голубики. Восточнее переходной полосы ортотропные формы всех трех видов неизвестны, хотя их наличие можно ожидать на юго-востоке Чукотского полуострова, где имеются ольховники. Характерно, что прямостоячая и стелющаяся формы ерника таксономически не различаются, а таковые багульника и голубики выделяются как особые подвиды, хотя их различия касаются только размеров органов. Прежние систематики не отличали *Betula exilis* Sukacz. от американской *B. glandulosa* Michx. (Herder, 1892), приравнивая ее к *B. nana* β *sibirica* Ledeb. Позднее *B. glandulosa* была принята за сложный таксон, видимо, гибридного происхождения *B. nana* ssp. *exilis* с одной из древесных берез (Hultén, 1971). В таком случае этот таксон гомологичен азиатской *B. divaricata*, а судя по описанию, неотличим от последнего вида, *B. divaricata* образует лишь мелкие кустарниковые вкрапления в резко континентальных районах. Еще один кустарниковый вид березы (*B. fruticosa* ssp. *extremiorientalis*) обнаруживается только редкими экземплярами на моренных буграх и склонах с разреженной ксерофильной растительностью, а также в условиях ГЛЭ в резко континентальных орографических геосистемах Континентального округа.

8.3. Кустарничковая растительность

Поскольку Чукотка – часть тундровой зоны, то кустарничковая растительность на ней является основной во всех территориальных подразделениях. По местоположению она может быть равнинной и горной. Однако такое деление очень нечеткое, поскольку характер растительности зависит не столько от местоположения, сколько от особенностей субстрата, формирующего среду. Еще А. Миддендорф (1867) отметил, что „на всех альпийских возвышенностях предел древесного произрастания служит сигналом другой растительности“ (с. 666). Это справедливо для лесных территорий, но не проявляется даже в тех районах, где лесной пояс замещен кустарниковым. Низкорослая растительность, распространенная выше кустарникового пояса в резко континентальных районах Чукотки, встречается и на одном уровне с кустарниковым поясом, и ниже его. Это объясняется совместным действием процессов на уровнях орографических, геоморфологических и субстратных геосистем.

Кустарничковая растительность, существующая на склонах гор в парковых ивняках, поднимается выше ивняков, практически не изменяясь. В континентальных и переходных районах нередко можно

видеть довольно четкую последовательность растительности снизу вверх: ольшатники – ивняки – кустарничковые тундры – горные тундры. Эта смена аналогична зональной смене растительного покрова, и, так же как в этой смене, в высотной последовательности нет четких границ, а при переходе ивняка в кустарничковую тундру ярус кустарников постепенно исчезает и остается кустарничковый, чаще кустарничково-моховой ярус.

Среди эдификаторных кустарничков, как и среди прочих, большинство имеет южные генетические связи, но произошли они, по-видимому, как и род *Dryas*, в гольцовом поясе северо-восточной Азии, который образовался здесь впервые в истории Земли в позднем миоцене (Баранова, Бискэ, 1976).

На каменистых склонах гор формирование кустарничковой растительности происходит в нижней их части, там, где движение обломков замедлилось. Обычно это сочетается с формированием мохового покрова, имеющего вид полос среди обломков пород. Растительность сгущается в местах концентрации мелкозема. Она составлена обычно кассиопеей, березкой, багульником, диапенсией, дриадой, в континентальных и переходных районах – *Salix tschuktschorum*.

В своем типичном облике кустарничковая растительность существует в условиях ГЛЭ, ТЛЭ и КДЛЭ, которые формируются на разных гипсометрических уровнях, в различных местоположениях. Имеются региональные различия в выраженности некоторых ЛЭ. Например, в Чанталском районе ГЛЭ развит в меньшей степени, чем в субконтинентальной полосе, т.е. участков, богатых гумусом, сравнительно немного, их индивидуальные контуры мелкие. Объяснить это можно сильным развитием мохового ковра на северных склонах гор и ксерофитной растительности на южных, так что ГЛЭ в основном сосредоточен на западных и восточных склонах, выраженных только в верхнем поясе гор вследствие направленности осей горной складчатости. Однако богатые гумусом участки имеются в данном районе на надпойменных террасах среди крупных ивняков, а также в Телекайской роще. Хотя эти участки отнесены к ПАЛЭ, как обновляемые паводком, фактически они являются промежуточными, по принципу неопределенности могущие быть отнесены и к тому, и к другому ЛЭ.

Растительность ГЛЭ составляют кустарничково-травяные (мезоморфные), отчасти кустарничково-моховые тундры, являющиеся начальным этапом дальнейшего развития мохового покрытия, ивняки из *Salix pulchra* или иво-ольшатники. В резко континентальных районах специфическими видами ГЛЭ являются весьма редкие в них, но восточнее имеющие более широкую экологическую амплитуду *Saussurea tilesii*, *Senecio frigidus*, *S. atropurpureus*, *Oxytropis maydelliana*, *Draba lactea*. На небольших участках ГЛЭ видовой состав сильно зависит от ближайшего окружения, поэтому в пределах ГЛЭ возможны различные комбинации, несовместимые по флористическим показателям, что, однако, следует расценивать опять же как результат слабой выраженности ЛЭ, всегда сопряженной с флористической гетерогенностью. К ГЛЭ

могут быть отнесены также участки пологих скатов в общем равнинной части местности, где гумусовый горизонт образуется в основном за счет лишайников и где развиваются лузелиериово-травянистые группировки. В районе Телекайской рощи описана лузелиериово-лишайниковая тундра с покрытием 95% под пологом склоном бугра на приречной равнине; микрорельеф мелкобугорчатый; почва влажная, хрящеватая, с гумусным горизонтом всего 2 см мощностью; в ней отмечены *Loiseleuria procumbens* (cop.²), *Betula nana* ssp. *exilis* (cop.¹), *Empetrum nigrum* (cop.¹), *Alnus fruticosa* (2 куста), *Calamagrostis lapponica*, *Polygonum tripterocarpum*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Chamaerion latifolium*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Hierochloa alpina*; распределение видов равномерное; участок граничит с заболоченной бугристой кустарничково-осоковой тундрой; по склону замещается пятнистой ерничково-вороничной тундрой с постепенным выпадением лузелирии.

Весьма характерна кустарничковая растительность и для условий ТЛЭ, которые в резко континентальных орографических геосистемах представлены очень широко. Возьмем пример из окрестностей Телекайской рощи. На бугристо-ямчатом пологом В-шлейфе имеется очень характерная для района кустарничково-моховая тундра с покрытием 100%, образованная *Ledum palustre* ssp. *decumbens* (cop.²), *Betula nana* ssp. *exilis* (cop.¹), *Cassiope tetragona* (cop.¹), *Salix pulchra*, *Polygonum tripterocarpum*, *P. historta* ssp. *ellipticum*, *Alnus fruticosa* (отдельные кусты), *Claytonia acutifolia*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex bigelowii* ssp. *lugens*, *C. vaginata*, *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus*.

В континентальных районах кустарничковые тундры в условиях ТЛЭ сохраняют реликтовые виды и являются „плацдармом“ для поселения ольховника, если этому соответствуют условия геоморфологической геосистемы. Близ оз. Экитыки, в нижней части 3-склона (20°) горы, в широкой ложбине наблюдалась кустарничково-сфагновая тундра (покрытие 100%) с *Alnus fruticosa* (отдельные кустики), *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Arctagrostis arundinacea*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Senecio kjellmannii*, *Polygonum tripterocarpum*, *Claytonia acutifolia*, *Oxycoccus microcarpus*, *Pinguicula spathulata*, *Salix pulchra*, *Carex vaginata*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*.

Кустарничковые тундры в условиях ГЛЭ также способствуют поселению ив в районах, где уже нет ольховника. В районе пос. Иультин у ручья Теплого, на ЮЗ-шлейфе низкой горы к ручью описана бугристо-пятнистая кустарничковая тундра с довольно частыми кустами *Salix krylovii* 30 см выс.; имеются мочажины и поверх-

ностные ручейки от подтаивания мерзлоты на склоне горы; бугры — сухие или влажные, сфагновые; пятна — сухие, суглинистые; в ней отмечены *Betula nana* ssp. *exilis*, *Loiseleuria procumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Phyllodoce coerulea*, *Artemisia arctica*, *Spiraea stevenii*, *Rubus arcticus*, *Gentiana glauca*, *Festuca altaica*, *Polygonum tripterocarpum*, *Carex nesophila*, *Viola epipsila* ssp. *repens*, *Lycopodium selago*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Nardosmia frigida*, *Luzula multiflora*, *L. nivalis*, *Trisetum spicatum*, *Arctagrostis arundinacea*.

На широких конусах выноса из распадков существуют характерные кустарничковые тундры, в которых поселяются *Salix krylovii*, *S. glauca*, *S. saxatilis* и другие ивы.

Во многих случаях кустарничковая растительность представляет переход к болоту, если она расположена во впадине, так как сама эта растительность обладает свойством задерживать воду, особенно если она сочетается с моховым покровом. К тому же в таких местах поднимается уровень мерзлоты. Близ оз. Экитыки, на заболоченном берегу небольшого озера, в осоково-кустарничково-моховой сырой тундре с покрытием 100% росли *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Salix pulchra*, *Polygonum tripterocarpum*, *Carex bigelowii* ssp. *lugens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Calamagrostis lapponica*, *Pinguicula spathulata*, рядом располагался осоковый ерник (*Betula nana* ssp. *exilis* + *Carex aquatilis* ssp. *stans*).

Характерным местоположением кустарничковой растительности в условиях ГЛЭ являются надпойменные террасы. В верховьях р. Вульвыеем близ устья р. Теплой, на низкой надпойменной террасе с кустарничковой тундрой (покрытие 70–90%), заливаемой в паводок, описана весьма характерная для данного местоположения растительность, представляющая экоклимат; микро рельеф мелкобугорковатый; почва гумусированная, аллювиальная, иловатая; в ней отмечены *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Kobresia myosuroides*, *Agrostis trinii*, *Festuca brachyphylla*, *F. altaica*, *Salix saxatilis*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Chamaerion latifolium*, *Leymus ajanensis*, *Hedysarum hedysaroides*, *Stellaria edwardsii*, *S. ciliatosepala*, *Hierochloa alpina*, *Tofieldia coccinea*, *Arnica frigida*, *Cassiope tetragona*; обилён лишайник *Nephroma* sp.

Поверхности незаливаемых в паводок надпойменных террас могут быть сырыми и сухими, ровными и осложненными микро рельефом. Нередко на них образуются медальоны — пятна голого суглинка — в результате выдавливания на поверхность пльвуна при замерзании

поверхностного слоя. Все это оказывает влияние на структуру и набор видов в кустарничковых тундрах, занимающих на равнинах — огромные площади. Однако среди них различаются участки с разными доминантами. Было отмечено, что границы, не обусловленные топографией, могут быть весьма различными. В.Б. Сочава и др. (1967) различают следующие переходы между ассоциациями: дискретный, мозаичный (с обочными вкраплениями), размытый и условный, когда наблюдается континуум. На надпойменных террасах зафиксированы все эти переходы, при этом с преобладанием размытых и условных границ фитоценозов.

На сухих или непостоянно влажных участках под кустарничковыми тундрами обнаруживаются подзолистые почвы. Нам представляется правильным предположение о том, что тундровые подзолистые почвы не являются реликтами бывших лесов. Оподзоливание может иметь место под ассоциациями лишайников, смешанных с эрикоидными кустарничками, в хорошо дренированной тундре, а палеопочвы с осветленными горизонтами не являются доказательством прежнего существования лесной растительности (Риньер, Угопини, 1982).

На склонах кустарничковая растительность может быстро изменяться в связи с трансформацией среды. Так, в верховьях р. Вульвыеем на 3-склоне в выемку моренной террасы с крутизной 15–20° имеется клочковатый *Cassiope* с обилием лишайников (покрытие 90%) в нижней части склона (этот случай — переходный от условий НЛЭ, о чем свидетельствует, кроме всего прочего, позднее цветение ряда видов) с *Cassiope tetragona*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Anemone sibirica*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Salix tschuktschorum*, *Hierochloa alpina*, *Carex podocarpa*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*; выше *кассиопея* изреживается и исчезает, появляется голубика, больше становится багульника и березки; в верхней части склона большие пятна шикши образуют полосу, над которой расположена полоса *Dryadetum*, выходящего на горизонтальную поверхность. Таким образом, на склоне 10–12 м выс. имеются 4 полосы: *Cassiope*, *Vaccinietum*, *Empetraetum*, *Dryadetum*; в последней полосе появляются *Arnica frigida* и *Carex rupestris* (эта полоса представляет уже КДЛЭ, переходящий наверху в КЭЛЭ).

Имеется много разновидностей кустарничковых тундр, очень богатых разнообразием. Обычно такие тундры находятся под каменистыми склонами гор, в верхней части шлейфа. На каменистом склоне происходит постоянное подтаивание мерзлоты, в результате чего талая вода стекает на шлейф. Эта вода практически дистиллирована. Постоянное ее воздействие снижает кислотность на шлейфе за счет механического выноса растворимых гуминовых кислот. Это и является причиной богатого набора видов. В качестве примера приведем состав видов из бугорковатой сырой кустарничково-моховой тундры с покрытием 100% на С-шлейфе горы Михаила близ г. Анадырь: *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Salix pulchra*, *S. fuscescens*.

Equisetum arvense, *Carex atrofusca*, *C. vaginata*, *C. misandra*, *C. bigelowii* ssp. *lugens*, *Eriophorum polystachyon*, *E. callitrix*, *Juncus biglumis*, *Saxifraga grandipetala*, *S. foliolosa*, *Pedicularis capitata*, *P. langsdorffii*, *P. labradorica*, *Melandrium apetalum*, *Tofieldia coccinea*, *Corydalis arctica*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta* ssp. *ellipticum*, *Claytonia acutifolia*, *Minuartia macrocarpa*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Empetrum nigrum*. Хвощ придает участку изумрудный оттенок. Рядом находится низкий разреженный пушицевый ольшатник. С другой стороны - сухая кустарничковая тундра с каменистыми выступами.

В других подобных местах в этом районе встречаются весьма сходные тундры, хотя и имеющие флористические отличия. В некоторых, например, встречаются *Rhododendron aureum*, *Anemone sibirica*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Phyllodoce coerulea*, *Cassiope tetragona*, *Parrya nudicaulis*, *Salix chamissonis*, *S. reticulata*, *S. lanata* ssp. *richardsonii*, *Saxifraga hieracifolia*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Thalictrum alpinum* и др.

На известьсодержащих породах в кустарничковых тундрах доминируют *Dryas integrifolia* и *Salix rotundifolia*. Так, в верховьях р. Гытхытхвэоуваам на каменистой сланцеватой россыпи известняков на водоразделе с р. Яираайкооль существует в основном кустарничково-лишайниковая кальцефитная тундра; местами в ней замоховелые участки с большим обилием *Dryas integrifolia* или *Salix rotundifolia*, кроме того, *Saxifraga eschscholtzii*, *S. nivalis*, *S. cernua*, *S. nelsoniana*, *S. hieracifolia*, *S. serpyllifolia*, *S. calycina*, *Salix polaris*, *Carex rupestris*, *C. nesophila*, *C. misandra*, *C. podocarpa*, *C. scirpoidea*, *Luzula nivalis*, *L. confusa*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta* ssp. *ellipticum*, *Potentilla uniflora*, *Cassiope tetragona*, *Acomastylis rossii*, *Senecio resedifolius*, *Eriophorum polystachyon*, *Hedysarum hedysaroides*, *Eritrichium villosum*, *Androsace ochotensis*, *Draba pilosa*, *D. subcapitata*, *Dryas octopetala* s. str. et ssp. *punctata*, *Valeriana capitata*, *Alopecurus alpinus*, *Novosieversia glacialis*, *Cardamine bellidifolia*, *Parrya nudicaulis*, *Arctagrostis latifolia*, *Saussurea tilesii*, *Astragalus umbellatus*, *Poa malacantha*, *Papaver macounii*, *Pyrola minor*, *Pedicularis capitata*, *P. kanei* ssp. *kanei*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Minuartia verna* ssp. *rubella*, *Bromopsis pumpelliana*. Подобная растительность очень обычна на востоке Чукотского полуострова, где широко распространены известняки.

Сопоставляя океанические и континентальные части Чукотки, легко видеть, что кустарничковая растительность в чистом виде больше характеризует вторые. В них встречаются участки с сомкнутой

голубикой, или багульником, или мелким ерником, или их смесью. Уже в переходной полосе такие участки весьма редки, преобладают смешанные кустарничковые тундры. При этом с увеличением океаничности появляются варианты кустарничково-луговинных тундр, т.е. таких, в которых разнотравье играет почти такую же роль, как и кустарнички. Имеются даже специфические доминанты - *Salix chamissonis* и *Rhododendron camtschaticum*, образующие луговинно-кустарничковые тундры, характеризующие океанические районы. В резко континентальных районах эти виды отсутствуют. Флористическое разнообразие луговинно-кустарничковых вариантов тундр очень велико.

Существуют многочисленные варианты кустарничковой растительности, переходной к болотной, поскольку сырые кустарничковые тундры по принципу неопределенности могут относиться и к болотам. К тому же и в несомненных болотах кустарнички часто являются важной составляющей растительности.

8.4. Болотная растительность

В основном эта растительность существует в условиях ТЛЭ, т.е. на местообитаниях с выраженным торфяным слоем и постоянным избыточным увлажнением. Однако имеются минеральные болота, особенно в поймах, в которых торфяного слоя нет. Кроме того, обычны участки с торфяным слоем, которые переувлажняются лишь при снеготаянии. В этот период они могут быть названы болотом, тогда как большую часть вегетационного периода являются тундрами. Таким образом, не существует четкого критерия для разграничения тундр и болот, и поэтому вводят бессмысленные категории заболоченных тундр или называют болота тундрой. Аналогичная проблема существует в северной тайге, где жонглируют названиями „заболоченная тайга” или „облесенное болото”.

Для континентальных районов Чукотки региональной особенностью является развитие мощных (до 30 см) и протяженных участков мохового покрова в нижних частях склонов гор и на шейфах. Особенно они развиты на северных склонах, но встречаются на любых, в том числе на южных. Моховой ковер резко континентальных районов отличается от такового океанических районов большей составляющей живых мхов. Зеленые и сфагновые мхи занимают примерно одинаковые площади. Существует предпочтение некоторых дифференциальных видов (Д-видов) по отношению к разным мхам. Так, массовая в районе *Pinguicula spathulata* и очень редкие *Oxycoccus microcarpus* и *Pinguicula villosa* обитают на сфагнах, тогда как массовый *Ranunculus lapponicus* - на зеленомоховых коврах.

Не все участки ТЛЭ представляют собой болота, хотя нижний слой мохового ковра всегда торфяной. В континентальных районах растительность в ТЛЭ составлена крупными массивами ольшатников, ерников, ивняков на склонах, проточные бугристые болота на конусах выноса, равнинные осоко-моховые, бугристо-мочажинные кустар-

никово-осоково-моховые болота и сырые тундры, пушицево-сфагновые болота на низких седловинах и пологих скатах, кочкарники. Некоторые болота на шлейфо-террасах пересыхают, на них встречаются *Novosieversia glacialis*, *Tofieldia coccinea*, *T. pusilla*, обильна *Loiseleuria procumbens*. Сухой ТЛЭ образуется на надпойменных террасах, где торфяная дернина мощностью до 30 см формируется при разложении кустарничковых (почти без мхов) тундр со сплошным покрытием. На первых надпойменных террасах обычны болота с крупными морозобойными пятнами суглинка или голых валунов.

Болотная растительность усиливает свое положение в ландшафте по мере расширения межгорных долин. При этом появляются новые болотные фации и новые виды, такие как *Saxifraga hirculus*, *Carex rariflora* и др. Болота с *C. aquatilis* ssp. *stans* желтеют пятнами в слабых депрессиях среди кустарничковых тундр.

В предгорьях характерными болотами являются бугристо-мочажинные, видовой набор которых включает *Andromeda polifolia*, *Arctagrostis arundinacea*, *Arctostaphylos alpina*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Carex bigelowii* ssp. *lugens*, *C. vaginata*, *Claytonia acutifolia*, *Cassiope tetragona*, *Eriophorum polystachyon*, *Empetrum nigrum*, *Juncus biglumis*, *Polygonum tripterocarpum*, *Pedicularis lapponica*, *Salix fuscescens*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*.

Кочкарники в континентальных районах часто покрыты обильным ерником. Близ Телекайской роши кочкарное сфагновое болото на низкой плоской седловине (покрытие 100%) образовано *Eriophorum vaginatum* (cop.³), *Betula exilis* (cop.²), *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Eriophorum polystachyon*, *Pedicularis lapponica*, *Calamagrostis lapponica*, *Carex vaginata*, *Salix fuscescens*, *Polygonum tripterocarpum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*.

В субконтинентальных (переходных) районах роль мохового ковра в нижних частях гор существенно уменьшается. Соответственно меньшую площадь занимают сфагновые покровы. Но на кочкарниках еще обильны кустарнички. На р. Вульвыеке в районе устья р. Ильвенекее на пологом (3°) шлейфе холма с кочкарником из *Eriophorum vaginatum* отмечены *Salix pulchra*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Carex bigelowii* ssp. *lugens*, *Andromeda polifolia*, *Senecio atropurpureus*, *S. tundricola*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Calamagrostis lapponica*.

Низинный ТЛЭ обогащен типично болотными видами (*Hierochloa pauciflora*, *Epilobium palustre*). Увеличивается роль кочкарников; огромные площади занимают гипсарктические олиготрофные бугристые болота на слабоволнистой поверхности дна межгорных долин. Однако болота встречаются на разных гипсометричес-

ких уровнях, даже близ вершин невысоких гор. Так, на горе Амгуэма на привершинной слегка наклонной террасе имеется бугристое с редкими голыми пятнами и мочажинами кустарничково-осоково-моховое болото с *Betula nana* ssp. *exilis*, *Carex bigelowii* ssp. *lugens*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachyon*, *Salix pulchra*, *S. fuscescens*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Juncus biglumis*, *Trizula wahlenbergii*, *Pedicularis sudetica* ssp. *albobiata*, *P. lapponica*, *Hierochloa alpina*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*.

Восточнее болота занимают шлейфы и нижние части пологих склонов гор, на которых в резко континентальных районах существуют кустарничковые массивы на моховых коврах. Кочкарники из *Eriophorum vaginatum* занимают огромные слабоаклонные (до 3°) площади надпоймы, терраса которой образована толщей суглинка. Местами встречаются крупнобугристые болота с густым ерником на буграх и сплошным покрытием *Carex aquatilis* ssp. *stans* между буграми. Крупнобугристые болота переходят в валиковые и бугристые (могильники). В верховьях р. Гытхытхвэуваам на шлейфе сопки в нижней части описано проточное бугристое кустарничково-осоково-сфагновое болото с *Carex aquatilis* ssp. *stans*, *Salix pulchra*, *Comarum palustre*, *Eriophorum polystachyon*, *Betula nana* ssp. *exilis*, на буграх - в основном *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Rubus chamaemorus*; выше идет бугристая кустарничково-осоково-моховая тундра с покрытием 100% с *Carex bigelowii* ssp. *lugens*, *C. rariflora*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Cassiope tetragona*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga hirculus*, *Salix pulchra*, *Juncus biglumis*, *Senecio kjellmannii*, *Pedicularis langsdoiffii*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Eutrema edwardsii*, *Pyrola rotundifolia*, *Nardosmia frigida*; в верхней части этого шлейфа - вновь проточное бугристое болото с *Tofieldia pusilla*, *Andromeda polifolia*, *Saxifraga hirculus*, *Melandrium apetalum* и др.

На шлейфах гор, образованных породами основного состава, происходит нейтрализация кислой среды в болотах. На материковой Чукотке таких гор нет, они появляются в основании Чукотского полуострова и распространены далее на восток до Берингова пролива. Видовой состав в нейтральных болотах существенно обогащен. Нейтрализация среды в болотах достигается не только путем поступления растворов с катионами кальция, но и промывкой субстрата талыми, практически дистиллированными водами. Это доказывается свойствами местоположения, когда боковой приток исключен, и наличием в растительности видов, устойчиво избегающих повышенного содержания катионов кальция, таких как *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Andromeda polyfolia* и др.

В истоках Канчалана на I надпойменной террасе р. Яргынываам (3-4 м выс.) описано бугристо-мочажинное болото с пятнами голой сырой гальки; на нем обитают *Salix pulchra*, *S. reticulata*, *S. saxatilis*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Saxifraga grandipetala*, *S. hirculus*, *S. foliolosa*, *Senecio kjellmanii*, *Pinguicula spathulata*, *Andromeda polifolia*, *Carex vaginata*, *C. scirpoidea*, *C. capillaris* ssp. *fuscidula*, *C. aquatilis* ssp. *stans*, *C. bigelowii* ssp. *lugens*, *Hedysarum hedysaroides*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Cardamine victoris*, *Arctagrostis latifolia*, *Nardosmia glacialis*, *Luzula tundricola*, *Baeothryon caespitosum*, *Tofieldia pusilla*, *Pedicularis capitata*, *P. oederi*, *Empetrum nigrum*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Dryas octopetala*, *Stellaria fischerana*, *Minuartia macrocarpa*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta* ssp. *ellipticum*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Juncus biglumis*, *Chamaerion latifolium*, *Rumex arcticus*, *Beckwithia chamissonis*.

Сходный набор видов существует на II террасе, возвышенной на 3-4 м над первой, на которой добавляются *Kobresia simpliciuscula* и *Carex gynocrates*.

Террасы эти окружены рукавами реки, и поступление на них воды откуда либо сбоку исключено. Болота существуют за счет атмосферной влаги и подтаивания мерзлоты. На них совместно обитают кальцефиты (сердечник Виктора, кобрезия, камнеломка крупно-пестная) и кальцефобы (березка, подбел, жирянка, гречишник эллиптический и др.), а также виды, предпочитающие нейтральную среду, судя по их тенденции обитать в условиях промывного режима тальми водами, по крайней мере на Чукотке (*Baeothryon*, *Senecio kjellmanii* и др.). Ряд видов, ранее считавшихся кальцефитами, в действительности являются базифилами, т.е. основной почвенный фактор их обитания - нейтральная среда, но там, где имеются почвы с избытком катиона кальция, они также растут. К таким видам относятся *Tofieldia pusilla*, *Eriophorum japonicum* (*Scirpus maximowiczii*), *Carex ledebouriana*, *Claytonia tuberosa*, *C. vassiljevii* и др.

Нейтральные болота, возникшие в результате промывания субстрата тальми водами, существуют только в Океаническом округе и в переходной полосе, где имеются многочисленные перелетывающие скежники и нижние части склонов не всегда покрыты мощным моховым покровом, скрадывающим воздействие талых вод, просачивающихся сверху, с каменистых склонов, на которых подтаивает мерзлота. В горах обычны фрагменты ТЛЭ с пятнами сырого голого суглинка или со множеством мелких ручьев, текущих от снежников. Растительность на них представляет варианты кустарничковых тундр, обогащенных флористически, на сериях ручейков (с *Beckwithia chamissonis*, *Saxifraga grandipetala*, *Juncus casta-*

neus, *Eriophorum medium* и др.) и бедных на почти горизонтальных поверхностях. В горах *Betula nana* ssp. *exilis* всюду мало обильна, кочкарников очень мало и они невелики по занимаемой площади. Сильная дробность фрагментов ТЛЭ часто является причиной их перехода к ГЛЭ и НЛЭ. Вдоль ручьев тянутся полосы кассиопо-моховых тундр, относимых к ТЛЭ по обилию торфа.

На предгорных шлейфах в межгорных впадинах обычны сложные кочкарно-бугристые болота, испытывающие подток талых вод с вышерасположенных каменистых склонов. На шлейфах нередки эвтрофные осоково-моховые болота с pH 5-6 или ивняково (*Salix pulchra*) - осоковые (*Carex aquatilis* ssp. *stans*) болота с pH 6-7. Видовой набор проточных эвтрофных болот шире, чем олиготрофных, хотя ценозообразователи общие для тех и других. Только *Betula exilis* обитает в бугристых и валиковых болотах с pH 3, здесь же имеются пятна сфагновых мхов. Трофность болот горного ландшафта тесно связана с химизмом тех горных пород, откуда идет подток грунтовых вод в болото.

На северо-восточной оконечности хр. Искатень на шлейфе (25°) горы Кымыней, обращенном к реке, в нижней части - бугристое ерничково-осоково-сфагновое болото, выше - бугристое ерничково-осоковое с покрытием 90% (с черными мочажинами, где обильны лишайники *Siphula* sp.; бугры 0.3-1 м, 30-40 см выс., часто вытянуты, местами отсутствуют, имеются болотистые ручейки): *Eriophorum polystachyon*, *Carex bigelowii* ssp. *lugens*, *C. vaginata*, *C. misandra*, *C. rariflora*, *C. rotundata*, *C. aquatilis* ssp. *stans*, *C. nesophila*, *Cassiope tetragona*, *Senecio kjellmanii*, *S. atropurpureus*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Salix pulchra*, *S. fuscescens*, *Hierochloa alpina*, *Eriophorum japonicum*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Lycopodium selago* ssp. *arcticum*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Beckwithia chamissonis*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Gentiana algida*, *Luzula wahlenbergii*, *Polygonum viviparum*, *P. tripterocarpum*, *Pedicularis oederi*, *P. sudetica* ssp. *albolabiata*.

Еще ниже имеется огромный кочкарный массив на пологом (2-3°) скате к р. Кымынейем протяженностью около 3 км; местами на нем небольшие сфагновые участки (несколько квадратных метров), есть также криогенные голые пятна; на нем отмечены *Eriophorum vaginatum* (cop.³-soc.), *E. polystachyon*, *Salix pulchra*, *S. fuscescens*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Rubus chamaemorus*, *Cassiope tetragona*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta* ssp. *ellipticum*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Pedicularis langsdoiffii*, *Carex bigelowii* ssp. *lugens*, *Nardosmia frigida*, *Pyrola* sp. (ver.).

Болотная дернина чутко реагирует на нарушение ее целостности. В понижениях разрыв дернины сопровождается усиленным ростом

пушиц, осок и злаков. На возвышенных местах он приводит к образованию красочных богатых группировок. Близ Конергино на приморской террасе имеется широкая полоса с сильно нарушенной торфяной дерниной (изъезжена колесным трактором, доставляющим воду в поселок); разреженный растительный покров в середине июля 1971 г. производил впечатление цветущего газона, включающего *Senecio congestus*, *S. atropurpureus*, *Polemonium acutiflorum*, *Artemisia tilesii*, *A. arctica*, *Aconitum delphinifolium*, *Saxifraga foliolosa*, *S. redowskii*, *S. cernua*, *S. radiata*, *S. nelsoniana*, *Gentiana glauca*, *Luzula wahlenbergii*, *L. tundricola*, *Eriophorum polystachyon*, *E. vaginatum*, *Taraxacum sibiricum*, *Koenigia islandica*, *Cochlearia arctica*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa malacantha*, *P. arctica*, *Rubus arcticus*, *R. chamaemorus*, *Salix pulchra*, *Stellaria ciliatosepala*, *S. crassifolia*, *S. longipes* s.l., *Melandrium apetalum*, *Festuca brachyphylla*, *Hierochloa alpina*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta* ssp. *ellipticum*, *Phippsia algida*, *Calamagrostis holmii*, *Nardosmia frigida*, *Valeriana capitata*, *Juncus castaneus*.

На низменностях Чукотки увалистый ландшафт обеспечивает существование различных по влагосодержанию, микро- и нанорельефу и оттенкам структур растительного покрова болот. В верхних частях увалов обычны кустарничково-осоково-моховые субарктические тундры с пятнами голого суглинка. Такие тундры подсыхают во второй половине лета, однако полностью лужицы не исчезают. Нижние части увалов заняты кочкарниковыми и бугристыми болотами. На низких речных террасах болота осоковые и ивнячково-осоковые; в широких ложбинах — проточные травяно-пушицево-моховые; в озерных впадинах обычны осоково-сфагновые болота. Во впадинах между увалами распространены нивальные болота, часто выделяющиеся в виде крупных черных пятен.

Близ р. Ванкарем в районе устья Рекуула в верхней части пологого склона увала описано сухое бугристое болото (выше кочкарника из *Eriophorum vaginatum*) с голыми пятнами суглинка (покрытие 90%); есть лужицы; в нем *Cassiope tetragona*, *Carex bigelowii* ssp. *lugens*, *C. aquatilis* ssp. *stans*, *Nardosmia frigida*, *Hedysarum hedysaroides*, *Luzula nivalis*, *L. wahlenbergii*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Salix sphenophylla*, *S. pulchra*, *Hierochloa alpina*, *Eriophorum polystachyon*, *E. vaginatum*, *Pedicularis sudetica* ssp. *pacifica*, *P. langsdoiffii*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta* ssp. *ellipticum*, *Senecio atropurpureus*.

Болота часто покрывают низменные берега озер. На спусках к озерам иногда имеются бугристые комплексы с большими лужами.

Торфяная дернина выходит к самому морю, которое, подмывая берег, обрушивает куски этой дернины на галечник. На низких террасах близ внешнего края нередко на торфяной дернине поселяются галофиты.

Приморские болота с засолением выделены в качестве пайдового ЛЭ (ЛЛЭ). Обводненные пайдовые болота обычно заселены *Carex aquatilis* ssp. *stans* и *Arctophila fulva*. Лайдовые ковровые лужайки образованы *Carex subspathacea*, *Puccinellia phryganodes* с обилием *Calamagrostis deschampsoides*. Маршевые лужи зарастают *Ranunculus pallasii* и *Hippuris tetraphylla*. Для озер характерны ржаво-бурые берега (приморская нивальность с фоном из той же *Carex subspathacea*, слабо развивающей вегетативные части и поздно цветущей). Галофильное разнотравье ЛЛЭ включает *Cochlearia arctica*, *Cerastium fischerianum*, *Sagina intermedia*, *Honckenya peploides* ssp. *diffusa*, *Leymus villosissimus*, *Dendranthema hultenii*, *Armeria maritima*, *Puccinellia tenella*, *Saxifraga rivularis*, *Carex ursina*, *Potentilla egedii*, *Senecio pseudoarnica*, *Lathyrus maritimus* ssp. *aleuticus*, *Angelica gmelinii*, а также *Salix ovalifolia*.

Субарктические кустарнички, а также многие травянистые на приморских болотах не встречаются. Однако на них обычны нивальные и луговинные виды (см. ниже).

8.5. Луговинно-нивальная растительность

Эта категория растительности легко подразделяется на две: собственно луговинную и нивальную, причем обе они существуют в специфических условиях обитания, соответственно ГЛЭ и НЛЭ. Вместе с тем и та, и другая имеют на Чукотке общую закономерность в распространении и экотопологическую целостность. В резко континентальных орографических геосистемах луговинно-нивальный комплекс растительности практически не выражен и большинство видов, его слагающих, отсутствуют или представлены очень малыми популяциями. Обусловлено это континентальностью климата, при которой в ландшафтах не сохраняются долго низовые снежники. В тех же районах, где они появляются, нивальная растительность тем не менее отсутствует. Объясняется это тем, что низовые снежники в долинах начали формироваться сравнительно недавно в связи с поднятием гор и нивальные виды, очевидно, не успели еще заселить образовавшиеся экониши.

Нивальный режим среды, формирующий близ наледей на реках, сказывается лишь в позднем оживании пойменных болот. Настоящая нивальная растительность начинает появляться только в восточной оконечности Континентального района. В окрестностях Телекайской роши в НЛЭ у наледей единично встречаются *Pleuropogon sabini*, *Phippsia algida*, *Deschampsia cespitosa* ssp. *borealis*, *Koenigia islandica*, *Ranunculus gmelinii*, *R. hyperboreus*, *Saxifraga hyperborea*. Близ восточной границы района в НЛЭ появляются *Alopecurus alpinus*, *Salix polaris*, *Ranunculus pygmaeus*, *Dodecatheon frigidum*, *Primula tschuktschorum*. В отличие от КДЛЭ здесь происходит не замена одних видов другими, а увеличение набора видов, связан-

ных с НЛЭ, а это оказывается следствием изменения климата от резко до умеренно континентального.

Типичная луговинная растительность в резко континентальных районах выражена крайне фрагментарно, так как имеющийся ГЛЭ в основном занят кустарничковыми тундрами. ГЛЭ охватывает участки слабо замощенных склонов (мхи полусухие, мелкие), обычно на высоте 150–200 м. К ГЛЭ можно отнести маленькие участки (до 10 м²) на бугорках расчлененного моренного плаща с пятнистой луазепериевой тундрой, окруженной кустарничково-лишайниковой тундрой; на таких участках обычны *Rhododendron lapponicum* ssp. *parvifolium* и нередко *Pinguicula spathulata*, более характерная для ТЛЭ. Фрагментарный ГЛЭ представляет весьма пестрый набор видов по их экологии, что связано с малой площадью отдельных местообитаний ГЛЭ; здесь обычны *Pedicularis kanei* ssp. *kanei*, *Arnica frigida* и *Claytonia acutifolia*, *Saussurea tilesii* и *Salix tschuktschorum*. В набор видов входят также *Carex nesophila*, *Oxytropis maydelliana*, *Astragalus umbellatus*, *Salix reticulata*, *Luzula multiflora* и другие редкие в континентальных районах виды.

Местообитания с луговинными видами, относимые к ГЛЭ, располагаются обычно в боковых долинах по отношению к крупной межгорной долине. Боковые долины можно рассматривать и как орографические геосистемы низкого порядка, и как геоморфологические высокого порядка. Важно лишь то, что режим среды в них отличается от такового в крупных долинах.

Характерно, что и участки НЛЭ, кроме околоналедных, имеются в долинах горных рек в некотором удалении от их выходов в крупные межгорные впадины. Узкие горные долины имеют крутой (порядка 50°) уклон к широкому межгорным впадинам, и на расстоянии 3–4 км от последних ивняки (уже только из *S. krylovii*) сходят постепенно на нет из-за долгого лежания вытянутых по долинам снежников, и здесь появляются мелкие по площади нивальные группировки. В некоторых переходных районах, например в долине р. Ирвнейвеем (бассейн Амгуэмы) в узких горных долинах сохраняются все лето длинные (по несколько сотен метров) и мощные (до 3–4 м) снежные толщи, частично фирновые или полуобледенелые. Около них развиваются луговины, обычны разорванные ивняки, но нет нивальной растительности. Эти снежники возникли относительно недавно в связи с поднятием Амгуэмо-Куветского массива, изменившим циркуляционные и тепловые отношения в рельефе.

В некоторых районах восточнее встречаются обширные участки выходов эффузивов рыжего цвета (как в хр. Искатень). На них и под ними на шлейфах развиты эвтрофные тундры, дриадовые луговины, богатые разнотравьем в результате обильного минерального питания и нейтральной реакции среды. На 32-м км трассы Эгвекинот-Иультин в долине горной речки на пологом Ю-склоне (15–20°) с поверхностным залеганием легко разрушающихся эффузивов имеется широкая пожбина с луговиной (покрытие 90%) с *Anemone richardsonii*, *Ranunculus nivalis*, *R. sulphureus*, *Sedum*

roseum, *Eritrichium villosum*, *Erigeron komarovii*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Aconitum delphinifolium*, *Thalictrum alpinum*, *Carex podocarpa*, *C. nesophila*, *Taraxacum sibiricum*, *Pedicularis capitata*, *Polemonium acutiflorum*, *Artemisia arctica*, *Senecio tundricola*, *Galium boreale*, *Trisetum spicatum*, *Festuca altai-ca*, *Salix arctica*, *S. chamissonis*, *S. polaris*, *S. rotundifolia*, *Cerastium mutabile* var. *jenisejense*, *Saxifraga nelsoniana*, *Polygonum viviparum*, *Epilobium anagallidifolium*, *Antennaria friesiana*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*. Эта луговина продолжается на выступ над пожбиной, где некоторые прежние виды сохраняются и появляются другие: *Merckia physodes*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Arctagrostis arundinacea*, *Salix reticulata*, *Hedysarum hedysaroides*, *Stellaria fischerana*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *Luzula multiflora*, *Oxyria digyna*; выше по склону лежит снежник, от которого происходит подток талых вод к описанным луговинам.

В этом же районе на нивальном склоне к речке (снег сходит ко второй половине июля) отмечены *Acomastylis rossii*, *Saxifraga serpyllifolia*, *S. nelsoniana* ssp. *porsildiana*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Salix polaris*, *Luzula nivalis*, *Carex nesophila*, *C. tripartita*, *Oxyria digyna*, *Lycopodium selago* ssp. *arcticum*, *Thalictrum alpinum*, *Draba lactea*, *Ranunculus nivalis*, *Taraxacum sibiricum*, *Artemisia arctica*, *Cardamine bellidifolia*, *Poa malacantha*, *P. arctica*, *Luzula multiflora*, *Trisetum spicatum*, *Eritrichium villosum*, *Cerastium mutabile* var. *alpicola*, *Cassiope tetragona*.

Эффект нейтрализации субстратов талыми водами под луговинной растительностью выражен еще сильнее, чем под болотной, поскольку в первой образуется меньше органики. Поэтому и на кислых горных породах эвтрофные луговинные тундры формируются на пологих склонах гор вдоль полос поверхностного стока, что, очевидно, связано с эффектом нейтрализации почв грунтовыми водами от подтаивания мерзлоты на вышерасположенных каменистых участках. Об отсутствии почвенного кальция (или его ничтожном количестве) свидетельствует соседство с этими тундрами ерников, которые в свою очередь соседствуют с ольховниками. Кроме того, кальцефобы растут и в составе самой эвтрофной растительности, это опять же *Betula nana* ssp. *exilis*, *Andromeda polifolia* и др. Значения pH воды в субстрате кальцефитных группировок обычно колеблется от 6 до 8, т.е. среда практически нейтральна. Таким образом, кальцефитные группировки в первую очередь являются ацидофобными (оксифобными).

Красочные луговины альпийского облика имеются в районе выходов известняков, где эвтрофный ГЛЭ может постепенно смениться эвтрофным ТЛЭ. В районе верховий р. Гытхытвэоуваам на пологом шлейфе к долине ручья, на плоском возвышении на перегибе склона в долину ручья (рядом, на ровном месте – ковриковая луговина из

Salix polaris) описана влажная замоховелая пышная луговина (покрытие 90%) альпийского облика (случай фрагмента ГЛЭ, переходного к НЛЭ): *Allium schoenoprasum*, *Saxifraga hie-racifolia*, *S. nelsoniana*, *Carex membranacea*, *C. podocarpa*, *Oxyria digyna*, *Claytonia tuberosa*, *Cardamine hyperborea*, *Juncus biglumis*, *Artemisia arctica*, *A. tilesii*, *Nardosmia frigida*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Corydalis arctica*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Melandrium apetalum*, *Erigeron humilis*, *Carex membranacea*, *C. podocarpa*, *Oxyria digyna*, *Anemone richardsonii*, *Poa paucispicula*, *Polemonium acutiflorum*, *Aconitum delphinifolium*, *Trisetum spicatum*, *Arctagrostis latifolium*, *Minuartia biflora*, *Eriophorum polystachyon*, *Cerastium mutabile* var. *jenisejense*, *Senecio kjellmanii*, *Thalictrum alpinum*; под этим сравнительно высоким разнотравьем — *Salix polaris* (cop.2). Существует категория растительности, промежуточная между кустарничковой и луговинной на эвтрофных участках шлейфов осып, поверхностях солифлюкционных террас и плоских седловин. Два последних типа местообитаний часто обширны и заняты кустарничково-осочково-моховыми эвтрофными тундрами с сухими пятнами голого суглинка. На пятнах весьма константными специфическими видами являются *Festuca vivipara*, *Chrysosplenium wrightii*, *Oxygraphis glacialis*, иногда *Minuartia rossii* ssp. *elegans*, *Sanguisorba officinalis*, *Potentilla biflora*, *Artemisia globularia*. Эти тундры очень богаты флористически. Их эвтрофность обусловлена перемешиванием субстрата при образовании голых пятен и выпотами на их поверхности кальцийсодержащих растворов, что приводит к улучшению минерального питания по всему контуру, содержащему голые пятна.

ГЛЭ существует также по широким полосам стока и в западинах на склонах сопки, где развиваются кустарничково-травянистые сомкнутые тундры, выделяющиеся изумрудной окраской на общем сером фоне, со специфическими видами *Coeloglossum viride*, *Woodsia glabella*.

Участки ГЛЭ легко идентифицируются по луговинной растительности, резко выделяющейся зеленым цветом на фоне серого или желтоватого окружения. Развитие луговинных тундр и расширение их площадей — результат не только ландшафтно-климатической обстановки, но в еще большей мере экологических процессов, поскольку существование ГЛЭ тесно связано с биогенной составляющей среды. Мезоморфные луговины (в том числе кустарничковые с обилием *Salix chamissonis*) способствуют образованию гумуса, улучшающего физические и химические свойства почв.

В субконтинентальных и южных районах Чукотки хорошо заметно, что луговинная растительность, как и нивальная, связана с мощностью снега, надуваемого зимой, и его быстрым стаяванием. Естественно, что снег концентрируется прежде всего в западинах и выемках, и если они обращены на юг, то стаявает в них быстро. Такие углубления всегда жизнерадостно зеленеют.

В районе оз. Янранай на ЮЗ-склоне (40°) осыпи в нижней части, над шлейфом с полосами курума имеется каровидная выемка с мезоморфной пышной луговиной (покрытие 100%, за исключением выбросов из нор суслика и торчащих камней); эту выемку окаймляют кусты *Salix krylovii* и *Pentaphylloides fruticosa*; *Festuca altaica* (фоновое), *Spiraea stevenii*, *Erigeron humilis*, *Carex podocarpa*, *Senecio tundricola*, *Oxyria digyna*, *Aconitum delphinifolium* ssp. *anadyrense*, *Artemisia arctica*, *Parnassia kotzebuei*, *Polygonum tripterocarpum*, *P. viviparum*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Salix reticulata*, *S. tschuktschorum*, *Cardamine digitata*, *Saxifraga nelsoniana*.

Выше предыдущего участка расположена влажная кустарничково-моховая тундра на уклоне 5-8° с покрытием 100% из *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Empetrum nigrum*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Beckwithia chamissonis*, *Claytonia acutifolia*, *Polygonum viviparum*, *P. tripterocarpum*, *P. bistorta* ssp. *ellipticum*, *Carex scirpoidea*, *C. vaginata*, *C. misandra*, *C. bigelowii* ssp. *lugens*, *C. podocarpa*, *C. nesophila*, *Pedicularis oederi*, *Luzula nivalis*, *Salix pulchra*, *S. nigrescens* ssp. *bryophila*, *Cassiope tetragona*, *Senecio kjellmanii*, *Astragalus umbellatus*, *Saxifraga foliolosa*, *S. nelsoniana*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Eriophorum polystachyon*, *Andromeda polifolia*.

Еще выше, на более буторковатой поверхности — парковый ольшаник с той же растительностью, но с меньшим числом видов разнотравья; добавляются *Papaver radicum* ssp. *occidentale* и *Nardosmia glacialis*.

С расширением долин уменьшается их котловинный эффект, в результате чего роль мохового покрова уменьшается, а луговинных сообществ — постепенно увеличивается. С появлением низовых снежников-перелетков обнаруживаются редкотравные подснежниковые группировки. В каровидных выемках на склонах надпойменных террас в переходной полосе дна покрыты луговинно-нивальной растительностью „прибитого облика“. В некоторых случаях среду целесообразно трактовать как субнивальную, поскольку, хотя здесь и накапливается нивальный ил, его мало. В этой обстановке формируется набор видов с весьма различной экологией.

В субконтинентальных районах встречаются „неделимые“ луговинно-ниральные группировки, но вместе с ними появляются и нивальные, поскольку и те, и другие связаны со снежниками, но первые являются боковыми по отношению к снежнику, а вторые — подснежниковыми. На р. Амгуэме в 10 км выше устья Матачингая на верхней части Ю-шлейфа (5°) горы встречена луговинно-нивальная тундра с покрытием 95% на влажной гумусированной почве 4 см мощностью, подстилаемой вязким суглинком светло-коричневого цвета, с *Cassiope tetragona* (куртины), *Nardosmia frigi-*

da, *Carex podocarpa*, *Salix polaris*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Polygonum viviparum*, *Artemisia arctica*, *Trisetum spicatum*, *Gentiana glauca*, *Pedicularis oederi*, *P. langsдорфii*, *Potentilla gelida* ssp. *hyparctica*, *Poa arctica*, *Arctagrostis arundinacea*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Saxifraga nelsoniana*, *Hierochloa alpina*, *Luzula unalaschkensis*. Данный участок является продолжением ряда нивальных сообществ вдоль подножия Ю-склона горы; ряд начинается подснежниковой группировкой, которая сменяется сообществом *Salix polaris* и затем – приведенное сообщество. Подснежниковая группировка с покрытием 40% включает *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*, *Carex podocarpa*, *C. tripartita*, *Saxifraga nelsoniana* ssp. *por-sildiana*, *Luzula unalaschkensis*, *Minuartia biflora*, *Poa paucispicula*, *Oxyria digyna*. Это – весьма характерный набор, к которому могут добавляться *Primula tschuktschorum*, *Rumex arcticus*, *Nardosmia frigida*, *Artemisia tilesii*, *Polemonium acutiflorum*, *Alopecurus alpinus*, *Trisetum spicatum*, *Phippsia algida* и др.

В океаническом округе ГЛЭ представлен широко и многообразно, что связано одно с другим и, следовательно, отражает влияние океанического климата. Растительность ГЛЭ составляют кустарничковые луговины (с обилием *Salix chamissonis*), мезоморфные луговины с доминированием *Festuca altaica* и *Carex podocarpa*, различные эутрофные варианты луговинных тундр и переходные к нивальным. Нередко к ГЛЭ можно отнести кустарничковые и сухие кустарничково-осочково-моховые тундры. Однако можно сделать вывод, что континентальный ГЛЭ – в основном кустарничковый, а океанический – преимущественно луговинный, т.е. кустарничково-травяной. При широкой распространенности существует ряд фрагментов ГЛЭ по влажности: от сухих до сырых. Имеются переходы ГЛЭ к любым другим ЛЭ, в особенности на шлейфах гор – основных местоположениях ГЛЭ с луговинами, которые являются конденсатором карбонатных соединений, мигрирующих со склонов гор, поэтому растительность многих фрагментов ГЛЭ эутрофна; в набор видов входят *Silene acaulis*, *Salix lanata* ssp. *richardsonii*, *S. rotundifolia*, *Carex membranacea*, *Eritrichium chamissonis*, *Dryas integrifolia* и др. Нередко ГЛЭ имеет незначительный моховой покров. Для набора довольно характерны, хотя и рассеянно, низкие кусты ив: *Salix saxatilis*, *S. pulchra*, *S. reticulata*, *S. arctica* и *S. glauca*. Характерные для океанического ГЛЭ виды: *Potentilla biflora*, *Salix reticulata*, *Carex ledebouriana*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Eritrichium chamissonis*, *Sanguisorba officinalis*, *Cardamine victoris*, *Ranunculus propinquus* ssp. *turneri*, *Claytonia tuberosa* и многие другие не встречаются вовсе в континентальных орографических геосистемах или очень редки там, несмотря на то что миграционные пути их лежали через эти районы. Менее специфич-

ными, но характерными для луговин видами являются также *Anemone sibirica*, *A. richardsonii*, *Carex podocarpa*, *Galium boreale*, *Aconitum delphinifolium* var. *paradoxum*, *Polemonium acutiflorum*, *Nardosmia frigida*, *Calamagrostis langsдорфii*, *Viola epipsila* ssp. *repens*, *Rubus arcticus*, *Oxyria digyna* и др.

В бассейне Амгуэмы (переходная полоса) еще весьма обычны луговины с кустарниками. Например, на р. Мараваам в 25 км от устья описана ивняковая луговина на подножии С-склона в долину, в которой *Salix krylovii* разрежена, но рядом есть ее массивчик (высотой до 1 м), в котором обильны *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорфii* и *Pentaphylloides fruticosa*; в луговине с покрытием 70% (как бы „прибитой“, что характерно для местных луговин) растения не достигают максимального развития и весьма рассеяны, отсюда значительная роль мхов и лишайников; в ней растут *Artemisia arctica* (cop.¹), *Polygonum tripterocarpum*, *Viola epipsila* ssp. *repens*, *Gentiana glauca*, *Carex nesophila*, *Spiraea stevenii*, *Rubus arcticus*, *Salix polaris*, *Trisetum spicatum*, *Luzula unalaschkensis*; эта луговина продолжается вверх по склону (25°), переходя в кустарничковую луговину с *Festuca altaica* и участием *Betula nana* ssp. *exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Salix pulchra*; здесь же имеется сухая ковриковая ивковая луговина: *S. polaris* (cop.²), *Aconitum delphinifolium*, *Polygonum tripterocarpum*, *Carex nesophila*, *Gentiana glauca*, *Cassiope tetragona*, *Poa arctica*, *Polygonum bistorta*, *Nardosmia frigida*, *Artemisia arctica*, *Saxifraga nelsoniana*, *Festuca altaica*, *Arctagrostis latifolia*, выше усиливается роль *Cassiope tetragona*, появляется *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*.

В горах луговины встречаются на различной высоте, но в основном в нижней половине склонов. Иногда их обнаруживают даже близ вершин невысоких гор, если имеется хорошее укрытие. Пятнистые тундры, являющиеся промежуточными по принципу неопределенности между луговинами и кустарничковыми тундрами, встречаются на платообразных вершинах низких гор первого ряда вдоль крупных долин.

В замкнутых с одного конца долинах луговины поднимаются выше, чем в сквозных. Обычно они сочетаются с кустарничковыми тундрами, богатыми разнотравьем, и образуют сплошной мезоморфный растительный покров до высоты 300–400 м, в котором имеются щебнистые и каменистые плечи.

В осевой части хр. Искатень, близ 32-го км трассы, на Ю-склончике (1.5 м выс.) с уступа солифлюкционной терраски в средней части пологого склона сопки имеется луговина с покрытием около 100%. В ней отмечены *Delphinium brachycentrum* ssp. *maydellianum*, *Salix reticulata*, *Cardamine hyperborea*, *Oxyria digyna*, *Anemone parviflora*, *A. richardsonii*, *Acomastylis rossii*, *Carex podocarpa*, *Saxifraga hirculus*, *S. nelsoniana*, *Pedicularis capitata*, *P. oederi*, *P. su-*

detica ssp. *pacifica*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *P. viviparum*, *Oxyria digyna*, *Senecio tundricola*, *Poa malacantha*, *P. paucispicola*, *Artemisia arctica*, *Eritrichium villosum*, *Cerastium mutabile* var. *jenisejense*, *Papaver* sp., *Salix polaris*, *Arctagrostis latifolia*, *Erigeron humilis*, *E. komarovii*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Claytonia acutifolia*, *Silene acaulis*; ниже следует дриадовая тундра с покрытием 80%.

Морские воздушные массы над равнинами проникают далеко в глубь суши, способствуя сохранению снежников. В некоторых местах на севере Анадырской низменности снежники, расположенные в верхней части гор, преобразовались в эмбриональные леднички, от которых летом существует постоянный поверхностный ток талых вод. Некоторые такие снежники-леднички полужасыпаны обломочным материалом. В истоках Канчалана на Ю-склоне сопки в верхней части близ подножия высоких скал лежит многолетний снежник, на подтоке от которого находится альпийская луговина: *Arctagrostis latifolia* (cop.³), *Polemonium acutiflorum*, *Rumex arcticus*, *Artemisia tilesii*, *A. arctica*, *Veratrum oxysepalum*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. cernua*, *Rubus arcticus*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Galium boreale*, *Nardosmia frigida*, *N. glacialis*, *Salix lanata* ssp. *richardsonii*, *Ribes triste*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Chamaerion angustifolium*, *Chrysosplenium alternifolium* ssp. *tetrandrum*, *Spiraea stevenii*, *Cerastium mutabile* var. *caespitosa*, *Poa malacantha*. Подобные высококотравные луговины очень редки даже в более южных районах Анадырской низменности. Они видны как зеленые пятна на расстоянии 8 км.

НЛЭ в приморской половине этой низменности представлен многообразно, но в сравнении с более восточными районами Чукотки существенно меньше. Отличием этого НЛЭ от восточного является редкость подснежниковых редкотравных группировок, поскольку летующих из года в год снежников мало. Большинство нивальных луговин имеет облик, говорящий о том, что снежники исчезают ко второй половине лета. Как правило, нивальные группировки — богатые в видовом отношении и часто представляющие единые луговинно-нивные сообщества (черта переходности климата), вытянутые вдоль сдвигавшегося края снежника.

В истоках Канчалана на Ю-склоне (террасированном) сопки у подножия скалистого уступа (8 м выс.) расположена влажная нивальная луговина, переходящая на расстоянии 5–8 м от основания скал в мезоморфную луговину с кустами ив; на всем контуре отмечены *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*, *Rumex arcticus*, *Saxifraga foliolosa*, *S. nelsoniana* s. str. et ssp. *porsildiana*, *Eriophorum polystachyon* s. str. et var. *triste*, *E. medium*, *Salix polaris*, *S. pulchra*, *S. chamissonis*, *S. lanata* ssp. *richardsonii*, *Pedicularis oederi*,

P. capitata, *P. sudetica* ssp. *pacifica*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Carex tripartita*, *C. nesophila*, *C. aquatilis* ssp. *stans*, *Nardosmia frigida*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Taraxacum sibiricum*, *Arctagrostis latifolia*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *P. viviparum*, *Poa malacantha*, *Artemisia arctica*, *Dianthus lapponica* ssp. *obovata*, *Tofieldia coccinea*, *Polemonium acutiflorum*, *Cassiope tetragona*, *Claytonia acutifolia*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Rhododendron camtschaticum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Gentiana glauca*, *Polygonum viviparum*, *Senecio tundricola*.

На нижних гипсометрических уровнях в этом районе НЛЭ встречается у озер, по берегам которых долго сохраняются снежники.

Характерным местоположением луговин в Океаническом округе являются невысокие склоны элементов подгорного рельефа (террас, хопмов, расчлененных шлейфов и т.д.). Луговины на них очень различны флористически, хотя имеется ряд более или менее общих видов.

К ГЛЭ относятся также обширные сусликовины с мезоморфной растительностью, часто включающей крупные топодемы *Ranunculus affinis*. Растительность и набор видов на сусликовинах чрезвычайно разнообразны.

Более бедны луговины на песчаных норах в северных низменностях. На них существует высокотравье с покрытием 100% из *Arctagrostis arundinacea* (cop.³-soc.), *Poa malacantha*, *Calamagrostis holmii*, *Polygonum tripterocarpum*, *Senecio atropurpureus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Artemisia arctica*, *Luzula confusa*, *Salix sphenophylla*, *Claytonia acutifolia*.

Характерной ландшафтно-климатической чертой низменных районов является распространенность фрагментов ГЛЭ на почти горизонтальных поверхностях верхних частей расчлененных высоких надпойменных террас, где они представляют переходный этап от КЭЛЭ к ТЛЭ. В таких условиях встречаются участки, покрытые простратным почти сомкнутым багульником или ерником, но чаще в них наблюдаются луговины, в которых концентрируется множество видов, отсутствующих в других условиях среды, часто редких для района: *Salix reticulata*, *Carex misandra*, *Astragalus umbellatus*, *Saussurea tilesii*, *Lycopodium selago*, *Dryas octopetala* и др. Многие луговины имеют фон злаков, причем в северных низменностях преобладает арктополевица, в южных — вейник Лаугсдорфа.

На севере Ванкаремской низменности, в 20–30-километровой приморской полосе ГЛЭ формируется по типу медальонных тундр, но в значительно большем масштабе. Огромные площади плоских увалов здесь покрыты почти сплошными криогенными вспучиваниями мелкозема с кустарничково-травяными, иногда кустарничково-осоково (*Carex bigelowii* ssp. *lugens*)-моховыми с большими пятнами голого мелкозема тундрами. Доминирует *Arctogrostis arundinacea*, обычны *Salix sphenophylla*, *Oxytropis may-*

dellicana, *Nardosmia frigida*, *Astragalus alpinus*, *Artemisia arctica*, *Rhododendron camtschaticum*, *Papaver hultenii*, *Saussurea angustifolia*. Эти тундры, являющиеся луговинными, представляют высокоарктический тип растительности, характеризующий данный район.

Некоторые луговинные тундры являются производными от кустарничково-осоково-моховых тундр с покрытием до 80%, в которых происходит вспучивание грунта. Эти тундры богаче видами, в том числе кустарничков. В них обитают *Salix sphenophylla*, *S. phlebophylla*, *Carex bigelowii* ssp. *lugens*, *Rhododendron camtschaticum*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Hierochloa alpina*, *Armeria maritima*, *Oxytropis mertensiana*, *O. nigrescens* ssp. *bryophylla*, *O. maydelliana*, *Artemisia furcata*, *Pedicularis kanei* ssp. *kanei*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Androsace ochotensis*, *Polygonum viviparum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Luzula nivalis*, *Minuartia macrocarpa*, *Poa malacantha*, *Senecio atropurpureus*, *Valeriana capitata*, *Astragalus alpinus*, *Festuca brachyphylla*, *Calamagrostis holmii*, *Antennaria friesiana*.

В Ванкаремской низменности НЛЭ по типу местности может быть назван низинным, как и в других приморских равнинах. Естественно, что близ северного побережья НЛЭ распространен очень широко и при этом весьма стабилизирован во флористическом отношении, так как огромные поля снега в понижениях между увалами едва ли стаивают даже в исключительно теплые годы. Набор нивальных группировок включает все существующие варианты. Кроме того, близ границы с приморской полосой имеются даже нивальные литоральные тундры по водотокам на склонах в пойму р. Ванкарем в 10 км от лагуны. Днище таких ложбин имеет ржавый цвет. Фон создает *Carex subspathacea*. Эти тундры свидетельствуют о голоценовой трансгрессии, во время которой уровень моря поднимался на несколько метров.

В более южных районах НЛЭ также расширяется к востоку от Амгуэмы, соответственно качественному изменению ГЛЭ. На западе Средне-Амгуэмского района к концу лета практически не остается снежников, тогда как на востоке многие из них летуют. Элементы НЛЭ появляются на равнинах, по долинам ручьев. В районе выходов известняков обычен карбонатный НЛЭ с обилием *Ranunculus propinquus* ssp. *turneri*, *Allium schoenoprasum*, *Sibbaldia procumbens*, *Epilobium anagallidifolium* и др. Лук становится преимущественно нивальным видом, в отличие от более западных районов, где он нередок на ксероморфных склонах. НЛЭ может находиться в любых местоположениях и сменять любой другой ЛЭ в типичном для него местоположении. Несмотря на неоднородность положения в ландшафтах, НЛЭ очень легко узнается по иловатому мелкозему и аспекту растительности. Последняя очень неустойчива в отношении наборов видов даже для однотипных местообитаний, хотя существует ядро нивальных видов, покрытие которых чрезвычайно варьирует, а число прочих видов обычно превышает число

видов ядра. К Д-видам относятся *Dodecatheon frigidum*, *Minuartia biflora*, *Stellaria irrigua*, *Acomastylis rossii*. Распространенным местоположением НЛЭ являются нижние участки шлейфов гор с низкотравной растительностью „прибитого облика“, состоящей из хионофильных видов. Нивальный наилок обычен также на галечниках рек и даже на щебнистых склонах гор, где существуют группировки с доминированием *Poa paucispicula*.

Многие снежники стаивают к концу лета, оставляя на своем месте бурые пятна (типичный НЛЭ). Редкотравные нивальные группировки под ними очень разнообразны по структуре, хотя их флористическое ядро меняется мало. Среди вариантов нивальной растительности очень обычны хвощовые луговины.

В верховьях р. Гытхытхвэуваам благодаря наличию кальциевых и некальциевых ландшафтов разнообразие нивальных луговин очень велико. Это связано и с тем, что район граничит с Ванкаремской низменностью, в которой зимой господствуют ветры с севера. Они наносят сюда много снега, образующего в подветренных местах мощные толщи.

Специфический тип нивальных луговин представляют коврики из полярной ивы. На участке в нижней части скального останцового массива такая ивово-моховая луговина составлена *Salix polaris* (cop.³), *Saxifraga cernua*, *Poa arctica*, *Novosieversia glacialis*, *Luzula confusa*, *Oxyria digyna*, *Papaver lapponicum*, *Nardosmia frigida*, *Calamagrostis lapponica*, *Ranunculus nivalis*, *Chrysosplenium alternifolium* ssp. *tetrandrum*, *Stellaria monantha*, *Potentilla gelida* ssp. *hyarctica*, *Polemonium acutiflorum*, *Valeriana capitata*.

Снег забивает целиком узкие горные долины. Его долгое стаивание создает нивальную ситуацию на выходе долины, где концентрируется нивальный наилок. В верховьях р. Гытхытхвэуваам в долине горного ручья близ выхода в межгорную долину описана пойменная нивальная хвощово-моховая луговина (8х5 м²) на плотном аллювии (ее покрытие 90%); в ней *Equisetum arvense* ssp. *boreale* (cop.²), *Allium schoenoprasum* (cop.¹), *Carex podocarpa* (cop.¹), *Salix polaris* (cop.¹), *Ranunculus propinquus* ssp. *turneri*, *R. nivalis*, *R. pygmaeus*, *Sibbaldia procumbens*, *Epilobium anagallidifolium*, *Carex tripartita*, *C. aquatilis* ssp. *stans*, *C. membranacea*, *C. nesophila*, *Salix chamissonis*, *Rumex arcticus*, *Trisetum spicatum*, *Nardosmia frigida*, *Polemonium acutiflorum*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Poa malacantha*, *Juncus biglumis*, *Artemisia tilesii*, *Viola epipsila* ssp. *repens*, *Saxifraga nelsoniana*, *Primula tschuktschorum*, *Cardamine hyperborea*.

Огромные снежники сохраняются все лето в южной части цепей хр. Искатень. Под ними существуют подснежниковые редкотравные луговины. Они являются хорошим примером растительности, формируемой под давлением одного мощного фактора (который, конечно, может быть разложен на ряд факторов). Набор нерегулярных видов отдельных местообитаний НЛЭ зависит от ближайшего ландшафтного

окружения. Если снежник, лежащий у подножия склона, очень большой и стаивающий к концу лета или летующий, то близ него растительность тесно связана с нанорельефом и включает по крайней мере с десятков хорошо оконтуриваемых фитоценозов. Воздействие даже огромных снежников на растительный покров проявляется в полосе не более 3-7 м вдоль его нижнего края. Влияние снежника на растительность над ним вовсе не выражено. Обычные комплексные нивально-луговинные группировки, не слагающие по наборам видов какой-либо тип из-за сильной variability.

Несмотря на мощный нивелирующий фактор, растительность может сильно различаться в структурном и флористическом отношении. Различия возникают как в результате саморазвития группировок, так и из-за привноса элементов из окружения. Подснежниковые группировки можно рассматривать как хорошую модель того, что сходство растительности всегда очень относительно. Фактически растительность любого участка неповторима.

На восточной оконечности Чукотского полуострова, особенно на юго-востоке, луговинный комплекс включает серию отсутствующих на западе полуострова видов. Отдельные из них имеют американские ареалы и на Чукотку едва заходят (*Primula egaliksensis*, *Hedysarum americanum*), но некоторые распространены в приморских районах юга Магаданской обл., хотя отсутствуют на большей части Чукотки, в том числе на южной (*Chamaepericlimenum suecica*, *Selaginella selaginoides*). В целом же луговины вполне характерны для Чукотки. В бухте Пинкигней на бутре 2,5 м выс. на краю конуса выноса близ морского побережья описана злаково-кустарничковая луговина на торфянисто-перегнойной почве с галькой. Фоновым видом выступает *Chamaepericlimenum suecica*, кроме того, в ней растут *Empetrum nigrum*, *Chamaerion angustifolium*, *Poa arctica*, *Gentiana auriculata*, *Artemisia arctica*, *Arctagrostis latifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca brachyphylla*, *Trisetum spicatum*, *Linnæa borealis*, *Rubus arcticus*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Hierochloa odorata* ssp. *arctica*. По соседству, в злаково-разнотравной луговине некоторых из названных растений нет, но добавляются *Pyrola minor*, *Sedum roseum* ssp. *atropurpureum*, *Phyllodoce coerulea*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Festuca altaica*, *Salix chamissonis*, *Polemonium acutiflorum*, *Carex podocarpa*, *Nardosmia frigida*, *Gentiana glauca*.

В других склоновых луговинах встречаются *Saxifraga hie-racifolia*, *Aconitum delphinifolium*, *Parnassia palustris*, *Gentiana propinqua*, *Solidago multiradiata* ssp. *compacta*, *Dodecatheon frigidum*. Во влажной луговине собран чукотский эндемик *Cardamine sphenophylla* (Юрцев, 1972). Характерны скальные приморские луговины, включающие *Cystopteris montana*, *Salix polaris*, *Festuca altaica*, *Solidago multiradiata* ssp. *compacta*, *Salix reticulata*, *S. pulchra*, *Parnassia kotzebuei*, *Dryas integrifolia*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Polygonum bistorta*

ssp. *ellipticum*, *Galium boreale*, *Gentiana auriculata*, *Artemisia arctica*, *Saxifraga nelsoniana* s. str. et ssp. *porsildiana*, *Botrychium lunaria*.

Луговинно-нивальная растительность на Чукотке демонстрирует четкий процесс дивергенции, связанный с абиотической составляющей среды. Наряду с неделимыми луговинно-нивальными сообществами имеется большое разнообразие как луговинных, так и нивальных сообществ и агрегаций. На примере луговинно-нивального комплекса прослеживаются принцип неопределенности, разрыв непрерывности и волновые процессы. Последние можно представить в виде взаимодействия двух волн - луговинной и нивальной. При максимальном различии, например мезоморфных и подснежниковых луговин, соответствующие волны находятся в противофазе, а в случае неделимых сообществ (т.е. таких, из которых виды перемешаны) волны совмещены.

8.6. Горная растительность

В широком понимании горная растительность - это сильно разреженный покров растений на каменистых субстратах, включая галечники, так как на них обычны горные растения. На Чукотке горная растительность встречается, а местами хорошо выражена на низших гипсометрических уровнях. Поэтому считается, что поясность растительности здесь отсутствует. В действительности поясность на Чукотке, как и вообще в Арктике, прекрасно проявлена, хотя и в иной форме по сравнению с низкими широтами. В Континентальном округе существует несплошной кустарниковый пояс, в Океаническом - несплошной типичнотундровый. Подобно тому как островки леса встречаются в более южных горах выше фронтальной верхней границы леса, так и островки типичных (кустарничково-моховых) тундр обнаруживаются в округах Чукотки выше границы соответствующего пояса. Граница тундрового пояса чаще всего совпадает с верхней границей шлейфов склонов гор, но в глухих распадах с пологими склонами она значительно выше. По пологим склонам с седловин типичные тундры поднимаются намного выше, чем по другим формам рельефа. В большой мере это обусловлено первоначально замедленным сносом мелкозема, что дает возможность растениям поселиться и еще более замедлить снос мелкозема, усилить накопление влаги, что в свою очередь способствует укреплению позиций растительности по типу автокорреляции.

Переход от типичных тундр и болот к горной растительности обычно резок, так как связан с изменением рельефа. При ближайшем рассмотрении, однако, обнаруживается, что и в этом случае существует полоса экотона. Имеется огромное число участков, переходных к горным тундрам от различной другой растительности на разных местоположениях. Нередко эти участки являются переходными и в отношении экологических характеристик (переходные ЛЭ). Однако немало случаев, когда горные тундры находятся в условиях субстратной геосистемы, для которой они нехарактерны. Например, на вершинах низких гор часто существует типичный ГЛЭ, т.е. до-

вольно мощный хорошо гумусированный элювий. Обнаженный субстрат занимает около 20 % площади, но основная доля покрытия приходится на лишайники, которые и создают ГЛЭ. Растительность же здесь типично горная: имеются подушки диантисии, клоны дриады, кассиопеи, толокнянки, шикши, иногда даже ерника, среди прочих видов – брусника, голубика, *Oxytropis nigrescens* ssp. *bryophila*, *Hierochloa alpina*, *Salix phlebophylla*, *Pedicularis kanei* и др.

Лишайниковая растительность, как известно, является пионерной на каменистых субстратах (хотя далеко не всегда). В северных районах Чукотки ГЛЭ часто является производным лишайниковых тундр (обычно куртинных *Cassiopeetum*) на нижних частях пологих склонов, где мощность хорошо гумусированного слоя грунта достигает 20 см (исключительно за счет лишайников). Такие фрагменты ГЛЭ внешне (по растительности) не отличаются от соответствующего КДЛЭ.

Близ р. Мараваам в 25 км от устья на очень ровной сухой поверхности высокой надпойменной террасы с дриадово-лишайниковой тундрой с покрытием 50 % отмечены *Dryas octopetala* ssp. *punctata* (cop.1-2), *Salix phlebophylla* (cop.1), *S. sphenophylla*, *Artemisia furcata*, *A. arctica*, *Oxytropis nigrescens* ssp. *bryophila*, *Hierochloa alpina*, *Luzula confusa*, *Pedicularis kanei* ssp. *kanei*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Betula nana* ssp. *exilis* (sol.), *Carex nesophila*, *Polygonum tripterocarpum*. Этот вариант кустарниковой тундры является переходным к горной тундре, которая формируется на равнинах на участках, с которых зимой сдувается снег.

Условия КДЛЭ, КЭЛЭ и СЛЭ являются характерными для горной растительности, которую по экологическим режимам можно представить в виде непрерывного ряда от наиболее теплолюбивой (по чукотским меркам) до наиболее криоксероморфной. Первая распространена в резко континентальных районах, но выходит в переходную полосу вдоль речных долин. В литературе эта растительность нередко именуется степной, или каменисто-степной, или субарктической степной, а также степоидами. Ранее мы пытались различать участки с сомкнутой термофильной растительностью и разреженной, называя первые каменисто-степными, вторые – степоидами. Предполагалось, что в первых существуют ценоотические отношения, а во вторых они отсутствуют. Однако их наличие в сомкнутой термофильной растительности до сих пор не доказано. Судя по неровным флористическим отношениям в разных местах участков с однородной растительностью, ценоотические отношения отсутствуют, несмотря на сомкнутость растительности. Перенос понятия „степь“ на такую растительность является механическим и неоправданным. Понятие же „степоиды“ кажется более приемлемым, так как указывает на некоторое подобие горной степи.

В Континентальном округе степоиды встречаются только в резко континентальных межгорных впадинах. Они хорошо представлены в

окрестностях Телекайской роши на нижних частях склонов гор и на сухих шлейфах, на которых распространены также кустарниковые заросли чистых или багульниковых ерников, ивняки из *Salix glauca*, *S. krylovii*, *S. pulchra* var. *anadyrensis*, розарии из *Rosa acicularis*, имеется несколько березнячков из *Betula platyphylla* ssp. *minutifolia*. Одиночные деревья этой березы поднимаются по склонам до 150 м, иногда среди степоидов, которые могут быть встречены на относительной высоте до 400 м.

Криоксероморфные местообитания занимают в этом районе наиболее обдуваемые и вместе с тем слабо прогреваемые участки склонов в основном верхних частей гор, хотя вполне обычны и внизу. Характерными видами термоксероморфного КДЛЭ являются *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*, *Carex obtusata*, *C. supina* ssp. *spaniocarpa* (доминант степоидов), *Festuca auriculata*, *F. lenensis* s. str. et var. *villosula*, *Draba cinerea*, *D. parvisiliquosa*, *Calamagrostis purpurascens*, *Dracocephalum palmatum*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Erysimum pallasii*, *Dianthus repens*, *Silene repens*, *Poa glauca* s. str. et ssp. *filiculmis*, *Pedicularis amoena*, *Androsace septentrionalis*, *Potentilla hookerana* var. *arenosa*, *P. nivea*, *Chamaerion angustifolium*, *Selaginella sibirica*, *Oxytropis campestris* s.l., *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Woodsia ilvensis*, *Arenaria capillaris*, *Arnica iljinii*; только в окрестностях роши – *Betula platyphylla* ssp. *minutifolia*, *Juniperus sibirica*; здесь же обитают *Moehringia lateriflora* и *Saxifraga cernua*, в других районах характерные для ПЛЭ и ТЛЭ, СЛЭ соответственно. В КДЛЭ встречаются Д-виды, заходящие из других ЛЭ или отмеченные с равной частотой в других ЛЭ (это более касается вообще редких видов): *Helictotrichon krylovii* и *Polygonum laxmannii* (КЭЛЭ), *Oxytropis middendorffii* (ПЛЭ), *Betula divaricata* и *B. fruticosa* (КЭЛЭ) и др.

В пределах КДЛЭ при движении к востоку от роши происходит выпадение одних специфических видов (*Juniperus sibirica*, *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*) и появление других (*Aster alpinus*, отсутствующий только в окрестностях роши, *Polemonium boreale*, *Cnidium cnidiifolium*). Для криоксероморфной фракции КДЛЭ характерны *Ermania parryoides*, *Kobresia myosuroides*, *Salix arctica*, *Potentilla elegans*, *Astragalus tugarinovii*, *Saxifraga punctata*, *Dicentra peregrina* и др.

Конкретные сочетания видов разнообразны. Например, близ Телекайской роши на невысоком южном склонике (30 %) к озеру моренного вала (валунчики, галька, гравий, песок) имеется степоид, с одной его стороны находится пятнистая вороничная тундра, с другой – куртины багульника, ниже к озеру – полоса голубичника; участок делится на два фитоценоза: с доминированием *Festuca lenensis* и с доминированием *Carex supina* ssp. *spanio-*

carpa с покрытием 20-40%; в них отмечены *Artemisia arctica*, уже названная осока, *Calamagrostis purpurascens*, *Dracocephalum palmatum*, *Draba parvisiliquosa*, *Erysimum pallasii*, *Chamaerion angustifolium*, *Festuca lenensis*, *Potentilla hookerana* var. *arenosa*, *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*, *Selaginella sibirica*.

На южном склоне сопки в средней его части имеется злаковая луговина с покрытием 95%, составленная *Festuca altaica* (cop.²), *Calamagrostis purpurascens* (cop.¹), *Helictotrichon krylovii*, *H. dahuricum*, *Carex scirpoidea*, *Rosa acicularis*, *Hedysarum hedysaroides*, *Silene repens*, *Polygonum laxmannii*, *Calamagrostis purpurascens*, *Potentilla hookerana* var. *arenosa*, *Draba cinerea*, *Arnica iljinii*, *Dracocephalum palmatum*, *Stellaria fischerana*, *Artemisia kruhsiana*.

К промежуточным вариантам между термо- и криоксероморфными группировками относятся многие участки. Так, на огромной щебнистой спандеватой осыпи на южном склоне (25°) горы в средней части описана щебнистая тундра с покрытием 20-30% с мозаикой куртин *Dryas octopetala* ssp. *punctata* и *Salix tschuktschorum*, а кроме того, *Dracocephalum palmatum*, *Potentilla uniflora*, *P. gelida* ssp. *hyparctica*, *Artemisia kruhsiana*, *A. glomerata*, *Rosa acicularis*, *Ermania parryoides*, *Draba nivalis*, *Dryopteris fragrans*, *Saxifraga punctata*, *S. bronchialis* ssp. *funstonii*, *Astragalus alpinus*, *Erysimum pallasii*; распределение видов здесь равномерное.

Виды, из-за наличия которых выделяют степную растительность, довольно обычны среди кустарничковой растительности с невысоким покрытием. Например, на западном каменисто-щебнистом склоне (20°) сопки в средней части в кустарничковой тундре с покрытием 40-50% присутствуют *Artemisia arctica*, *A. glomerata*, *Arctostaphylos alpina*, *Astragalus tugarinovii*, *Carex rupestris*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Dicentra peregrina*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Dracocephalum palmatum*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Hierochloe alpina*, *Minnuartia arctica*, *Potentilla uniflora*, *Polygonum tripterocar-pum*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Salix sphenophylla*, *Saxifraga punctata*, *S. bronchialis* ssp. *funstonii*, *Ermania parryoides*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*.

По-видимому, в некоторых случаях диаспоры „степняков“ попадают в сухую кустарничковую тундру, где они могут развиваться. Однако в целом степоиды вытесняются кустарничковой растительностью, если подвижный субстрат стабилизируется. Наиболее конкурентноспособными сообществами являются ерниково-багульниково-овсяницево-овсянищевые. Например, сообщество, занимающее большую площадь на южном каменистом склоне горы в нижней ее части, — злаково-ерниковая тундра с покрытием 80%, местами на ней пересох-

шие замоховелые пятна; набор видов включает *Betula nana* ssp. *exilis* (cop.²), *Ledum palustre* ssp. *decumbens* (cop.¹), *Festuca altaica* (cop.²), *Rosa acicularis*, *Spiraea stevenii*, *Calamagrostis purpurascens*, *Arenaria capillaris*, *Hierochloe alpina*, *Festuca auriculata*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Polygonum tripterocar-pum*.

Вытеснение степоидов кустарничками отчетливо выражено в районе пос. Шахтерского, где степоиды довольно обычны, несмотря на близость Анадырского залива (близость моря компенсируется более южным положением этого района, т.е. более высокими температурами). Некоторые их виды не встречаются севернее (*Potentilla anadyrensis*, *Phlojodicarpus villosus*). В этом районе отдельные степоиды ближе к луговинам. Например, на Ю-склоне холма в верхней части с покрытием растительности 85% на гумусированном хрящеватом умеренно влажном мелкоземом более 20 см мощностью в луговине отмечены *Ph. villosus*, *Papaver microcarpum*, *Dryas octopetala*, *Aconitum delphinifolium*, *Castilleja pallida*, *Draba nivalis*, *Potentilla uniflora*, *P. anadyrensis*, *Oxytropis adamsiana* ssp. *vassilczenkoi*, *Festuca brachyphylla*, *F. altaica*, *F. auriculata*, *Carex obtusata*, *Selaginella sibirica*, *Parrya nudicaulis*, *Salix sphenophylla*, *Androsace septentrionalis*, *Bupleurum tri-radiatum*, *Antennaria friesiana*, *Thymus serpyllum* s.l., *Anemone sibirica*, *Cerastium mutabile* var. *alpicola*, *Poa glauca*, *Erysimum pallasii*, *Saxifraga nivalis*, *Polygonum viviparum*, *Arnica frigida*, *Trisetum spicatum*, *Artemisia arctica*, *Empetrum nigrum*, *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*, *Dianthus repens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*.

На одном уровне с этим участком находится низкая заросль ольховника, а ниже его кустарничковая тундра, в которую проникают сверху „степняки“.

Степоиды в районе пос. Шахтерского встречаются в разных ландшафтных условиях на более или менее южных склонах, но отсутствуют на приморских склонах, на которых они имеются в окрестностях Магадана. Все же ясно, что они могут существовать в приморских районах, даже низменных, если в них достигается определенная сумма температур. Как показывает ситуация в районе Шахтерского, а также близ Апателъхино в Чаунской низменности, эта сумма не согласуется не только с присутствием ледников, но даже с наличием снежников на нижних уровнях, что важно для палеогеографической интерпретации, которой коснемся ниже.

Одно и то же количество тепла в межгорных долинах расходуется по-разному, если одна из них содержит крупное озеро. Это хорошо видно при сопоставлении района Телекайской рощи с районом оз. Экитыки. В последнем нет не только чозений и березы, но и хорошо выраженных степоидов, хотя наиболее характерные местные группировки ксерофитов включают *Rosa acicularis*, *Dracocephalum palmatum*, *Dianthus repens*, *Poa glauca*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Potentilla nivea*,

P. hookerana var. *arenosa*, *Erysimum pallasii*, *Androsace septentrionalis*, *Allium schoenoprasum*, *Draba cinerea*, *Arenaria capillaris*, *Artemisia glomerata* и очень редки *Calamagrostis purpurascens*, *Ranunculus grayi*, *Silene repens*, *Polygonum laxmannii*. Эти виды входят в наборы на малочисленных участках склонов с крутизной 30°, богатых мелкоземом, на высоте 150–300 м, где склоны становятся менее крутыми. Здесь выделяется особенно крупными размерами багульник, образующий большие куртины; небольшие низкие ивняки составляет *Salix glauca*. Большая часть склонов покрыта коллювием, т.е. крупнокамениста и очень подвижна, с единичными растениями *Dryopteris fragrans*, *Saxifraga punctata*, *S. bronchialis* и другими петрофилами. Экология некрутых склонов сильно зависит от экспозиции. С нею отчетливо сопряжена и растительность: южные склоны щебнистые и щебнисто-мелкоземистые с ксерофитной кустарничково-травяной разреженной растительностью, северные склоны несут кустарничково-моховые и лишайниковые тундры.

КЭЛЭ данного района состоит из верхних поверхностей морен и нагорных террас на разной высоте. В этих условиях обычны лишайниковые варианты куртинных тундр; на нижних уровнях – вороничных, толокнянковых, дриадовых и пузепериевых, вверху – смешаннокустарничковых с *Cassiope tetragona*. Примечательной флористической спецификой экитыкский КЭЛЭ не обладает, а по характеру растительности тяготеет к восточному, т.е. океаническому типу. Лишь на одном моренном холме обнаружена популяция *Betula divaricata*, соседствующая с топодомом *B. nana* ssp. *exilis*, приходящимся на пожбинку на поверхности холма.

На плоской поверхности морены близ оз. Экитыки в пятнистой воронично-лишайниковой тундре с покрытием 60–70% (без лишайников) отмечены *Empetrum nigrum* (cop.²), *Ledum palustre* ssp. *decumbens* (cop.¹), *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Potentilla uniflora*, *Arctostaphylos alpina*, *Hierochloa alpina*, *Luzula confusa*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Betula nana* ssp. *exilis* (в западинке). Склоны морен по характеру растительного покрова не отличаются от склонов гор, но на них более обычны вороничные и толокнянковые тундры. Таким образом, на местообитаниях, на которых в районе роши существуют степоиды или по крайней мере отдельные их виды, здесь распространена иная растительность, хотя тепла этот район получает не меньше. Оно расходуется в значительной мере на стаивание льда на озере, который исчезает лишь во второй половине июля.

Вдоль долины Чанталъвеергына степоиды распространяются на восток до р. Ванкарем.

В 30 км вниз от роши по Телекаю на южном склоне моренного холма (12 м выс.) в верхней части описан степоид с покрытием 30–40% без накипных лишайников, придающих участку белесый цвет, с *Aster alpinus*, *Arenaria capillaris*, *Androsace septentrionalis*, *Calamagrostis purpurascens*, *Carex supi-*

na ssp. *spaniocarpum*, *Dracocephalum palmatum*, *Erysimum pallasii*, *Festuca lenensis*, *F. brachyphylla*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Myosotis suaveolens* ssp. *asiatica*, *Oxytropis campestris* s.l., *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida*, *Potentilla hookerana* var. *arenosa*, *Silene repens*; тут же по пожбинкам дриадовая тундра, багульник и ерник, сусликовина с розарием (*Rosa acicularis*).

Вдоль параллельной Чанталъвеергыну долины верхней Амгуэмы, как уже говорилось, существует переходный от континентального к океаническому климат. Это отражается не только на древесно-кустарниковой растительности, но и на степоидах. В этом районе КДЛЭ также представлен в большом многообразии, поскольку в нем имеется относительно высокогорная и низкогорная части. Местами поверхностно залегают андезиты, и флористический состав в таких случаях богаче, чем на склонах с породами, содержащими окислы железа рыжих оттенков. Большие площади заняты курумами с крайне разреженной растительностью. Склоны разной экспозиции флористически различаются несущественно, за исключением некоторых южных склонов моренных террас со степоидами. Последние в районе редки и маловыразительны. Иногда фон в них создает *Astragalus tugarinovii*. Большая часть степоидов имеет переходный характер к криоксерофитным группировкам. Последние обычны в верхних частях Ю-склонов высоких надпойменных террас, на участках с крутизной 40–45°. Их составляют *Arenaria capillaris*, *Potentilla nivea*, *P. hookerana* var. *arenosa*, *Silene stenophylla*, *Saxifraga bronchialis*, *Chamaerion latifolium*, *Artemisia kruhsiana*, реже *Dracocephalum palmatum*. Ниже по склону эти группировки сменяются кустарничковыми или пионерными на участках с подвижным субстратом; обычны также кустарники *Salix glauca*, *S. krylovii*, *Betula nana* ssp. *exilis*.

Красочные в период массового цветения растений степоиды существуют на Ю-склонах морен в узких боковых долинах. Так, в 3 км от оз. Эрвынайгытгын такие склоны в середине июля напоминают цветники. Склоны образованы щебнем и песком с малым содержанием валунических. Голый субстрат существует за счет движения рыхлого субстрата. Степоиды на них имеют среднее покрытие 60%. Видовой набор включает *Dracocephalum palmatum*, *Potentilla hookerana*, *P. nivea*, *Festuca altaica*, *F. auriculata*, *Carex rupestris*, *Erysimum pallasii*, *Arenaria capillaris*, *Rosa acicularis*, *Calamagrostis purpurascens*, *Bromopsis pumpelliana*, *Oxytropis campestris*, *Poa glauca*, *Woodsia ilvensis*, *Artemisia arctica*, *Polygonum laxmannii*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Galium boreale*, *Draba cinerea*, *Selaginella sibirica*, *Hierochloa alpina*, *Saxifraga nivalis*, *Chamaerion angustifolium*. Местами имеется мощная сухая дернина, на которой обилён плаунок. На выпуклых частях склонов доминируют лапчатка и змееголовник.

При изменении экспозиции и рельефа степоид переходит через полосу доминирования *Festuca altaica* в кустарничковую тундру с голубикой, толокнянкой, арктической попынью, *Polygonum tripterocarpum*, а ниже багульником, *Salix pulchra*.

На противоположном склоне моренных холмов существуют либо пятнистые кустарничковые горные тундры с мелкой *Dryas octopetala*, *Arctostaphylos alpina*, *Hierochloa alpina*, *Festuca brachyphylla*, *Senecio tundricola*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, либо обедненные степоиды, точнее их переходные варианты, сочетающие дриаду, плаунок, колючник, зубровку, *Festuca auriculata*, *Oxytropis nigrescens* ssp. *bryophila*, *Carex rupestris*, *Potentilla nivea*, *Senecio tundricola* и др. Полоса перехода степоидов в типичную кустарничковую тундру имеет ширину несколько метров, но иногда она занимает всю площадь какого-либо склона, например восточного. На этих склонах хорошо видно, что даже развитые степоиды более всего походят на рудеральную растительность.

Ниже по р. Амгуэме в 15 км от устья р. Кулючивеем на Ю-склоне холма на высокой надпойменной террасе с крутизной 25-30°, образованном мелкой галькой с обилием песка, расположен степоид площадью 6х4 м² с покрытием 50%; в нем есть политриховые мхи, а также *Bromopsis pumPELLIANA*, *Carex obtusata*, *Festuca auriculata*, *Selaginella sibirica*, *Potentilla hookerana* var. *arenosa*, *Bupleurum triradiatum*, *Erysimum pallasii*, *Poa glauca* ssp. *filiculmis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arenaria capillaris*; рядом — дриадовая тундра с *Betula nana* ssp. *exilis*, *Salix glauca*, внизу — пожбина с ерником, наверху — сусликовина. Здесь же на верхней части Ю-склона высокой надпойменной террасы с крутизной 35° имеется степоид „прибитого облика“ (с покрытием 90%) с *Potentilla nivea* (сop.³), *Dracocephalum palmatum*, *Poa glauca* ssp. *filiculmis*, *Arenaria capillaris*, *Bupleurum triradiatum*, *Selaginella sibirica*, *Silene stenophylla*, *Artemisia furcata*, *Carex rupestris*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *functionii*; сбоку — куртинки дриады, голубики и *Eritrichium aretioides*; снизу — кусты *Salix glauca*.

Серия степоидов имеется в районе близ моста через Амгуэму и ниже по этой реке до выхода ее из гор. Этот район характеризуется повышенной континентальностью климата в сравнении с соседними (Иультинским и Ванкаремским) за счет аномально низкого количества летних осадков (по данным местной метеостанции), хотя КДЛЭ этого района свидетельствует о его переходности в отношении континентальности-океаничности климата. В нем имеются местообитания с микроклиматом, более характерным для резко континентального местного климата, и, напротив, обычные для океанических районов. Последние нередко имеют переходный характер к местообитаниям ГЛЭ (по физическим свойствам субстрата; для континентальных субстратов КДЛЭ свойствен белесый цвет обильного мелкозема). Сказанное находит отражение в растительности КДЛЭ,

сочетающей типичные степоиды с низкими ивняками из *S. glauca* и *S. arctica*, ивняково-дриадово-кобрезиевыми, ерниковыми, толокнянковыми и смешаннокустарничковыми фрагментами тундр. В типичных степоидах сочетаются виды со взаимоисключающими ареалами, например *Dracocephalum palmatum*, *Helictotrichon krylovii*, с одной стороны, и *Smelowskia calycina* ssp. *integrifolia*, *Bupleurum triradiatum* —

с другой. В этих же группировках ассоциируются криоксерофиты (*Minuartia arctica*, *Androsace bungeana*, *Astragalus tugarinovii*, *Eritrichium aretioides*, *Carex rupestris* и др.) и термоксерофиты (*Festuca lenensis*, *Potentilla hookerana* var. *arenosa*, *Cnidium chidiifolium* и др.). Отдельные „степные“ виды встречаются почти во всех вариантах тундр КДЛЭ по склонам сопок и надпойменных террас. К числу Д-видов относятся также *Astragalus inopinatus*, *Pachypleurum alpinum*, *Aster alpinus*, *Chrysanthemum bipinnatum*, *Carex obtusata*, *Thymus serpyllum* s.l., *Helictotrichon dahuricum*, *Calamagrostis purpurascens*, *Rosa acicularis* и виды, перечисленные выше, кроме криоксерофитов. Степоиды крайне непостоянны по наборам видов и по площади. Часто они занимают лишь самую верхнюю часть склона террасы, с которой зимой сдувается снег. В данном районе хорошо прослеживается экология выпуклых перегибов склонов. На перегиб приходится максимальный тепловой эффект, так как какая-то часть перегиба имеет наибольший угол с лучами солнца (аналогия со скалами).

В районе описаны степоиды разного качества. Различные их варианты, только беднее флористически, широко распространены вдоль правого берега Амгуэмы перед входом ее в трубы.

В литературе эта растительность (именно в данном районе) получила название „реликтовые тундростепи“, сохранившиеся со времени существования Берингии в позднем плейстоцене. В подобной трактовке растительности испытывали острую необходимость палео-зоологи, чтобы объяснить кормовую базу крупных плейстоценовых травоядных. Мною еще в 1977 г. было отмечено, что на растительности степоидов, аналогичных амгуэмским, не прокормится даже заяц. Однако сценарий о берингийских тундростепях постоянно углубляется, несмотря на отсутствие фактов. Предполагалось, что тундростепь обладает большой продуктивностью фитомассы. Однако хорошо известно, что этим качеством обладает настоящая степь (в степной зоне), а в Арктике наибольшую продуктивность имеет влаголюбивая растительность.

Рассмотрению представления о берингийских тундростепях ниже посвящен особый раздел. Здесь же продолжим освещение горной растительности, с которой неразрывно связаны чукотские степоиды, чему уже приведено немало примеров. Термо- и криоксерофитная растительность горного типа переходят друг в друга континуально на конкретных участках и типологически (при классификации описаний). Среди переходных вариантов имеются такие, в которых домини-

нируют арктоальпийские виды, а термоксерофиты (отчасти являющиеся бореальными обитателями каменистых субстратов) представлены как примесь.

В резко континентальных районах „степные“ виды встречаются даже в условиях КЭЛЭ на низких гипсометрических уровнях, который по тепловому режиму значительно менее благоприятен, чем КДЛЭ. В районе Телекайской роши КЭЛЭ обладает меньшей вариабельностью местной обстановки, несмотря на существенное различие местонахождений: от каменистых грядок и таликов на равнинах до плоских вершин сопков. Растительность КЭЛЭ в основном составляют мелкокустарничково (*Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Loiseleuria procumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Arctostaphylos alpina*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens* и др.)-лишайниковые тундры с покрытием 40-60% (до 90% с учетом лишайников), осочково (*Carex rupestris*)-дриадовые и травяно-дриадовые пятнистые или куртинные тундры. Набор видов КЭЛЭ включает многие виды крио- и термоксероморфных местообитаний КДЛЭ, в том числе такие редкости, как *Helictotrichon krylovii*. Особенно характерны для КЭЛЭ *Salix phlebophylla*, *S. sphenophylla*, *Oxytropis nigrescens* ssp. *bryophila*, *Potentilla uniflora*, *Pedicularis kanei* ssp. *kanei*, *Arenaria capillaris*.

По внешнему облику КЭЛЭ плоских вершин гор очень сходен, поскольку облик этот создает каменистый субстрат. В наборах видов на разных вершинах имеются общие виды, но многие являются не общими.

В направлении к северу горная растительность становится разреженнее и беднее из-за влияния ветров с Северного Ледовитого океана. Уже в районе пос. Иультин КДЛЭ характеризуют прежде всего крупнокаменистые склоны гор с крайне разреженной растительностью. Во многих случаях горные породы рудоносны и представляют неблагоприятный субстрат для растений. В долину р. Медвежки спадают высокие (до 60 м) склоны рыхлой толщи. На выступе этой толщи в 7-8 км к югу от перевала найден единственный степоид, занимавший площадь всего несколько квадратных метров, с *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *Potentilla nivea*, *Festuca auriculata*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Oxytropis nigrescens* ssp. *bryophila* и другими видами. В других местах этого склона петрофитная растительность имеет пионерный облик с отдельными куртинами дриады и толокнянки альпийской, а также единичными видами, характерными и для степоидов: *Arenaria capillaris*, *Selaginella sibirica*, *Smelowskia calycina* ssp. *integrifolia* и др., а также *Eritrichium aretioides*, *Woodsia ilvensis*.

Особенностью данного района является то, что ксероморфная растительность не формируется на южных склонах. Объясняется это действием в зимнее время сильных северных ветров, благодаря которым южные склоны (как подветренные) покрываются многометровой толщей снега, в ряде случаев не успевающего стаять за лето.

Необходимого для формирования степоидов количества эффективных температур эти склоны не получают. Подножия Ю-склонов, как правило, нивальные. Кроме того, многие Ю-склоны террас пологи. Обширные площади террас, образованных рыхлой толщей, представляют КЭЛЭ, в котором существуют щебнистые кустарничково-лишайниковые тундры, флористически очень бедные. Обломочный элювий и коллювий густо покрывает черный лишайник *Gyrophora* sp., что говорит о сдувании снега с их поверхности в зимнее время.

Группировки, в которых сочетаются различные в географическом и экологическом отношении виды, включая „степные“, существуют и на днищах широких долин, почти равнин, причем на разных геоморфологических и субстратных геосистемах.

В районе моста через Амгуэму, где, как было сказано, имеются степоиды на склонах высокой древней террасы, КЭЛЭ занимает большие площади на этой террасе вследствие обширного межгорного пространства, выстланного рыхлыми отложениями, дренирующие свойства которых препятствуют их заболачиванию. Широко распространены куртинные мелколистнодриадово-лишайниковые и ксероморфные фрагментарные смешаннокустарничковые (иногда с большим участием *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*) тундры. Подобно КДЛЭ, этот ЛЭ характеризуется резкостью градиентов среды на уровне микрорельефа (черта, присущая в большей степени океаническим, чем континентальным, районам). Ярким подтверждением сказанного является сетчатый микрорельеф щебнистых полигональных тундр, отсутствовавших в резко континентальной обстановке, но весьма характерных для субконтинентальной полосы. Ложбины, разделяющие полигоны, заняты кустарничково(часто ерничково)-осоково (*C. bigelowii* ssp. *lugens*)-моховыми тундрами. При абсолютном преобладании в КЭЛЭ криоксерофитов малыми топочедами в нем локально встречаются и термоксерофиты, массовые и константные в КДЛЭ (*Silene repens*, *Dianthus repens*, *Oxytropis middendorffii* и др.).

Низменности Чукотки не представляют сплошные озерно-болотные ландшафты, как это видно с вертолета. В них довольно обычны горные тундры в КДЛЭ, а также в КЭЛЭ, существующие на каменистых поверхностях моренных холмов и расчлененной толщи морских отложений. Даже в Ванкаремской низменности встречаются рассеянно или небольшими куртинами *Salix glauca* и *S. krylovii* (у подножия южных склонок). Основные тундры здесь дриадово-лишайниковые и травяно-кустарничковые. На южных склонах холмов вполне обычны занимающие крупные участки криоксероморфные луговины (покрытие до 90%) с *Silene repens*, *Dianthus repens*, *Bupleurum triradiatum*, *Salix sphenophylla*, *Carex rupestris*, *Poa glauca*, *Artemisia furcata*, *Selaginella sibirica* и др. Имеются единичные степоиды с фоном *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, также приуроченные к южным склонам, но на более высоких холмах с крутыми склонами. Так же как и в ПАЛЭ, в местном КДЛЭ весьма обычны некоторые континентальные виды, причем часть из них имеет отличную жизненность и крупные топочедемы.

КДЛЭ, в особенности те его фрагменты, которые приходится на подвижные песчано-галечниковые склоны расчлененной рыхлой толщи, наглядно демонстрируют сущность использования концепции ЛЭ. Очевидно, что рыхлая толща одного генезиса выстилает всю Ванкаремскую низменность (частично эта толща перекрыта ледниковыми отложениями), т.е. поверхностные отложения склонов всюду одни и те же. Однако режим среды на этих склонах в глубине Ванкаремской низменности и в ее приморской полосе 20–30 км шириной различен. В последней КДЛЭ более соответствует макроклимату, тогда как ванкаремский КДЛЭ обладает собственной ритмикой в меньшей связи с ритмикой макроклимата. Растительность КДЛЭ коренных выходов – фрагментарные кустарничково-осочковые (в восточной части полосы с обилием крупной *Carex nesophila*) и редкотравные флористически бедные тундры. Более распространен КДЛЭ рыхлой толщи, причем площадь его отдельных контуров достаточно велика, чтобы допустить существование стабилизированного режима мезоклимата. КДЛЭ рыхлых отложений вмещает различные варианты кустарничково-лишайниковых и кустарничково-травяных ксероморфных тундр, часто сильно разреженных. Климатиклиматскими в местном КДЛЭ являются куртинные каспиово-лишайниковые тундры. Весьма обычны лишайниковые *Rhododendreta camtschaticae* (в основном на южных склонах), *Dryadeta*, *Diapensieta*, изредка встречаются куртинные лишайниковые *Loiseleuria*.

Сильные южные ветры оказывают угнетающее действие на растительность южных сыпучих склонов, эдафическими климаксами которых во внутренних районах являются преимущественно травяные ксероморфные группировки с весьма богатым в целом набором видов. В данном районе эти группировки более редки (хотя количество соответствующих местообитаний больше, чем во внутренних районах) и их видовой состав весьма ограничен, включая такие редкие виды, как *Armeria maritima*, *Polemonium boreale*, *Chrysanthemum bipinnatum*, *Myosotis suaveolens ssp. asiatica*, *Polygonum laxmannii* и др. Редким доминантом с пониженной жизненностью является *Festuca altaica*, не выходящая к самому побережью. Специфическими для ванкаремского КДЛЭ являются сообщества *Arctostaphylos alpina* (в основном южные склоны). Субарктические кустарнички встречаются и на выходах коренных пород, и на склонах рыхлой толщи.

В этом районе имеется песчаный ЛЭ (ПЛЭ), который на Чукотке представлен очень слабо и флористической спецификой в отличие от других районов Арктики не обладает. Характерным примером ПЛЭ является песчаный склон (40°) в долину с разреженной растительностью пионерного облика, составленной *Armeria maritima*, *Myosotis suaveolens ssp. asiatica*, *Artemisia arctica*, *A. glomerata*, *Minuartia macrocarpa*, *Oxyria digyna*, *Carex nesophila*, *C. podocarpa*, *Empetrum nigrum*, *Cassiope tetragona*, *Polygonum tripterocarpum*, *Poa malacantha*, *P. paucispicula*, *Taraxacum sp.*, *Oxytropis nigrescens ssp. bryophila*, *Luzula confusa*, *Senecio atropurpureus*, 128

Salix nummularia, *S. sphenophylla*, *Cardamine bellidifolia*, *Antennaria friesiana*, *Parrya nudicaulis*, *Dryas octopetala ssp. punctata*, *Festuca rubra ssp. arctica*, *Arctagrostis arundinacea*, *Polemonium boreale*, *Leymus ajanensis*, *Chrysanthemum bipinnatum*, *Trisetum spicatum*.

КЭЛЭ весьма обычен в низменностях, несмотря на монотонный увалистый рельеф. Хорошо заметно, что характер растительного покрова КЭЛЭ (так же как и ТЛЭ) зависит не столько от экстремальных локальных условий, сколько от девственности субстрата. При потревоженности верхнего слоя на участке появляется мезоморфная луговина, окруженная куртинной дриадовой тундрой. *Dryadetum* – куртинные и пятнистые, часто рододендроновые (*Rhododendron camtschaticum*) и с большим обилием *Carex nesophila*, полигональные каменистые (плотная галька) тундры – основные элементы растительного покрова КЭЛЭ в Океаническом округе. Если оценивать климатическую обстановку по индикации растений, то низинный КЭЛЭ в этом отношении – наиболее показатель, так как именно на слабо возвышенных плоских участках растительность принимается за климаксную (Odum, 1959); аналогичное суждение справедливо и для флористических групп и отдельных видов.

В северных низменностях, например в Ванкаремской, КЭЛЭ существует на плоских поверхностях холмов и увалов с однообразными кустарничково-алекториевыми тундрами и большими участками (до 200 м²) на поверхности рыхлой толщи, не ограниченными изменением микрорельефа и переходящими в болотные тундры (ТЛЭ). Эти участки представляют вариант высокоарктической растительности и резко отличают североприморский КЭЛЭ от всех других районов. Издали они выделяются черноватым цветом за счет большого обилия *Alectoria nigricans*. Характерна сухость, исключительная выровненность и равномерное распределение небольшого очень константного набора видов, среди которых *Silene stenophylla*, *Salix phlebophylla*, *Carex nesophila*, *Rhododendron camtschaticum*, *Cassiope tetragona* и др., обычна крупная *Claytonia acutifolia*. Выровненность свидетельствует о стабильности и длительном существовании этих участков при неизменном режиме среды, в котором важной составляющей являются могучие ветры с Северного Ледовитого океана зимой и летом.

В южных низменностях Чукотки КДЛЭ представлен в основном рыхлыми склонами расчлененной толщи и галечниковыми холмами, к нему же относятся склоны высоких приморских террас с пионерной растительностью. На высоких склонах, обращенных от моря, по широким ложбинам изредка встречаются травяные ивнячки высотой 30 см из *Salix glauca* и других ив, нередко мезоморфные луговины на закрепленных участках склонов, однако преобладают пионерные группировки, часто с участием *Rhododendron camtschaticum*. В удалении от морского побережья в обстановке КДЛЭ развиваются кустарничковые тундры, иногда замоховелые, весьма распространенные на всей изученной территории. В целом

КДЛЭ является мало характерным для южных низменностей, поскольку большая часть невысоких склонов гряд задерновывается или покрыта мощной торфяной толщей. Поэтому ряд горных видов отсутствует, а некоторые встречаются на речных галечниках и не присутствуют в КДЛЭ. Тем не менее ряд горных видов встречается во фрагментарном КДЛЭ, причем иногда это реликты. В низменности на востоке зап. Креста найдены, например, *Dicentra peregrina*, *Astragalus norvegicus*, *Draba stenopetala*, *Campanula uniflora*, *Erigeron humilis*, *Androsace septentrionalis*.

КЭЛЭ, еще менее чем КДЛЭ, является ландшафтной составляющей южных низменностей. Обстановка КЭЛЭ существует на дренированных участках высоких приморских террас, холмов и весьма многочисленных таликах среди бугристых болот. Растительный покров представляют смешаннокустарничковые, пятнистые дриадовые, вороничные варианты лишайниковых тундр. От КДЛЭ КЭЛЭ практически не отделим ни по условиям среды, ни по особенностям растительного покрова, так как фрагменты обоих ЛЭ обычно продолжают друг друга (кроме таликов — изолированных участков КЭЛЭ) и оба занимают подчиненное положение в макроландшафтах.

В горах Океанического округа КДЛЭ южных склонов с крутизной 30° имеет характерные куртинные дриадовые тундры с обилием криоксерофитов: *Arenaria capillaris*, *Potentilla nivea*, *Woodsia ilvensis*, *Carex rupestris* и др., совместно с подушками *Eritrichium aretioides*, *Draba stenopetala*, *D. nivalis*, *Saxifraga eschscholtzii*. Такие тундры весьма регулярны, имеют среднее покрытие 35% и очень ровное распределение видов. Кроме того, обычны травяно-дриадовые (часто полосчатые), кустарничково-лишайниковые и кустарничково-травяные (часто с моховыми подушками) и редкотравные группировки крутых подвижных склонов, где растительность приметна лишь в непосредственной близости. Видовой состав отдельных участков крайне непостоянен. Набор видов, связанный с КДЛЭ, включает многие редкие и отличается богатством, уступающим только ПАЛЭ. К КДЛЭ относятся склоники долинных террас, сложенных рыхлой толщей, однако термоксероморфных группировок, так же как и отдельных видов, их составляющих, характерных для более континентальных районов, здесь не имеется.

Уже на западе Океанического округа увеличена по сравнению с Континентальным комплексность растительности в связи с микро- и нанорельефом. В качестве примера комплексности растительности КДЛЭ, обусловленной нанорельефом, можно привести следующее наблюдение на р. Амгуэме в районе устья р. Столбовой на Ю-склоне террасы 50 м выс., где на ровной поверхности склона — криоксероморфная растительность с покрытием 50%, на взлобках — куртинная дриадовая тундра, в западинах — шикшевые, толокнянковые или ерниковые сообщества или полидоминантные кустарничковые тундры с покрытием 100%, по полосам стока — клоны *Cassiope tetragona* вкуче с клонами *Betula nana* ssp. *exilis*,

Ledum palustre ssp. *decumbens*, *Arctostaphylos alpina*, в нижней части бурга на склоне — дриадовая тундра с *Senecio tundricola*, *Antennaria friesiana*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Anemone sibirica*, тут же пятна *Empetrum nigrum* и багульника. КЭЛЭ на западе Океанического округа широко представлен в межгорных долинах, выполненных ледниковыми, водно-ледниковыми и морскими отложениями. Во многих случаях поверхность высоких надпойменных террас идеально выровнена и напоминает булыжную мостовую из-за обилия валунов. Подобные участки занимают, не прерываясь, сотни квадратных метров. Нередко поверхность террас КЭЛЭ имеет волнистый микрорельеф. Уже в районе устья р. Гитленумкывеем на моренных террасах весьма обычны *Rhododendreta camtschaticae*, чередующиеся с мелколистнодриадовыми куртинными тундрами, обычно к тому же лишайниковыми. Это — яркое свидетельство океанического режима среды, сочетающегося с оголенными субстратами на больших площадях днищ межгорных долин. В Континентальном округе эти днища практически целиком заполняет торфяная дернина.

На поверхностях холмов в пределах приречной равнины в КЭЛЭ существуют разреженные группировки мезофитов, особенно на останцах террас.

На р. Амгуэме в районе устья р. Ильвенеяедем на плоской вершине высокого холма (останце древней террасы) с галечной поверхностью развита дриадовая тундра с покрытием 60%, в которой *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Trisetum spicatum*, *Selaginella sibirica*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Hierochloa alpina*, *Poa glauca*, *Oxytropis nigrescens* ssp. *bryophila*, *Arnica frigida*, *Artemisia furcata*; здесь же находится сусликовина, на которой растут *Aconitum delphinifolium* ssp. *anadyrense*, *Arctostaphylos alpina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Potentilla nivea*, *Polygonum tripterocarpum*, *Calamagrostis langsdorffii*. Описания, подобные приведенному, ярко демонстрируют значение свойств грунта для растительности, так как и сусликовина, и ее окружение находятся в одной субстратной геосистеме. По соседству на ровной поверхности высокой надпойменной террасы имеется пятнисто-клоновая кустарничково-лишайниковая тундра (покрытие с лишайниками около 100%) с *Empetrum nigrum*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Pedicularis kanei* ssp. *kanei*, *Novosieversia glacialis*, *Carex nesophila*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Vaccinium uliginosum*, *Nardosmia glacialis*, *Hierochloa alpina*; в мелких ложбинках наблюдается сгущение растительности, особенно березки.

Горы Океанического округа характеризуются пестротой горных пород, включая основные и щелочные. Набор видов на последних весьма разнообразен. В него входят многочисленные арктоальпийцы, отсутствующие или крайне редкие в Континентальном округе.

На р. Яирамавэем на крутом (45°) и очень подвижном склоне сопки в нижней половине щебнистые осыпные полосы чередуются с относительно замоховелыми; на первых регулярна *Ermania parryoides*, на вторых — *Parrya nudicaulis*; хотя чаще растения находятся здесь в более характерной для них микрообстановке, нередко они встречаются на участках, где субстрат для них малоподходящий; в целом здесь существует редкотравная тундра с покрытием 10–20%, в которой *Saxifraga nelsoniana*, *S. bronchialis* ssp. *funstonii*, *S. hieracifolia*, *S. caespitosa*, *S. eschscholtzii*, *Chrysosplenium wrightii*, *Novosiviersia glacialis*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Festuca brachyphylla*, *Potentilla uniflora* s.str. et ssp. *vahliliana*, *P. biflora*, *Lloydia serotina*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *Draba nivalis*, *D. lactea*, *D. stenopetala*, *Artemisia furcata*, *A. glomerata*, *Luzula tundricola*, *L. confusa*, *L. unalaschkensis*, *Erysimum pallasii*, *Pedicularis kanei* ssp. *kanei*, *Arenaria capillaris*, *Claytonia arctica*, *Hierochloe alpina*, *Salix arctica*, *Oxytropis nigrescens* ssp. *bryophila*, *Senecio resedifolius*, *Androsace ochotensis*, *Saussurea tilesii*, *Polygonum viviparum*, *Hedysarum hedysaroides*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Cassiope tetragona*.

КЭЛЭ в наиболее типичном виде существует на юге Океанического округа на обширных поверхностях рыхлой толщи и нагорных террас. В КЭЛЭ на юге Чукотского полуострова развиваются очень красочные в период цветения травяно-кустарничково (с диапенсией, дриадой, толокнянкой, *Salix phlebophylla* и др.) — лишайниковые варианты тундр. Многие виды, вообще редкие, здесь представлены в большом обилии (*Draba stenopetala*, *Saxifraga eschscholtzii* и др.). Становятся доминантами *Anemone sibirica*, *Artemisia furcata*, *Salix sphenophylla*, *Rhododendron lapponicum* ssp. *parvifolium*. Велика роль ценообразователей океанического склада: *R. camtschaticum*, *Carex nesophila*. Покрытие (без учета лишайников на участках рыхлой толщи) — от 20 до 55% (с лишайниками до 90%). На высоких нагорных террасах, седловинах и плоских вершинах гор покрытие 10–20 (30)%, но видовые наборы и здесь весьма своеобразны, включая такие виды, как *Saxifraga serpyllifolia*, *S. flagellaris*, *Luzula unalaschkensis*, *Claytonia arctica*, и подушкообразные формы (*Eritrichium aretioides*, *Androsace ochotensis*, *Minuartia arctica* и др.).

На долинных террасах, образованных рыхлой толщей и имеющих на поверхности полигональный рисунок, хорошо прослеживается влияние субстрата и микроклимата на растительность, набор видов и внешний облик растений.

Иногда в горных тундрах встречаются субарктические кустарнички, становящиеся миниатюрными.

На плоских вершинах гор обычно развиты дриадово-лишайниковые тундры с бедным набором видов, как правило, включающим

Dryas octopetala ssp. *punctata*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *Hierochloe alpina*, *Salix phlebophylla*, *S. polaris* (на моховых подушках), *Oxytropis nigrescens* ssp. *bryophila*, *Artemisia furcata*, *Poa malacantha*, *Potentilla elegans*, *Saussurea tilesii* (на мхах), *Eritrichium aretioides*, *Luzula confusa*. В особо суровых условиях на вершинах встречаются единичные растения, причем никакой закономерности в их существовании нет. Это могут быть *Saxifraga punctata*, *Potentilla elegans*, *Hierochloe alpina*, *Salix phlebophylla*, *Eritrichium aretioides*, *Luzula confusa*, *Saxifraga eschscholtzii*, *Carex rupestris*, *Silene stenophylla*, *Claytonia arctica*, *Androsace ochotensis*, *Poa pseudoabbreviata*, *Lloydia serotina* и др.

Особую разновидность КДЛЭ и КЭЛЭ представляют обнаженные известняки. Небольшие их выходы имеются на водоразделе рек Гытхытхвызоуваам и Яираайкоопь близ южного обрамления Ванкаремской низменности. Однако из специфических обитателей известняков здесь отмечены в КДЛЭ и КЭЛЭ только *Carex glacialis*, *Cryptogramma stelleri*, *Oxytropis nigrescens* ssp. *pygmaea*. Известняки появились здесь сравнительно недавно в результате выпячивания водораздела и сноса рыхлого материала, скрывавшего ранее известняки. Многие восточные калькареофиты еще не успели сюда распространиться, поскольку существует огромная территория без известняков, представляющая для них барьер.

На востоке Чукотского полуострова к известняковым КДЛЭ и КЭЛЭ приурочены реликтовые виды *Braya purpurascens*, *Stellaria dicranoides*, *Oxytropis borealis*, *Anemone drummondii*, *Papaver walpolei*, *Erigeron hyperboreus*, *Dendranthema integrifolium*, *Artemisia senjavinensis*, *Lesquerella arctica*. Иногда некоторые из этих видов встречаются вне известняков, но по соседству с ними. Известняки служат своего рода рассадником. Например, *Oxytropis borealis* близ оз. Коопень встречается на щебнистых неизвестняковых склонах совместно с *Dendranthema integrifolium*, *Cystopteris fragilis* ssp. *dickieana* и др. Близ пос. Пинакуль этот остроподочник отмечен на суглинистых склонах высокой террасы вместе с *Oxytropis nigrescens* ssp. *pygmaea*, *Carex krausii*. В бухте Пенкигней он растет на склонах, образованных кислыми породами, вместе со вторым остроподочником, но здесь же он обычен на известняках.

Stellaria dicranoides на западном пределе своего распространения близ оз. Коопень растет в щебнистых тундрах на склонах гор, образованных породами предположительно основного состава в окружении *Woodsia glabella*, *Minuartia arctica*, *Silene acaulis*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Oxytropis mertensiana* и др. В урочище Дежнева эта звездчатка обычна на поверхности приморской террасы (КЭЛЭ) с суглинком в куртинной тундре с *Salix reticulata*, *S. arctica*, *Cassiope tetragona*, *Potentilla biflora*, *Saxifraga calycina*,

Minuartia arctica, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Novosieversia glacialis*. На других участках террасы обычны *Oxytropis nigrescens* ssp. *pygmaea* в окружении *Parrya nudicaulis*, *Draba eschscholtzii*, *Braya purpurascens*, *Senecio frigidus*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Nardosmia frigida*.

В отличие от названных видов, встречающихся помимо коренных известняков и на других субстратах, *Artemisia senjavinensis* обитает только на известняках. В бухте Пенкигней она обнаружена на крупнокаменистом склоне мраморизированных известняков с брекчиями совместно с *Braya purpurascens*, *Dryas octopetala* ssp. *ajanensis* var. *incanescens*, *Tofieldia pusilla*, *Carex glacialis*, *Minuartia arctica*, *Saxifraga oppositifolia*. В другом месте, на склоне, обращенном на юг, на высоте 200 м эта полынь росла в окружении *Novosieversia glacialis*, *Woodsia glabella*, *Erigeron humilis*, *Dryas octopetala*, *Oxytropis nigrescens* ssp. *pygmaea*, *Carex rupestris*, *Potentilla uniflora*, *Rhododendron camtschaticum*, *Vaccinium uliginosum*, *Cassiope tetragona*, *Pedicularis kanei*.

Различие наборов видов, сопровождающих реликты на известняках, столь же велико, как и в любых других горных тундрах. Сами эти реликты зачастую не встречаются вместе, а иногда разобщены территориально. Так, *Stellaria dicranoides* не обнаружена в районе произрастания *Artemisia senjavinensis*, так же как и *Papaver walpolei*.

8.7. Растительность скал

По характеру эта растительность является горной, но вследствие специфических экологических свойств скал она обладает некоторыми важными особенностями. Так, при переходе континентального типа растительного покрова в океанический ряд видов переселяется со склонов рыхлой толщи, где они входили в термоксероморфные группировки, на скалы. Это наблюдается и при современных поднятиях местности. Так, поднятие района оз. Эльгыгитын привело к усилению здесь океаничности климата и соответствующей перестройке растительного покрова. Исчезли мощные ивы, истлевшие остатки стволов которых обнаруживаются в дернине по краям долин ручьев. На огромном пространстве сохранился лишь один степовид с сон-травой. Он находится именно среди скал в урочище Розовые скалы. Степовид существует на каменисто-щебнистом склоновом участке, т.е. фактически на фоне КДЛЭ. Однако участок входит в скальный массив, и тепло, которое образуется в скалах, охватывает и этот участок.

СЛЭ вообще состоит из чередования осыпей и уступов различных размеров, и чем подробнее эти составляющие, тем богаче оказывается набор видов. На скалах нередко сохраняются реликты разных миграционных волн. Скалы различаются по местоположению, по расчлененности, площади, составу пород, их образующих. Все это оказывает влияние на СЛЭ и его растительность. В некоторых районах

скалы целиком состоят из пород кислого состава и в таких случаях не только не имеют флористической специфики, но и весьма бедны. В глубине Амгуэмо-Куветского массива скалы останцов и бортов каньонов большей частью имеют вид каменных стен с крайне слабо выраженным микрорельефом, бедных мелкоземом. Только самые неприхотливые на Чукотке виды (*Dryopteris fragrans*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *S. punctata* и др.) способны поселяться в незначительных трещинах. На некоторых скалистых выступах обитают наиболее активные ксерофиты, если поблизости имеются их группировки.

В каньонах крупные цельные массивы достаточно расчлененных скал часто имеют весьма обильный набор видов, включающий кустарники: *Salix glauca*, *S. krylovii*, *Ribes triste*, *Spiraea stevenii*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Alnus fruticosa*. Многочисленны папоротники. Экология скал разнообразна за счет вытянутости их по бортам горных долин снизу (где скалы сухие) до горных седловин (с долгим залеживанием снега), откуда спускаются каньоны. Большая часть скал каньонов имеет ксероморфный облик. Фрагментарная скальная растительность включает иногда виды, обычные в Континентальном округе, но отсутствующие в данном районе в иных условиях. Среди таких видов могут быть *Selaginella sibirica*, *Carex capillaris* ssp. *fusculula*, *Chamaerion angustifolium*, *Saxifraga nivalis* ssp. *tenuis* и др.

К востоку от Амгуэмо-Куветского массива, образованного сплошь породами кислого состава, как раз на границе Континентального и Океанического округов по бортам долины Чанталъвеергына встречаются скалы, сложенные породами среднего состава, обогащенные экологически и флористически. На одном таком скальном массиве имеются остепненные, мезоморфные и эвтрофные кустарничковые (с *Dryas integrifolia*) луговины, сериальные скальные группировки с *Campanula uniflora*.

По долине верхней половины Амгуэмы проходит раздел двух геологических комплексов, образующих Амгуэмо-Куветский массив и хр. Искатень. В сложении последнего принимают участие породы различного состава. СЛЭ в этом районе имеет большое число модификаций на разных гипсометрических уровнях. Скалы образованы породами кислого и среднего состава. Многие из них имеют большую протяженность, хорошо расчленены, но много и стеновидных скал, бедных уступами, или глыбовых очень светлого цвета. По наборам видов скалы данного района весьма схожи со СЛЭ Искатеньского района, т.е. довольно богаты. Среди местного СЛЭ много сухих разновидностей, но обычны и влажные, особенно на северных склонах или спадающих к рекам, например скалы над Кривым порогом.

Приречные скалы 20–30 м выс. чаще обращены к северу. В целом их растительность мезоморфная, скально-луговая с отдельными ксерофитами: *Poa glauca* ssp. *filiculmis*, *Arnica iljinii*, *Arenaria capillaris*, *Selaginella sibirica*,

но массовы также *Aconitum delphinifolium* ssp. *anadyrense*, *Anemone sibirica*, *Senecio tundricola*, *Veratrum oxysepalum* и др. Вдоль рек некоторые скальные массивы тянутся 200–300(400) м, прерываясь осыпными частями склона. На скалах, обращенных к югу, также обычна мезоморфная луговинная растительность.

В глубоких расщелинах некоторых скал в нижних частях может складываться нивальная обстановка, так как стайвание снега задерживается. В таких скалах обычны и замоховелые участки. Вообще почти во всех скалах могут быть выделены по растительности мезоморфные луговины, моховые участки и ксероморфные луговины, а среди последних – крио- и термоксероморфные группировки или микрогруппировки.

Восточнее, а также на приморских скалах южной Чукотки дифференциация растительности скальных массивов увеличивается.

Среди некоторых скал залеживаются снежники и растительность частично имеет нивальный оттенок. На уступах и карнизах обычна ксероморфная растительность, под уступами и на закрепленных осыпях часто обильны мезофиты, либо составляющие луговину, либо значительно примешивающиеся к дриадовым участкам (*Dryas octopetala* ssp. *punctata* имеет здесь сочные крупные листья). Множество скал образованы породами, содержащими карбонаты или среднего состава, что является специфическим фактором как минерального питания, так и физических свойств субстрата. В каждом пункте обнаруживается собственная флористическая специфика СЛЭ.

В верховьях р. Гытхытхыэоуваам СЛЭ оригинален прежде всего тем, что на скалы перебирается часть континентальных ксерофитов, не встречающихся на рыхлых склонах, несмотря на широкое распространение последних, являющихся основными местоположениями ксероморфной растительности в более континентальных районах (*Arnica iljinii*, *Silene repens*, *Pedicularis amoena*, *Potentilla hookerana* var. *arenosa* и др.). СЛЭ отличается сильной гетерогенностью как в целом, так и в пределах одного массива скал, поэтому сводный список видов СЛЭ в пунктах, где много скал, не уступает списку ГЛЭ (самому большому в любом субконтинентальном районе).

Значение карбонатов для реликтовых проявлений всегда оценивалось очень высоко. М. Фернальдом еще в 1918 г. было показано, что для флор восточного и западного Ньюфаундленда более важны различия почв (силикатных и карбонатных), чем различия климата, так как хотя силикатная флора там имеет южный элемент, тогда как карбонатная – арктический, последняя встречена в более теплом районе, а силикофильные виды – в более холодных районах юго-востока и юго-запада (по: Salisbury, 1920). На Чукотке, там, где имеются известняки, есть и другие по химизму породы, но на известняках, так же как и на Ньюфаундленде, представлены арктогенные реликты, а на силикатных – южные (но климатические геосистемные различия при этом столь же существенны, как и эдафические). На известняках в бухте Пенкигней на юго-востоке

Чукотки, в том числе на скалах, образованных ими, имеются арктогенные реликты (*Lesquerella arctica*, *Oxytropis nigrescens* ssp. *pygmaea* и др.), а на силикатных почвах растет ольховник. Севернее ольховник исчезает, а арктогенные виды на известняках продолжают встречаться. Некоторые из них (*Lesquerella arctica*, *Erigeron compositus*) найдены на скалах амгуэмских труб, образованных не известняками, а магматическими красноватыми породами. Они обитают здесь совместно с континентальными азиатскими видами (*Oxytropis campestris*, *O. inopinatus*, *Thymus serpyllum* s.l., *Cnidium cnidifolium*, *Potentilla anachoretica* и др.). Весь этот набор обнаружен только на красноватых крепких породах, образующих причудливые останцы (кекуры), и не встречается по соседству на скалах, составленных серыми сланцеватыми и рыхлыми породами, которые в основном и образуют трубы.

В районе амгуэмских труб много различных скал и хорошо видно, что более континентальный мезоклимат на них зависит не столько от солерной экспозиции, сколько от их положения в геоморфологической геосистеме. Если скалы образуют борт долины речки или ручья, то на них существует более континентальная растительность, часто кустарниковая, чем на скалах, обращенных к югу, но на равнину.

На северном обрамлении Анадырского залива и низменности СЛЭ в большинстве представляют скалы останцов, образованные породами среднего состава. Большая часть скал экспонирована к югу, однако решающую роль для мезоклимата скал имеет не экспозиция, а морские ветры с Анадырского залива, что подтверждается присутствием многолетних снежников только на склонах южных румбов, в то же время обращенных к указанному заливу. Поэтому термоксерофильные группировки на них отсутствуют, а отдельные виды ксерофитов являются промежуточными по экологии между термо- и криоксерофитами (*Arenaria capillaris*, *Potentilla nivea*, *Poa glauca*). Распространены криоксерофитные и мезофитные группировки с богатым видовым составом. Многие виды характерны для СЛЭ, но встречаются и в иных условиях, так что верных для СЛЭ видов очень мало. Особенно богатый индивидуальный набор видов СЛЭ имеют скалы в верхних частях склонов сопки. Южные скалы в средних частях склонов весьма бедны, но при изменении экспозиции (при повороте одного скального уступа) видовое богатство резко возрастает. Флора СЛЭ целиком принадлежит океаническому типу.

В верховьях зал. Креста скалы очень разнообразны по местоположению и экологии из-за интенсивного поднятия хр. Искатень. Есть совершенно иссушаемые скалы, и, напротив, сырые; в верхних частях гор и по бортам долин; обращенные к морю и от моря, и т.д. Наборы видов также существенно различаются уже в пределах одного массива скал; существуют скальные мезоморфные и ксероморфные группировки, с моховыми подушками и с лишайниковыми, но сколь бы ни было различно флористическое содержание скал, набор видов в любом случае типично скальный. Многие скалы сложены

породами среднего и основного состава и обогащены Д-видами: *Anemone parviflora*, *Arnica iljinii*, *Taraxacum carneoloratum*, *Festuca auriculata* и др. Весьма обычны криоксеротермные группировки с *Selaginella sibirica*, *Potentilla nivea*, *Poa glauca* и др.

Пояс останцов в верхней части южного склона горы может содержать до 70 видов с весьма различной экологией, что связано с различием микроусловий крупного массива. Весьма характерны для СЛЭ из числа нерегулярных, часто редких видов *Campanula uniflora*, *Erigeron humilis*, *Linnaea borealis*, *Chrysosplenium wrightii*, *Ranunculus grayi*, *Rumex acetosa* ssp. *lapponica*, *Castilleja elegans* и др.

Для ряда редких видов скалы являются основным типом местообитания, откуда они попадают на другие местообитания, отличаясь на них пониженной жизненностью и малым числом особей.

Близ оз. Сеутакан в массиве останцовых скал в верхней части Ю-склона горы скалы образованы лавобрежками. На них существует клочковатая растительность с *Woodsia glabella*, *Potentilla villosa*, *P. uniflora* s. str. et ssp. *vahlana*, *Saxifraga nivalis* ssp. *tenuis*, *S. flagellaris*, *S. nelsoniana*, *S. eschscholtzii*, *S. bronchialis* ssp. *funstonii*, *Artemisia glomerata*, *A. furcata*, *A. globularia*, *A. arctica*, *Poa malacantha*, *P. glauca*, *Festuca brachyphylla*, *F. altaica*, *Rumex acetosa* ssp. *lapponica*, *Polygonum viviparum*, *Aconitum delphinifolium*, *Papaver* sp., *Ranunculus nivalis*, *Cardamine hyperborea*, *C. bellidifolia*, *Carex rupestris*, *C. podocarpa*, *C. nesophila*, *Rhododendron camtschaticum*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Campanula uniflora*, *Salix phlebophylla*, *Ermania parryoides*, *Draba pilosa*, *D. lactea*, *D. hirta*, *Stellaria ciliatosepala*, *S. fischerana*, *Cerastium mutabile* var. *alpicola*, *Minuartia macrocarpa*, *M. rossii* ssp. *elegans*, *Silene acaulis*, *Kobresia myosuroides*, *Taraxacum* sp., *Oxytropis nigrescens* ssp. *bryophila*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Valeriana capitata*, *Pedicularis capitata*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Empetrum nigrum*, *Arnica frigida*, *Nardosmia glacialis*, *Antennaria friesiana*, *Castilleja elegans*, *Pyrola* sp. (ver.), *Chamaerion latifolium*, *Novosieversia glacialis*, *Sedum roseum* ssp. *atropurpureum*, *Trisetum spicatum*.

На северо-востоке хр. Искатень останцовые скалы на склонах гор очень бедны из-за сильного влияния ветров с Северного Ледовитого океана, хотя это те же самые горы, о которых говорилось немного выше. Весьма бедны и скальные массивы в районе Иуптына. Здесь скалы нередко образованы очень твердыми породами — роговиками почти черного цвета, поэтому слабо расчленены и бедны мелкоземом. Все же на них обитают папоротники, очень характерные на Чукотке для скал. Для А.И. Толмачева (1932-1935) 4 вида папоротников на Земле Элсмира (*Dryopteris fragrans*,

Cystopteris fragilis, *Woodsia glabella*, *W. ilvensis*) казались „положительно немислимыми“. Однако теперь известно, что названные виды весьма устойчивы к суровому климату. Они поселяются на скалах, где действует скальный тепловой эффект, заключающийся в том, что при любом положении солнца на скалах оказываются участки, перпендикулярные к его лучам и, следовательно, нагреваемые больше, чем другие. Тепло охватывает скалы целиком.

Б.А. Тихомиров (1959) рассматривал папоротники советской Арктики как пережитки доледниковой флоры. Он считал, что их переживание было возможно даже на территориях со сплошным покровом льда, на нунатаках и других участках, не покрывавшихся льдами, хотя и окруженных ими. Эту версию нельзя исключить для последнего, наименее развитого оледенения, но и подтверждений ее не имеется.

Скалы не являются экологическим каналом расселения растений, но они выполняют роль прибежища для тех видов, которые оказываются в критическом состоянии при изменениях климата. Поэтому на скалах обычно сконцентрированы виды, относящиеся к разным миграционным потокам. Важную роль в качестве экологических каналов при расселении растений играют речные долины, в частности галечники.

8.8. Растительность галечников

В долинах и поймах может существовать любая растительность из рассмотренных выше категорий. Более того, растительный покров пойм оказывается наиболее показательным при зонально-подзональных изменениях, когда с усилением океаничности последовательно исчезают деревья и кустарники. Однако кустарничковая, болотная, луговая и галечниковая растительность распространена на Чукотке повсеместно. Растительность галечников по характеру является горной, поэтому практически все виды горных тундр могут быть встречены на галечниках. Имеется ряд специфических галечниковых видов: *Carex eleusinoides*, *Leymus ajanensis*, *Merckia physodes*, *Rumex graminifolius* и другие, лишь тяготеющие к галечникам. Набор видов на галечниках чрезвычайно непостоянен, так как зависит от множества факторов, главное от характера поемности и от случайности попадания диаспор. Деятельность водотоков создает новые местообитания: отмирающие протоки, старичные озера, поднявшиеся в результате вреза русла террасы и т.д. В резко континентальных районах близ рек обитают некоторые виды, не встречающиеся в других условиях. Например, близ Телекайской рощи на обширных сырых галечниках отмершего участка русла Правого Телекая существует мозаика злаковых куртин и осоково-моховых пятен с *Salix saxatilis* (покрытие 40-50%), *Arctagrostis latifolia*, *Carex aquatilis* ssp. *stans*, *Caltha arctica*, *Eriophorum medium*, *E. polystachyon*, *Deschampsia cespitosa* ssp. *borealis*, *Dupontia fisheri* ssp. *psilosan-*

tha, *Luzula confusa*, *L. wahlenbergii*, *Juncus biglumis*, *Pleuropogon sabinii*, *Phippsia algida*, *Saxifraga foliolosa*, *S. hyperborea*.

Везде основную роль в наборах играют горные виды, диаспоры которых попадают на галечники с окрестных склонов. Иногда диаспоры переносятся реками на большие расстояния, в иные зональные условия, в которых формируются мелкие локальные популяции. Наиболее интересными сочетаниями видов обладают возвышенные галечники, т.е. заливаемые только в пик паводка и находящиеся вне генеральных струй воды. Поэтому они обычно обогащены песком. Их набор видов богаче, чем на участках, подвергающихся интенсивному влиянию паводков.

На р. Амгуэме близ моста все галечники очень интенсивно обрабатываются паводком и на больших пространствах совершенно пусты. Лишь в некоторых местах имеются редкотравные участки с покрытием 5-10%, составленные *Equisetum variegatum*, *E. arvense* ssp. *boreale*, *Deschampsia cespitosa* ssp. *borealis*, *Arctogrostis arundinacea*, *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Leymus ajanensis*, *Elymus jacutensis*, *Salix krylovii*, *Rumex graminifolius*, *Cerastium mutabile* var. *alpicola*, *Bromopsis pumpelliana*, *Artemisia tilesii*, *A. borealis*, *A. arctica*, *A. kruhsiana*, *Polemonium acutiflorum*, *Chamaerion latifolium*, *Hedysarum hedy-saroides* ssp. *arcticum*, *Astragalus schelichovii*.

Ниже по этой реке, когда она выходит из труб на равнину, появляются крупные участки низких галечниковых террас с илстым аллювием, покрываемым лишайниковой корочкой, местами с песком. Покрытие высших растений достигает 30-40%. Здесь растут *Chamaerion latifolium*, *Bupleurum triradiatum*, *Artemisia kruhsiana*, *A. glomerata*, *Festuca brachyphylla*, *Poa glauca*, *Oxytropis middendorffii*, *O. adamsiana* ssp. *vassilczenkoi*, *Polemonium boreale*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *Arenaria capillaris*, *Potentilla hookerana*, *P. stipularis*, *P. nivea*, *Allium schoenoprasum*, *Cerastium arvense*, *Dianthus repens*, *Erysimum pallasii*, *Polygonum laxmannii*, *Salix glauca*, *S. nummularia*, *Astragalus inopinatus*, *A. alpinus*, *Antennaria villifera*, *Tanacetum bipinnatum*, *Armeria maritima*, *Papaver* sp., *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *Silene stenophylla*, *Taraxacum* sp., *Smelowskia calycina* ssp. *integrifolia*, *Rumex graminifolius*, *Eritrichium aretioides*, *Leymus ajanensis*, *Kobresia myosuroides*, *Bromopsis pumpelliana*, *Pedicularis verticillata*, *Elymus macrourus*, *Agrostis trinii*, *Androsace septentrionalis*, *Arc-tostaphylos rubra*, рядом имеются высокие (до 2 м) кусты *Salix alaxensis* и несколько кустов (последних к северу) ольховника. Весь этот набор найден на одном большом участке, имеющем характерный куртинный облик от обилия популяции Краузе и огромных „лепешек“ смеловский. Сюда вынесены многие „степняки“,

развивающиеся здесь необыкновенно пышно, а также ряд сугубо горных растений. Неподалеку найдены также вынесенные рекой *Equisetum pratense* и *Elymus confusus*.

Перенос диаспор на большие расстояния осуществляется крупными реками, но и мелкие речки и ручьи способствуют расселению растений, и на их галечниках нередко существует красочное разнообразие.

В горных океанических районах ПАЛЭ подчинен высоте долин. Обычно в низовьях малых горных речек и в крупных межгорных долинах имеются хотя бы небольшие массивы ивняков, преимущественно из *Salix alaxensis* с примесью *S. krylovii*, с галечниковым разнотравьем и волоснецовыми луговинами. Выше 1,5 м ивняков нет; тенденции к древесному росту также нет. На низких террасах обычны кустарничковые тундры, обогащенные видами аллювиев. В весеннее время стаивание снега в долинах несколько задерживается по сравнению с окружающими их склонами. В верховьях долин огромные снежники, перегораживающие их, остаются все лето. Обычны мощные весенние и летние дождевые паводки, поэтому мезоморфные луговины приурочены чаще к местам, наименее затрагиваемым паводками, и к конусам выноса.

Среди прочих ЛЭ ПАЛЭ является наиболее континентальным по режиму среды. Это показывает и растительность, особенно наглядно в более продуваемых районах, например близ пост. Иультин. Несмотря на весьма суровую общую климатическую обстановку, на некоторых участках пойм в этом районе существуют массивы ивняков до 1 м выс. Их составляет преимущественно *Salix krylovii*, к которой примешивается *S. alaxensis*. Ивняки не отходят далеко от речного русла и приурочены к тем местам, где основное русло сопровождается серией проток. В целом ивняки не играют существенной ландшафтной роли в поймах.

Субстрат иультинского ПАЛЭ часто представлен валунниками. Во многих случаях пустоты между валунниками заполняет нивальный ил, образующийся под действием снежников вдоль приречных склонов. Соответственно многие участки галечников имеют нивальную растительность и относятся к НЛЭ, переходному к ПАЛЭ. Как и в других северных районах Чукотки, разрозненные низкие кусты ив уменьшаются по высоте в направлении вверх по речкам, текущим в межгорных впадинах. Часто уже на выходе речки из гор *S. krylovii* не превышает травяной покров, а чуть выше исчезает вовсе. В этом проявляется „котловинный эффект“ климата, способствующий развитию кустарниковой растительности в котловинах.

Набор видов ПАЛЭ весьма богат за счет обширных галечников и валунников небольших речек, паводок которых не обладает „выкорчевывающей“ способностью. На низких надпойменных террасах встречаются разреженные осочники из *Carex aquatilis* ssp. *stans* на илистом субстрате. На нем же сформированы разреженные ивковые группировки со степушимися кустиками *Salix saxatilis* и *S. pulchra*.

В Ванкаремском районе степень континентальности мезоклимата речных долин ослаблена вследствие негорного ландшафта. В долине р. Ванкарем преобладает мелкозернистый аллювий (пески, напки), тогда как в других районах крупные реки имеют протяженные участки перемытых галечников и валуников. Характерны интенсивные, но скоропроходящие дождевые паводки, сильно обновляющие поймы. Даже на низких террасах после дождевых паводков растительность оказывается погребенной под слоем песка. В долине имеются плоские возвышенности, образованные песком (ПЛЭ). Вблизи устья Рекуула на слабозвышенной песчаной гривке описана волоснецовая луговина с покрытием 20-90% с *Salix pulchra* (пятна-куртинки), *S. nummularia* (пятна), *S. saxatilis*, *S. glauca* (одиночные кустики), *Chrysanthemum bipinnatum*, *Arctostaphylos alpina* (пятно), *Polemonium boreale*, *Stellaria monantha*, *Androsace bungeana*, *A. septentrionalis*, *Oxytropis adamsiana* ssp. *vassilczenkoi*, *O. nigrescens* ssp. *bryophila*, *Empetrum nigrum* (пятна), *Luzula confusa*, *Armeria maritima*, *Taraxacum ceratophorum*, *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Hierochloa alpina*, *Polygonum tripterocarpum*, *P. viviparum*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Astragalus alpinus*, *Leymus ajanensis*, *Rumex graminifolius*, *Poa malacantha*, *Crepis chrysantha*, *Antennaria friesiana*, *A. villifera*, *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Agrostis trinii* s.l., *Minuartia verna* ssp. *rubella*, *M. macrocarpa*, *Draba nivalis*, *Pedicularis verticillata*, *P. capitata*, *Valeriana capitata*, *Calamagrostis holmii*, *Artemisia glomerata*, *Kobresia myosuroides*.

ПЛЭ существует также на весьма пологих склонах холмов и по краям надпойменных террас, где в волоснецовых луговинах из *Leymus ajanensis* встречаются *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Polemonium boreale*, *Oxytropis middendorffii*, *O. adamsiana* ssp. *vassilczenkoi*, *Draba nivalis*, *Armeria maritima*, *Crepis chrysantha*, *Pachypleurum alpinum*, *Stellaria longipes* s.l., *Parrya nudicaulis*, *Taraxacum ceratophorum*, *Melandrium affine*, *Polygonum tripterocarpum*, *Anemone sibirica*, *Artemisia glomerata*, *Astragalus alpinus*, *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Festuca rubra* s. str., *Androsace septentrionalis*, *Chrysanthemum bipinnatum*, *Rumex graminifolius*; в глубь террасы обычно идет бугорковатая кустарничково-осоково-моховая тундра (ГЛЭ).

В Океаническом округе ПЛЭ испытывает влияние морских ветров с туманом, препятствующим быстрому стаиванию огромных снежников вдоль высоких участков надпойменных террас и по долинам горных рек. Поэтому нередко на илистых отмерших протоках существует типичный НЛЭ, а не ПЛЭ. На возвышенных до 1 м террасах с закрепленной галькой обычны куртинные дриадово-травяно-мелкомоховые тундры. Характерны разнообразные мезоморфные луговины от ивняковых до волоснецовых и сериальных редкотравных.

На р. Яирамавэем на просторном сухом галечнике описана луговина с покрытием 50%: в ней *Chamaerion latifolium*, *Androsace gorodkovii* ssp. *semiperennis*, *A. bungeana*, *Draba hirta*, *D. juvenilis*, *D. lactea*, *D. nivalis*, *D. pseudopilosus*, *Artemisia borealis*, *A. tilesii*, *A. glomerata*, *Papaver macounii*, *P. gorodkovii* ssp. *tichomirovii*, *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Festuca brachyphylla*, *Oxytropis nigrescens* ssp. *bryophila*, *O. adamsiana* ssp. *vassilczenkoi*, *Leymus ajanensis*, *Melandrium affine*, *Luzula confusa*, *L. beringensis*, *Salix reptans*, *S. alaxensis* (одиночные кустики 15 см выс.), *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *M. verna* ssp. *rubella*, *Poa malacantha*, *Saxifraga cernua*, *S. grandipetala*, *S. bronchialis* ssp. *funstonii*, *Oxyria digyna*, *Cerastium mutabile* var. *alpicola*, *Chrysosplenium wrightii*, *Erysimum pallasii*, *Bromopsis pumpelliana*, *Hierochloa alpina*, *Astragalus alpinus*, *Potentilla elegans*, *Pedicularis villosa*. Примером континентальной связи в данном перечне являются проломник Городкова и мытник волосистый. В более восточных районах видов с односторонне континентальными связями практически не остается.

Вблизи оз. Сеутакан галечники дельты р. Курортной существуют в нескольких вариантах: песчаных и заиленных, перемерших и задернованных-замоховелых на слабых повышениях с кустарничково-осоково-моховой тундрой с покрытием 90%.

В обширных низменностях реки часто берут начало из болот и не имеют контакта с горами. Тем не менее в наборе видов на их галечниках преобладают горные виды. В 20 км от пос. Конергино на песчаном галечнике р. Этвыргытгы в 500 м от берега моря среди пологих низких увалов описана кустарничковая луговина с покрытием 90%, образованная *Salix sphenophylla*, *S. nummularia*, *S. arctica*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Artemisia glomerata*, *A. borealis*, *A. arctica*, *Sedum roseum*, *Calamagrostis holmii*, *C. arctica*, *Poa malacantha*, *P. glauca*, *P. arctica*, *Androsace bungeana*, *A. ochotensis*, *Aster sibiricus*, *Leymus villosissimus*, *Empetrum nigrum*, *Cnidium ajanensis*, *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *Melandrium affine*, *Festuca brachyphylla*, *Stellaria ciliatosepala*, *S. fischerana*, *Cerastium mutabile* var. *alpicola*, *Pedicularis langsдорфii*, *P. oederi*, *Anemone sibirica*, *Astragalus alpinus*, *Polygonum tripterocarpum*, *Luzula confusa*, *L. beringensis*, *L. tundricola*, *L. multiflora*, *Rumex graminifolius*, *Gentiana algida*, *Potentilla uniflora*, *P. gelida* ssp. *hyparctica*, *P. fragiformis*, *Oxytropis adamsiana* ssp. *vassilczenkoi*, *Saxifraga foliolosa*, *Lloydia serotina*, *Armeria maritima*, *Silene stenophylla*, *Trisetum spicatum*, *Polemonium acutiflorum*, *Taraxacum ceratophorum*, *T. sibiricum*, *Papaver* sp.;

у самой воды *Honkenya peploides*, *Dendranthema hultenii*, *Stellaria humifusa*, *Cochlearia arctica*, *Puccinellia tenella*; галофиты обитают здесь вследствие поднятия воды во время прилива.

Озерные галечники (ОЛЭ) на Чукотке представляют специфический тип субстратной геосистемы, режим среды которой находится под влиянием озера. В зависимости от типа озер ОЛЭ распространены в многочисленных вариациях, позволяющих проследить связь ОЛЭ с ГЛЭ, НЛЭ и ПАЛЭ и выявить флористическое отличие малых и больших озер, связанное с особенностями их экологии. Одним из основных различий малых и больших озер, влекущим за собой ряд специфических черт, служит время освобождения озера от льда: на малых озерах лед исчезает значительно раньше, чем на больших. На последних движением огромных льдин под действием ветра вдоль участков берегов возведены валунные гряды, а песчаные участки берегов подвержены перепахиванию льдинами. При таянии льда прибрежная растительность затопляется на одну-две недели.

Флористический состав ОЛЭ весьма пестр по экологии видов, его слагающих. Пестрота не является следствием "сборности" различных участков берегов озер. Взяв маленький и внешне однородный участок берега оз. Экитыки, мы найдем здесь произрастающие бок о бок *Salix tschuktschorum*, *Allium schoenoprasum*, *DuPontia fisheri* ssp. *psilosantha*, *Beckwithia chamissonis*, *Ranunculus nivalis*, *Caltha arctica*, *Androsace ochotensis*, *Artemisia kruhsiana* и др.

Некоторые озера пересыхают или сильно снижают свой уровень. На них отсутствуют заросли арктофилы и *Senecio congestus*, характерные для мелководий крупных озер. ОЛЭ обычно сочетает элементы нивальной и луговой растительности плюс гидро- и гигрофиты вдоль уреза воды. На надпойменных террасах мелкие озера густо зарастают арктофилы с обилием *Ranunculus reptans*, *R. pallasii*, *Deschampsia cespitosa*, *Caltha arctica*. Дно в таких озерах илистое. Некоторые озера исчезают совсем, затягиваясь болотом.

В переходной полосе ОЛЭ характеризуется разнообразием в связи с огромным количеством озер, занимающих различные местоположения. Иногда озера ступенчато располагаются друг под другом и имеют каменистые берега с гигрофильным редкотравьем. Берега больших озер — песчаные и галечниковые; на них часто встречаются дифференциальные, но более свойственные другим ЛЭ виды: *Sibbaldia procumbens*, *Ranunculus reptans*, *Stellaria crassifolia* и др.

В растительности среднеамгуэмского ОЛЭ видная роль принадлежит мезоморфным луговинам, пионерным группировкам с участием нивальных видов; зарастание озер идет по общему типу данной территории (*Carex aquatilis* ssp. *stans*, *Arctophila fulva*, *Hippuris vulgaris*, *Ranunculus pallasii*). На галечниках часто обитают совместно (предпочтительные местообитания) *Senecio congestus* и *Koenigia islandica* (самое крупное и самое

мелкое травянистые растения). Часто единичные находки какого-либо вида (например, *Chrysosplenium alternifolium* ssp. *tetrandrum*, *Sagina intermedia*, *Deschampsia cespitosa* ssp. *brevifolia* et ssp. *borealis*, *Batrachium trichophyllum* и др.) в каком-то одном пункте приходится на его ОЛЭ. Берега озер среди холмов обычно оторочены полосой ивняков. По берегам крупных озер нередко разреженные нивальные луговины на камнях с *Primula tschuktschorum*, *Polemonium acutiflorum*, *Saxifraga nelsoniana* ssp. *porsildiana*, *Oxyria digyna*, *Trisetum spicatum*, *Salix polaris*, *Erigeron humilis* и др. Низинные озера часто сплошь окружены ивняково (*S. pulchra*)-осоково (*C. stans*)-пушицево (*E. polystachyon*)-сфагновым болотом.

На р. Маравам описан участок галечника большого озера; на нем есть мелкие моховые подушки и зайленные участки; покрытие растительности неравномерное; ее составляют *Senecio congestus*, *Chamaerion latifolium*, *Saxifraga hyperborea*, *S. foliolosa*, *S. cernua*, *Chrysosplenium alternifolium* ssp. *tetrandrum*, *Carex tripartita*, *Salix krylovii* (отдельные кустики), *S. chamissonis*, *Polemonium acutiflorum*, *Rumex arcticus*, *Poa arctica*, *Stellaria monantha*, *S. fishcherana*, *Koenigia islandica*, *Batrachium trichophyllum*, *Arctagrostis latifolia*, *Sagina intermedia*, *Ranunculus hyperboreus* (в моховой подушке), *Phippsia algida*, *Caltha arctica*, *Artemisia borealis*. На другом обширном сыром галечнике озера, местами задернованном, растут *Rumex arcticus*, *Arctophila fulva*, *Caltha arctica*, *Ranunculus gmelinii*, *Hippuris vulgaris*, *Carex tripartita*, *Deschampsia cespitosa* ssp. *borealis*, *Cardamine pratensis* (вегетативные розетки), *Salix pulchra*.

В северных районах Чукотки ОЛЭ представлен низинными и ледниковыми озерами с песчаными берегами. Многие озера имеют торфянистые берега (ТЛЭ). Наиболее интересное озеро с песчаными берегами находится приблизительно в 15 км от Иультина к северу в межгорной долине. В нем водятся щитни. По его берегам встречаются все нивальные и луговые виды района: имеются заросли *Rumex arcticus*, *Senecio congestus*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Arctophila fulva*, а в небольшой заводи масово произрастает *Callitriche hermaphrodita* (водная и наземная формы).

В южных низменностях Чукотки, в отличие от северных со сходным макроландшафтом, ОЛЭ выражен значительно лучше, т.е. здесь имеется большее его разнообразие и площадь галечников обширнее. Существенным отличием местного ОЛЭ от североприморского является более интенсивное зарастание озер сразу на большой площади и образование сплавины. В этом процессе участвуют крупные растения *Hippuris vulgaris*, *Ranunculus pallasii*, *Arctophila fulva*, а *Carex aquatilis* ssp. *stans* ассоциируется с *C. aquatilis* s. str., отличающейся в основном большими раз-

мерами. Редкотравные луговины озерных галечников имеют довольно богатый набор видов по сравнению с галечниками северных озер за счет большего богатства всей флоры и множества благоприятных местообитаний (часто относящихся к ПГЛЭ) приозерных склонов.

На южной Чукотке в озерах Анадырской низменности обнаружены на пределе своего распространения бореальные гигрофиты: *Caltha natans*, *Menyanthes trifoliata*, *Cicuta virosa*, *Sparanium friesii*. На севере этой низменности эти виды уже не встречаются.

В истоках Канчалана на заиленном сыром галечнике озера имеется пятнистая травяная группировка с покрытием 60–80%, с рассеянными мелкими кустами ив: *Salix krylovii*, *S. pulchra*, *S. sphenophylla* – занос с ближней террасы, а также *Carex bigelowii* ssp. *lugens*, *C. aquatilis* ssp. *stans*, *C. saxatilis* ssp. *laxa*, *C. williamsii*, *Saxifraga foliolosa*, *S. hirculus*, *S. grandipetala*, *S. nelsoniana*, *S. cernua*, *Eriophorum polystachyon*, *Epilobium anagallidifolium*, *Pinguicula spathulata*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta* ssp. *ellipticum*, *Vaccinium uliginosum*, *Juncus biglumis*, *J. castaneus*, *Minuartia arctica*, *Rhododendron lapponicum* ssp. *parvifolium*, *Hierochloa alpina*, *Pedicularis oederi*, *P. capitata*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Senecio frigidus*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Sagina intermedia*, *Luzula nivalis*, *L. multiflora*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Melandrium apetalum*.

Морские галечники также представляют особую субстратную геосистему (ПГЛЭ), сочетающую свойства речных и озерных галечников и засоление. Море оказывает нивелирующее влияние на растительность морских берегов, поэтому существенных различий по растительности между северным и южным побережьем не существует, но имеются флористические различия. На северном побережье в целом холоднее. Случаются годы, когда в течение большей части лета у берегов держатся паковые льды. Они создают дополнительный дефицит тепла, что способствует развитию в условиях ПГЛЭ нивальной растительности.

На галечно-песчаном склоне (35°) террасы к Ванкаремской лагуне нивальная луговина с покрытием 70% образована *Ranunculus pygmaeus* (cop. 2), *Oxyria digyna* (cop. 1–2), *Primula tschuktschorum*, *Phippsia algida*, *Trisetum spicatum*, *Saxifraga hyperborea*, *S. foliolosa*, *Poa paucispicula*, *Salix polaris*, *Arctagrostis arundinacea*, *Nardosmia frigida*, *Taraxacum* sp., *Armeria maritima*. Имеются зеленомошные и политриховые пятна. Можно сказать, что набор видов этой луговины является классически нивальным, за исключением *Armeria*, свидетельствующей скорее о том, что галечник сильно обогащен песком. Нивальные виды встречаются в различной приморской растительности в условиях засоления и без такового. Они имеют к тому же повышенную жизненность. Поэтому естествен вывод, что нивальные виды в значительной мере происходят из районов морских побережий.

На пляжных полосах, косах, барах и прочих приморских элементах рельефа, образованных галечниками, обитают многие специализированные виды: *Cochlearia arctica*, *Cerastium fischerianum*, *Leymus villosissimus*, *Honkenia peploides*, *Dendranthema hultenii*, *Mertensia maritima*, *Puccinellia tenella*, *P. phryganodes*, *Saxifraga rivularis*, *S. bracteata*, *Stellaria humifusa*, *Calamagrostis deschampsoides*, *Potentilla egedii*, *Salix ovalifolia*. Здесь немало также горных видов, которые не являются результатом случайного заноса с гор, так как последние часто удалены на десятки километров. Среди них *Minuartia macrocarpa*, *Poa arctica*, *Androsace ochotensis*, *Diapensia lapponica* ssp. *obovata*, *Artemisia glomerata*, *A. tilesii*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Sagina intermedia*, *Salix pulchra*, *S. reptans*, *S. sphenophylla*, *Pedicularis langsдорфii*, *P. kanei* ssp. *kanei*, *Cassiope tetragona*, *Claytonia acutifolia*, *Polemonium acutiflorum*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорфii* и др. Однако ряд горных видов на галечниках северного побережья не встречаются, хотя обитают на галечниках южного побережья. Кроме того, на них никогда не поселяются субарктические кустарнички и дриада, а также *Rhododendron camtschaticum*, но обычна шикша.

Некоторые болотные виды, безразличные к засолению, распространяются на галечники из соседних лайд: *Carex aquatilis* ssp. *stans*, *Arctophila fulva*, *Melandrium apetalum*, *Pedicularis sudetica* ssp. *albolabiata*, *Eriophorum polystachyon* и др.

На восточных и южных побережьях ПГЛЭ часто находится в более благоприятных, чем на северных равнинах, условиях – во фьордах. В верховьях фьордов галечники с засолением постепенно сменяются пресными речными галечниками. Постепенность осложнена периодическими приливами, когда морская вода поднимается в низовья рек. В этих районах ПГЛЭ не подвергается в летнее время охлаждающему действию пака, в отличие от североприморского района. Поэтому растительность ПГЛЭ более развита (богатые волоснецовые луговины), отдельные растения достигают крупных размеров, более объемны их топодемы. Некоторые виды, не встречающиеся в североприморском ПГЛЭ, на юге и востоке не являются редкостью. Среди них имеются специфические приморские: *Senecio pseudoarnica*, *Potentilla egedii*, *Carex maritima*, *C. gmelinii*, *Angelica gmelinii*, *Lathyrus maritimus*, *Iris setosa* (близ пос. Шахтерский) и неспецифические, но весьма обычные: *Sedum roseum*, *Merckia physodes*, *Papaver radicum* и др.

Имеются сырая и сухая разности фрагментов ПГЛЭ, несколько отличающиеся флористически. Прослеживается отношение многих видов к засолению. В ПГЛЭ обычны такие виды, как *Oxytropis nigrescens* ssp. *bryophila*, *Poa malacantha*, *Astraga-*

lus alpinus, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii* и другие, преимущественно горные виды. Растения, более свойственные ЛЛЭ, разрозненно встречаются в ППЛЭ.

8.9. Растительность близ термальных источников

На востоке Чукотского полуострова с давних пор известны горячие ключи. Растительности, связанной с ними, был посвящен ряд публикаций (Тихомиров, 1957; Тихомиров, Гаврилюк, 1966; Экосистемы..., 1981, и др.). Горячие ключи выходят обычно на склоне в долину речки. Температура воды на выходе превышает 70 °C, но температура почвы уже в нескольких метрах от выхода горячей воды выравнивается с окружающей. Тем не менее на весьма обширном пространстве микроклимат существенно отличается от общего климата, поскольку постоянно образуется подушка пара. Выходы горячих вод сильно минерализованы (в воздухе на расстоянии до 2 км ощущается запах сероводорода), и около них существуют приморские галофиты. Имеются небольшие заросли *Athyrium distentifolium* до 40 см выс. Среди прочих бореалов, значительно изолированных здесь от области своего основного распространения, *Agrostis scabra*, *Galium trifidum*, *Juncus haenkei*, *J. nastanthus*, *Phegopteris connectilis*, *Triglochin palustre*, *Eleocharis acicularis*, *Plantago asiatica*, *Mentha arvensis* s.l. В истоках р. Гильмимливеем в Колочинско-Мечигменской депрессии близ горячих ключей обнаружены также *Gymnocarpium dryopteris*, *Potamogeton filiformis*, *Ruppia maritima*, *Bolboschoenus planiculmis*, *Carex lapponica*, *Eleocharis uniglumis*, *Juncus filiformis*, *Chenopodium glaucum*, *Atriplex gmelinii* (заносный сорняк), *Rorippa palustris*, *Tillaea aquatica*, *Plantago major*, *Gnaphalium uliginosum*, *Ptarmica camtschatica*, *Senecio succisifolius* (Экосистемы..., 1981). Кроме того, указан ряд видов, неспецифических для горячих ключей, но растущих здесь и встречающихся чаще на востоке Чукотского полуострова, чем в других районах: *Botrychium lunaria*, *Claytonia sarmentosa*, *Epilobium hornemannii*, *Trientalis europaea*.

На разных ключах набор термофильных видов различается, так же как он неодинаков на массивах известняков, скал и в прочих геосистемах. Кроме случайности, несомненно играющей значительную роль в наборах реликтов на ключах, эти различия усугублялись человеком. Ключи с давних пор использовались, и отдельные виды на них могли быть просто уничтожены. На Уэленских ключах в начале нашего столетия, по сведениям Ю. Рытхеу, находилась баня американского торговца. Очевидно, поэтому на этих ключах специфические виды отсутствуют.

Набор термофильных видов, резко дисгармонирующих с окружением и существующих благодаря комплексному влиянию горячих ключей, отражает один период истории растительного покрова Чу-

котки, а не некоторую последовательность этих периодов, которую отражает, например, флора известняков.

9. МОМЕНТЫ ИСТОРИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА, ИНТЕРПРЕТИРУЕМЫЕ ПО СОВРЕМЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Продолжая рассмотрение термофильного набора видов, отметим, что он не может быть составлен из заносных растений, в частности с помощью птиц, как писали некоторые авторы по поводу камчатских горячих ключей. Ботаники, не имеющие представления о жизни птиц, часто безответственно «сваливают» на птиц кажущиеся необъяснимыми факты. Еще Б.А. Тихомиров (1957) отметил, что бореальные лесные виды, встречающиеся близ термальных источников на востоке Чукотки, сохраняются со времени голоценового оптимума, а не более ранних периодов. Это совершенно очевидно из его высказывания об *Athyrium alpestre* (*A. distentifolium*). Сочетание термофилов и приморских галофитов является свидетельством трансгрессии, происходившей во время климатического оптимума. В связи с поднятием уровня моря на несколько метров, галофиты оказались близ ключей и при отступлении моря сохранились там вследствие благоприятного солевого режима вместе с бореалами, для которых важен тепловой режим и безразличен солевой. Об этой трансгрессии свидетельствуют огромные площади маршевой растительности на приморских террасах 2–3(4) м выс. в низменностях как на севере Чукотки (Чаунская низменность, мыс Шмидта и др.), так и на юге (долина р. Волчьей, низина близ пос. Шахтерский и др.). Трансгрессия, по-видимому, происходила из-за стаивания паковых льдов Северного Ледовитого океана вследствие мощного потепления климата, благодаря которому до восточного побережья Чукотки добрался бореальный комплекс мезофильных и гигрофильных видов, сохранившихся близ горячих ключей. Некоторые бореалы не успели достичь Чукотского полуострова и сохраняются в Анадырской низменности (цикута, трифоль и др.).

Существование близ ключей *A. distentifolium* позволяет считать правильным представление о том, что в период оптимума Берингова пролива достигла лиственница, причем в виде не чахлах редколесий, а хорошо сформированных долинных лесов, таких как на юге Магаданской обл. в настоящее время. Уже говорилось о том, что есть все основания считать, что и ель, пережившая оледенение в среднем течении р. Майн, распространялась в это время по всей Чукотке. Естественно, что и кедровый стланик, и древесная береза достигали Берингова пролива. В это же время происходил мощный приток на Чукотку «степняков». Именно потому что «степняки» мигрировали на Чукотку в основной своей массе в период голоценового оптимума, когда Берингия не существовала, они и не проникли на Аляску. На северо-западе Америки происходили те же самые события, но роли исполняли иные виды, т.е. другие деревья, другие «степняки».

Берингийским тундростепям, являвшимся в прошлом пастбищами плейстоценовых животных, посвящено много публикаций, и число их продолжает расти. Поскольку аргументация в пользу тундростепей малоубедительна, то некоторые из авторов очень заботятся о том, чтобы представления их оппонентов не просочились в печать. Ситуация напоминает тот критический период в биологии, когда сплошным потоком шли статьи, „доказывающие“ перерождение видов. Хорошо отработанная схема используется теперь в другой области.

Концепция тундростепей логически выводится из того, что были мамонты и внезапно исчезли. Следовательно, причиной их исчезновения является изменение условий питания. Ставится вопрос о времени возникновения тундростепей, и решается он на основе ископаемых костей. По утверждениям А.В. Шера (1982, 1986 и др.), тундростепные биоценозы, для которых характерны криоксеротичность, комплексность, безлесность, мозаичность, высокая продуктивность, генетически связаны с многолетней мерзлотой (не с собственно оледенениями), но не тождественны перигляциальным биоценозам и возникли в плейстоцене. Все качества „тундростепей“, перечисляемые Шером, характерны для современных ландшафтов при отсутствии мамонтов. Что же касается продуктивности, то это – надуманная характеристика, так как не основана на каких-либо показателях, с ней связанных.

А.В. Шер (1982, 1986) считает, что 2–2,5 млн лет назад на Колымской низменности были равнинные тундры с фауной кутуях, а тундростепные биоценозы уже существовали 1 млн лет назад. Тундростепные сообщества устойчиво удерживались на северо-востоке Азии до конца плейстоцена. Во время смягчения климата они не исчезли, а лишь сокращали свои позиции. На рубеже плейстоцена и голоцена произошла резкая необратимая перестройка ландшафтов северо-востока Азии, приведшая к распаду тундростепных биоценозов и появлению принципиально отличных от них современных экосистем.

Существуют, однако, многочисленные данные палинологов и, что еще более весомо, палеокарпологов (Каш, Каш, 1973) о том, что в плейстоцене и раннем плейстоцене на всем Северо-Востоке СССР существовала относительно теплолюбивая растительность, т.е. по крайней мере росли деревья. Это согласуется с данными по изучению трупов мамонтов и других крупных травоядных, в пищеварительных трактах которых обнаружены не только пыльца деревьев, но и макроостатки (Сукачев, 1914; Украинцева и др., 1978, 1981 и др.; Украинцева, 1979, 1982; Шило и др., 1983). Поэтому, если следовать логике, то нужно говорить не о тундростепях, а о лесостепях.

Многие авторы относят появление тундростепей к среднему (Colinvaux, 1967; Hopkins, 1967, 1970, 1972, и др.) или позднему (Верховская, 1986 и др.) плейстоцену, когда формировались толщи лёссов и лёссовидных суглинков. В первой половине среднего плейстоцена в Берингии вновь появляется лесная растительность в период существования Берингова пролива (Гитерман, 1985). Во второй половине этого периода, когда пролив осушился,

автор отмечает распространение тундростепей с господством злаков, полынй, но с небольшим участием *Selaginella sibirica*.

С ботанико-экологической точки зрения такие данные невозможно интерпретировать иначе как преимущественно травяную растительность, а была ли она ксерофитной, мезофитной или гигрофитной можно лишь гадать из-за отсутствия определений злаков и полыней до вида. Напротив *S. sibirica* говорит о сухости местообитания, из которого взята проба, но не более того. В наше время этот вид способен обитать на сухих возвышениях среди заболоченных тундр или в верхнем поясе гор Чукотки с крайне разреженной растительностью, которую можно относить к каменным пустыням в понимании В.Б. Куваева (1985). Условия этих пустынь хорошо согласуются с представлением о формировании лёссовидных субстратов.

Образование лёссово-ледовых толщ приурочено к ледниковым фазам, что подтверждается датировками на Аляске в интервале 10–25 тыс. лет назад (Шило, Томирдиаро, 1982). Лёссовидные отложения накапливались в условиях аридизации (Волков, Зыкина, 1982). В северных районах материал этих отложений образовывался в основном в результате морозного выветривания. Этот процесс происходит на Чукотке и в современных условиях, свидетельством чему является огромное количество пыли на снежниках. Естественно, что во время оледенения он значительно усиливался за счет понижения температур. Согласно Н.Е. Котельниковой и М.П. Лысенко (1978), лёсс является недоразвитой почвой, сформировавшейся в обстановке изреженного растительного покрова. С этой точки зрения удовлетворительно объясняется отсутствие слоистости в лёссе. Лёссовый мелкозем, поступавший преимущественно из атмосферы, сразу же подвергался процессам почвообразования, которые предотвращали образование нормальной осадочной слоистости. Формирование лёсса и лёссовидных пород, образующих ископаемые почвы, происходило в различных условиях, поэтому они отличаются друг от друга по составу и свойствам. Следует, однако, учитывать, что облик и свойства почвенных образований после их захоронения изменяются; особенно это касается легкорастворимых солей, емкости обмена и состава обменных оснований при повышенной влажности породы.

На основе спорово-пыльцевых спектров разработан сценарий, принятый многими авторами. По этому сценарию (Жигонский, Стома, 1982), изучение плейстоценовых лёссово-ледовых отложений арктического побережья Якутии показало, что зырянско-сартаанский палеоландшафт напоминал здесь не современную арктическую или типичную тундру, а своеобразную арктическую степь или прерию. Для роста деревьев и кустарников, видимо, не хватало влаги, а не тепла. В голоценовом оптимуме (до 7–6 тыс. лет назад) природная обстановка кардинально изменилась: произошло резкое потепление зимы, похолодание лета и сильное увлажнение климата. В Арктике вместо высокотравных луговых степей разрослись высокие кустарники ольхи, ивы, березы. После климатического голоценового оптимума на островах Новосибирского архипелага образовались



Рис. 4. Расчлененная приамгуэмская терраса (справа река). Серые пятна на верхнем перегибе террасы — степоиды. В данном районе это единственный тип местоположений, в котором они имеются.

арктические путины, а южнее арктическая тундра. Еще южнее на побережье Якутии до сих пор развиваются сырые малопродуктивные типичные тундры и полигональные болота. Гибель мамонтового комплекса связана с резкими климатическими изменениями на границе плейстоцена и голоцена. В результате резкого увеличения влажности возросла роль болотных и тундровых флористических видов, которые оказались непригодными для травоядных животных. Вместо продуктивных арктических степей сформировались заозеренные и заболоченные тундры с обилием мхов и осок.

Гибель плейстоценового комплекса травоядных млекопитающих расценивается как косвенный аргумент в пользу тундростепных ландшафтов во время его существования. Было подсчитано (Шило и др., 1983), что 1 га современных пастбищ может прокормить мамонта в течение всего 2–8 дней. Поэтому современные ландшафты не способны вмещать популяции мамонтов уже по причине их низкой продуктивности (рис. 4, 5). Кроме того, авторы указали на важность физических свойств субстратов. Последние должны быть плотными, сухими, равномерно зернистыми. Чтобы не происходило оттайки грунтов и их переувлажнения вследствие сухости воздуха и повышенной солнечной радиации, необходимо допустить существование обильного травяного покрова, создававшего прочную дернину, изолирующую мерзлые слои от радиации.

Все эти косвенные доводы весьма логичны, хотя плохо увязываются с фактическим материалом по питанию мамонтов. Поэтому не все палеозоологи безоговорочно принимают концепцию «плейстоценовой тундростепи». Как отметил Н.К. Верещагин (1985), «при-



Рис. 5. Внешний вид степоида на склоне приамгуэмской террасы. Растительность сильно разрежена и уже с близкого расстояния в поле зрения находится преимущественно субстрат.

рода плейстоценовой тундростепи до сих пор полностью не разгадана и не реконструирована, а ряд фактов просто не увязан и не объяснен, например высокая продуктивность первичной биомассы и мерзлота грунта» (с. 58). Неувязки и разночтения происходят отчасти и из-за различного понимания ландшафтно-исторических связей. Пишут, например (Шило и др., 1983): «Как известно, в пределах Берингии климатические изменения включали замкнутую цепь последовательных событий: регрессия (тектоническая или климатическая) → увеличение площади суши → повышение сухости климата → остепнение ландшафтов; заболачивание ландшафтов ← развитие горных ледников ← повышение влажности климата ← сокращение площади суши ← трансгрессия моря» (с. 152). Авторы, таким образом, помещают остепнение и развитие ледников в разные причинно-следственные цепи, что противоречит представлениям многих исследователей, в том числе и тех, на кого авторы опираются (Томирдиаро, Юрцев и др.), у которых остеп-

нение связано с периодами оледенений. Развивая далее сценарий об условиях обитания мамонтов, Н.А. Шило и др. (1983) указывают, что во время заливания приморских низменностей морем „степпной тип ландшафта превращался в тундровый с характерным набором растительности“ (с. 153). Согласно их схеме, в это время и развивалось оледенение, о котором они в данном контексте не упоминают. В конечном счете авторы заключили, что „в проблеме экологии и эволюции мамонтовой фауны и мамонтов имеется больше вопросов, чем ответов на них“ (с. 155).

Полагают, что на месте берелехского кладбища в период захоронения животных была тундростепь, которая 11 тыс. лет назад сменилась лесотундрой (Арсланов и др., 1980). Эти данные плохо увязываются со следующими. В западной Якутии наибольшие изменения в растительном покрове происходили в заключительную фазу сартанского времени ($12.7 \pm 0.15 - 10.4 \pm 0.2$ тыс. лет назад). В это время широко распространились тундростепные сообщества (Климанов, Шофман, 1982). Авторы полагают, что среднеиюльская температура была 10°C , т.е. ниже современной, а количество осадков было такое же, как и теперь.

В своем обзоре В.П. Гричук и Э.М. Зеликсон (1985) сообщили о докладе Б.А. Юрцева на XI конгрессе ИНКВА, посвященном степям восточной Аляски. Они пишут, пересказывая докладчика, что в ряде континентальных таежных районов в бассейнах рек Юкон и Коппер сообщества ксерофильных трав покрывают южные склоны гор, представляя островки среди тайги. По своей роли в растительном покрове они сопоставимы с горными степями в среднем и верхнем течении рек Яна и Индигирка. Авторы отмечают, что „степи восточной Аляски, очевидно, формировались за счет иммиграции сибирских ксерофильных видов через Берингию в аридные эпохи плейстоцена. На это указывает доминирование видов, общих со степными формациями Восточной Сибири, и отсутствие видов, общих с прериями; представители эндемичных кордильерских родов в них крайне редки. В криоаридные фазы позднего плейстоцена уход с водоразделов лесов и северных тундр благоприятствовал широкому распространению степей и тундростепей. Восстановление в голоцене роли лесных формаций привело к тому, что степные сообщества сохранились лишь в самых сухих местообитаниях“ (с. 66).

Авторы сожалеют, что вклад ботаников в историю флоры и растительности на XI Конгрессе ИНКВА был ограничен 2 докладами (кроме Юрцева, доклад о горном Крыме). Но ведь это – вопрос организации участия в работе Конгресса. Нашлось бы много ботаников, пожелавших выступить, если бы им дали такую возможность. Но не все бы поддержали концепцию тундростепи. На Чукотке есть виды, являющиеся в настоящее время ксерофитами, которые мигрировали на Аляску в сартанский период или раньше. Но, как показывает перечень видов, населяющих „степи“ Аляски (Murray et al., 1984), общих с Чукоткой видов значительно меньше, чем общих, специфичных либо для Азии, либо для Америки (Кожевников, 1986 а, 1986 б). К тому же многие чукотские ксерофиты

являются таковыми только на Чукотке, а на других территориях они обитают в самых разных условиях.

В статье Д. Мэррея и др. (Murray et al., 1984) отмечено, что в позднеледниковых отложениях Аляски и Юкона обнаружены многочисленные остатки животных с доминированием мамонтов, бизонов, лошадей, включающие также кости сайги и пыльцу поппы, злаков и ив при отсутствии пыльцы ели, березы, ольхи. Все это, по мнению авторов, свидетельствует о широком распространении сухих травянистых или степей в перигляциальных ландшафтах. Причина быстрого исчезновения крупных травоядных животных во время плейстоцен-голоценового перехода заключается в изменении растительности в связи с появлением ели, березы, ольхи (Guthrie, 1968). Остатки позднеледниковых степей сохраняются поныне в северо-восточной Азии и северо-западной Америке на крутых южных склонах и террасах. Сообщается, что задуман многолетний международный проект по изучению степей на азональных местообитаниях Аляски и Юкона, где зональную растительность представляет тайга. Реликтовый характер современной степи доказывается ее большим флористическим сходством с позднеледниковой растительностью и сходством двух разных частей берингийского рефугиума, между которыми не может происходить флористический обмен. Степи изучались на террасах: позднелетических (реки Юкон, Тана-на), позднеледниковых (р. Поркьюпайн), раннеголоценовых (р. Коппер). Они занимают участки от десятков метров до нескольких километров и 200–300 м по вертикали и сравнимы с горными степями на реках Яне, Индигирке, Колыме. Основное их отличие – отсутствие на Аляске дерновинных злаков и меньшее флористическое разнообразие.

В степях субарктической Аляски обнаружено 44 вида сосудистых. Они относятся к нескольким элементам: общие с восточноазиатскими степями (*Calamagrostis purpurascens*, *Poa glauca*, *Potentilla hookerana*), встречающиеся и в смежных песках *Amelanchier alnifolia*, *Apocynum androsaemifolium*, *Rosa acicularis*, *Galium boreale*, *Solidago decumbens*, *Zigadenus elegans*, эндемики (*Draba murrayi*, *Pentastemon gormanii*, *Podistera yukonensis*), викианты азиатских видов (*Alyssum americanum*, *Artemisia alaskana* и др.) и более южных американских видов (*Cryptantha shackletteana*, *Erysimum angustatum* и др.). Среди мхов и лишайников – значительная часть ксерофитов, имеющих широкое распространение в мире. Авторы полагают, что если степные сообщества были широко представлены в Берингии, то, следовательно, там преобладали хорошо дренированные почвы и уровень мерзлоты был ниже современного. Флора современных степей Аляски древняя, но их сообщества – необязательно реликты какого-либо периода. Вероятно, они формировались с позднелетического времени до середины голоцена. Благодаря комплексу факторов в степных сообществах Аляски аспектирует голый грунт. Введение позднеледниковых степей в палеорекопструкцию стимулировалось необходимостью логи-

ческой увязки трофических связей мегафауны. Остаются вопросы: численность и разнообразие фауны, совместима ли с этой фауной настоящая степь, как широко географически была представлена эта растительность и др.

В советской литературе сведения об аляскинских степях и лесостепях появились в статьях Б.А. Юрцева (1984а, 1984б). Автор пишет, что в некоторых северотаежных районах восточной Аляски роль степной растительности южных склонов в сложении ландшафта вполне сопоставима с таковой в среднем течении рек Индигирки или Колымы. Травянистые сообщества образованы континентальными ксерофитами и мезоксерофитами, на самых крутых склонах существуют полукустарничковые сообщества *Artemisia frigida*. Степи Аляски отличаются от флоронотипа прерий полным отсутствием тропикогенных групп злаков (сорговых, просовых), от внутринеордильерской полукустарничково-злаковой степи — весьма незначительной ролью представителей кордильерских эндемичных родов. Они образованы видами, либо общими с северо-восточной Якутией, либо викарными с якутскими степными. Повышенную роль в их сложении вегетативно-подвижных видов можно объяснить большими миграционными возможностями последних, так как преобладали миграции из Восточной Сибири через Берингию. На сухих южных склонах долин внутренней Аляски степные сообщества представляют топоэдафический климакс.

Сопоставление аляскинских степей с якутскими показывает, что в их наборах видов очень мало общего, тогда как различия очень существенны. Степная связь северо-восточной Азии и северо-западной Америки существовала до плейстоцена, по нашим представлениям — в первой половине позднего плиоцена (Кожевников, 1982г). Однако и связь чукотских степей с американскими степями оказывается ничтожной. В перечне видов аляскинских степей (Mur-ray et al., 1984) только несколько видов, общих с Чукоткой, причем эти виды вовсе не являются специфически степными (*Calamagrostis purpurascens*, *Dianthus repens*, *Silene repens* и др.). Как в Азии, так и в Америке они обитают в разной растительности на сухих местах. Подавляющее большинство аляскинских степняков неизвестно на Чукотке, а чукотских — на Аляске. К числу последних относятся такие, которые принимались за степные на основе ограниченных наблюдений (*Smelowskia calycina* ssp. *integrifolia*, *Polygonum laxmannii*, *Dracosephalum palmatum*, *Oxytropis middendorffii* и др.). Эти виды очень широко представлены в горных сильно разреженных тундрах, иногда на очень высоких уровнях в суровых условиях обитания. Они не являются реликтовыми на Чукотке, а находятся в процессе расширения ареала на восток. Реликтовая же часть видов степей, включающая тимьян, полынь Гмелина, овсец Крылова и даурский, неизвестна на Аляске, потому что они появились на Чукотке во время климатического оптимума в голоцене и не имели возможности мигрировать на Аляску, так как существовал Берингов пролив.

Внешнее подобие степной растительности Аляски и Якутии, не говоря уже о степоидах, является конвергентным, сложившимся при сходном режиме среды и различных флорогенетических элементах, а не отражает исторические связи и общность становления.

К доказательствам существования тундростепей были широко привлечены палинологические данные. При этом обилие спор *Selaginella sibirica* всегда истолковывалось как индикатор тундростепной растительности, хотя этот вид способен обитать в очень суровых условиях, никакого сходства даже со степоидами не имеющих.

Среди видов, входящих в состав тундростепей, Р.Е. Гитерман (1985) называет *Rumex arcticus*, *Cochlearia arctica*, *Armeria arctica*, *Oxyria digyna*, *Draba* sp., *Saxifraga* sp., *Lycopodium alpinum*, *L. pungens*, *Polemonium boreale*, *Valeriana capitata*, *Sanguisorba* sp., *Cerastium maximum*, *Botrychium lunaria*, *Selaginella sibirica*, *Suaeda corniculata*, *Eurotia ceratoides*. Только последний вид является действительно степным, но ни в одной диаграмме из приведенных в книге Гитерман он не фигурирует, т.е. найдены единичные, по всей вероятности, заносные пыльцевые зерна.

Подобная трактовка тундростепей указывает лишь на неосведомленность автора относительно степной растительности и ведет, по существу, к профанации понятий ботанической и исторической географии. „Тундростепи, — по словам Гитерман (1985, с. 83), — с их богатым травяным покровом и обильной наземной биомассой служили пастбищами многочисленным стадам крупных травоядных животных, мамонтов, бизонов, оленей, лошадей, сайги и др. (Шер, 1971; Mat-tews, 1976b)“.

Согласно некоторым авторам (Вейнбергс, Розенблатс, 1982), на западной Чукотке около 12 тыс. лет назад существовали тундростепи с обилием сфагнов и злаков. С ботанической точки зрения такие тундростепи — нелепость!

На основе принципа актуализма Б.А. Юрцев (1982) к тундростепным относит травянисто-кустарничковые сообщества с господством степных трав и тундровых кустарничков (*Dryas* и др.). Их наивысшая очаговая концентрация отмечается в бассейнах Яны и Индигирки, где известно более 140 видов ксерофитов, мезоксерофитов и ксеропетрофитов, из которых 35 обитают на Аляске и Юконе. Автор считает, что развитие степных ландшафтов было максимальным в эпоху позднелайстоценовой регрессии, причем различия в составе ксерофитных сообществ северо-восточной Азии и Америки свидетельствуют о региональных очагах ксерофитного видообразования — североазиатском и кордильерском.

На основе того же принципа актуализма можно отметить, что сообщества „степных трав“ и дриады являются переходными, т.е. неустойчивыми, отражающими сукцессивный этап (чему приведены примеры в этой работе). Число ксеропетрофитов (35), общих для Аляски и северо-восточной Азии, произвольно, поскольку к этой категории можно отнести значительно больше видов, но все они во все не говорят о существовании тундростепей в Берингии. Говоря

об очагах ксерофитного видообразования на северо-востоке Азии и на Аляске, автор не развивает эту тривиальную мысль в связи с обменом ксерофитами через Берингию. Причина этой скромности очевидна – невозможность надежной интерпретации в пользу тундростепей. А ведь на этого автора опирались многие палеозоологи и палинологи!

По данным Н.Б. Верховской (1986), сартанскому времени на Чукотке отвечает палинозона *Selaginella sibirica* – *Polypodiaceae*. Пыльца кустарников в этой палинозоне составляет 5,5–46,6%. Доминирует *Betula* sect. *Nanae*, но изредка отмечается *Alnaster* или *Salix*, а также *Pinus* sect. *Cembra*. Многочисленна пыльца злаков и полыни, локально обильны осоковые и *Ericales*. Споры представлены в основном *Selaginella sibirica* и *Polypodiaceae*. При этом заметим, что на диаграмме видно преобладание пыльцы березки над спорами плауника. Верховская считает, что *Polypodiaceae* здесь представлены „*Woodsia ilvensis* R. Br., доминирующей иногда на щебнистых склонах нежной экспозиции (Юрцев, 1981)” (с. 51). Она видит большое сходство СПС этой зоны с тундростепными СПС (рецидентными) из долины Амгуэмы и называет последние прообразом данного палинохрона. Однако *W. ilvensis* на „тундростепных” участках в долине Амгуэмы не встречается. Вывод Верховской о том, что „на северо-востоке Азии и северо-западе Северной Америки в это время снова исключительно широкое развитие получили тундростепные сообщества” (с. 71), не подтверждается данными ее же исследования, так как на диаграмме нет ни одного степного вида, а обилие березки свидетельствует о наличии тундр, а не тундростепей. Это же противоречит выводу автора о нарастающем похолодании к концу плейстоцена с максимумом в сартанский период. Поскольку СПС данного палинохрона получены автором из гравийно-галечных аллювиальных и ледниковых отложений, то, надо полагать, они отражают не климатические условия, а условия, создаваемые субстратом, на котором и теперь бывают обильны сибирский плаунок и *W. ilvensis* в сравнительно теплых районах, что согласуется с обилием березки и наличием ольховника, а также отсутствием древесных пород. Плаунок же, как говорилось, не является показателем каких-либо степей.

Неправильная экологическая оценка видов растений приводит к заблуждениям. Так, при составлении „примерной матрицы климатической информативности биогенных палеогеографических компонентов суши” А.А. Величко (1985) использует ледниковые формации тундростепи, перигляциальной степи и холодной степи, для которых он берет данные по климату в пределах ареалов *Betula nana*, *Alnaster fruticosus*, *Selaginella selaginoides*. Разумеется, получить представление о палеоклимате степей по этим растениям невозможно, так как они не имеют к степям ни малейшего отношения.

Логика рассуждений сторонников тундростепей часто абсолютно произвольна. Так, приводя данные Мэттьюза по Аляске (Олд, Кроу), Р.Е. Гитерман (1985) указывает, что жук *Micralymma*

brevilingue, остатки которого найдены в слоях вместе с семенами *Najas flexilis* и листьями *Alnus incana*, в настоящее время обитает на арктическом побережье. „Видимо, в плейстоцене этот вид предпочитал селиться на открытых местообитаниях степного типа, с господством злаковых ассоциаций” (с. 75). Тут же сказано, что ископаемые остатки насекомых и растений находятся в слоях с СПС, отвечающих лесотундровой растительности с локальным развитием открытых травянистых (злаковых) ассоциаций. Очевидно, последние и приняты за степные в окружении лесотундры с южными видами: наядой и ольхой серой, в лесотундре не обитающими.

Понятие об арктических тундростепях было развенчано канадскими палинологами (Cwynar, Ritchie, 1980; Cwynar, 1982), которые установили несравненно более низкую (на порядок) продуктивность пыльцы в берингийских ландшафтах по сравнению со степями и очень малое содержание органического вещества в соответствующих слоях. Эти показатели, по их данным, отвечают высокоарктической пустыне. Отказался от концепции тундростепей и Р. Colinvaux. Он писал автору этой книги 20 XI 1979 г.: „Я думаю, что Ваше мнение относительно тундростепей разумно. В своих работах я использовал этот термин с осторожностью. Результаты пылевых анализов свидетельствуют о существовании (в Берингии – Ю.К.) высокоширотной тундры (*extreme tundra*) с пятнами оголенного субстрата и отсутствием кустарников, за исключением целиком простратных видов ивы. В этой тундре определенно существовали популяции полыни. Я ввел понятие „тундростепь” в американскую литературу (принятое и в советской. – Ю.К.), потому что описываемая тундра имела явные признаки сухости, влияния ветров и отсутствия деревьев. Русские и немецкие исследователи писали о подобных безлесных территориях с сильными ветрами в ледниковое время в Азии и подчеркивали присутствие пыльцы *Artemisia*. Они использовали термин „тундростепь” для обозначения растительности низменностей в Северной Азии, и мне казалось, что растительность Берингии может быть продолжением растительности этого типа. Теперь я начинаю думать, что мое употребление термина „тундростепь” было ошибочным. Растительность была тундровой” (печатается с любезного согласия проф. П. Колинво, Канада). По всей видимости, основными составляющими тундрового ландшафта Берингии были щебнистые высокоарктические тундры и полярнопустынные участки на возвышенных элементах рельефа, нивальные тундры и арктические болота в понижениях; в южной гумидной полосе существовали луговины. Тундростепей в Берингии в плейстоцене не существовало, поскольку там не было степей. Виды, называемые на Чукотке степными, мигрировали через Берингию на Аляску по тундровым, а не по степным стациям, концентрируясь в наиболее прогреваемых участках, где они формировали редкотравные группировки – степоиды.

Что касается мамонтового комплекса животных, то в периоды опеденений их почти не было на арктических окраинах материка.

Они мигрировали к югу и обитали преимущественно в ландшафтах, аналогичных современной лесотундре. Это хорошо видно и на сводной таблице, составленной Д. Холкинсом (*Paleoecology ...*, 1982), где отмечены все известные хронологически костные находки. Подавляющее количество костей находится на севере в межледниковых отложениях, когда граница леса сдвигалась на север, а вместе с ней и крупные животные. В периоды оледенений лишь отдельные экземпляры или семьи забредали далеко на север, вероятно, во время летних миграций.

Отчего вымер мамонтовый комплекс, оставив после себя лишь северного оленя и овцебыка, остается загадкой. Во всяком случае, нет серьезных оснований возводить в ранг доказанного положения предположение о том, что причиной гибели животных было заболачивание ландшафтов в начале голоцена, поскольку болот было много и раньше, в периоды межледниковий, когда леса достигали Арктического побережья, а шельф затоплялся. Возможно, одной из главных причин вымирания животных было изменение не северных ландшафтов, а более южных. Не исключено и действие внеземных факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время, когда накоплен огромный материал по растительному покрову Чукотки, стала очевидной необходимость новых идей в плане сбора и обобщения полевых данных, что не противоречит старому натурфилософскому подходу к явлениям природы, который в течение последних десятилетий трактовался как анахронизм. По мере все большего игнорирования этого подхода и развивались такие явления, как дробление видов, описание растительности без учета ее связи со средой, лощенные концепции, лишенные внутреннего содержания.

Естественно, что натурфилософский подход к природе в наше время отличается от прежнего большей глубиной проникновения в суть фундаментальных законов, которые, кстати, были открыты натурфилософами, сочетавшими в себе жажду познания природы и любовь к ней (А. Гумбольдт, Ч. Дарвин, Г. Мендель, П. Тейяр де Шарден и мн. др.). Странно, однако, то, что знание фундаментальных законов в наше время находит очень слабое применение при изучении растительного покрова. Так, например, ясно, что развитие всех двуполых организмов идет по законам Менделя. Свидетельства проявления этих законов пронизывают весь растительный мир и заметны невооруженным глазом. Тем не менее исследователи оставляют их проявляться на горохе, предпочитая говорить о видообразовании в тех случаях, где происходит менделевское выщепление форм — процесс стабилизации вида, а не трансформации его.

Непонимание биологической сути явлений имеет социальную причину. Хотя официальное отношение к генетике уже 25 лет как изменилось и элементарные знания о ней даются даже в средней школе, отрыв ее от смежных наук продолжается. В науках, не дающих ничего генетике, но могущих использовать ее представления, существенных изменений не произошло. В результате выходят недоброкачественные многотомные издания по систематике, призванные быть основополагающими трудами. Не лучше обстоит дело и в других ботанических науках, в число задач которых теперь входит проблема сохранения природы во всем многообразии ее проявлений.

На Чукотке эта проблема стоит очень остро в связи с проектируемым строительством Амгуэмского водохранилища. В 1976 г.

автор принимал участие в создании прогноза по изменению ландшафтов в бассейне Амгуэмы при сооружении на этой реке 3-каскадного водохранилища, которое зальет всю долину Амгуэмы от низогорий в ее низовьях до верховий в районе рек Ирвенийеим и Ильвенийеим. Прогноз, составленный разными специалистами, был по существу отрицательным, и проектирование водохранилища, как казалось, прекратилось. Однако в течение последних двух лет вопрос о строительстве был снова возбужден и начались специальные изыскательские работы.

Создание Амгуэмского водохранилища нанесет непоправимый ущерб природе Чукотки, поскольку усилит естественную тенденцию климата — усиление океаничности, что быстро приведет ко многим нежелательным последствиям. Помимо того что исчезнет весь реликтовый комплекс Чукотки, водохранилище превратится в льдохранилище, и средства, затраченные на создание плотин и ГЭС, будут пущены на холодный чукотский ветер. Кажется странным, что руководство Ленгидропроекта это не осознает, полагаясь на свой прежний опыт строительства гидростворов в других зонах.

Современная тенденция развития растительного покрова Чукотки, как показало специальное исследование в переходной полосе (Кожевников, 1979з, 1979и, 1982г и др.), направлена на ослабление континентальных признаков растительности и усиление океанических. Эта тенденция проявляется в разных геосистемах с различной интенсивностью.

ЛИТЕРАТУРА

- Аврамчик М.Н. Геоботаническая и пастбищная характеристика района реки Лудыпты // Тр. Арктич. ин-та. 1937. Т. 63.
- Айала Ф.Х. Механизмы эволюции // Эволюция. М., 1981.
- Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М., 1984.
- Александрова В.Д. Принципы зонального деления растительности Арктики // Ботан. журн. 1971. Т. 67, № 1.
- Алкучанский Говин: (опыт стационарного изучения степного ландшафта) / Отв. ред. В.Б. Сочава и В.А. Фриш. М.; Л., 1964.
- (Андреев В.Н., Александрова В.Д.) Andreev V.N., Alexandrova V.D. Geobotanical division of the Soviet Arctic // Tundra ecosystems: a comparative analysis. Cambridge, 1981.
- Арктическая флора СССР. Л., 1984. Т. 9.
- Арманд Д.Л. Опыт математического анализа связи между типами растительности и климатом // Изв. ВГО. 1950. № 1.
- Арманд Д.Л. Принципы физико-географического районирования // ДАН СССР. Сер. геогр. 1952. № 1.
- Арманд Д.Л. Некоторые задачи и методы физики ландшафта // Геофизика ландшафта. М., 1967.
- Арсланов Х.А., Верещагин Н.К., Лядов В.В., Украинцева В.В. О хронологии каргинского межледникового и реконструкции ландшафтов Сибири по исследованиям трупов мамонтов и их „спутников“ // Геохронология четвертичного периода. М., 1980.
- Ары-Мас: Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива / Под ред. Б.Н. Норина. Л., 1978.
- Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф. Основные черты палеогеографии Берингии в дочетвертичном кайнозое // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976.
- Берг Л.С. Фауна, географические аспекты и географические зоны // Изв. ВГО. 1945. Т. 77, вып. 3.
- Берг Л.С. Труды по теории эволюции. Л., 1977.
- Бешеп Р. Флористические соотношения на островах Неоарктики // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 6.
- Будыко М.И. Климат и жизнь. Л., 1971.
- Будыко М.И. Изменения климата. Л., 1974.
- Будыко М.И. Эволюция биосферы. Л., 1984.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. II. М., 1974.
- Васильев В.Н. Растительность Анадырского края. М.; Л., 1956.
- Василевич В.И. К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов // Методы выделения растительных ассоциаций. Л., 1971.

Васильченко И.Т. О формах *Draba nemorosa* L. // Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та АН СССР. 1953. Т. 15.

Васковский А.П. Новые данные о границе распространения деревьев и кустарников - ценообразователей на крайнем северо-востоке СССР // Материалы по геологии и полезным ископаемым северо-востока СССР. 1955. Вып. 13.

Вейнбергс И.Г. Затопленные речные долины на шельфе и связь их образования с колебаниями уровня Мирового океана // Геоморфология и палеогеография шельфа. М., 1978.

Вейнбергс И.Г., Розенблатс М.А. Позднечетвертичные колебания уровня моря в районе Чаунской губы Восточно-Сибирского моря и в некоторых других морях // Изменения уровня моря. М., 1982.

Величко А.А. Эмпирическая палеоклиматология // Методы реконструкции палеоклиматов. М., 1985.

Верещагин Н.К. Ископаемые млекопитающие и палеоклиматы // Методы реконструкции палеоклиматов. М., 1985.

Верховская Н.Б. Плейстоцен Чукотки. Владивосток, 1986.

Войков И.А., Зыкина В.С. Стратиграфия четвертичных субаэральных отложений Западной Сибири // Геологические события антропогенного времени на территории Сибири. Новосибирск, 1982.

Волькенштейн М.В. Сущность биологической эволюции // Успехи физических наук. 1984. Т. 143, вып. 3.

Галанин А.В. Эколого-ценотические элементы конкретной флоры (их выделение и анализ) // Ботан. журн. 1973. Т. 53, № 11.

Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. Физическая география СССР. М., 1970.

Гитерман Р.Е. История растительности Северо-Востока СССР в плейстоцене и плейстоцене. М., 1985.

Голубев В.Н. Принцип построения и содержания линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, № 6.

Городков Б.Н. Степные реликты в Арктике // Проблемы реликтов во флоре СССР: (тез.). М.; Л., 1938.

Городков Б.Н. Растительность Арктики и горных тундр СССР // Растительность СССР. 1938. Вып. 1.

Грант В. Эволюция организмов. М., 1980.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984.

Григорьев А.А. Закономерности строения и развития географической среды // Избранные теоретические работы. М., 1966.

Гричук В.П., Зеликсон Э.М. Материалы по истории флоры и растительности на XI Конгрессе ИНКВА // XI Конгресс ИНКВА: Итоги и перспективы. М., 1985.

Грубов В.И. Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. Л., 1959.

Грубов В.И. Несколько замечаний о папоротниках „Флоры СССР“ // Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та АН СССР. 1960. Т. 20.

Грубов В.И. Растения Центральной Азии. Л., 1971. Вып. 1.

Гусельников Е.П. К вопросу о классификации факторов местообитания // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, № 5.

Джинкс Дж. Нехромосомная наследственность. М., 1966.

Дирак П.А.М. Величие теории гравитации Эйнштейна // Импакт. 1982. № 1-2.

Ефремов Ю.К. Два логических этапа в процессе физико-географического районирования // Вестн. МГУ. 1960. № 4.

Жигонский В.Я., Стома Ю.А. Проблема лёссовой арктической мамонтовой степи // Мерзлотно-геологические процессы и палеогеография низменности Северо-Восточной Азии. Магадан, 1982.

Иконников С.С. Заметки о гвоздичных (Caryophyllaceae). 4 // Новости систематики высших растений. 1976. Т. 13.

Иконников С.С. Определитель высших растений Бадахшана. Л., 1979.

Иконников С.С. Заметки о гвоздичных (Caryophyllaceae). 7 // Новости систематики высших растений. 1984. Т. 21.

Катенин А.Е. Американские виды *Populus balsamifera* L. (Salicaceae) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin (Caprifoliaceae) на юго-востоке Чукотского полуострова // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 3.

Кап Н.Я., Кап С.В. Плейстоценовые флоры р. Чукочьей, впадающей в Колымский залив Восточно-Сибирского моря // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., 1973.

Келлер Б.А. Растение и среда: Экологические типы и жизненные формы // Растительность СССР. М.; Л., 1938. I.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М., 1985.

Кишинский А.А., Томкович П.С., Флинт В.Е. Птицы бассейна Канчалана // Распространение и систематика птиц. М., 1983.

Климанов В.А., Шофман И.Л. О климатических изменениях верхнего плейстоцена и голоцена Западной Якутии // Современное осадконакопление и четвертичный морфолитоогенез Дальнего Востока. Владивосток, 1982.

Клюкини Н.К. Климат // Север Дальнего Востока. М., 1970.

Козо-Полянский Б.М. В стране живых ископаемых. М., 1931.

Кожевников Ю.П. Новые флористические находки на западе Чукотского полуострова // Ботан. журн. 1973а. Т. 58, № 2.

Кожевников Ю.П. Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971-72 гг. // Ботан. журн. 1973б. Т. 58, № 7.

Кожевников Ю.П. Рец. на ст.: Young S.B. The vascular flora of St. Lawrence island with special reference to floristic zonation in the arctic regions // Ботан. журн. 1973в. Т. 58, № 10.

Кожевников Ю.П. Флора и экологические условия района Телекайской рощи (Центральная Чукотка) // Ботан. журн. 1974а. Т. 59, № 4.

Кожевников Ю.П. Лес в тундре Чукотки // Природа. 1974б. № 7.

Кожевников Ю.П. Рец. на кн.: Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 11.

Кожевников Ю.П. Кальцефилия растений на западе Чукотского полуострова // Ботан. журн. 1976а. Т. 61, № 2.

Кожевников Ю.П. Американский элемент во флоре Чукотки // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976б.

Кожевников Ю.П. Американский флористический элемент на Чукотке // Ареалы растений флоры СССР. 3. Л., 1976в.

Кожевников Ю.П. Типы растительности Чукотки и Анадырского края // VII симпозиум „Биол. проблемы Севера“, ботаника: (тез. докл.). Петрозаводск, 1976 г.

Кожевников Ю.П. Критический обзор данных, касающихся флорогенеза Чукотки // Ботан. журн. 1977а. Т. 62, № 3.

Кожевников Ю.П. Вниз по Майну и Анадырю от Ваеги до Усть-Белой // Ботан. журн. 1977б. Т. 62, № 4.

Кожевников Ю.П. Флористическое районирование основания Чукотского полуострова // Ботан. журн. 1978а. Т. 63, № 1.

Кожевников Ю.П. Некоторые закономерности распределения растений в чукотских ландшафтах // Ботан. журн. 1978б. Т. 63, № 3.

Кожевников Ю.П. Кальцийсодержащие биогеоценозы Чукотки и проблема кальцефилии растений // Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов: (тез. докл. Всесоюз. совещ.). Днепропетровск, 1978в.

Кожевников Ю.П. Особенности биогеоценозов континентальных и океанических районов Чукотки // Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов: (тез. докл. Всесоюз. совещ.). Днепропетровск, 1978 г.

Кожевников Ю.П. К развитию новой отрасли фитогеографии — экологической флористики: Тез. докл. У1 делег. съезда ВБО. Л., 1978д.

Кожевников Ю.П. Ботанико-экологические наблюдения в районе города Анадырь в 1974г. // Флора и растительность Чукотки. Владивосток, 1979а.

Кожевников Ю.П. Растительность и флора окрестностей пос. Марково (бассейн реки Анадырь) // Флора и растительность Чукотки. Владивосток, 1979б.

Кожевников Ю.П. Заметки о чукотской флоре // Новости систематики высших растений. 1979в. Т. 15.

Кожевников Ю.П. Исследования рода *Dryas* (*Rosaceae*) на чукотском материале // Ботан. журн. 1979г. Т. 64, № 4.

Кожевников Ю.П. Новое о Берингии (обзор, написанный в связи с выходом книги „Берингия в кайнозое“) // Ботан. журн. 1979д. Т. 64, № 10.

Кожевников Ю.П. Новый климатический показатель для Северо-Восточной Азии // Изв. ВГО. 1979е. Т. 111, вып. 2.

Кожевников Ю.П. Историческая интерпретация современных особенностей флор Чукотки и арктической Аляски (на примере сосудистых растений) // XIX Тихоокеан. науч. конгр. Комитет СД: (тез. докл.). Хабаровск, 1979ж.

Кожевников Ю.П. Флора основания Чукотского полуострова. М., 1979з. Деп. в ВИНТИ 3.04.79, № 1154-79 деп.

Кожевников Ю.П. Эколого-флористический анализ средней Чукотки: В 3-х ч. М., 1979и. Деп. в ВИНТИ 22.05.79, № 1843-79, № 1844-79, № 1845-79 деп.

Кожевников Ю.П. Соотношения видов сосудистых растений северной тайги и лесотундры в средней части бассейна р. Анадырь // Ботан. журн. 1980а. Т. 65, № 3.

Кожевников Ю.П. Пространственный и временной аспекты физико-географических фаций и прогнозирование развития ландшафта // Изв. ВГО. 1980б. Т. 112, вып. 3.

Кожевников Ю.П. Список сосудистых растений Чукотки // Новости систематики высших растений. 1981а. Т. 18.

Кожевников Ю.П. Сравнительный анализ флоры и растительности профилей пос. Марково-Русские горы и пос. Ваеги-Алганский кряж // Биология растений и флора севера Дальнего Востока. Владивосток, 1981б.

Кожевников Ю.П. Эколого-флористические пространственные изменения в средней части бассейна реки Анадырь // Биология растений и флора севера Дальнего Востока. Владивосток, 1981в.

Кожевников Ю.П. Ботанико-экологические наблюдения на Колыме в районе среднего течения реки Березовка и поселка Черский // Биология и экология растений бассейна Колымы. Владивосток, 1981г.

Кожевников Ю.П. Эколого-флористические исследования на реках Индигирке, Колыме и на северо-западе плато Путорана: В 2-х ч. М., 1981д. Деп. в ВИНТИ 17.11.81, № 5275-81, 14.12.81, № 5657-81 деп.

Кожевников Ю.П. Фитогеографическое прогнозирование изменения северных ландшафтов при сооружении водохранилищ // География и природные ресурсы. 1982а. № 3.

Кожевников Ю.П. Основные этапы становления современной флоры Чукотки // VIII Всесоюз. совещ. „Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий“. Свердловск, 1982б.

Кожевников Ю.П. Перспективы региональных и локальных биогеографических исследований // Пространственная структура экосистем. Л., 1982в.

Кожевников Ю.П. История ландшафтов Чукотки и смежных территорий: В 3-х ч. М., 1982г. Деп. в ВИНТИ 29.11.82, № 5910-82, № 5911-82, № 5912-82 деп.

Кожевников Ю.П. Об условиях обитания и захоронения крупных плейстоценовых животных на северо-востоке Азии // География и природные ресурсы. 1983а. № 1.

Кожевников Ю.П. Были ли в Берингии тундростепи? // X Всесоюз. симпозиум „Биол. проблемы Севера“. Магадан, 1983б.

Кожевников Ю.П. Род *Dryas* L. и его история. В 3-х ч. М., 1984-1985а. Деп. в ВИНТИ 22.05.84, № 3305-84, 3.06.84, № 4596-84, 11.06.85, № 4118-85 деп.

Кожевников Ю.П. Геосистемное распределение растений и птиц: В 4-х ч. М., 1984-1985б. Деп. в ВИНТИ 22.05.84, № 3306-84, 3.06.84, № 4593-84, 7.08.85, № 5910-85, № 5911-85 деп.

Кожевников Ю.П. Историческая фитогеография Чукотки: В 3-х ч. М., 1984-1985в. Деп. в ВИНТИ 22.05.84, № 3307-84, 7.08.85, № 5912-85, № 5913-85 деп.

Кожевников Ю.П. О ландшафтно-экологическом подходе к сравнительному анализу флор (на примере двух конкретных флор Чукотки) // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 3.

Кожевников Ю.П. К вопросу о тундростепях Берингии // Биогеография берингийского сектора Субарктики. Владивосток, 1986а.

Кожевников Ю.П. Основные этапы становления современной флоры Чукотки // Растительный покров высокогорий. Л., 1986б.

Кожевников Ю.П. Изменчивость растений с позиций популяционной генетики // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 7.

Кожевников Ю.П. О южных тундрах // Ботан. журн. 1988а. Т. 73, № 1.

Кожевников Ю.П. Пространственные изменения растительного покрова на севере европейского Приуралья // Ботан. журн. 1988б. Т. 73, № 2.

Кожевников Ю.П. Заметки о родах *Rhodiola* и *Sedum* (*Crassulaceae*) // Ботан. журн. 1988в. Т. 73, № 3.

Комаров В.Л. Учение о виде. М.; Л., 1940.

Кононов К.Е. Опыт количественной оценки факторов, влияющих на фенологическую ритмику и физиологические процессы в условиях Центральной Якутии // Экология. 1981. № 2.

Константинов А.Р., Сакали Л.И. Роль составляющих теплового и водного балансов в формировании ландшафта // Геофизика ландшафта. М., 1967.

Кордюм В.А. Эволюция и биосфера. Киев, 1982.

Котельникова Н.Е., Лысенко М.П. О составе и свойствах лёсса и ископаемых почв в районе Кок-Тюбе (вблизи Алма-Аты) // Вестн. ЛГУ. 1978. № 24.

Котляков В.М. Мы живем в ледниковый период. Л., 1966.

Красилов В.А. Теория эволюции: необходимость нового синтеза // Эволюционные исследования: Макроэволюция. Владивосток, 1984.

Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток, 1986.

Краулис А.А. Особенности географических градиентов топического порядка // Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск, 1974.

- Крауклис А.А. Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск, 1979.
- Крашенинников И.М. Основные пути развития растительности южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Сов. ботаника. 1939. Вып. 6-7.
- Куваев В.Б. Холодные гольцовые пустыни. М., 1985.
- Левонтин Р.К. Адаптация // Эволюция. М., 1981.
- Лишниц С.Ю. Род *Saussurea* DC. Л., 1979.
- Лукичева А.Н., Сабуров Д.Н. Конкретная флора и флора ландшафта // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 2.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974.
- Мак-Артур Р. Экологические последствия естественного отбора // Теоретическая и математическая биология. М., 1968.
- Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М., 1983.
- Марков К.К. Избранные труды: Палеогеография и новейшие отложения. М., 1986.
- Матис Э.Г. Общегеографические понятия полисистемной концепции биогеографии и их содержательное моделирование // Пространственная структура экосистем. Л., 1982.
- Матис Э.Г. Насекомые азиатской Берингии. М., 1986.
- Мельникова Т.В. Краткая характеристика климатических условий Магаданской области в различные месяцы года. Магадан, 1971.
- Медведев П.М. О пределе леса и причинах безлесья тундр Азии // Изв. ВГО. 1952. Т. 64, № 3.
- Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М.; Пгр., 1923.
- Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М., 1972.
- Миддендорф А. Путешествие на север и восток Сибири. Ч. 1. Отдел 1У. Растительность Сибири. СПб., 1867.
- Миллер Г.П. Ландшафтные исследования горных и предгорных территорий. Львов, 1974.
- Мильков Ф.Н. Воздействие рельефа на растительность и животный мир. М., 1953.
- Мильков Ф.Н. Словарь-справочник по физической географии. М., 1970.
- Михайлов Н.И. Сибирь. М., 1956.
- Мончадский А.С. Экологические факторы и принципы их классификации // Журн. общ. биологии. 1962. Т. 23, № 5.
- Норин Б.Н. Что такое лесотундра? // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 1.
- Оке Т.Р. Климаты пограничного слоя. Л., 1982.
- Перельман А.И. Геохимические принципы классификации ландшафтов // Вестн. МГУ. 1960. № 4.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981.
- Поздняков А.В. О системном подходе в изучении рельефа // Строение склонов и вопросы математического моделирования развития рельефа. Владивосток, 1982.
- Полынов Б.Б. Избранные труды. М., 1956.
- Пономарев А.Н., Верещагина В.А. Антропоэкологический очерк темнохвойного леса // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., 1973.
- Попов М.Г. Основы флорогенетики. М.; Л., 1963.
- Прикладной климатологический справочник северо-востока СССР/Ред. Н.К. Клюкин. Магадан, 1960.

- Раменский Л.Г. Избранные работы: Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971.
- Регель Э. Вестник российского общества садоводства в Санкт-Петербурге. СПб., 1860.
- Риньер Р.Э., Уголини Ф.К. Арктические подзолы как доказательство в прошлом лесов // XI Конгресс ИНКВА: Тез. докл. М., 1982. Т. 1.
- Розанова М.А. О параллелизме модификаций и наследственных вариаций // Журн. общ. ботаники. 1926. Т. 11, вып. 1-2.
- Рябкова Л.С. К систематике папоротников Таджикистана // Изв. Отд. биол. наук АН ТаджССР. 1962. Т. 9, вып. 2.
- Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, № 3.
- Синская Е.Н. Динамика вида. М.; Л., 1948.
- Смирнов А.М. Общегеографические понятия // Вopr. географии. 1971. № 88.
- Соболев Л.Н. Растительность и почвы как элемент ее местообитания: Физико-географическое районирование // Казахстан. М.; Л., 1950.
- Современные проблемы эволюционной теории / Под ред. Ю.И. Полянского. Л., 1967.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., 1982.
- Солнцев Н.А. Снежники. М., 1949а.
- Солнцев Н.А. О морфологии природного географического ландшафта // Вопросы географии: Ландшафтоведение. М., 1949б.
- Солнцев Н.А. О суточном цикле в динамике ландшафта // Вестн. МГУ. 1960а. № 6.
- Солнцев Н.А. О взаимоотношениях "живой" и "мертвой" природы // Вестн. МГУ. 1960б. № 6.
- Солнцев Н.А. В чем различие между фазией и биогеоценозом? // Вестн. МГУ. 1967. Т. 5, № 2.
- Сочава В.Б. О пределе лесов на крайнем Северо-Востоке Азии // Природа. 1929. № 12.
- Сочава В.Б. О пятнистых тундрах Анадырского края // Тр. Поляр. комис. Л., 1930а.
- (Сочава В.Б.) Soczawa V. Das Anadyrgebiet // Ztschr. Ges. Erdkunde Berlin. 1930б. Bd 7-8.
- Сочава В.Б. К истории флоры южной части азиатской Берингии // Ботан. журн. 1933. Т. 18, № 4.
- Сочава В.Б. Ландшафт и фитоценоз // Рефераты научно-исследовательских работ за 1945 г. М.; Л., 1947.
- Сочава В.Б. Геотопология как раздел учения о геосистемах // Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск, 1974.
- Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах. М., 1978.
- Сочава В.Б., Липатова В.В. Группировки степных растений в Амурской подтайге // Тр. МОИП. 1960. Вып. 3.
- Сочава В.Б., Волкова В.Г., Дружинина Н.П., Мартыанова Г.Н., Михайлова Э.Н., Снытко В.А., Титова З.А., Хохлова Т.И. Метод комплексной ординации в ландшафтоведении и биогеоценологии // Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока. 1967. Вып. 14.
- Стариков Г.Ф. Леса Магаданской области. Магадан, 1958. 230 с.
- Стефанович Е.Н., Климанов В.А., Борисова З.К., Виноградова С.Н. Палеогеографическая обстановка в голоцене на северном побережье Пенжинской губы // Бюл. Комис. по изуч. четверт. периода. 1986. № 55.
- Сукачев В.Н. Исследование растительных остатков из пищи мамонта, найденного на реке Березовке Якутской области // Научные результаты экспе-

диции, снаряженной импер. Академией наук для раскопки мамонта, найденного на реке Березовке в 1901 г. СПб., 1914. Т. 3.

Тараканов Л.В., Новиков В.Н., Бирюков В.Ю. Морфогенез лагуны Валь-
какиманка (мыс Биллингса, Восточно-Сибирское море) // Геоморфология.
1981. № 3.

Тахтаджян А.Л. Тектология: история и проблемы // Системные иссле-
дования. М., 1972.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л., 1978.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Третья точка опоры // Знание — сила. 1981.
№ 6.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о по-
пуляциях. М., 1973.

Тихомиров Б.А. К характеристике флоры и растительности термальных ис-
точников Чукотки // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 9.

Тихомиров Б.А. Распространение папоротников в советской Арктике // Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та АН СССР. 1959. Т. 19.

Тихомиров Б.А., Гаврилюк В.А. К флоре беринговского побережья Чукот-
ского полуострова // Растительность севера Сибири и Дальнего Востока.
М.; Л., 1966.

Тихомиров Б.А., Штепа В.С. К характеристике лесных форпостов в низовь-
ях р. Лены // Ботан. журн. 1956. Т. 41, № 8.

Толмачев А.И. К методике сравнительно-флористических исследований // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1931. Т. 16, № 1.

Толмачев А.И. Флора центральной части восточного Таймыра. 1-3 // Тр. Поляр. комис. 1932-1935. 8.

Толмачев А.И. О некоторых закономерностях распределения растительных сообществ в Арктике // Ботан. журн. 1939. Т. 24, № 5.

Толмачев А.И. О количественной характеристике флор и флористических областей. М.; Л., 1941.

Толмачев А.И. Богатство флор как объект сравнительного изучения // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 9.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974.

Толмачев А.И., Токаревских С.А. Исследование района „лесного острова“ у р. Море-Ю в Большеземельской тундре // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 4.

Топология степных геосистем. Л., 1970.

Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск, 1974.

Тюлина Л.Н. О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношениях с тундрой // Тр. Арктич. ин-та. 1936. Вып. 40.

Украинцева В.В. Растительность теплых эпох позднего плейстоцена и вымирание некоторых крупных растительноядных млекопитающих // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 3.

Украинцева В.В. Природная среда и условия гибели мамонта в верхнем течении р. Юрибей (Гыланский полуостров) // Юрибейский мамонт. М., 1982.

Украинцева В.В., Флеров К.К., Солоневич Н.Г. Анализ растительных остатков из желудочно-кишечного тракта мылаччинского бизона (Якутия) // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 7.

Украинцева В.В., Арсланов Х.А., Белорусова Ж.М., Боч М.С. Растительность и природные условия бассейна реки Большой Лесной Рассохи в верхнем плейстоцене (в связи с находкой мамонта) // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 10.

Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979.

Ханвелл Дж., Ньюсон М. Методы географических исследований. Вып. 2: Физическая география. М., 1977.

Хромов С.П. Климат, макроклимат, местный климат, микроклимат // Изв. ВГО. 1952. Т. 84, № 3.

Хромов С.П. Метеорология и климатология для географических факульте-
тов. Л., 1968.

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976.

Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймы-
ра. Л., 1979.

Четвериков С.С. Проблемы общей биологии и генетики. Новосибирск, 1983.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980.

Шер А.В. История тундростепных биоценозов Северо-Восточной Азии // X1 Конгр. ИНКВА (Междунар. союз по изуч. четвертич. периода), Москва, август 1982 г.: Тез. докл. М., 1982. Т. 1.

(Шер А.В.) Sher A.V. On the history of Mammal fauna of Be-
ringia // *Quartärpaleontologie*. 1986. Bd 6.

Шило Н.А., Томирдиаро С.В. Палеогеография и абсолютная геохронология позднего плейстоцена на северо-востоке Сибири // Мералот-
но-геологические процессы и палеогеография низменности Северо-Восточной Азии. Магадан, 1982.

Шило Н.А., Ложкин А.В., Титов Э.Э., Шумилов Ю.В. Киргильяхский ма-
монт. М., 1983.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М., 1968.

Шмитхюзен И. Общая география растительности. М., 1966.

Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981.

Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М., 1966.

Южные тундры Таймыра. Л., 1986.

Юзепчук С.В. К систематике рода *Dryas* L. // Изв. Гл. ботан. сада. 1939. Т. 28, № 6-7.

Юзепчук С.В. Род *Dryas* // Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. 10.

Юрцев Б.А. Новый вид из секции *Cardaminella* Prantl. рода *Cardamine* L. с Чукотского полуострова // Новости систематики высших растений. 1972. Т. 9.

Юрцев Б.А. Основные проблемы ботанической географии Северо-Восто-
чной Азии. Л., 1974.

Юрцев Б.А. Некоторые вопросы ботанической географии Северо-Восто-
чной Азии // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 6.

Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 4.

Юрцев Б.А. Лесостепные мезоландшафты южных склонов в северотаежных районах Восточной Аляски // Ботан. журн. 1984а. Т. 69, № 7.

Юрцев Б.А. Ботанико-географические наблюдения в континентальных таеж-
ных районах Восточной Аляски. Сообщ. 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984б. Т. 89, № 6.

Юрцев Б.А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методологические проблемы сравни-
тельной флористики. Л., 1987а.

Юрцев Б.А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравни-
тельной флористики // Теоретические и методологические проблемы сравни-
тельной флористики. Л., 1987б.

Юрцев Б.А., Секретарева Н.А. Тнэквеемская чозениевая роша на севере Нижнеанадырской низменности // Эколого-ценотические и географические осо-
бенности растительности. М., 1983.

- Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978.
- Adam P. The vegetation of British saltmarshes // New Phytol. 1981. Vol. 88, N 1.
- Anderson E. Hybridization of the habitat // Evolution. 1948. Vol. 2, N 1.
- Anderson E. Introgressive hybridization. N.Y., 1949.
- Backeus I. Vegetational changes after fertilization on drained peatlands in Central Sweden // Acta phytogeogr. suec. 1980. N 68.
- Benson L. Plant taxonomy: methods and principles. N.Y., 1962.
- Blazkova D. Contribution to the knowledge of tall herb communities from northern Norway // Folia geobot. et phytotaxon. 1981. Vol. 16, N 1.
- Böcher T.W. Phytogeography of middle west Greenland // Abr. Dansk arct. stat. Disco. 1963. N 38.
- Boyko H. On the role of plants as quantitative climate indicators and the geological law of distribution // J. Ecol. 1947. Vol. 15, N 2.
- Britton R.H., Podleyki V.D. Inventory and classification of the wetlands of the Camargue (France) // Aquat. Bot. 1981. Vol. 10, N 3.
- Burti B.L. Intraspecific categories in flowering plants // Biol. J. Linn. Soc. 1970. Vol. 2, N 3.
- Church M., Mark D.M. On size and scale in geomorphology // Progr. Phys. Geogr. 1980. Vol. 4, N 3.
- Clausen J., Keck D., Hiesey W. Experimental studies on the nature of species. Washington, 1940.
- Colinvaux P.A. Quarternary vegetational history of Arctic Alaska // Bering Land Bridge. Stanford, 1967.
- Corbet P.S. The microclimate of arctic plants and animals on land and fresh water // Acta arct. 1972. Fasc. 18.
- Croizat L. Space, time, form: the biological synthesis. Caracas, 1962.
- Cronquist A. Map of floristic provinces of North America // Brittonia. 1982. Vol. 34, N 2.
- Cwynar L.C. A late-quaternary vegetation history from Hanging Lake, northern Yukon // Ecol. monogr. 1982. Vol. 52, N 1.
- Cwynar L.S., Ritchie J.C. Arctic steppe-tundra: a Yukon perspective // Science. 1980. Vol. 208.
- Dansereau P. Biogeography: an ecological perspective. N.Y., 1957.
- Dansereau P. Ecological impact and human ecology // Future environments of North America. N.Y., 1966.
- Daubenmire K.F. Plants and environment. N.Y.; London, 1947.
- Davis P.H., Heywood V.H. Principles of angiosperm taxonomy. Edinburgh; London, 1963.
- Delting L.E. Environmental extremes and endemism // Madroño. 1948a. Vol. 9, N 5.
- Delting L.E. Concentration on environmental extremes as the basis for vegetation areas // Madroño. 1948b. Vol. 9, N 6.

- Dijkema K.S. Towards a vegetation and landscape map of the Danish, German and Dutch Wadden sea islands and mainland coastal areas // Acta bot. neer. 1980. T. 29, N 5-6.
- Du Rietz G.E. Factors controlling the distribution of species in vegetation // Proc. Intern. Congr. Plant Sci. 1929. Vol. 1.
- Du Rietz G.E. The main units of the biological systematics // Sci. bot. tidskr. 1930. Vol. 24.
- Ellenberg H. Zeigewerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Göttingen, 1974.
- Erben H. A holo-evolutionistic conception of fossil and contemporaneous man // Abh. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. und Lit. 1980. N 1.
- Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930.
- French D.D. Classification of IBP tundra biome sites based on climate and soil properties // Soil organisms and decomposition in tundra, Stockholm, 1974.
- French D.D. Multivariate comparisons of IBP tundra biome site characteristics // Tundra ecosystems: a comparative analysis. Cambridge, 1981.
- Geiger R. The climate near the ground. Harvard ect., 1957.
- Good K. The geography of the flowering plants. London; Colchester, 1964.
- Goodall D.W. Quantitative aspects of plants distribution // Biol. rev. 1952. N 27.
- Griggs K.F. The ecology of rare plants // Bull. Torrey Bot. Club. 1940. Vol. 17, N 1.
- Guthrie R.D. Paleocology of the large-mammal community in Interior Alaska during the late pleistocene // Amer. Midland Natur. 1968. Vol. 79, N 2.
- Hale W.G. Intraspecific categories in birds // Biol. J. Linn. Soc. 1970. Vol. 2; N 3.
- Hansen H.M. Life forms as age indicators. Ringjåbing, 1956.
- Herder F. Plantae Raddeana: Apetalae // Acta Hort. Petrop. 1892. Vol. 12, N 3.
- Heusser C.J. Holocene vegetation history of the Prince William Sound region, south-central Alaska // Quatern. Res. 1983. Vol. 19, N 3.
- Hopkins D.M. The cenozoic history of Beringia - a synthesis // Bering Land Bridge. Stanford, 1967.
- Hopkins D.M. Paleoclimatic speculations suggested by new data of the location of the spruce refugium in Alaska during the last glaciation. Montana, 1970.
- Hopkins D.M. The paleogeography climate history of Beringia during last cenozoic time // Inter-Nord. 1972. N 12.
- Hultén E.A. Outline of the history of arctic and boreal biota during the quaternary period. Stockholm, 1937.
- Hultén E. Studies in the genus Dryas // Sven. bot. tidskr. 1959. Vol. 53, N 4.
- Hultén E.A. The circumpolar plants. I, II. Stockholm, 1964, 1971.

- Hultén E.A. Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford, 1968.
- Hultén E.A. Supplement to flora of Alaska and neighbouring territories // Bot. notis. 1973. Vol. 126.
- Hustich J.A. Comparison of the floras on subarctic mountains in Labrador and in Finnish Lapland. Helsinki; Helsingfors, 1962.
- Larsen K. Udbredelsen: Grønland of *Cystopteris fragilis* coll. med piggede og vortede sporer // Sven. bot. tidskr. 1952. Bd 49, N 1.
- Lieffers V.J., Shay J.M. Distribution and variation in growth of *Scirpus maritimus* var. *paludosus* on the Canadian prairies // Can. J. Bot. 1982. Vol. 60, N 10.
- Löve A. Cytotaxonomical remarks on some American species of circumpolar taxa // Sven. bot. tidskr. 1954. Vol. 41, N 1.
- Löve A., Löve D. Cytotaxonomical atlas of Arctic flora. Vaduz, 1975.
- Macoun J.M., Holm T. The vascular plants of the arctic coast of America west of the 100th meridian collected by the Canadian arctic expedition 1913-18 // Report Canad. Arct. Exped. 1913-18. Ottawa, 1921. Vol. 5, pt A.
- Major J. A functional, factorial approach to plant ecology // Ecology. 1951. Vol. 32, N 5.
- Miles J., Joung W.P. The effects on heathland and moorland soils in Scotland and Northern England following colonization by birch (*Betula* sp.) // Bull. ecol. 1980. Vol. 11, N 3-4.
- Mitchell H.J.A. Phytogeomorphic classification on the landscape // Geoforum. 1980. Vol. 11, N 2.
- Murray D.F., Murray B.M., Jurtzev B.A., Howenstein R. Biogeographic significance of steppe vegetation in subarctic Alaska // Permafrost: IV Intern. Conf. Proceed. Washington, 1983.
- Odum E.P. Fundamentals of ecology. Philadelphia; London, 1959.
- Paleoecology of Beringia. N.Y. etc., 1982.
- Pokorna H. Studie o vlivu matechay hornin na Rostilinstvo Krkonos // Opera corcont. 1978. N 15.
- Poore M.E.D. The use of phytosociological methods in ecological investigations // J. Ecol. 1955. Vol. 43, N 2.
- Ren Yi, Di Wei-zhong. A new species of *Stellaria* from Helanshan Mountains // Acta Bot. Bor.-Occid. Sinica. 1985. Vol. 5, N 3.
- Reznicek S.A., Svoboda J. Tundra communities along a microenvironmental gradient at Coral Harbour, Southampton Island, N.W.T. // Natur. can. 1982. 109, N 3.
- Rübel E. The replaceability of ecological factors and the law of the minimum // Ecology. 1935, N 16.
- Salisbury E.J. The significance of the calcicolous habit // J. Ecol. 1920. Vol. 8, N 3.
- Salisbury E.J. Ecological aspects of meteorology // Quart. J. Roy. Meteorol. Soc. 1939. Vol. 65, N 281.
- Sjörs H. Remarks on ecosystems // Sven. bot. tidskr. 1955. Vol. 49.
- Slack N.G., Vitt D.H., Horton D.G. Vegetation gradients of minerotrophically rich fens in western Alberta // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58, N 3.
- Tansley A.G. The classification of vegetation and the concept of development // J. Ecol. 1920. Vol. 8, N 2.
- Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. 1935. Vol. 16.
- Toivonen H. Spontaneous *Carex* hybrids of *Heleonastes* and related sections in Fennoscandia // Acta bot. fenn. 1981. Vol. 116.
- Tranquillini W. Winter dessication as the cause for alpine timberline // Techn. Pap. Forest Res. Inst. N.Z. Forest Serv. 1980. N 70.
- Treter U. Landschaftsöcologische Einheiten im Stauchmo-ränengebiet Hüttener Berge // Schr. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein. 1974. Bd 44.
- Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography. Uppsala, 1980.
- Turesson G. The genotypical response of the plant species to the habitat // J. Hered. 1922. Vol. 3, N 3.
- Turesson G. The plant species in relation to habitats and climate // J. Hered. 1925. Vol. 6, N 1.
- Turesson G. Genecological units and their classificatory value // Sven. bot. tidskr. 1930. Vol. 24, N 4.
- Turrill W.B. Some problems of plant range and distribution // J. Ecol. 1951. Vol. 32, N 2.
- Tyler C. Geographical variation in Fennoscandian and Estonian *Schoenus* wetlands // Vegetatio. 1981. Vol. 45, N 3.
- Veblen T.T. Regeneration patterns in subalpine *Nothofagus* forests in south-central Chile // Techn. Pap. Forest Res. Inst. N.Z. Forest Serv. 1980. N 70.
- Wagner W.H. Biosystematics and evolutionary noise // Taxon. 1970. Vol. 19, N 2.
- Wagner W.H., Jonson D.M. Natural history of the Ebony Spleenwort, *Asplenium platyneuron* (Aspleniaceae) in Great Lakes area // Can. Field-Natur. 1981. Vol. 95, N 2.
- Webb D.A. Is the classification of plant communities possible or desirable? // Bot. tidsskr. 1954. N 51.
- Webb J.H. The role of calcium in the cultivation of Australian plants // Austral. plants. 1979. Vol. 10, N 81.
- Wentworth T.R. Vegetation on limestone and granite in the Mule Mountains, Arizona // Ecology. 1981. Vol. 62, N 2.
- Williams F.N. A revision of genus *Arenaria* // J. Linn. Soc. London, Bot. 1897. Vol. 33.
- Young S.B. Additions to the flora Saint Lawrence Island, Alaska // *Rhodora*. 1969. Vol. 71, N 788.
- Young S.B. The vascular flora of St. Lawrence Island with special reference to floristic zonation in the arctic region // Harvard Univ. Press, 1971.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
1. Материал и методические установки	5
1.1. Ландшафт	5
1.2. Тип местообитаний	8
2. Среда обитания и взаимодействие ее составляющих	13
2.1. Об экологических факторах	13
2.2. Взаимодействие факторов среды	16
2.3. Связь факторов среды с геоморфологией	19
3. Значение объема таксономических категорий при историко-флористическом анализе	23
4. Некоторые представления об эволюции	40
5. Роль поверхностных отложений	53
6. Геосистемный подход	61
7. Ограничение Чукотки и ее ранг в подразделении Арктики	65
8. Элементы растительного покрова	70
8.1. Древесная растительность	70
8.2. Кустарниковая растительность	81
8.3. Кустарничковая растительность	93
8.4. Болотная растительность	99
8.5. Луговинно-нивальная растительность	105
8.6. Горная растительность	117
8.7. Растительность скал	134
8.8. Растительность галечников	139
8.9. Растительность близ термальных источников	148
9. Моменты истории растительного покрова, интерпретируемые по современной растительности	149
Заключение	161
Литература	163

2 р. 40 к. 3 =



„НАУКА”

Ленинградское отделение