

УДК 581.9 : 581.9 (571.512)

Б. А. Юрцев, О. Н. Мироненко и В. В. Петровский

О ГЕОГРАФИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ И ПРОИСХОЖДЕНИИ ФЛОРЫ ПЛАТО ПУТОРАНЫ (СРЕДНЕ-СИБИРСКОЕ ПЛОСКОГОРЬЕ)B. A. YURTSEV, O. N. MIRONENKO AND V. V. PETROVSKY.
ON THE GEOGRAPHICAL RELATIONS AND THE ORIGIN OF THE FLORA
OF THE PUTORANA MTS. (THE MIDDLE-SIBERIAN PLATEAU)

Во флоре плато Путораны связи с арктической флорой намного сильнее связей с флорой южносибирских высокогорий, а флористическое влияние нагорий Северо-Восточной Азии несоизмеримо больше влияния североευропейских флор. Обращает на себя внимание почти полное отсутствие эндемиков на Путоране и на Таймыре. Высокогорные и бореальные растения гумидного климата концентрируются преимущественно в приенисейской части плато. Указанные соотношения можно объяснить поздним (поздний плейстоцен?) поднятием плато до высоты, достаточной для образования более или менее непрерывного горнотундрового пояса; вследствие этого формирование флоры горнотундрового (отчасти и лесного) пояса происходило в обстановке резко континентального, холодного и сухого климата при определяющем значении миграций с востока и из Арктики.

В своем предыдущем сообщении (Мироненко и др., 1971) мы привели флористический список центральной части плато Путораны, составленный на основе гербария О. Н. Мироненко, собранного в 1963—1967 гг. В этой статье мы специально остановимся на соотношении в изученной флоре различных географических элементов и на некоторых вопросах, связанных с происхождением флоры плато. При этом мы опираемся, помимо своих материалов, также на ряд других опубликованных работ, так или иначе освещающих флору интересующей нас территории (Schmidt, 1872; Арктическая флора СССР, 1960—1966; Ловелиус, 1970; Москаленко, 1970), и на данные по флоре западных отрогов плато, изложенные в сообщениях Н. С. Водопьяновой и С. Ю. Андрулайтиса, а также В. Б. Кузаева на симпозиуме по истории флоры и растительности высокогорий Северной Азии (апрель 1969 г., г. Иркутск); мы имели возможность непосредственно ознакомиться с частью сборов перечисленных лиц и сборами А. И. Толмачева и Ф. В. Самбука из соседних районов Средне-Сибирского плато. Учтены также сборы геоботаников Дудинской землеустроительной экспедиции Министерства сельского хозяйства РСФСР и Института сельского хозяйства Крайнего Севера (г. Норильск) с Путораны и соседних нагорий.

Основные положения статьи были доложены на вышеупомянутом иркутском симпозиуме в апреле 1969 г.

Даже при беглом ознакомлении со списком флоры плато Путораны (Мироненко и др., 1971) обращает на себя внимание субарктический восточносибирский характер флоры; лишь при более детальном изучении выявляются черты, специфичные для флор Средней Сибири.

Субарктический характер флоры проявляется в абсолютном, подавляющем перевесе связей с Арктикой (в частности, с Таймыром) над связями с южными высокогорьями Сибири (в данном случае мы исклю-

чаем из рассмотрения панарктоальпийский элемент, общий для Арктики, субарктических и южных высокогорий). Значительную роль в сложении флоры играют также гипоарктические и бореально-гипоарктические виды, часть которых характерна для широко распространенных здесь ландшафтных сообществ тундр и редколесий (*Betula nana*,¹ *Salix pulchra*, *S. glauca*, мелколистная раса голубики и брусники, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*, *Eriophorum vaginatum*, *E. brachyantherum*, *Pedicularis lapponica*, *P. labradorica* и многие другие), часть же приурочена к внеплакорным местообитаниям (*Arnica iljinii*, *Cerastium jenisejense*, *Stellaria fischeriana*, *Dianthus repens*, *Gypsophila sambukii*, *Potentilla asperima*, *P. inquilans*, *P. stipularis*, *Artemisia dracunculiformis* и многие другие).

Очень многие виды одинаково характерны для Арктики (в особенности для ее гористых районов) и высокогорий Субарктики — например *Poa arctica*, *P. glauca*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. misandra*, *C. stans*, *Luzula nivalis*, *Salix polaris*, *Stellaria ciliatosepala*, *Silene paucifolia*, *Ranunculus affinis*, *Papaver lapponicum*, *Draba parvisiliquosa*, *Erysimum pallasii*, *Saxifraga serpyllifolia*, *Novosieversia glacialis*, *Oxytropis nigrescens*, *Hedysarum arcticum*, *Cassiope tetragona*, *Polemonium boreale*, *Lagotis minor*, *Pedicularis capitata*, *Erigeron eriocephalus*, *Nardosmia glacialis*, *Saussurea tilesii* и др.

Преимущественно арктические виды, редко встречающиеся в субарктических районах: *Pleuropogon sabinii*, *Koeleria asiatica*, *Phippisia concinna* (вне Арктики — только на Путоране и в горах Скандинавии), *Carex maritima*, *C. rariflora*, *Salix arctica* ssp. *arctica*, *S. reptans*, *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxyria*, *Minuartia rubella*, *Cerastium regelii*, *Melandrium affine*, *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*, *R. hyperboreus*, *Draba macrocarpa*, *D. pilosa*, *Saxifraga tenuis*, *Potentilla emarginata*, *Oxytropis arctica*, *Pedicularis hirsuta*, *Senecio congestus*, *Taraxacum sibiricum* (первая находка вне Арктики). Из арктических видов, обнаруженных лишь на более западных отрогах Путораны, к перечисленным выше могут быть добавлены: *Draba lactea* Adams, *D. pseudopilosa* Pohle, *D. glacialis* Adams, *D. micropetala* Hook., *Taraxacum arcticum* (Trautv.) Dahlst., *Artemisia tilesii* Ledeb., *Poa paucispicula* Scribn. et Merr.

Из видов, чуждых Арктике и наиболее характерных для высокогорий Южной Сибири, арктическим и арктическо-субарктическим элементам флоры Путораны могут быть противопоставлены сравнительно немногие: *Silene chamarensis* Turcz. (встречена здесь вместе с произвольной, преимущественно арктической расой — *S. paucifolia*), *Claytonia joanneana*, *Trollius asiaticus*, *Draba ochroleuca*, *Potentilla gelida*, а также *Erigeron ericalyx*, распространенный в Арктике лишь на западе Средней Сибири, на Урале и в Фенноскандии. Однако, если учесть данные по флоре более западных отрогов Путораны, этот перечень существенно увеличится за счет *Pedicularis compacta* Steph., *Carex perfusa* V. Krecz., *Polygonum undulatum* Murr., *Rhododendron aureum* Georgi, *Salix saposhnikovii* A. Skv. (оз. Някиндал), *Rheum compactum* L. (долина Енисея и его крупных притоков). Особую группу составляют условно-западные виды, которые в Арктике и Гипоарктике не встречаются восточнее горного правобережья Енисея, хотя они более или менее обычны на южных высокогорьях Средней и Восточной Сибири (немногие из них снова выдвигаются далеко к северу в притихоокеанских районах). Из перечисленных выше видов сюда относятся *Trollius asiaticus*, *Potentilla gelida*, *Erigeron ericalyx*, *Pedicularis compacta*, *Polygonum undulatum*, быть может, и *Festuca vivipara* (L.) Smith s. l.; кроме того, на западных и южных отрогах Путораны найдены *Selaginella selaginoides* (L.) Link. (известна также на выходах палеозойских известняков Виллой-Оленекского водораздела: Лукичева, 1963), *Lycopodium alpinum* L., *Poa alpina* L., *Betula tortuosa*

¹ Авторы видов приведены в опубликованном нами ранее конспекте флоры (Мироенко и др., 1971). Ниже авторы видов приводятся лишь для таксонов, не упомянутых в цитированной работе.

Ledeb., *Geranium albiflorum* Ledeb., *Carex holostoma* Drej., *Trichophorum caespitosum* (L.) Hartm. (на северо-восточных отрогах плато, близ оз. Дарима, найден *Trichophorum alpinum* (L.) Pers.), *Carex sabynensis* Less., *Pinguicula alpina* L., *Sibbaldia procumbens* L. Вспомним, что часть этих видов известна и с Енисейского края, например *Trichophorum caespitosum*, *Betula tortuosa*, *Sibbaldia procumbens*, *Lycopodium alpinum*, *Selaginella selaginoides*, *Carex sabynensis* (Игошина, 1951, 1954), *Salix saposhnikovii*; здесь, кроме того, найдены *Juncus trifidus* L. и *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., неизвестные на субарктических высокогорьях Средней Сибири. В целом же можно сказать, что вдоль западной окраины Средне-Сибирского плоскогорья, характеризующейся более гумидным и мягким климатом, а в зимнее время значительно более мощным снежным покровом (по сравнению с центральными и восточными частями плоскогорья), наблюдается выдвигание далеко к северу, вплоть до границ тундровой зоны, целого ряда растений, обычных на более гумидных высокогорьях Южной Сибири, а иногда и на севере Европы и Западной Сибири, но не получивших распространения в арктических районах Восточной (заеисейской) Сибири. Местонахождения этих растений на приенисейском Севере представляют, таким образом, либо «слепые» выступы к северу основного ареала (*Rhododendron aureum* и др.), либо восточную оконечность северной части их ареала, приуроченной к районам с менее континентальным климатом. Выдвигание этих растений на север или миграции из северных районов запада Евразии на южные высокогорья Сибири могли происходить в одну из холодных и гумидных фаз плейстоцена, возможно, в среднем плейстоцене (в эпоху санчуговской трансгрессии: «Кайнозойская история Полярного бассейна...», 1968; «Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое», 1970). Характерно, что на центральной Путоране таких видов значительно меньше, чем у западной окраины плато.

Попутно отметим, что и некоторые более континентальные арктоальпийские виды, отсутствующие или крайне редкие на Таймыре, более или менее обычны в северной части Средне-Сибирского плоскогорья (в том числе, как правило, и на Путоране); это — *Salix reticulata*, *Carex ledebouriana* C. A. Mey., *C. fuscicula*, *Dryas incisa*, *Gentiana tenella*, *Carex norvegica* и др.

Восточносибирский характер флоры центральной Путораны особенно резко выступает при сравнении ее с флорами более западных (Урал, отчасти приенисейская окраина Средне-Сибирского плоскогорья) и более восточных (край Чекановского, Верхоянский хребет) горных поднятий. Из западных элементов флоры центральной Путораны можно назвать лишь *Pedicularis dasyantha* (распространена от Шпицбергена до Таймыра и Путораны), *Polygonum bistorta* ssp. *bistorta*, *Potentilla kuznetzovii*, *Betula nana*; если же учесть данные по флоре более западных отрогов Путораны, этот перечень увеличится за счет *Arabis alpina* L. (амфиатлантический вид), *Poa alpina*, *Betula tortuosa*, *Pinguicula alpina*, *Veratrum lobelianum* L. var. *misae* Sirjaev, *Luzula multiflora* ssp. *frigida* (Buchenau) V. Krecz., *Taraxacum tundricola* Hand.-Maz., *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. (низовья Енисея, Таймыр).

К этому довольно короткому списку можно добавить уже приводившийся выше перечень условно-западных элементов флоры Путораны. Этот перечень можно расширить за счет бореальных (в том числе и темнохвойнотаежных) видов, таких как *Cardamine macrophylla*, *Delphinium elatum*, *Salix jensenseensis*, *Ribes acidum* Turcz. ex Pojark., *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata*, *Trientalis europaea* L., *Athyrium crenatum*; число их резко увеличивается в приенисейской полосе [*Lycopodium selago* L. ssp. *selago*, *L. annotinum* L., *Alopecurus pratensis*, *Aconitum septentrionale* Koelle s. l., *A. czekanowskyi* Steinb., *Thalictrum minus* ssp. *kemense* (Fries) Mela et Cajand., *Actaea erythrocarpa* Fisch., *Filipendula ulmaria* (L.) Max., *Rubus humulifolius* C. A. Mey., *Mertensia sibirica* (L.) G. Don, *Vaccinium myrtillus* L., *Trifolium lupinaster* L., *Viola uni-*

flora L., *V. selkirkii* Pursh, *Pyrola minor* L., *Cirsium helenoides* (L.) Hill и др.]. Часть условно-западных видов генетически связана с горными поднятиями Сибири (*Aconitum czekanowskyi*, *Viola uniflora*, *Cardamine macrophylla* и ряд других); отсутствие многих из них в более восточных районах севера Средне-Сибирского плоскогорья несомненно вторично и объясняется установлением здесь резко континентального климата в позднечетвертичное время.¹ На приенисейских отрогах Путораны отмечается определенный контраст между флорой таежного пояса, изобилующей условно-западными и западными элементами, и флорой горных тундр, подчеркнута восточносибирской по своему составу (Москаленко, 1970); в центральной части Путораны этот контраст существенно сглажен за счет выпадения многих «западных» и усиления роли восточносибирских элементов в таежном поясе.

Восточный элемент флоры Путораны можно подразделить на несколько групп; относящиеся к нему виды неизвестны к западу от Енисея (по крайней мере в более северных районах Сибири) или едва переходят долину Енисея.

Преимущественно арктические виды: *Taraxacum sibiricum* (определение предварительное из-за отсутствия семян), *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxiria*, *Papaver czekanowskyi*; на западных отрогах плато найдены также *Poa paucispicula*, *P. pseudoabbreviata*, *Papaver pulvinatum*. Весьма характерны для арктических и высокогорно-субарктических районов Восточной Сибири *Cerastium beeringianum* s. l. (*C. beeringianum* Cham. et Schlecht. s. str. — для субарктических районов), *Caltha arctica*, *Corydalis arctica*, *Cardamine microphylla*, *Draba parvisiliquosa*, *Erysimum pallasii*, *Saxifraga serpyllifolia*, *Potentilla uniflora*, *Oxytropis nigrescens*, *O. middendorffii*, *Pedicularis capitata*, *Pinguicula algida*, *Nardosmia glacialis*, *Saussurea tilesii*. Для арктических районов, субарктических и южных высокогорий Восточной Сибири характерны *Carex eleusinoides*, *Saxifraga flagellaris* ssp. *setigera*, *Crepis nana* Rich. (однако в арктических районах Средней Сибири *Carex eleusinoides* и *Crepis nana* неизвестны), для субарктических и южных высокогорий — *Gentiana nutans*, *Dendranthema mongolicum*, *Festuca altaica*, *Salix saxatilis*, *Dryas grandis*, *Arctostaphylos erythrocarpa* Small, *Crepis nana* (в Средней Сибири). Преимущественно субарктические горные растения Восточной Сибири: *Salix alaxensis*, *S. kolymensis*, *Sellaria fischeriana*, *Anemone sylvestris* ssp. *ochotensis*, *Dryas incisa*, *Potentilla asperima*, *P. inquinans*, *Astragalus tugarinowii*, *Artemisia dracunculiformis* Krasch., *Erigeron silenifolius*. Бореальные и бореально-типоарктические виды: *Trollius boreosibiricus*, *Larix gmelinii*, *Roegneria jacutensis*, *Betula exilis* (отмечается в описаниях МIRONENKO, 1968 г., хотя среди собранных в гербарии образцов определена лишь *B. nana* с уклонением в сторону *B. tundrae* Perf.), *Betula middendorffii* (довольно типичные образцы в вегетативном состоянии собраны В. Б. Кузнецовым близ оз. Някиншида), *Ribes triste*, *Rubus sachalinensis*, *Castilleja rubra*, *Campanula langsdorffiana*; петрофильностепные виды — *Androsace lactiflora*, *Eritrichium sericeum*.

Особо следует выделить комплекс восточносибирских кальцефитов (Юрцев, 1966), довольно слабо представленный в сборах О. Н. МIRONENKO из центральных районов Путораны (*Salix recurvigemma* A. Skv., *Carex macrogyna* Turcz., *Gypsophila sambukii* Schischk.), и достаточно полно — в сборах Н. С. Водопьяновой с известняков района оз. Дарима и в сборах экспедиции Ф. В. Самбука из более северных районов бассейна р. Котуйа (*Carex macrogyna*, *C. trautvetteriana* Kom., *Braya siliquosa* Bge., *Stipa mongolica* Turcz., *Limnæa stelleri* Trin., *Hedysarum dasycarpum* Turcz.; здесь же появляются северный восточносибирско-американский

кальцефильный вид *Lesquerella arctica* (Wormsk.) Wats., арктический кальцефит *Braya purpurascens* R. Br., аркто-альпийские кальцефиты *Carex atrofusca* Schkuhr., *C. glacialis* Mack., *Kobresia simpliciuscula* Mack., *K. sibirica* Turcz.; многие из перечисленных видов встречаются на палеозойских известняках северо-восточной части Средне-Сибирского плоскогорья и арктического Верхоянья (кряж Туора-Сис), а также найдены на известняках, известковистых песках и песчаниках на Таймыре).

Наконец, значительная часть видов флоры Путораны (генетически — «восточных») к западу от Енисея распространилась до Урала и прилегающих к нему районов: *Silene paucifolia*, *Crepis chrysanthia*, *Novosibirica glacialis*, *Pedicularis amoena*, *Oxytropis mertensiana*, *Koeleria asiatica*, *Zerna pumpelliana*, *Festuca auriculata*, *Roegneria turuchanensis*, *Carex amblyorhyncha*, *C. sabynensis*, *C. algida*, *C. fuscicula*, *C. williamsii*, *C. redowskiana*, *Zygadenus sibiricus*, *Luzula multiflora* ssp. *sibirica*, *Salix pulchra*, *S. recurvigemma*, *Minuartia macrocarpa*, *M. arctica*, *Potentilla stipularis*, *Androsace bungeana*, *Lagotis minor*, *Pedicularis labradorica*, *Arnica iljinii*, *Erigeron eriocephalus*, *Senecio resedifolius*, *Nardosmia gmelinii* и ряд других видов, проникших и в тундры Восточной Европы. Очень многие из перечисленных видов ныне отсутствуют на обширном низменном пространстве между Уралом и Енисеем. Эта группа видов значительно расширяет состав североангардского флорогенетического элемента нашей флоры. Специально подчеркнем присутствие ксерофильных элементов. К числу их относятся уже упоминавшиеся петрофильностепные восточносибирские виды *Androsace lactiflora*, *Eritrichium sericeum*, более криофильные (нередко с аркто-степными дизъюнкциями) виды, изолированно произрастающие и на Урале — *Thlaspi cockleariforme*, а также найденные под Норильском *Alyssum biovulatum* N. Busch и *Phlojodicarpus villosus* Turcz.; на южных отрогах Путораны к ним принадлежат *Patrinia sibirica* (L.) Juss. и др.

Принадлежность флоры Путораны к среднесибирскому сектору Восточной Сибири выявляется гораздо менее четко, чем общий восточносибирский характер данной флоры и ее многообразные связи с флорой арктической Сибири. Подчеркнем, что слабая выраженность провинциальной (долготной) специфики флоры в какой-то мере распространяется на всю арктическо-субарктическую широтную полосу на пространстве от Енисея до Лены; в этом отношении север Средней Сибири представляет резительный контраст Алтае-Саянской области, с ее ярким флористическим эндемизмом (Малышев, 1965, 1968), и нагорья Северного Востока Азии (к востоку от Лены), также обладающим весьма самобытным эндемизмом флоры (Юрцев, 1968).

Наиболее просто определить специфику среднесибирского сектора севера Восточной (заенисейской) Сибири перекрытием ареалов доминирующих восточных элементов ареалами западных и условно-западных элементов и ареалов северных (арктических и типоарктических) элементов ареалами немногочисленных более южных видов.

Равнодействующая флористических связей Путораны направлена на север-восток.

Собственный эндемизм Путораны, как и арктического нагорья Быранги, против ожидания оказался ничтожным, и едва ли этот вывод зависит только от недостаточной флористической изученности обоих нагорий. Можно назвать эндемичный вид крупки *Draba sambukii* Tolm., описанный из бассейна р. Котуйа,¹ 2 эндемичных вида бескильницы — *Puccinellia gorodkovii* Tzvel. и *P. byrrangensis* Tzvel., описанные с Таймыра. Число подобных эндемичных видов и рас в результате дальнейших исследований несомненно окажется большим, но трудно ожидать, что будут обнаружены эндемичные таксоны более высокого ранга.

¹ Не случайно в низовьях Хатанги найдены *Goodyera repens* и *Oxalis acetosella*; целый ряд спутников темнохвойной тайги, включая *Lycopodium annotinum*, *Goodyera repens* и другие виды, найдены в предгорьях западного склона хр. Орулган (к востоку от р. Лены), где известны и небольшие участки еловой тайги на водоразделах.

¹ В сборах О. Н. МIRONENKO имеется также своеобразный вид крупки, определяемый пока А. И. Толмачевым как *Draba* sp. (aff. *D. pygmaea* Turcz.); в сборах Ф. В. Самбука — своеобразное растение, близкое к *Androsace septentrionalis* L., но отличающееся от него опушением.

На севере Средней Сибири — от востока Гыданской тундры до арктического Верхоянья — распространена аркто-гольцовая сибирская раса — *Oxytropis arctica* R. Br. ssp. *taimyrensis* Jurtz. (*O. karga* Saposhn. ex Polosh.); типическая раса — ssp. *arctica* произрастает в центральных районах арктической Канады. По данным Ледингама (Ledingham, 1960) и П. Г. Жуковой (личное сообщение), сибирское растение — октоплоид, с $2n=64$; по данным Москвина и Хейли (Mosquin a. Hayley, 1966), американское растение¹ характеризуется более высокими хромосомными числами ($2n$ — около 80 и около 96), причем подозревается апомиктическая репродукция. По своим морфологическим признакам американское растение также является более продвинутым. *O. arctica* ssp. *taimyrensis* оказалась весьма обычной помимо арктических районов Средней Сибири на плато Путорана и его отрогах, а также на более северных гольцах в бассейне Котуя; найдена также на гольцах Анабарского щита и в северной части хр. Орулган (Северное Верхоянье); наиболее близкий вид — *O. czekanowskii* Jurtz. — известен с пойменных песков и галечников р. Оленек в ее верхнем течении. Более отдаленно родственные виды, распространенные на гольцах Восточного Саяна и Забайкалья, — *O. kusnetzovii* Kryl. et Steinb. и *O. alpicola* Turcz. (Юрцев, 1959), согласно определению П. Г. Жуковой (личное сообщение), имеют $2n=48$ и 36, соответственно.

Выше уже приводились примеры некоторых специфических флористических связей нагорий приенисейской полосы субарктической Средней Сибири с высокогорьями Южной Сибири и с севером Европы; связи эти приходится на психрофильные в климатологическом смысле — см. Малышев, 1965) элементы и не имеют прямого отношения к проблеме генезиса флоры арктической Сибири и ее обмена с высокогорными флорами Южной Сибири. Очевидно огромное значение для этого обмена нагорий Северо-Востока Азии, западного побережья Охотского моря, Забайкалья и южной Якутии, представляющих почти непрерывную меридиональную полосу высокогорных ландшафтов от Арктики до Южной Сибири; тем больший интерес представляют все случаи, когда можно доказать непосредственный флористический обмен между сибирской Арктикой и Алтае-Саянской областью, через субарктические нагорья Средней Сибири. Взаимоотношения *Oxytropis arctica* ssp. *taimyrensis* — *O. czekanowskii* с *O. kusnetzovii* — *O. alpicola*, возможно, представляют один из таких примеров. Большой интерес вызывает наличие переходных форм на пространстве от низовий Енисея до Путораны и центрального Таймыра между преимущественно южносибирской *Claytonia joanneana*, представленной на правом берегу нижнего Енисея весьма типичными формами, к типичной *C. arctica* Adams, распространенной в арктических и высокогорно-субарктических районах востока Средней и собственно Восточной Сибири; по данным П. Г. Жуковой, *C. arctica* имеет самое низкое число хромосом в пределах рода: $2n=10$.

Почти несомненно проникновение на север предка *Silene paucifolia* — растения типа южносибирской *S. chamarensis* — через нагорья Путораны, где найдены оба эти вида. К настоящему времени *S. paucifolia* на восток успела расселиться до арктического (Хараулахского) и северного (Орулганского) Верхоянья и соседнего кряжа Кулар, но не далее, причем уже здесь наблюдается перекрытие ареала *S. paucifolia* ареалом аборигенного для Северо-Востока Азии высокогорного вида *S. stenophylla* Ledeb. из той же группы; к западу от Енисея *S. paucifolia* после характерной дизъюнкции на севере Западной Сибири изолированно произрастает на Урале и Пай-Хое, а также еще западнее — на Тиманском кряже (от лесной его части до тундровой).

Вполне вероятно первичное проникновение из Южной Сибири через нагорья Путораны в Арктику и *Carex ensifolia* Turcz. (ssp. *ensifolia*), явившейся родоначальником северной, арктическо-субарктической расы —

ssp. *arctisibirica* Jurtz., распространенной непрерывно от Малоземельской тундры до правобережья Индигирки. В горах собственно Восточной Сибири обитает родственный вид, *C. rigidoides* Gorodk.; к востоку от Индигирки, вплоть до северо-запада Северной Америки, очень обычен другой близкий вид — *C. lugens* Th. Holm; в приатлантических районах Европы и Северной Америки распространен более обособленный вид, *C. bigelowii* Torr. Типическая же раса — ssp. *ensifolia* — известна также с Южного Урала и нагорий Средней Европы. Число подобных примеров в будущем несомненно умножится. С этими примерами мы склонны сопоставлять также проникновение на восток Путораны, в бассейн Оленека и на Таймыр представителей сугубо континентального и криофильного восточно-сибирского комплекса кальцефитов, а также ряда восточносибирских криоксерофитов и ксерофитов типа *Phlojodicarpus villosus* и *Androsace lactiflora*.

Отметим еще две особенности субарктических горных флор Средней Сибири (прежде всего приенисейского сектора), которые сближают эти флоры с таковыми более западных секторов Евразии (в частности, Урала и Фенноскандии).

Одна из этих особенностей — наличие многочисленных следов бывшей экспансии темнохвойной тайги в не столь отдаленном геологическом прошлом, в сочетании со следами бывшей экспансии восточносибирских бореальных элементов, очевидно, приуроченной к другому периоду. При этом на пространстве между Енисеем и центральной Путораной проходит рубеж между областью господства в лесном поясе условно-западных (в том числе и многих темнохвойнотаежных) элементов флоры и областью господства восточносибирских бореальных и гипоарктических элементов. На Урале сходные различия имеются между его западным и восточным макросклонами, хотя многие восточные элементы флоры Урала для Путораны являются западными или условно-западными.

Вторая особенность заключается в том, что, начиная с плато Путораны, высокогорные флоры более западных субарктических нагорий Евразии обнаруживают признаки повышенного влияния арктической флоры и все менее самостоятельны относительно последней. То обстоятельство, что с востока на запад резко изменяется соотношение между сибирским (и американо-сибирским) континентальным элементом флоры, с одной стороны, и амфиатлантическим и европейским океаническим, с другой, не меняет существа закономерности. В этом плане характерны широтные географические соотношения между двумя расами *Astragalus alpinus* L. — ssp. *alpinus* и ssp. *arcticus* (Bge.) Hult. (*A. subpolaris* Boriss. et Schischk.). Если к востоку от Оленека ssp. *arcticus* встречается только в высокой Арктике (о. Врангеля, район мыса Барроу на Аляске, Канадский Арктический архипелаг), а материк вплоть до его полярной окраины заселяет ssp. *alpinus*, то на западе Средней Сибири, на Урале и в Фенноскандии высокоарктический тип ssp. *arcticus* заселил и субарктические районы. Высокогорья Путораны и Урала отличаются от гольцов Северо-Востока Сибири значительно большим числом арктических видов рода *Draba*; интересно, что на Полярном Урале найдены такие отсутствующие на Путоране чисто арктические (высокоарктические) типы, как *Androsace triflora* и *Cerastium regelii* ssp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm. Подчеркнем, что область повышенного влияния арктической флоры на флоры субарктических высокогорий совпадает с областью значительного и неоднократного проникновения моря в глубь материка в четвертичное время и с областью более интенсивного развития древнего оледенения по крайней мере в горных районах (речь идет об Урале и Путоране).

Как объяснить своеобразную флористическую ситуацию на севере Средней Сибири (в том числе на плато Путорана) и в первую очередь почти полное отсутствие эндемиков? Можно предложить два объяснения, к тому же отнюдь не исключающих одно другое: 1) относительно недавнее поднятие плато Путораны в позднем кайнозое до высоты, не допускающей произрастание лесной растительности в верхнем поясе;

¹ Образцы с о. Мельвиля, откуда и описан вид.

2) опустошающее (или только обедняющее) влияние на высокогорную флору среднеплейстоценового горного оледенения (полупокровного, сетчатого или горнодолинного, по мнению разных авторов), развитию которого благоприятствовали помимо планетарного похолодания климата также продолжительные морские трансгрессии на севере Западной и Средней Сибири в среднем плейстоцене («Кайнозойская история Полярного бассейна...», 1968). Впрочем, в конце среднего плейстоцена произошла регрессия морского бассейна; тогда, в частности, могли выдвигаться на север Средней Сибири предки *Silene paucifolia* и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, возможно, также *Claytonia joanneana* и предок *Oxytropis arctica* s. l. Однако в основном формирование высокогорной флоры Путораны должно было происходить в эпоху зырянского (позднечетвертичного) похолодания, в сугубо континентальной обстановке, при преобладании миграций криофитов с востока и из Арктики и некотором притоке степных (в широком смысле слова) элементов. О существовании подобной холодной и сухой климатической фазы на интересующей нас территории в верхнем плейстоцене свидетельствуют спорово-пыльцевые спектры «тундростепного» типа, обнаруженные в районе нижнего и верхнего течения р. Нижней Тунгуски (Гитерман и др., 1968) и сопоставляемые с эпохой зырянского похолодания; сходные спектры обнаружены и в отложениях надпойменных террас реликтовых долин в пределах плато Путораны (доклад Ю. П. Пармузина на симпозиуме по истории флоры и растительности высокогорий Северной Азии в апреле 1969 г. в г. Иркутске). Данные Пармузина свидетельствуют об интенсивном поднятии плато в средне- и позднечетвертичное время, продолжающемся и поныне, что может объяснить отсутствие древнего эндемизма. В среднем плейстоцене безлесные высокогорные ландшафты на территории Путораны во всяком случае должны были уже существовать, притом нижняя высотная граница их, вероятно, проходила на значительно меньшей высоте, нежели в настоящее время. В эпоху санчуговской трансгрессии климатическая обстановка развития высокогорных комплексов на Путоране не могла не отличаться от современной — она характеризовалась большей гумидностью климата, что создавало более благоприятные условия для миграции психрофильных элементов и ограничивало распространение континентальных видов (криофитов). Однако последующий период резкого усиления континентальности климата в конце среднего и в позднем плейстоцене, совпавший с новым циклом горных поднятий и с планетарным похолоданием, вероятно, был критическим для существования психрофильных элементов на севере Средней Сибири и определяющим для формирования современной высокогорной флоры Путораны. Для казанцевского времени и периода термического максимума голоцена доказана экспансия темнохвойной тайги в приенсейской полосе на севере Средней Сибири, а также усиление позиций темнохвойных пород на северо-востоке Средне-Сибирского плоскогорья (Гитерман и др., 1968). Однако в первую очередь это отразилось на составе флоры лесного пояса и не могло существенно изменить характера высокогорной флоры Путораны; при этом эффект временного повышения верхнего предела распространения лесной растительности, очевидно, был ослаблен продолжающимся поднятием гор.

Для гор Бырранга (и севера Таймыра вообще) вполне вероятно и третье допущение о причинах отсутствия эндемизма: при их высокоширотном положении они могли полностью отдать Арктической области сформировавшиеся впервые здесь криофильные элементы флоры, сами же впоследствии испытали обедняющее воздействие трансгрессий и оледенения.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1960—1966). I—V. — Гитерман Р. Е., Л. В. Голубева, Е. Д. Заклинская, Е. В. Коренева, О. В. Матвеева, Л. А. Скиба. (1963). Основные этапы развития растительности Северной Азии

в антропогене. — Горчаковский П. Л. (1966). Флора и растительность высокогорий Урала. — Игошина К. Н. (1951). К изучению растительности Енисейского кряжа. Геоботаника, VII. — Игошина К. Н. (1954). Новинки для флоры Енисейского кряжа. Бот. матер. Герб. БИН АН СССР, XVI. — Игошина К. Н. (1966). Флора равнинных и горных тундр и редколесий Урала. В сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 6. — Кайнозойская история Полярного бассейна и ее влияние на развитие ландшафтов северных территорий. (1968). Материалы к симпозиуму, 4—6 апреля 1968 г., Л. — Ловеллус О. Л. (1970). Флористические находки в горах Путораны (Восточная Сибирь). Новости систем. высш. раст., 1969, 6. — Лукичева А. Н. (1963). Растительность северо-запада Якутии и ее связи с геологическим строением местности. — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. — Малышев Л. И. (1968). Определитель высокогорных растений Южной Сибири. — Мironenko О. Н. (1968). Горные тундры бассейна р. Котуй (Эвенкия). Бот. журн., 53, 8. — Мironenko О. Н., В. В. Петровский и Б. А. Юрцев. (1971). К познанию флоры центральной части плато Путораны (Средне-Сибирское плоскогорье). Бот. журн., 56, 7. — Москаленко Н. Г. (1965). Растительный покров окрестностей Норильска (северо-запад Средне-Сибирского плато). Бот. журн., 55, 2. — Ребристая О. В. (1964). Пределы распространения сибирских видов на европейском Севере. Бот. журн., 49, 6. — Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. (1970). Сборник под ред. А. И. Толмачева. — Тихомиров Б. А. (1966). Очерк флоры района находки таймырского мамонта. В сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 6. — Тихомиров Б. А. (1967). Флора Таймыра. Рукопись. Бот. инст. АН СССР. — Толмачев А. И. (1932—1935). Флора центральной части Восточного Таймыра. Тр. Полярн. комисс., 8, 13 и 25. — Толмачев А. И. (1956). К изучению арктической флоры СССР. Бот. журн., 51, 6. — Юрцев Б. А. (1959). Материалы к систематике арктических остроходочников. Бот. матер. Герб. БИН АН СССР, XIX. — Юрцев Б. А. (1966). Американско-азиатские степные связи и вопрос о древнем континентальном элементе арктических и высокогорных флор Северо-Востока Сибири. Пробл. бот., VIII. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. — Ledingham G. F. (1960). Chromosome numbers in *Astragalus* and *Oxytropis*. Canad. Journ. Genet. Cytol., 2. — Mosquin Th. a. Hayley. (1966). Chromosome numbers and taxonomy of some Canadian arctic plants. Canad. Journ. Bot., 9. — Schmidt F. (1872). Flora jenniseensis arctica. Mem. Acad. Sci., S.-Ph., ser. VII, 18, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград

и
Институт леса и древесины
СО Академии наук СССР,
Красноярск.

(Получено 3 III 1971).

SUMMARY

The flora of the central part of the Putorana Mts. (Mironenko, Petrovsky and Yurtsev, 1971) and of some westernmost parts of them is analysed and compared with floras of other mountain areas of northern Eurasia. Ascertained is that the floristic similarities between the Putorana Mts. and the Arctic are much more significant and diverse than those between the former and the South-Siberian high mountains; the Putorana's flora has been immeasurably more profoundly influenced by the floras of Northeastern Asia than by those of Northern Europe; the Putorana Mts., along with the Taimyr peninsula, practically lack endemic plant species; the arctic-alpine and boreal species, typical of the regions with a humid climate, are concentrated in the westernmost part of the mountains bordering the Enisey-R. valley. These regularities can be explained by the late (Late Pleistocene?) uplift of the mountains up to the altitude permitting an arise of a more or less continuous mountain tundra belt; as a consequence, the formation of the flora of a tundra belt (and, to some extent, of a taiga one) in the Putorana Mts. took place under the stress of the ultra-continent cold and dry climate of the Zyrianka epoch (Wurm, Wisconsin) with the migrations from the East and from the Arctic having determined the aspect of the flora.