

В. В. Петровский, С. В. Чиненко

Возможность реконструкции истории растительного покрова осушавшегося арктического шельфа с использованием флористических данных

V. V. Petrovsky, S. V. Chinenko

Possibility of reconstructions of the vegetation cover history of the of Arctic shelf based on the floristic data

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
petrovsky@binran.ru, chinenko@binran.ru

На конкретных примерах показана возможность реконструкции растительного покрова Арктики прошлых периодов на основе современных флористических данных. Она включает в себя построение предполагаемых исторических ареалов отдельных видов, а также ранее существовавших растительных сообществ и анализ возможных условий их формирования и расселения. Предложена программа действий для таких исследований.

Ключевые слова: Арктика, шельф, четвертичный период, ареал, история растительного покрова, фитогеографические реперы.

Флористические исследования в арктических районах России, проводившиеся в последние десятилетия, значительно дополнили информацию о распространении многих видов. Соответствующие уточнения ареалов многих таксонов дают возможность по-новому рассматривать некоторые аспекты истории формирования флористических комплексов на территории российской Арктики. Реконструкция растительного покрова предыдущих эпох способствует выявлению таксонов (в Арктике чаще всего видов и подвидов), имеющих фрагментированные современные ареалы. Такие таксоны выполняют функцию так называемых фитогеографических реперов (Петровский и др., 2010) — ботанических объектов (отдельных видов или их комплексов), привязанных к конкретным территориям и несущих конкретную биологическую, экологическую и историческую информацию. Фиксируя наличие таких видов в составе флор территорий, разделенных значительными расстояниями, а иногда и водными пространствами, флорист сталкивается с проблемой реставрации исторических ареалов таксонов на основе современных данных. Практика подобных реставраций оказалась плодотворной в районах, примыкающих к Полярному бассейну, и на островах северных морей в Российской Арктике. Современные ареалы некоторых арктических видов свидетельствуют о миграции их популяций на пространствах осушавшегося арктического шельфа в разные эпохи четвертичного периода. Детали этих миграций уточняются по мере накопления информации в смежных научных дисциплинах, но уже имеющиеся

данные о современных ареалах растений и флорах позволяют утверждать, что распространение целого ряда видов происходило преимущественно на территориях осушавшегося арктического шельфа в пределах 70–74° с. ш. В последующем при затоплении шельфа ареалы многих видов резко сокращались, а малочисленные популяции нередко полностью исчезали. Этим можно объяснить существование изолированных популяций, сохранившихся в пунктах, удаленных на сотни и тысячи километров. Именно изолированные популяции, индицирующие фрагменты единого в прошлом ареала, служат фитогеографическими реперами, на основе которых возможно построение наиболее вероятных моделей исторических ареалов и воссоздание картины экологической обстановки в разных частях этих территорий. Соединив точки местонахождений вида, мы не только выявляем основной контур его исторического ареала, но и можем представить амплитуду экологических условий, в которых могли происходить изменения ареала, а также установить приблизительную хронологию и направление миграций.

Хорошим примером таких фитогеографических реперов может служить арктический мак *Papaver polare*¹ (рис. 1), встречающийся на многих островах Полярного бассейна и на северных окраинах материков Евразии и Северной Америки. Судя по расположению современных местонахождений, его исторический ареал охватывал почти всю северную часть осушавшегося арктического шельфа в периоды максимального отступления моря, а затем неоднократно трансформировался во время очередных морских трансгрессий. В то же время некоторые морфологические отличия у растений *P. polare* из разных географических пунктов свидетельствуют о том, что в процессе эволюции отдельные географические популяции вида длительное время развивались изолированно. Интенсивные формообразовательные процессы в популяции *P. polare* наблюдаются на о. Врангеля, где сформировалось несколько эколого-морфологических рас вида, и каждая из них приурочена к своей экологической нише.

Чередование затоплений и осушений шельфа сопровождалось соответствующими волнами миграции

¹ Названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

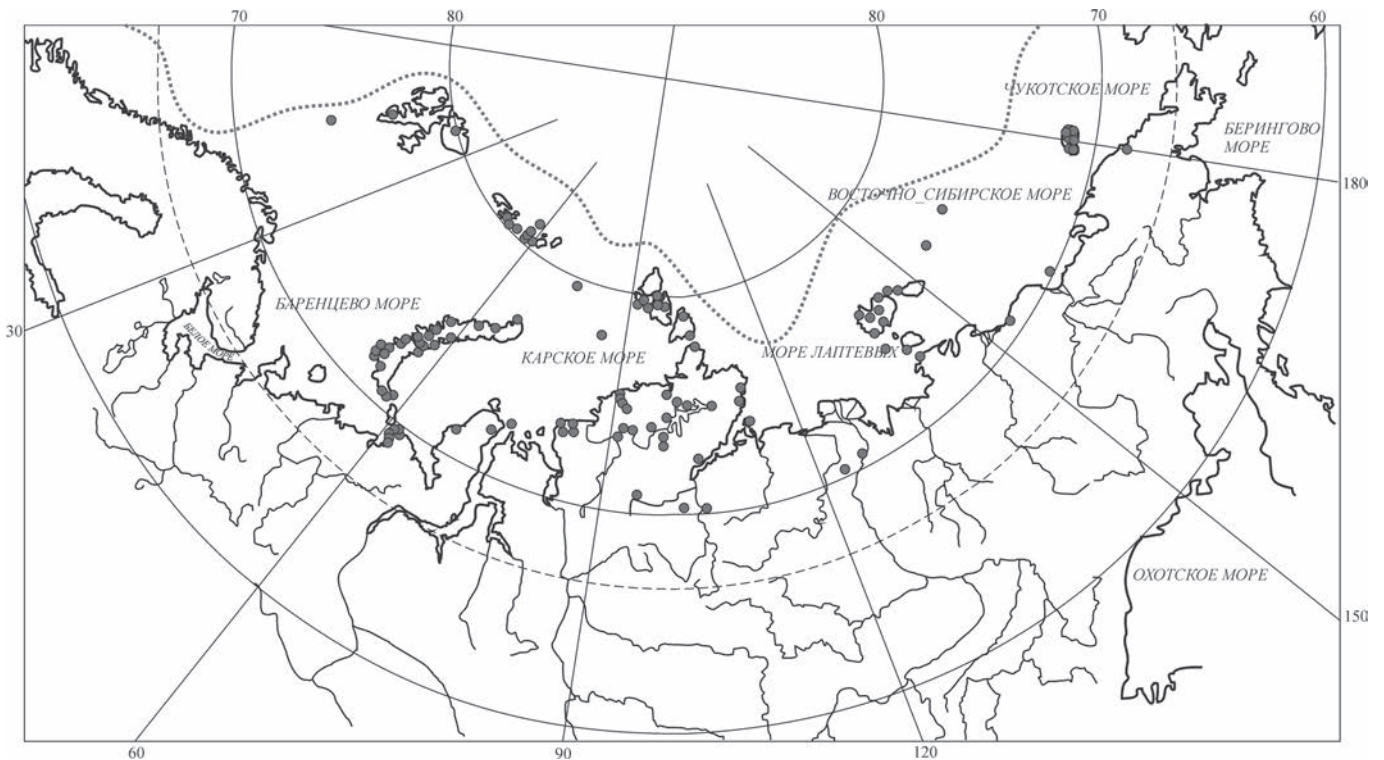


Рис. 1. Местонахождения *Papaver polare* в Евразии.

Пунктиром обозначены границы арктического шельфа; местонахождения приведены по данным «Арктической флоры СССР» (1971–1987), дополненным материалами базы данных по локальным флорам лаборатории Крайнего Севера БИН РАН и гербария БИН РАН (L.E). Распространение видов на Таймыре и прилегающих территориях уточнено по работе Е. Б. и И. Н. Поспеловых (2007).

растений. Изучение истории расселения многих арктических представителей родов *Poa*, *Ranunculus*, *Papaver*, *Draba*, *Potentilla*, *Taraxacum* довольно часто указывает на разновременность и разнонаправленность миграций у многих из них. Однако нередки примеры синхронных и параллельных миграций нескольких видов на осушенном арктическом шельфе и сопредельных территориях. Детали миграционных процессов проясняются по мере выявления новых местонахождений видов. Иллюстрацией может служить *Potentilla anachoretica* (рис. 2) — вид, первоначально найденный на Западной Чукотке, а впоследствии неоднократно отмеченный во всех районах Чукотки, на севере Якутии, в Центральном Таймыре и на севере Аляски. Судя по ареалам видов, близкородственным *P. anachoretica*, этот таксон мог сформироваться в регионе, охватывающем территорию современной Чаунской низменности и сопредельные пространства осушавшегося шельфа, а затем расселился на шельфе к западу до Центрального Таймыра и к востоку до Аляски. Вполне вероятно, что на путях миграции вида экологическая обстановка была сходной с современными условиями произрастания на Таймыре, на о. Врангеля и на севере Аляски, где популяции *P. anachoretica* отмечаются в составе криофитно-степных сообществ на щебнистых южных склонах, террасах и скалах.

Аналогичными могли быть пути расселения восточносибирских видов *Potentilla pulviniformis* и *Astragalus pseudoadsurgens*, имеющих сходную экологию и похожие ареалы. Б. А. Юрцев (1986) выдвинул предпо-

ложение, что восточносибирский мезоксерофильный вид *A. pseudoadsurgens* максимально расширил свой ареал к западу и востоку в криоаридную фазу позднего плейстоцена, достигнув на западе восточной окраины гор Путорана, а на востоке — долины р. Амгуэмы и о. Врангеля. Вероятно, в это же время достиг пределов своего распространения горнотундровый вид *P. pulviniformis* — от Центрального Таймыра на западе до Беринговского побережья Чукотского полуострова на востоке. В этом же временном интервале аналогично и синхронно могла расширять свой ареал арктическая раса сибирского вида *Lychnis villosula*, сформировавшаяся, по-видимому, уже на одном из участков осушавшегося шельфа (возможно, также в районе современной Чаунской губы). В настоящее время этот вид известен на пространстве от низовьев Енисея на западе до о. Врангеля на востоке, и его популяции нередко отмечаются на тех же территориях, что и популяции трех перечисленных выше таксонов, а иногда — в одних и тех же экотопах или в непосредственной близости от них.

Следует отметить, что на осушавшихся территориях шельфа в условиях резкого возрастания численности популяций интенсивно протекали процессы формообразования, о чем свидетельствует многообразие разновидностей у целого ряда арктических видов (Petrovsky, 1997). Кроме упоминавшегося выше *Papaver polare*, внутривидовая дифференциация отчетливо выражена у таких таксонов, как *Elymus kronokensis* subsp. *subalpinus*, *E. vassiljevii*, *Poa arctica*,

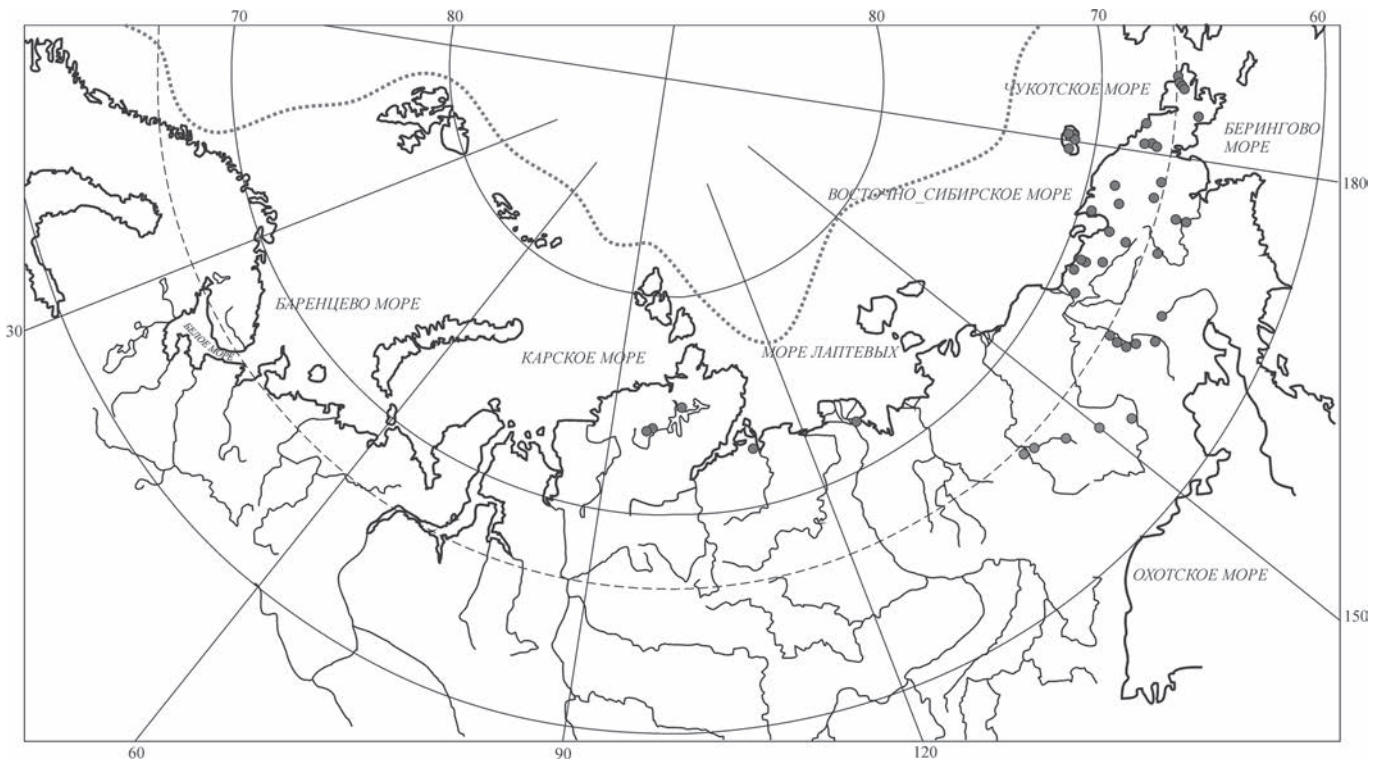


Рис. 2. Местонахождения *Potentilla anachoretica* в Евразии. Пояснения — см. подпись к рис. 1.

Deschampsia borealis, *Papaver lapponicum*, *Draba alpina*, *D. groenlandica*, *D. macrocarpa*, *Saxifraga hyperborea*, *Potentilla nivea*, *Oxytropis nigrescens*, *Taraxacum arcticum*, *T. ceratophorum*, *T. phymatocarpum* и др. Большая часть перечисленных выше видов нередко рассматриваются как агрегаты слабо дифференцированных рас — подвидов или разновидностей. Иногда такие внутривидовые формы описываются как самостоятельные виды (преимущественно, если у них оказывается обособленный ареал). Примерами могут служить *Poa vrangolica* — вивипарная форма арктического вида *P. hartzii*, описанная с о. Врангеля, или *Potentilla subvahliana* — сибирско-западноамериканская раса, близкородственная восточноамериканскому виду *P. vahliana*.

Нередко мы наблюдаем определенное сходство ареалов у видов отдельных эколого-ценотических групп. Эти сходные по характеру ареалов группы можно именовать эколого-ценотическими плеядами. Например, плеяда из 9 тундро-степных видов: *Artemisia arctisibirica* (рис. 3), *Elymus vassiljevii* (рис. 4), *Koeleria asiatica*, *Lychnis villosula* (рис. 4), *Gastrolychnis ostenfeldii*, *Papaver pulvinatum*, *Potentilla anachoretica*, *Astragalus pseudoadsurgens*, *Eritrichium arctisibiricum* — имеет сходные исторические ареалы на пространстве от Центрального Таймыра до о. Врангеля и севера Аляски, что дает возможность сопоставить вероятные пути расселения каждого из видов плеяды и, ориентируясь на информацию о характере современной среды обитания этих видов, представить эколого-климатическую обстановку на осушавшемся шельфе в периоды их рас-

селения. По крайней мере 7 из 9 видов плеяды одновременно и почти совместно произрастают в нескольких пунктах центральной, западной и южной частей о. Врангеля (*Gastrolychnis ostenfeldii* и *Artemisia arctisibirica* встречаются реже — их популяции очень малочисленны на острове). Как правило, эти виды встречаются на южных склонах гор и на древних речных террасах в межгорных котловинах, где условия вегетации позволили сохраниться по соседству популяциям таких видов, как *Festuca lenensis*, *Salix lanata*, *Cerastium arvense*, *Eremogone capillaris*, *Pulsatilla multifida*, *Sanguisorba officinalis*, *Hedysarum dasycarpum*, *Cnidium cniidiifolium*, *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia obtusata*, *Ledum decumbens*, *Aster alpinus*, *Tephrosia integrifolia*, *Arnica iljinii*. Следует отметить, что в других точках современных ареалов видов плеяды условия произрастания во многом сходны с таковыми на о. Врангеля (прежде всего — по тепловому режиму в период вегетации), и набор перечисленных выше соседствующих видов на о. Врангеля нередко мало отличается на Таймыре, в Якутии и на Чукотке. Соответственно, можно предполагать, что приблизительно в таких же мезо- и микроклиматических условиях могли осваивать новые территории на осушавшемся шельфе виды обсуждаемой нами тундро-степной плеяды. Разумеется, сообщества с обилием тундро-степных видов были только одним из элементов растительного покрова на этих территориях. В местообитаниях с другими условиями могли формироваться сообщества других типов, в частности, травяно-кустарничковые — с обилием дриад и осоковых. Аналогии подобных сообществ широко представ-

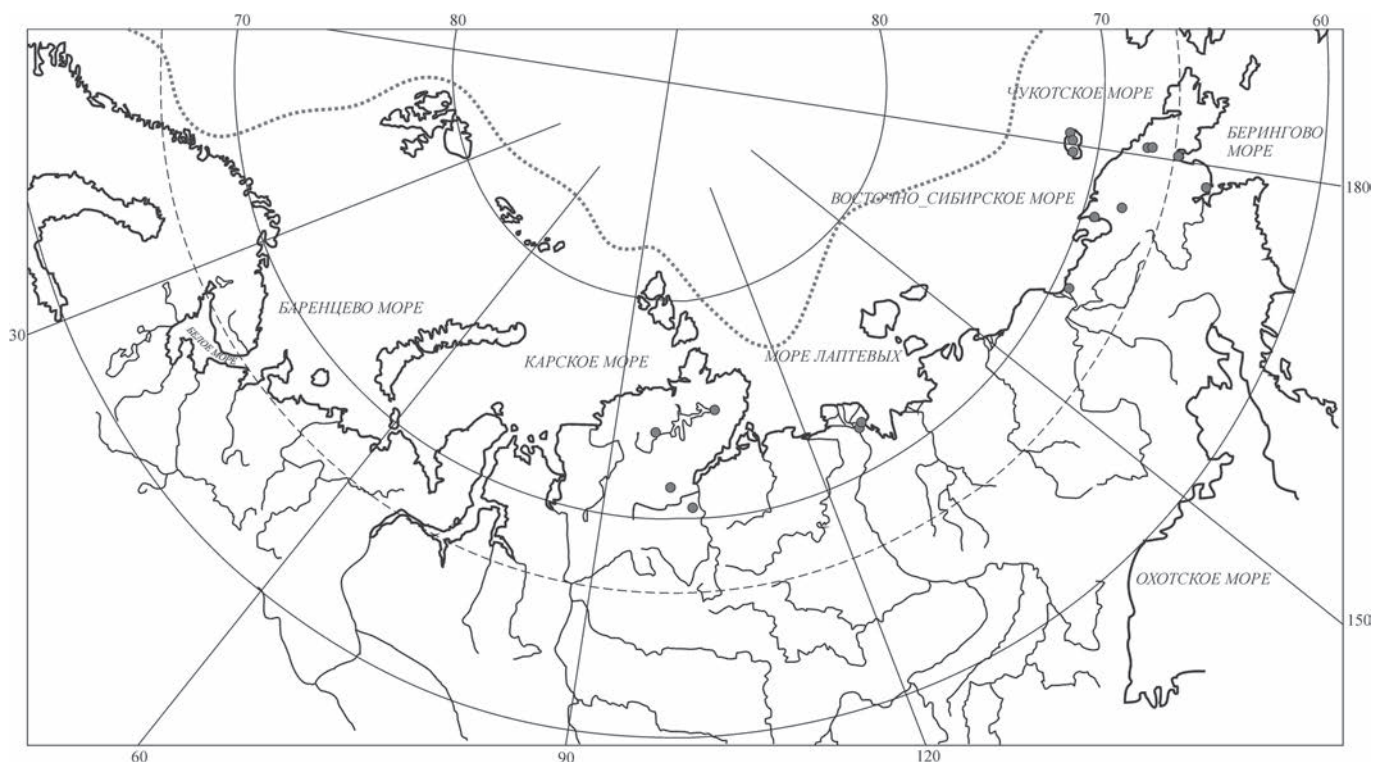


Рис. 3. Местонахождения *Artemisia arctisibirica* в Евразии.

Пояснения — см. подпись к рис. 1.

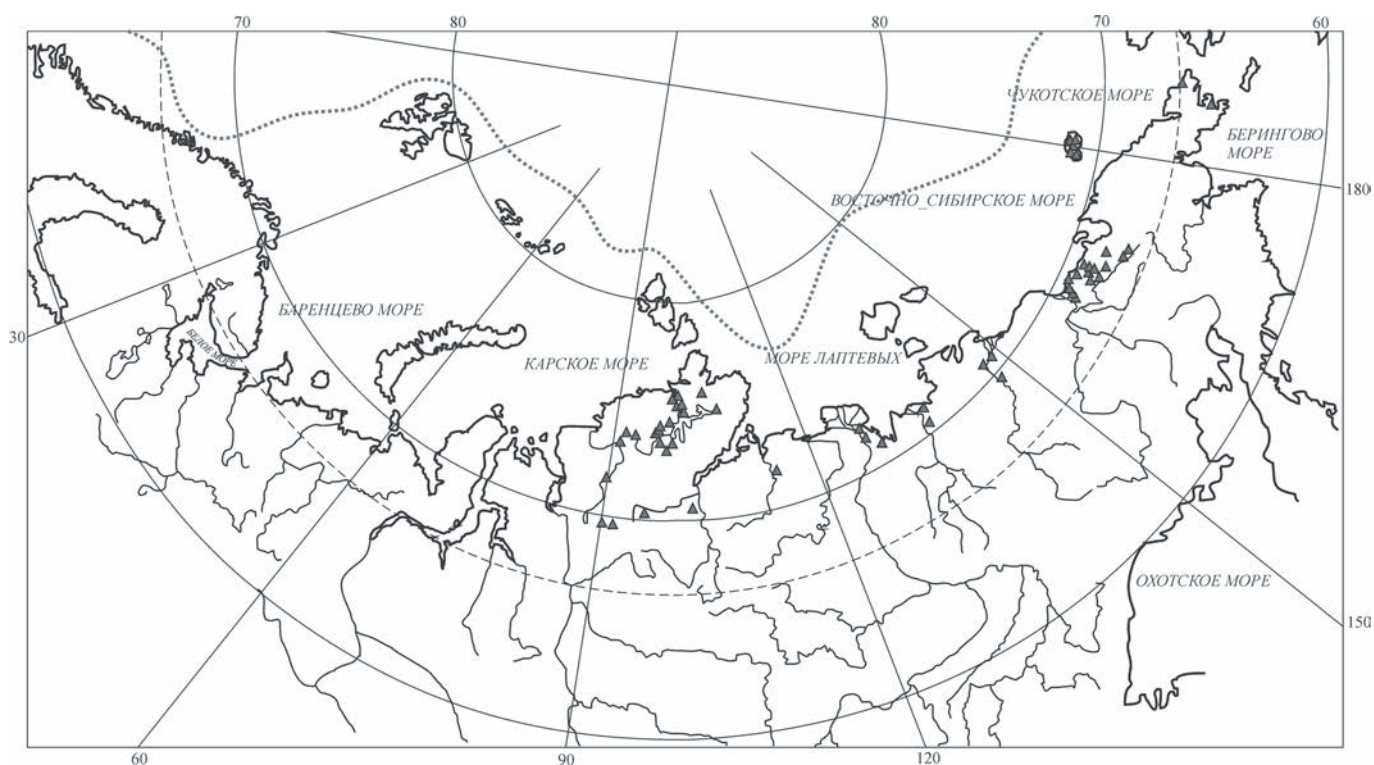


Рис. 4. Местонахождения *Elymus vassiljevii* в Евразии.

Пояснения — см. подпись к рис. 1.

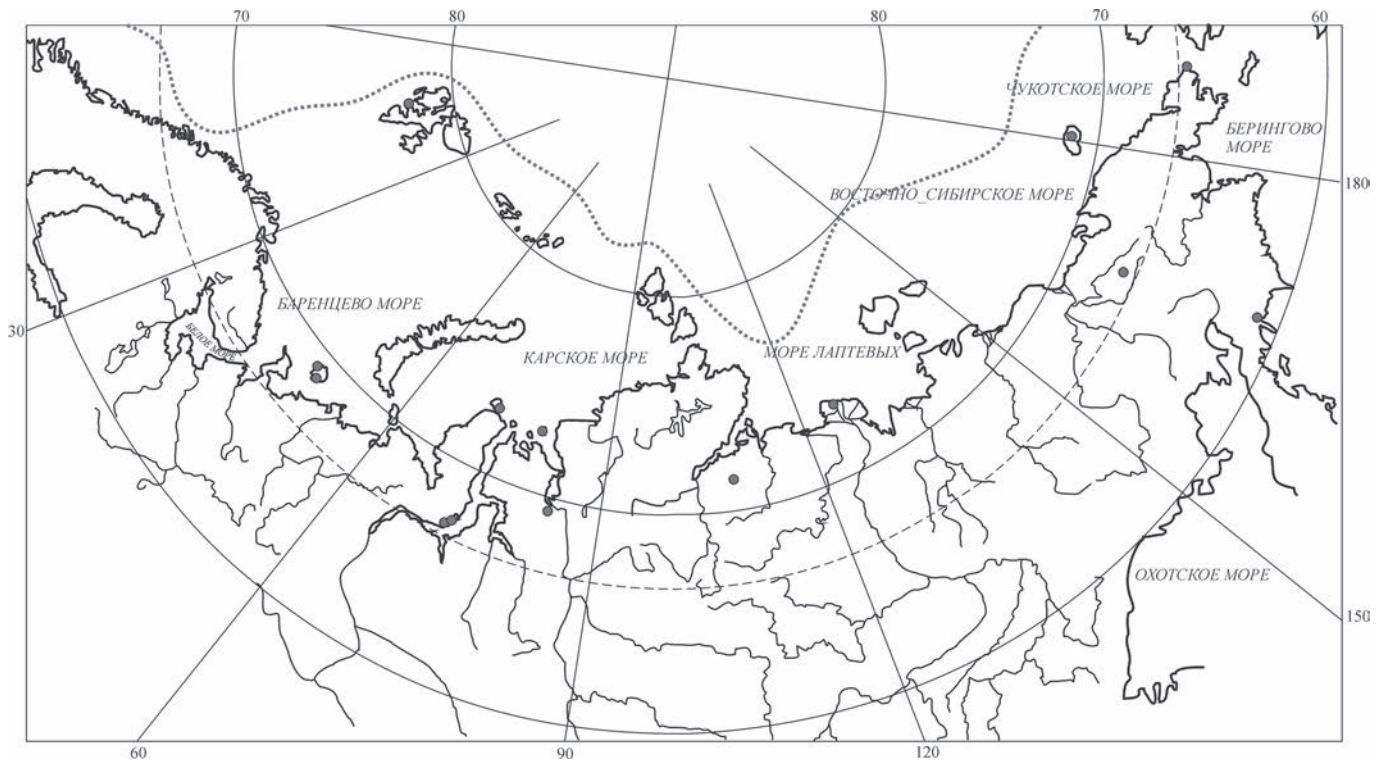


Рис. 5. Местонахождения *Ranunculus spitsbergensis* в Евразии. Пояснения — см. подпись к рис. 1.

лены в современном растительном покрове островов Полярного бассейна.

Параллельно и одновременно с тундро-степными ценозами могли формироваться сообщества с участием более мезофильных видов — таких как *Poa arctica*, *Alopecurus alpinus*, *Ranunculus turneri*, *Papaver schamurini*, *P. nudicaule*, *Saxifraga nelsoniana*, *Potentilla tikhomirovii*, *Castilleja elegans*, *Pedicularis verticillata*, *P. novaiae-zemliae*, *Saussurea tilesii*. Перечисленные таксоны составляют так называемую тундро-луговую плеяду, а включающие их сообщества нередко относят к тундровым лугам. Ценозы подобного типа в настоящее время встречаются на Таймыре, в арктической Якутии, на о. Врангеля и на Чукотке. Видовой состав их в пределах восточносибирской Арктики заметно отличается, но соотношения экобиоморф в ценозах очень похожи. Можно предполагать, что аналогичные сообщества могли формироваться на территориях осушавшегося шельфа, где почвенно-климатические условия были сходны с современной экологической обстановкой на о. Врангеля или в окрестностях Таймырского озера.

В иной обстановке была возможна миграция видов щербисто-тундровой плеяды, к которой можно отнести такие таксоны, как *Poa hartzii*, *P. abbreviata*, *P. tolmatchewii*, *Puccinellia angustata*, *Festuca baffinensis*, *Carex hepburnii*, *Papaver gorodkovii*, *P. polare*, *Braya purpurascens*, *Draba subcapitata*, *Taraxacum phymatocarpum* и др. Судя по современной экологии этих видов, их миграции и широкое распространение могли происходить в климатической обстановке, характеризовавшейся малоснежными зимами и прохладными,

с небольшим количеством осадков периодами вегетации. В таких условиях могли формироваться растительные группировки отрытого типа (с разреженным стоянием растений и малой ролью мхов и лишайников), включавшие набор перечисленных выше видов. Аналоги подобных сообществ отмечаются в настоящее время на островах Канадского Арктического архипелага, на архипелагах Шпицберген, Новая Земля, Северная Земля, на о. Врангеля и на арктическом побережье Чукотки.

Точно так же ряд других эколого-ценотических плеяд, отмеченных во флорах арктических островов, могут служить основой для построения моделей растительных сообществ, существовавших в разных частях осушавшегося шельфа. Имея достаточную информацию об экологическом оптимуме для конкретных видов, входящих в плеяду, и учитывая существующие сегодня в природе типы сообществ, создание таких (виртуальных) моделей вполне реально.

Анализ флористических комплексов, сохранившихся на островах и на соседних (сопредельных) участках материковой суши, позволяет по принципу аналогий создавать модели возможных комбинаций растительных сообществ в определенных частях шельфа на разных этапах его осушения или погружения. В эпохи максимального отступления моря осушавшиеся территории преимущественно представляли собой приподнятые на 150–200 м пространства, расчлененные речной сетью, чередующиеся с древними долинами (Северный..., 1970). В сырых и переувлажненных депрессиях речных долин и приморских террас могли

формироваться аналоги современных травяно-моховых ценозов с обилием гигрофильных пушиц, осок и злаков (*Arctophila*, *Dupontia*, *Pleuropogon*). Именно в таких условиях было возможно интенсивное расселение таких видов, как *Ranunculus pallasii* и очень редко отмечаемый в природе *R. spitsbergensis* (рис. 5). Присутствие *R. spitsbergensis* в очень отдаленных друг от друга точках Арктики свидетельствует о безусловной миграции этого вида на пространствах осушавшегося шельфа и наличии на шельфе условий, необходимых для расселения.

Синхронно с эволюцией растительности в низинах на возвышенных элементах рельефа в разных условиях (заснеженности — зимой, инсоляции и увлажнения — летом) возникали самые разнообразные растительные группировки, включавшие многие жизненные формы. Большая часть этого разнообразия исчезла в результате затопления шельфа, а меньшая — в той или иной мере трансформированная — сохранилась до сих пор на островах и континентальных побережьях Полярного бассейна. По таким реликтовым сообществам и группировкам, местами уцелевшим лишь на небольших участках, фрагментам растительности легче реконструировать состав и структуру ценозов в прошлые эпохи. Выявление и сохранение таких сообществ — одна из задач ботанической науки. Она может решаться одновременно с тщательной инвентаризацией местной флоры.

Построению моделей растительного покрова прошлых времен может способствовать использование базы данных о локальных флорах Арктической флористической области, в которой содержится наиболее полная информация о таксономическом составе флористических комплексов, населяющих территории конкретных географических пунктов и районов, тем более что такая информация в значительной мере может относиться и к соседним, не изученным во флористическом отношении территориям. Имея такие данные, а также информацию об ареале каждого таксона, можно оценить вероятность присутствия вида в том или ином районе осушавшегося шельфа. Наличие в конкретном пункте определенного набора видов позволяет прогнозировать их возможные комбинации в растительном покрове. Выявление среди подобных комбинаций аналогов, наиболее сходных с реально существующими в природе, — один из этапов построения таких ценологических моделей. Одновременно должна оцениваться вероятная экологическая обстановка в прогнозируемом районе.

Реконструкция исторических ареалов арктических видов предполагает следующие операции:

- изучение базы данных о распространении таксона в Арктике;
- картирование местонахождений таксона и построение контуров современного ареала таксона;
- прогнозирование возможных неизвестных местонахождений таксона в Арктике и вероятных пределов распространения;

- построение контуров исторического ареала таксона.

Реконструкция растительного покрова на базе сравнения таксономического состава локальных флор может включать в себя следующие операции:

- сбор и систематизация данных о таксономическом составе локальных флор;
- сравнение списков видов и выявление факторов, определяющих различия и сходства локальных флор;
- построение моделей возможных комбинаций ценозов, аналогичных или гомологичных современным;
- привязка моделей к конкретным географическим районам и отдельным территориям.

Работы по реконструкции растительного покрова различных районов Арктики прошлых периодов на основе современного распространения видов и их комплексов проводятся уже давно (Северный..., 1970). Накопление новых фактических данных позволяет уточнять и исправлять предложенные раньше модели. К сожалению, огромные территории российской Арктики еще остаются белыми пятнами для ботаников. Для успешной и результативной работы по реконструкции облика ландшафтов на пространствах осушавшегося шельфа очень важны и необходимы широкие ботанические исследования прежде всего на островах и побережьях морей восточносибирского сектора Арктики, в котором проходили наиболее масштабные изменения арктической биоты.

Публикация подготовлена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-01682а).

Список литературы

- Арктическая флора СССР*. Л., 1971–1987.
 Вып. 6. Семейства *Caryophyllaceae* — *Ranunculaceae*. 1971. 246 с.
 Вып. 7. Семейства *Papaveraceae* — *Cruciferae*. 1975. 180 с.
 Вып. 9, ч. 1. Семейства *Droseraceae* — *Rosaceae*. 1984. 333 с.
 Вып. 10. Семейства *Rubiaceae* — *Compositae*. 1987. 411 с.
 Петровский В. В., Секретарева Н. А., Чиненко С. В. Локальные флоры как фитогеографические реперы для арктических территорий. // Тр. Рязан. отд-ния РБО. Вып. 2, ч. 2. Сравнительная флористика: Материалы Всерос. шк.-семинара по сравнит. флористике. Рязань, 2010. С. 121–132.
 Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Ч. 1. Аннотированный список флоры и ее общий анализ. М., 2007. 457 с.
 Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970. 562 с.
 Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.
 Юцев Б. А. Род *Astragalus* L. // Арктическая флора СССР. Т. 9, ч. 2. Л., 1986. С. 20–61.
 Petrovsky V. V. 1997. Areas of intensive plant speciation in the Beeringian Arctic Shelf // Opera Bot. Vol. 132. P. 19–25.